

# Biología y hábitos de *Aeneolamia reducta* y *A. lepidior* en la Costa Caribe de Colombia

Daniel C. Peck\*, A. M. Pérez\*\* y J. W. Medina\*\*\*

## Introducción

Un entendimiento inadecuado de la biología y el comportamiento básico de la mayoría de las especies del salivazo (Homoptera: Cercopidae) probablemente contribuye a su mal manejo en gramíneas cultivadas. Para 11 de las 15 especies asociadas con gramíneas de Colombia (Peck, 2001), por ejemplo, se carece de información publicada sobre todos los aspectos de la biología relevantes al refinamiento de tácticas de manejo. Aunque existe información biológica sobre *Aeneolamia varia* (F.), *Notozulia entreriana* (Berg), *Prosapia simulans* (Walker) y *Zulia carbonaria* (Lallemand) (Fewkes, 1969; Oomen, 1975; Ramos, 1976), la que se ha publicado sobre la biología de salivazo en Colombia es muy general y limitada a *A. varia* y *Z. carbonaria* (Jiménez, 1978; Arango y Calderón, 1981; Barrientos, 1986).

La diversidad taxonómica del complejo salivazo implica una variación biológica. El desafío para el manejo es establecer los patrones, o hasta qué punto se puede generalizar a través de las diversas especies y géneros de cercópidos asociados con gramíneas neotropicales. Algunas generalidades están establecidas por caracteres de la familia, como alimentación a partir del xilema de la planta, masa de espuma de la ninfa, y autohemorragia como defensa del adulto. Establecer otros patrones de biología, comportamiento y hábitos del salivazo depende de

nuevos estudios sobre las especies todavía desconocidas. Estos esfuerzos se deben dirigir hacia los aspectos biológicos relevantes al impacto y manejo del insecto, tales como duración de los estados de vida, diapausa del huevo, biología reproductiva y sitios de oviposición. Por ejemplo, el ciclo de vida del salivazo en Colombia puede variar desde 45 hasta 76 días, dependiendo de la especie, un grado de variación que es obviamente relevante al manejo del insecto.

En las sabanas de la Costa Caribe de Colombia se carece de los fundamentos biológicos del complejo salivazo representado por las especies principales *Aeneolamia lepidior* (Fowler) y *A. reducta* (Lallemand). A pesar de su distribución en Costa Rica, Panamá y Venezuela, la biología, comportamiento y hábitos de ambas especies son completamente desconocidos; por tanto, hace falta más información para avanzar en su manejo en este ecosistema.

En este trabajo se describen la biología y los hábitos de *A. lepidior* y *A. reducta* asociados con pasturas de la Costa Caribe de Colombia. Los objetivos fueron describir la duración de los estados de desarrollo de los huevos, ninfas y adultos; ciertos componentes de la biología reproductiva; y preferencias por los sitios de oviposición. Además, con el fin de facilitar la interpretación de la dinámica poblacional, se hicieron observaciones acerca de la diapausa del huevo en *A. reducta* y se realizaron estudios sobre la variación estacional en la incidencia de diapausa. El conocimiento de la biología del estado del huevo es crítico para ligar datos poblacionales con datos climatológicos y construir modelos de pronóstico de la fenología y sincronidad de las primeras generaciones de la estación. Esta nueva información se compara con los conocimientos que se tienen sobre el género *Aeneolamia* y otros géneros para establecer y fortalecer patrones de biología y comportamiento, y reconocer el grado de variación que exhibe el salivazo.

\* Entomólogo Ecológico, Ph.D., Proyecto de Gramíneas y Leguminosas Tropicales, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apartado Aéreo 6713, Cali, Colombia.  
E-mail: d.peck@cgiar.org

\*\* Ing. Agrónomo, Entomólogo, M.Sc., Universidad de Sucre, Apartado Aéreo 406, Sincelejo, Colombia.  
E-mail: amperazo@hotmail.com

\*\*\* Ing. Agrónomo, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica), Regional 2, C.I. Turipaná, km 13 vía Montería Cereté, Colombia.

## Materiales y métodos

### Zona de estudio

Los estudios se realizaron en dos sitios ubicados en las sabanas de la Costa Caribe de Colombia. *Aeneolamia reducta* se estudió en el Centro de Investigación Turipaná de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica) en Cereté, departamento de Córdoba. Todos los insectos se obtuvieron en los campos de las fincas Bella Luz, El Cariño y El Olivo en la vereda Las Balsas, municipio Ciénaga de Oro (Córdoba), entre 13 y 18 m.s.n.m. *Aeneolamia lepidior* se obtuvo en el campo del Centro de Investigación El Carmen de Bolívar de Corpoica, departamento de Sucre, a 200 m.s.n.m., y se estudió bajo las condiciones ambientales del municipio Corozal (Sucre) a 200 m.s.n.m.

### Duración de los estados de vida del insecto

En condiciones ambientales se cuantificó la duración de cada estado de vida ninfal y la longevidad de los adultos. Para obtener grupos de ninfas recién nacidas, se incubaron huevos recolectados de adultos en el campo. Los huevos se obtuvieron mediante el lavado y tamizado del sustrato de oviposición, siguiendo la metodología propuesta por Lapointe et al. (1989), y su posterior incubación sobre papel filtro húmedo en cajas petri (150 x 15 mm). Se hicieron observaciones diarias para obtener ninfas de 1 día de eclosionadas. Estas se colocaron individualmente o en parejas sobre potes del hospedante principal previamente preparados para obtener raíces superficiales, sitios ideales para alimentación de las ninfas. Para *A. reducta* se utilizó pasto colosuana *Bothriochloa pertusa* (L.) A. Camus, y para *A. lepidior* se utilizó pasto guinea (*Panicum maximum* Jacquin). En el caso de *A. reducta*, los potes fueron colocados en condiciones ambientales y diariamente se registraron las temperaturas máxima y mínima. Con la misma frecuencia fue registrado el instar de cada individuo mediante la presencia de la muda u observaciones directas del individuo.

Para obtener grupos de adultos recién emergidos, se hicieron recolecciones de los instares IV y V a nivel de campo, los que fueron mantenidos bajo cría hasta la emergencia de adultos nuevos. Las observaciones diarias aseguraron la obtención de adultos menores que 1 día de edad, los cuales fueron colocados bajo una manga de malla en potes previamente preparados con los mismos hospederos, tal como se hizo con las ninfas. Cada pote contenía 6 (*A. reducta*) ó 1 (*A. lepidior*) adultos, sin considerar el sexo. La longevidad de cada individuo fue determinada mediante registros diarios y el sexo una vez que murió.

Para detectar diferencias en la duración de los instares se utilizó la prueba HSD de Tukey-Kramer para comparaciones múltiples. Se utilizó la prueba Rank Sums de Kruskal-Wallis para detectar diferencias en la longevidad de los sexos de los adultos.

### Sitios de oviposición

Se determinaron los sitios de oviposición a nivel de casa de malla bajo condiciones ambientales. Los potes para *A. reducta* tenían 14 cm de diámetro y los de *A. lepidior* 12.5 cm con una manga de malla como jaula, los que fueron sembrados, respectivamente, con colosuana y guinea como hospederos. En cada pote se agregó una capa de suelo homogenizado de 2 cm de espesor sobre el cual se esparcieron 2 g de hojarasca seca preparada previamente con trozos de 2 cm de largo.

En cada pote se colocaron 15 adultos (provenientes del campo) de cada especie del insecto —15 hembras de *A. reducta*, 10 hembras y 5 machos de *A. lepidior*— donde fueron mantenidos durante el tiempo que éstas permanecieron vivas. A continuación, los huevos fueron recuperados de cuatro sustratos: el suelo, la hojarasca, sobre la superficie de la planta (lámina foliar o debajo de la vaina) y dentro del tejido de la planta. Los huevos fueron separados del suelo mediante flotación en una solución de agua saturada con sal; de la hojarasca por búsqueda y el lavado con agua y precipitación; y de la planta por búsqueda bajo estereoscopio. La proporción de huevos recuperados en cada sustrato fue calculada tomando en cuenta 10 repeticiones.

### Biología reproductiva

La biología reproductiva de *A. reducta* fue estudiada bajo condiciones de laboratorio para determinar el período de precópula, comportamiento de cópula, período de preoviposición y fecundidad. Para el efecto, hembras recién emergidas (12-16 h después de haber salido de la masa de espuma del adulto teneral) fueron colocadas individualmente en cajas petri (150 x 15 mm) con papel filtro húmedo y 1 a 2 tallos de colosuana con su base en un microvial completo con agua. Para asegurar la presencia del sexo opuesto, se agregaron dos machos a cada caja, los cuales fueron reemplazados al morir. Las cajas fueron monitoreadas continuamente durante 72 h para registrar el tiempo para la primera cópula y, en lo posible, la duración de ésta y el número de cópulas. Se registraron también el tiempo a la primera oviposición, la tasa de oviposición y la longevidad.

## Desarrollo y diapausa de los huevos

Para describir y comparar el desarrollo de los huevos se realizaron cuatro estudios bajo condiciones controladas de temperatura y humedad. Los objetivos de estos estudios fueron medir la duración de los estados de desarrollo en huevos de *A. reducta* y *A. lepidior*, determinar la fase de desarrollo que se prolonga en diapausa; y proveer datos para comparar con otras especies de salivazo.

Para describir el patrón de eclosión, los huevos fueron recuperados de hembras recolectadas en el campo, las cuales fueron puestas a ovipositar sobre sustrato de barro. Estos huevos se mantuvieron en cajas petri sobre papel filtro húmedo. Para *A. reducta* se obtuvieron 4313 huevos durante 3 días en noviembre de 1996, de un número de hembras desconocido, los cuales se mantuvieron bajo incubación (27 °C, 100% de humedad relativa y en oscuridad) en el CIAT con monitoreo cada 2 días para detectar la presencia de huevos malos y coriones (ninfas emergidas). Para *A. lepidior*, los huevos fueron obtenidos en julio 16 y agosto 22 de 1998, de 6 y 22 hembras, respectivamente, los cuales fueron mantenidos bajo temperatura ambiente y 100% de humedad relativa.

En una segunda serie de ensayos fue monitoreado el desarrollo de huevos individuales. Para *A. reducta* fueron confinados en cajas petri seis grupos de 30 adultos (sexo no determinado) recolectados en agosto de 1998 en el campo, de una manera similar como se hizo para el estudio de biología reproductiva. Los adultos fueron retirados a los 3 días para seguir el desarrollo diario de los huevos. Para *A. lepidior* se obtuvieron en el campo de la misma manera grupos de huevos en épocas diferentes (julio, agosto, septiembre de 1998) entre 14 y 42 hembras. El pasto colosuana fue sustituido por el hospedero pasto guinea en las cajas petri. Las diferencias en la duración de cada estado de desarrollo fueron determinadas con la prueba HSD de Tukey-Kramer para comparaciones múltiples.

En el tercer estudio, otro grupo de huevos diapaúsicos de *A. reducta* ( $n = 235$  huevos de 35 días de edad) fue dividido en cinco tratamientos no replicados en condiciones de sequía (0, 5, 10, 25, 50 días), seguido por humedad continua. Se registraron los coriones dos veces por semana para buscar diferencias en mortalidad, incidencia de la diapausa y duración de la diapausa entre los tratamientos.

Para estudiar la variación estacional en la diapausa, en un cuarto estudio se obtuvieron huevos de hembras recolectadas en el campo en sitios de muestreos

poblacionales (Peck et al., 2002). En lo posible, se recolectaron grupos de 5 a 25 hembras en cada mitad de la parcela para formar seis repeticiones con los huevos obtenidos durante 3 días de oviposición, según los métodos previamente descritos. Estos se llevaron inmediatamente al CIAT, donde fueron mantenidos húmedos en cajas petri, bajo condiciones de incubación de 27 °C, 100% de humedad relativa y en oscuridad. Dos veces por semana se realizaron monitoreos para observar la presencia de coriones vacíos.

## Resultados

### Biología y hábitos de las ninfas

**Defensa y generalidades.** Como el resto de la familia Cercopidae, en los sitios de alimentación las ninfas de *A. reducta* y *A. lepidior* construyeron masas de espuma. En el pasto colosuana, las ninfas de *A. reducta* normalmente se encontraron sobre las raíces secundarias y tallos al nivel de suelo, aunque también penetraban hasta 2 cm de profundidad en grietas en el suelo. En contraste, las ninfas de *A. lepidior* en hospederos erectos como *Paspalum conjugatum* Bergins (hierba agria) y *P. maximum* establecieron, a veces, sitios de alimentación en la parte aérea de la planta (hojas y tallos). En ambas especies de pastos, las ninfas próximas a pasar al estado adulto mostraron la tendencia hacia la construcción de masas de espuma especial. Esta masa presentaba forma de cueva, posiblemente para facilitar la esclerotización del esqueleto del nuevo adulto teneral y ofrecerle protección hasta la salida y posterior entrada al mundo de adulto donde no produce espuma. Fue frecuente observar en las primeras horas del día las masas de los tenerales en la parte superior de las plantas del pasto, en sitios retirados de los lugares normalmente usados por las ninfas.

**Plantas hospederas.** En la Costa Caribe de Colombia, los hospederos principales de ninfas de *A. reducta* fueron los pastos colosuana (*B. pertusa*) y angleton (*Dichanthium aristatum* (Poir.) C.E. Hubb). Durante el transcurso de estos estudios se encontraron ninfas que se alimentaban de forma natural con granadilla (*Panicum fasciculatum* Sw.). También en casa de malla se observaron ninfas de *A. reducta* que completaban su ciclo de vida sobre *Brachiaria ruziziensis* Germain y Everard. En el campo, *A. lepidior* se encontró utilizando *P. maximum* y *P. conjugatum*.

**Duración de los estados de vida.** Bajo las condiciones del ensayo (promedios diarios mínimo de 29.8 °C y máximo de 35.2 °C, con rango entre 27 y 39 °C), las ninfas de *A. reducta* completaron su desarrollo en un promedio de 26.1 días, aproximadamente 5 días por instar (Cuadro 1). La

Cuadro 1. Duración  $\pm$  error estándar (días) de los estados de vida ninfal (Instar) de *Aeneolamia reducta* y *A. lepidior*, región Caribe de Colombia.

Especie		Instar					
		I	II	III	IV	V	I-V
<i>A. reducta</i>	Promedio	5.9 $\pm$ 0.08 c*	5.4 $\pm$ 0.06 b	5.3 $\pm$ 0.09 b	4.8 $\pm$ 0.07 a	4.5 $\pm$ 0.08 a	26.1 $\pm$ 0.15
	Rango	(5-7)	(5-6)	(4-7)	(4-6)	(4-5)	(24-28)
	n	72	65	45	43	43	43
<i>A. lepidior</i>	Promedio	6.6 $\pm$ 0.15 a	7.3 $\pm$ 0.32 a	6.7 $\pm$ 0.24 a	6.7 $\pm$ 0.16 a	8.2 $\pm$ 0.20 b	35.4 $\pm$ 0.38
	Rango	(5-10)	(4-11)	(4-10)	(4-9)	(7-11)	(27-40)
	n	60	60	60	60	60	60

\* Los promedios en cada especie seguidos de letras iguales no difieren en forma significativa ( $P < 0.05$ ), según la prueba de Tukey-Kramer.

duración de cada instar disminuyó desde el instar I hasta el V. Aunque se encontraron diferencias significativas entre la duración de los instares, sólo existieron 1.5 días de diferencia entre la duración del instar I y el V, los estados ninfales más largos y cortos, respectivamente. La mortalidad antes de pasar al adulto fue de 53.8%. Los porcentajes de mortalidad (entre paréntesis) por instar fueron I (21.7), II (18.9), III (54.1), IV (54.1) y V (0).

Las ninfas de *A. lepidior* completaron su desarrollo en un promedio de 35.4 días, aproximadamente 7 días por instar (Cuadro 1). Aunque se encontraron diferencias significativas entre duración de los instares, fue sólo de 1.6 días entre la duración del instar I y el V, siendo éstos los estados ninfales más cortos y largos, respectivamente. En este estudio no se midió la mortalidad de las ninfas.

### Biología y hábitos del adulto

**Defensa.** La defensa tanto de *A. reducta* como de *A. lepidior* probablemente estaba basada en el aposematismo como defensa primaria y brincar como defensa secundaria. Ambas especies posaban colores llamativos basados en el contraste de amarillo, anaranjado y rojo contra un fondo negro (Peck, 2002). Además, *A. lepidior* al despegar revelaba el rojo del abdomen que también serviría como aviso. La señal de colores llamativos probablemente está basada en una defensa denominada 'autohemorragia'. Como el resto de la familia Cercopidae (sensu strictu), adultos de *A. reducta* y *A. lepidior* son capaces de secretar hemolinfa del pretarso como gotitas amarillas, en respuesta al ataque de enemigos naturales.

**Plantas hospederas.** Bajo condiciones naturales se confirmó que los adultos de *A. reducta* pueden alimentarse de los pastos colosuana y angleton. *Brachiaria ruziziensis* fue aceptable como hospedante al nivel de casa de malla. En el campo, *A. lepidior* se alimentó de *P. maximum*, *P. conjugatum* y *Brachiaria*

sp., aunque aparentemente mostró alta preferencia por la primera especie.

**Longevidad.** Bajo las condiciones de los estudios (promedios diarios mínimo de 30 °C y máximo de 36 °C, con rango entre 27 y 39 °C), los adultos tuvieron una longevidad, promedio, de 6.6 y 6.3 días para *A. reducta* y *A. lepidior*, respectivamente (Cuadro 2). No se detectaron diferencias en la longevidad de los adultos machos y hembras. En promedio, para *A. reducta* los machos vivieron 6.4 días y las hembras 6.7 días, respectivamente, mientras que para *A. lepidior* estos valores fueron de 6.5 y 6.3 días, respectivamente.

**Sitios de oviposición.** *Aeneolamia reducta* y *A. lepidior* colocaron la mayoría de los huevos en el suelo. De los 2684 huevos de *A. reducta* recuperados en los ensayos, 2428 fueron recolectados en el suelo. Con base en los 10 ensayos, el promedio recuperado en el suelo, hojarasca y lamina foliar fue, respectivamente, 90.4% (86.4-96.1), 8.2% (3.5-12.2) y 1.4% (0-2.7). No se recuperaron huevos metidos en el tejido de la planta. De los 2450 huevos de *A. lepidior* recuperados, 79.7% (48.6-94.1) estuvieron en el suelo, 5.7% (0-17.1) en la hojarasca y 14.6% (0.4-34.2) sobre el tallo.

Cuadro 2. Duración  $\pm$  error estándar (días) por sexo de los adultos de *Aeneolamia reducta* y *A. lepidior*, región Caribe de Colombia.

Especie		Macho	Hembra	Todos
<i>A. reducta</i>	Promedio	6.4 $\pm$ 0.14 a*	6.7 $\pm$ 0.12 a	6.6 $\pm$ 0.09
	Rango	(5-8)	(5-8)	(5-8)
	n	33	44	77
<i>A. lepidior</i>	Promedio	6.5 $\pm$ 0.17 a	6.2 $\pm$ 0.22 a	6.3 $\pm$ 0.10
	Rango	(5-7)	(5-7)	(5-7)
	n	17	13	60

\* Los promedios en cada especie seguidos de letras iguales no difieren en forma significativa ( $P < 0.05$ ), según la prueba de Tukey-Kramer.

**Biología de la reproducción.** Bajo las condiciones del ensayo (promedios diarios mínimo de 28.6 °C y máximo de 35.1 °C, con rango entre 28 y 36 °C), *A. reducta* tuvo un período de precópula muy breve. El promedio de tiempo de apareamiento fue de  $53.0 \pm 6.7$  min (10-103,  $n = 20$ ) después de permanecer confinados en cajas petri. Lo anterior indica que las hembras, una vez emergidas de la masa de espuma del adulto teneral, están receptivas a la copulación. En las primeras 72 h copularon hasta tres veces con un promedio de  $1.4 \pm 0.2$  veces ( $n = 20$ ). La cópula fue de corta duración:  $11.7 \pm 1.01$  min (5-21 min,  $n = 20$ ) para la primera cópula;  $14.2 \pm 15$  min (10-17 min,  $n = 4$ ) para la segunda y  $7.5 \pm 1.5$  (6-9 min,  $n = 2$ ) para la tercera.

El promedio del período de preoviposición fue de  $16.42 \pm 0.65$  h (11.38-23.70,  $n = 20$ ), logrando colocar los primeros huevos solamente 11.4 h después del inicio del estudio. La fecundidad de vida, promedio, fue de  $42.2 \pm 4.4$  huevos (22-107,  $n = 20$ ). Para la población bajo estudio, la tasa de oviposición fue mayor en el segundo y tercer día de edad. Entre el primero y sexto día de oviposición, los promedios de huevos recuperados por hembra fueron  $7.0 \pm 1.3$  (0-17,  $n = 20$ ),  $16.8 \pm 2.6$  (4-52,  $n = 20$ ),  $10.6 \pm 2.1$  (0-38,  $n = 20$ ),  $8.2 \pm 1.3$  (3-15,  $n = 12$ ),  $6.1 \pm 1.0$  (3-11,  $n = 8$ ), y  $3.3 \pm 0.3$  (3-4,  $n = 3$ ).

Bajo estas condiciones, la longevidad promedio de las hembras fue de  $4.3 \pm 0.3$  días (3-6,  $n = 20$ ). Considerando los días que permanecieron vivas, la tasa de oviposición diaria, promedio, fue de  $7.5 \pm 0.7$  huevos (2.7-12.5,  $n = 20$ ). Si se consideran solamente los días en que se presentó postura de huevos, la tasa fue de  $12.4 \pm 1.6$  huevos (4.4-35.7,  $n = 20$ ).

## Biología y desarrollo de los huevos

**Desarrollo.** En el primer estudio ocurrió una mortalidad de 24.5% para huevos de *A. reducta*. El tiempo de desarrollo promedio para todos los huevos viables fue 31.4 días (13-206,  $n = 3248$ ). El patrón de eclosión demostró un punto máximo de eclosión entre 20 y 22 días, seguido por una eclosión esporádica hasta el día 206, o último (Figura 1). Los huevos en el primer pico de eclosión representaron huevos no-diapaúsicos que continuaron su desarrollo sin tener una fase detenida. Estos huevos eclosionaron dentro de 37 días, comprendieron el 88.2% de los huevos totales y tuvieron un tiempo de desarrollo promedio de 20.7 días. Los huevos que eclosionaron entre 37 y 206 días representaron huevos diapaúsicos. Estos huevos quedaron detenidos en la fase de desarrollo S2 antes de la ruptura del corión, la fase que se conoce como la más tolerante a la sequía. Estos tuvieron un tiempo de desarrollo promedio de 111 días.

Entre los huevos de *A. reducta* estudiados individualmente en el segundo ensayo no se encontraron huevos diapaúsicos, ya que todos eclosionaron dentro de 22 días. Estos huevos eclosionaron en un promedio de  $15.8 \pm 0.12$  días (15.0-22.0,  $n = 86$ ) (Cuadro 3). La fase S2 fue lo más corta, y la fase S1 la más larga. Pasaron, en promedio, 5.7, 1.6, 4.1 y 4.4 días en las fases S1, S2, S3 y S4, respectivamente, con una proporción de tiempo de 36.1%, 10.1%, 25.9% y 27.8%, respectivamente.

Para *A. lepidior*, el patrón de eclosión no mostró grupos demarcados de huevos diapaúsicos y no-diapaúsicos, pero sí dos picos mayores a 20 y 40 días y eclosión esporádica hasta 75 días ( $n = 237$ ) (Figura 1). Los huevos observados individualmente en el segundo estudio eclosionaron en un promedio de  $27.7 \pm 0.70$  días (13-75,  $n = 336$ ) (Cuadro 3), los cuales pasaron, en promedio, 5.7, 14.9, 2.6, y 4.4 días en las fases S1, S2, S3 y S4, respectivamente. Se encontraron diferencias ( $P < 0.05$ ) en la duración de cada fase. El tiempo prolongado en la fase S2 se explica por la presencia de huevos cuyo desarrollo fue detenido por diapausa o quiescencia, aunque no fue posible distinguir los huevos no-diapaúsicos porque hubo una distribución continua de tiempo en esta fase en vez de dos grupos diferenciados. Sin embargo, si se clasifican los huevos no-diapaúsicos como los que eclosionaron dentro de 28 días, el tiempo promedio hasta la eclosión fue  $17.7 \pm 0.31$  días (13-28,  $n = 190$ ) para no-diapaúsicos y  $40.7 \pm 0.62$  días (29-75,  $n = 146$ ) para los detenidos. Así, la proporción de tiempo en cada estado de desarrollo para huevos no-diapaúsicos fue de 30.3%, 30.9%, 14.0% y 24.7% para S1, S2, S3 y S4, respectivamente. De forma alternativa, si se clasifican los huevos que tienen la fase S2 menor que 4 días, el tiempo hasta la eclosión para huevos no-diapaúsicos fue  $14.1 \pm 0.10$  días (13-18,  $n = 99$ ) y de  $33.3 \pm 0.73$  días (15-75,  $n = 237$ ) para diapaúsicos. Así, la proporción de tiempo en cada estado de desarrollo (entre paréntesis) fue de S1 (36.9%), S2 (15.6%), S3 (17%) y S4 (30.5%).

En ambas clasificaciones, el tiempo que los huevos detenidos permanecieron en las fases S1 y S4 fue más largo e igual en fase S3, comparados con los huevos no-diapaúsicos (Tukey,  $P < 0.05$ ). Estos resultados indican que las fases de desarrollo fuera de S2 también podrían extenderse bajo diapausa o quiescencia, aunque en una magnitud menor.

**Efecto de la sequía sobre la diapausa.** En el tercer estudio, los huevos diapaúsicos de *A. reducta* lograron sobrevivir hasta 50 días de sequía (Cuadro 4). Se presentó evidencia de aumento de mortalidad con la duración de las condiciones secas, especialmente entre

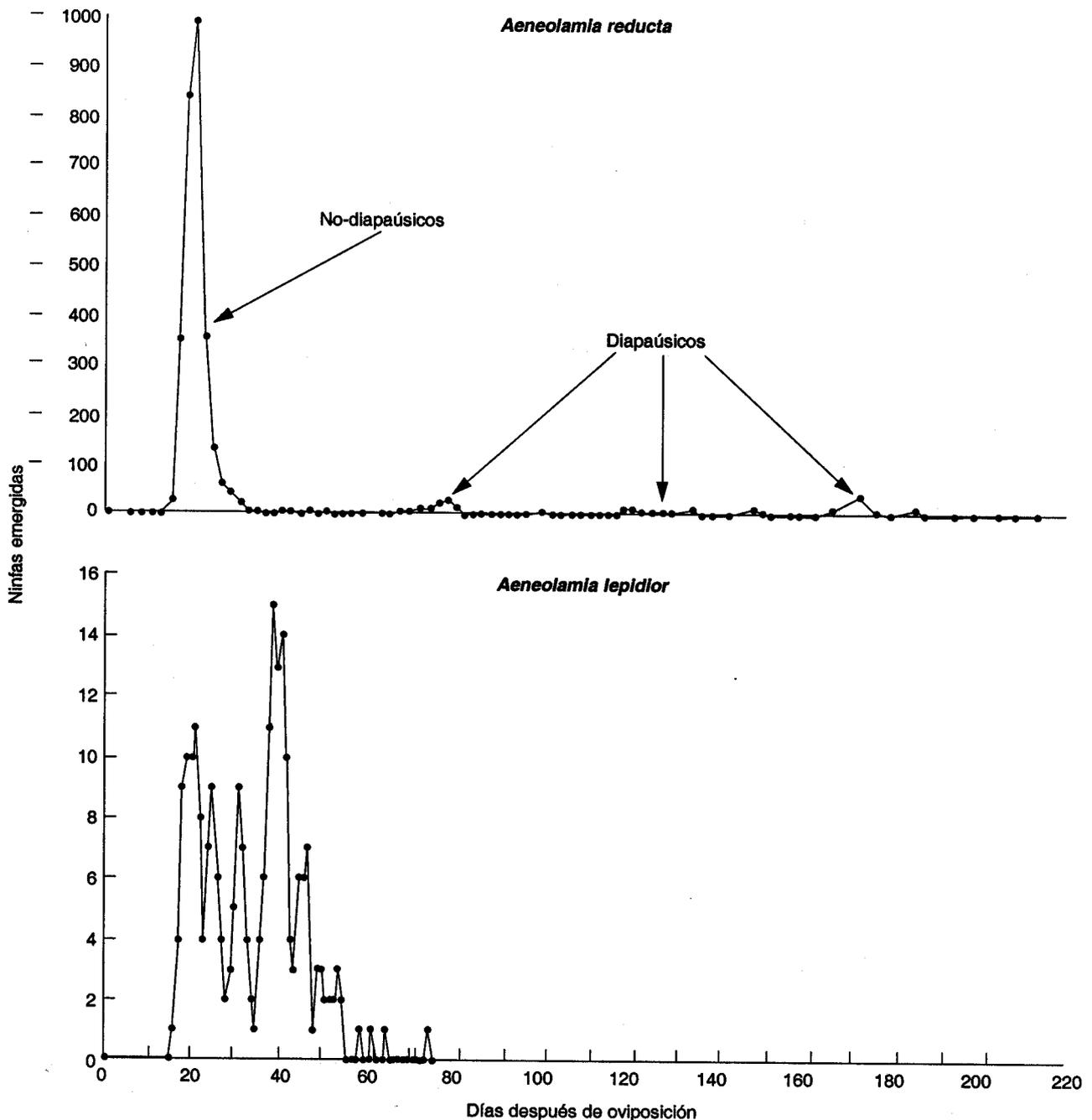


Figura 1. Patrón de eclosión de huevos (no. de ninfas emergidas y días de oviposición) de *Aeneolamia reducta* ( $n = 3248$ ) y *A. lepidior* ( $n = 237$ ) en la región Caribe de Colombia.

10 y 25 días. En los huevos sometidos con cero sequía, 5, y 10 días de sequía se presentó una mortalidad promedio de 27.1%, en comparación con 58.8% para los huevos con 25 y 50 días de sequía. No se observaron diferencias en la duración de diapausa con base en la duración de la sequía (Cuadro 4). El desarrollo promedio varió entre 103 y 119 días.

**Cambios estacionales en la diapausa.** Bajo las condiciones de campo en el cuarto estudio ocurrió una baja presencia de huevos diapaúsicos en

*A. reducta* (Cuadro 5). La incidencia de diapausa en huevos puestos entre mayo y octubre varió desde 0% hasta 9%, siendo en total de 1.4% huevos diapaúsicos. Se debe señalar que las últimas dos generaciones de los adultos al final de la estación no se incluyen en este estudio (Peck et al., 2002).

#### Ciclo de vida

En pasturas de colosuana (*B. pertusa*) en la Costa Caribe de Colombia, *A. reducta* presentó un ciclo de

Cuadro 3. Duración  $\pm$  error estándar (días) de los estados de desarrollo de huevos de *Aeneolamia reducta* (todos no-diapaúsicos) y *A. lepidior* (diapaúsicos y no-diapaúsicos), región Caribe de Colombia.

Especie		Estado de desarrollo				
		S1	S2	S3	S4	S1-S4
<i>A. reducta</i>	Promedio	5.7 $\pm$ 0.06 c*	1.6 $\pm$ 0.10 a	4.1 $\pm$ 0.09 b	4.4 $\pm$ 0.07 b	15.8 $\pm$ 0.12
	Rango	(5.0-8.0)	(0-8.0)	(0-5.0)	(3.0-7.5)	(15.0-22.0)
	n	92	91	88	86	86
<i>A. lepidior</i>	Promedio	5.7 $\pm$ 0.05 c	14.9 $\pm$ 0.67	2.6 $\pm$ 0.07 a	4.4 $\pm$ 0.04 b	27.7 $\pm$ 0.70 d
	Rango	(4-10)	(1-60)	(1-8)	(1-8)	(13-75)
	n	336	336	336	336	336

\* Los promedios en cada especie seguidos de letras iguales no difieren en forma significativa ( $P < 0.05$ ), según la prueba de Tukey-Kramer.

Cuadro 4. Efecto del largo del período de sequía sobre la mortalidad y la duración de la diapausa entre huevos diapaúsicos de *Aeneolamia reducta*, región Caribe de Colombia.

Mortalidad y diapausa	Días de sequía <sup>a</sup>				
	0	5	10	25	50
Mortalidad (%)	20.8	34.4	28.3	56.6	61.2
No. de huevos	48	32	53	53	49
Días hasta eclosión	107	98.7	106.7	112.0	115.1
No. de huevos	38	21	38	23	19

a. Los tratamientos se iniciaron con huevos de 31 días de edad y después del período de sequía se pusieron bajo condiciones de 100% de humedad relativa. Los promedios no se compararon por falta de repeticiones.

Cuadro 5. Incidencia de huevos no-diapaúsicos y duración de desarrollo de *Aeneolamia reducta* en los departamentos de Córdoba y Sucre, región Caribe de Colombia, 1998.

Mes	Promedio no-diapaúsicos (%) <sup>a</sup>		Promedio días hasta eclosión de todos los huevos <sup>a</sup>		Huevos (no.)	
	Córdoba	Sucre	Córdoba	Sucre	Córdoba	Sucre
Mayo	—	92.0	—	28.8	—	373
Julio	99.6	97.8	19.1	18.4	560	1365
Agosto	99.9	100.0	16.3	15.2	924	628
Octubre	—	100.0	—	16.3	—	1767

a. Promedios basados en grupos de hembras ovipositando (1-6 dependiendo de la disponibilidad en el campo y éxito de oviposición). El número de huevos obtenidos por grupo varió entre 82 y 258 en Córdoba y entre 73 y 467 en Sucre.

vida de 45.2 días distribuidos en 15.8 días para la fase del huevo, 26.1 días para la fase ninfal y 6.6 días para la fase adulto (Cuadro 6). En pasturas de guinea (*P. maximum*), *A. lepidior* presentó un ciclo de vida entre 52.7 y 56.3 días, dependiendo de cómo se clasifican los huevos no-diapaúsicos, dividido en un

promedio de 14.1/17.7 días para la fase de huevo, 35.4 para la fase ninfal y 6.3 para la fase adulto.

## Discusión

La nueva información obtenida sobre los hábitos y la biología de *A. lepidior* y *A. reducta* fortalece ciertos patrones exhibidos por el complejo salivazo de los pastos. (1) La masa de espuma de las ninfas es característica del grupo. Esta se forma de tres componentes: secreciones de mucopolisacáridos de los tubos de Malpighi (Marshall y Marshall, 1966), productos excretados, y burbujas agregadas mediante movimientos del abdomen. Se sabe que esta masa protege la ninfa contra enemigos naturales, temperaturas altas y desecación (Whittaker, 1970). (2) El último instar tiende a construir una masa de espuma especial; se postula que esta 'masa de transformación' vacía facilita la transformación al estado adulto, ofreciendo al teneral una defensa mientras completa el proceso de esclerotización. (3) La autohemorragia y los colores aposemáticos de los adultos son caracteres que tienen en común (sinapomórfico) todas las especies de la familia Cercopidae, mas no las demás familias de la superfamilia (Aphrophoridae, Clastopteridae, Machaerotidae). Aunque todavía no se ha determinado el mecanismo de la sangre como defensa, probablemente sirve para detener un ataque y proveer al insecto la oportunidad de escapar mediante su capacidad de brincar y volar (Peck, 2000). (4) Ambas especies (*A. lepidior* y *A. reducta*) son oligófagos y utilizan como hospederos otras gramíneas asociadas con pastos (Cuadros 7 y 8). En general, las ninfas y los adultos de los cercópidos asociados con gramíneas se alimentan del xilema (Byers y Wells, 1966; Crews et al., 1998; Malone et al., 1999). Debido a que el xilema no cambia tanto como otros tejidos de la planta y representa una fuente relativamente constante de alimentación (Raven, 1983), el salivazo puede utilizar muchas especies de gramíneas. Además, el salivazo y

Cuadro 6. Resumen del ciclo de vida de *Aeneolamia lepidior* y *A. reducta* en pastos de la región Caribe de Colombia.

Estado de vida	Estado de desarrollo	Duración (días)	
		<i>A. lepidior</i> <sup>a</sup>	<i>A. reducta</i>
Huevo	S1	5.2/5.4	5.7
	S2	2.2/5.5	1.6
	S3	2.4/2.5	4.1
	S4	4.3/4.4	4.4
	S1-S4	14.1/17.7 <sup>b</sup>	15.8 <sup>b</sup>
Ninfa	Instar I	6.6	5.9
	Instar II	7.3	5.4
	Instar III	6.7	5.3
	Instar IV	6.7	4.8
	Instar V	8.2	4.5
	Instar I-V	35.4	26.1
Adulto	Precópula		0.6
	Preoviposición		1.4
	Longevidad	6.3	3.2 <sup>c</sup>
Ciclo de vida		52.7/56.3	45.2

- a. Ciclo de vida calculado en dos maneras según clasificación de los huevos no-diapaúsicos como fase S2 ≤ 4 días, o fase total < 30 días.  
 b. Los huevos diapaúsicos se extendieron hasta 75 días para *A. lepidior* y 206 días para *A. reducta*.  
 c. Calculado como la mitad de la longevidad promedio de los adultos.

Cuadro 7. Plantas hospederas conocidas de *Aeneolamia reducta*.

Hospedero	Hospedero
<i>Andropogon condensatus</i>	<i>Melinis minutiflora</i>
<i>Andropogon</i> sp.	<i>Oryza sativa</i>
<i>Axonopus aureus</i>	<i>Panicum maximum</i>
<i>Bothriochloa pertusa</i>	<i>P. purpurascens</i>
<i>Brachiaria decumbens</i>	<i>Paspalum conjugatum</i>
<i>B. dictyoneura</i>	<i>P. fasciculatum</i>
<i>B. humidicola</i>	<i>P. fimbriatum</i>
<i>B. ruziense</i>	<i>Rhynchelytrum roseum</i>
<i>Cymbopogon citratus</i>	<i>Saccharum officinarum</i>
<i>Cynodon dactylon</i>	<i>S. sinense</i>
<i>Dichanthium aristatum</i>	<i>Stenotaphrum secundatum</i>
<i>Diectomis fastigiata</i>	<i>Trachypogon</i> sp.
<i>Digitaria horizontalis</i>	<i>Tricholaena rosea</i>
<i>D. decumbens</i>	<i>Zea mays</i>
<i>Leptochloa virgata</i>	

FUENTES: Arango y Calderón, 1981; Bedoya et al., 1983; Barrientos, 1986; V. Thompson, Roosevelt University, comunicación personal.

Cuadro 8. Plantas hospederas conocidas de *Aeneolamia lepidior*.

Hospedero	Hospedero
<i>Andropogon bicomis</i>	<i>Paspalum conjugatum</i>
<i>Brachiaria</i> sp.	<i>P. virgatum</i>
<i>Digitaria</i> sp.	<i>Saccharum officinarum</i>
<i>Panicum grande</i>	<i>Tripsacum laxum</i>
<i>P. maximum</i>	<i>Zea mays</i>
<i>P. purpurascens</i>	

FUENTES: Guagliumi, 1956; Arango y Calderón, 1981; Bedoya et al., 1983; Barrientos, 1986.

en general los insectos de la familia Cercopidae tienen una alta preferencia por gramíneas con capacidad para la fijación asociativa de nitrógeno, como son la mayoría de los pastos mejorados de origen africano; estos hospederos probablemente ofrecen un recurso constante y alto en nitrógeno orgánico (Thompson, 1994).

La duración de la fase ninfal observada en estos estudios para *A. reducta* y *A. lepidior* caen dentro del rango de variación ya conocido para el género (23-44 días). En general, parece que *Aeneolamia* tiene una fase ninfal más breve que los demás géneros, posiblemente debido a su menor tamaño. *Deois* tiene una fase ninfal de 49 días, *Mahanarva* de 44 días, *Prosapia* entre 23 y 62 días y *Zulia* entre 38 y 45 días. Conjuntamente con un período de oviposición muy breve, el rápido desarrollo permite la ocurrencia hasta de seis generaciones cada año durante la corta estación lluviosa de la Costa Caribe de Colombia (Peck et al., 2002).

Para las especies del salivazo estudiadas hasta la fecha, hay una alta variación intra e interespecífica en los sitios de oviposición. En su mayoría, las especies del género *Aeneolamia* ovipositan en el suelo. Es posible que éste sea el sitio que ofrece más protección contra enemigos oportunistas, como hormigas, y contra el pisoteo y pastoreo de los animales, particularmente en regiones como la Costa Caribe de Colombia, donde el insecto presenta un período largo de diapausa debido a la estación seca extendida y definida. Sin embargo, el sitio de oviposición parece ser una

preferencia y no una necesidad de las especies, ya que también es posible observar oviposición en otros sustratos como la hojarasca y sobre la planta misma.

En comparación con otras especies estudiadas del salivazo, *A. reducta* muestra una biología reproductiva bastante precoz. *Deois* y *Prosapia* tienen períodos de precópula que se miden en días y no en horas, como en *A. reducta*. De la misma manera, *A. flavilatera* demora 2 ó 3 días en preoviposición, *D. incompleta* 3.5 días, *trifissa* 2.3 días y el género *Prosapia* entre 5 y 14 días. La tasa de fecundidad es de la misma magnitud que en otras especies de *Aeneolamia* y el resto del complejo salivazo. Para aumentar la precisión de las medidas sobre estos componentes de la biología reproductiva, se recomienda desarrollar métodos alternativos que simulen mejor las condiciones naturales del insecto.

Hasta ahora, *A. lepidior* ha sido considerada como una especie que no presenta diapausa en los huevos (Guagliumi, 1956). Aunque en estos estudios no se observó diapausa, esta especie sí tiene un desarrollo detenido y el patrón de eclosión es parecido al documentado en *P. plagiata* (Distant) (Peck, 1996). La caracterización de este tipo de quiescencia y cómo *A. lepidior* sincroniza su ciclo de vida con la estacionalidad dependerán de futuros estudios.

Para sobrevivir, los huevos diapaúsicos de *A. reducta* tienen que soportar entre 2 y 4 meses de sequía típica en la Costa Caribe de Colombia. Aunque sufrieron una mortalidad de 61% debido a 50 días de sequía, es posible que en el campo estos huevos sobrevivan este período prolongado, si: (1) la sequía no es tan severa como en condiciones de laboratorio o (2) el manipuleo de los huevos durante los estudios de alguna manera comprometieron su resistencia a la sequía.

Los cuatro grupos de huevos analizados en el departamento de Sucre por incidencia de diapausa representaron las primeras generaciones de *A. reducta* en este sitio. Los resultados de los estudios sobre fluctuación poblacional mostraron la existencia de dos generaciones más en noviembre y diciembre (Peck et al., 2002). No obstante, si no se incluyen las observaciones de los huevos de los últimos adultos antes de la estación seca, no es posible sacar conclusiones sobre la correspondencia entre estacionalidad y el síndrome de diapausa de *A. reducta*. Entre las generaciones 5 y 6 se esperaría encontrar una mayor incidencia de diapausa para que la especie sobreviviera durante la estación seca (Morales, 1993). Esta misma situación limita las conclusiones de los estudios realizados en el departamento de Córdoba, donde no se detectó la presencia de adultos después de septiembre de 1997.

## Conclusiones

De los resultados de estos estudios es posible concluir que:

- Los principales hospederos de *A. reducta* en la Costa Caribe de Colombia son *B. pertusa* (pasto colosuana), *B. ruzizensis*, *D. aristatum* (pasto angleton) y *P. fasciculatum* (granadilla); y los de *A. lepidior* son *Brachiaria* sp., *P. maximum* y *Paspalum conjugatum*.
- La fase ninfal de *A. reducta* sobre *B. pertusa* tiene un promedio de duración y un rango (entre paréntesis), en días, de: 26.1 (24-28) dividida en 5.9, 5.4, 5.3, 4.8 y 4.5 días para los instares I, II, III, IV y V, respectivamente. La fase ninfal de *A. lepidior* sobre *P. maximum* tiene un promedio de duración y un rango (entre paréntesis), en días, de: 35.4 (27-40) dividida en 6.6, 7.3, 6.7, 8.2 y 8.2 días para los instares I, II, III, IV y V, respectivamente.
- La longevidad promedio de los adultos de *A. reducta* es de 6.6 días y de *A. lepidior* es de 6.3 días, sobre los mismos hospederos. No se detectaron diferencias entre la longevidad de los sexos.
- *Aeneolamia reducta* y *A. lepidior* ponen la mayoría de los huevos (90% y 79.7%) sobre la superficie del suelo, pero también en hojarasca (8.2% y 5.7%) y lámina foliar (1.4% y 14.6%). No se observaron huevos introducidos en el tejido de la planta.
- Para *A. reducta*, el período de precópula observado fue de 0.6 días, el número promedio de cópulas fue de 1.4 veces en los primeros 3 días, la duración promedio de la cópula fue de 11.8 min, el período de preoviposición promedio fue de 1.4 días, la tasa de oviposición promedio fue de 12.4 huevos por día de oviposición activa y 7.5 por día de vida, y el promedio de fecundidad de vida fue de 42 huevos.
- Los huevos no-diapaúsicos de *A. reducta* tienen una duración, en promedio, de 15.8 días, divididos en 5.7, 1.6, 4.1 y 4.4 días para las fases S1, S2, S3 y S4, respectivamente. Los huevos de *A. lepidior* tienen una duración, en promedio, de 5.7, 14.9, 2.6 y 4.4 días en las fases S1 a S4; la fase S2 demora entre 1 y 60 días y representa huevos no-diapaúsicos y diapaúsicos.
- Se confirmó la presencia de la diapausa en *A. reducta* y se consiguió la primera evidencia para quiescencia o diapausa en *A. lepidior*. Los huevos diapaúsicos de *A. reducta* se detienen en la fase S2 y pueden eclosionar hasta 206 días después.

Logran sobrevivir al menos 50 días de sequía completa. Los huevos de *A. lepidior* pueden detenerse en la fase S2 para eclosionar hasta 75 días después; sin embargo, los huevos no-diapaúsicos y diapaúsicos no se distinguen por diferencias marcadas en la duración de la fase S2.

- El ciclo de vida total para *A. reducta* en *B. pertusa* de la Costa Caribe de Colombia es 45.2 días, dividido en 15.8 días en fase de huevo, 26.1 días en fase ninfal y 6.6 días en fase adulto. Para *A. lepidior*, el total es entre 52.7 y 56.3 días, divididos en 14.1 a 17.7 días para la fase de huevo, 35.4 para la fase ninfal y 6.3 para la fase adulto.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a N. Jiménez (C.I. Turipaná-Corpoica), C. Lascano (CIAT) y U. Castro por su apoyo y las facilidades brindadas para la realización de esta investigación; y al Grupo de Investigación sobre Bioecología y Manejo Integrado del Salivazo del CIAT por sus comentarios sobre el manuscrito.

En especial se agradece a la Organización de los Estados Americanos (OEA) por la beca otorgada a Daniel Peck durante el tiempo de trabajo de campo y estudio en laboratorio.

Este trabajo fue financiado principalmente por el Fondo Nacional de Ganado de Colombia dentro del Proyecto Alternativas para el Manejo Integrado del Mión de los Pastos en la Región Caribe, bajo la coordinación de N. Jiménez.

## Summary

To further characterize the grass-feeding spittlebug complex on the Caribbean Coast of Colombia, the biology and habits of *Aeneolamia reducta* (Lallemand) and *A. lepidior* (Fowler) were described. The duration of egg, nymph, and adult life stages were studied under controlled conditions, as well as certain components of reproductive biology such as oviposition site preferences, and observations on egg diapause. Confirmed hosts of *A. reducta* included *Bothriochloa pertusa* (colosuana), *Brachiaria ruziziensis*, *Dichanthium aristatum* (angleton), and *Panicum fasciculatum* (granadilla) while *A. lepidior* hosts were *Brachiaria* sp., *Panicum maximum*, and *Paspalum conjugatum*. The life cycle of *A. reducta* on *B. pertusa* was 45.2 days divided in 15.8, 26.1, and 6.6 days for eggs, nymphs, and adults, respectively. Egg diapause was confirmed, lasting up to 206 days and withstanding at least 50 days of drought. Oviposition sites were largely in the soil (90%) but occasionally on leaf litter (8.2%) or on the plant stem (1.4%). The life cycle of *A. lepidior* on

*P. maximum* was 52.7-56.3 days, divided in 14.1-17.7, 35.4, and 6.3 for the egg nymph and adult. Development was detained in some eggs, delaying eclosion up to 75 days, but there was no clear time demarcation between nondiapausing and diapausing eggs. Oviposition sites were largely in the soil (79.7%) but occasionally on leaf litter (5.7%) or on the plant stem (14.6%). These results not only strengthen our understanding of the patterns of variation in the biology and behavior of grass-feeding spittlebugs, but provide basic information useful for advancing pest management on the Caribbean Coast of Colombia.

## Referencias

- Arango S., G. y Calderón C., M. 1981. Biología y hábitos de *Zulia colombiana* (Lallemand), plaga del pasto *Brachiaria* spp. Rev. Colomb. Entomol. 7:3-11.
- Barrientos, A. 1986. Fluctuación de *Aeneolamia varia* en pasturas de *Brachiaria decumbens*. Pasturas Tropicales 8(2):10-13.
- Bedoya, J. A.; Monsalve, D.; y Orozco, J. 1983. Estudio preliminar del pasto colosuana *Bothriochloa pertusa* (L.) Camus en la zona occidental de la Región Caribe. Tesis. Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia, Departamento de Nutrición, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 88 p.
- Byers, R. A. y Wells, H. D. 1966. Phytotoxemia of Coastal bermudagrass caused by the two-lined spittlebug, *Prosapia bicincta* (Homoptera: Cercopidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 59:1067-1071.
- Crews, L. J.; McCully, M. E.; Canny, M. J.; Huang, C. X.; y Ling, L. E. C. 1998. Xylem feeding by spittlebug nymphs: Some observations by optical and cryo-scanning electron microscopy. Am. J. Bot. 85:449-460.
- Fewkes, D. W. 1969. The biology of sugar cane froghoppers. En: Williams, J. R.; Metcalfe, J. R.; Mungomery, R. W.; y Mathes, R. (eds.). Pests of sugar cane. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos. p. 283-307.
- Guagliumi, P. 1956. Contribuciones al estudio de la candelilla de las gramíneas en Venezuela. II. Los cercópidos causantes de la candelilla. *A. reducta montana* Fennah, *A. lepidior* (Fowl.). Agron. Trop. 6(3):123-133.
- Jiménez G., J. A. 1978. Estudios tendientes a establecer el control integrado de las salivitas de los pastos. Rev. Colomb. Entomol. 4:19-33.
- Lapointe, S. L.; Sotelo, G.; y Arango, G. 1989. Improved technique for rearing spittlebugs (Homoptera: Cercopidae). J. Econ. Entomol. 82:1764-1766.
- Malone, M.; Watson, R.; y Pritchard, J. 1999. The spittlebug *Philaenus spumarius* feeds from mature xylem at the full hydraulic tension of the transpiration stream. New Phytol. 143:261-271.

- Marshall, A. T. y Marshall, P. M. 1966. The life history of a tube-dwelling cercopid: *Machaerota coronata* Maa (Homoptera: Macherotidae). Proc. Roy. Entomol. Soc. 41:17-20.
- Morales, J. 1993. Egg diapause and pest management of *Aeneolamia varia* (Homoptera: Cercopidae) in Venezuela. Environ. Entomol. 22(5):1092-1095.
- Oomen, P. A. 1975. A population study of the spittle bugs *Aeneolamia occidentalis* (Walk.) and *Prosapia simulans* (Walk.) (Homoptera: Cercopidae) in Mexican pangola pastures. Z. Angew. Entomol. 79:225-238.
- Peck, D. C. 1996. The association of spittlebugs with grasslands: Ecology of *Prosapia* in upland dairy pastures of Costa Rica. Tesis de Doctorado, Departamento de Entomología, Cornell University, Ithaca, E.U. 234 p.
- \_\_\_\_\_. 2000. Reflex bleeding in froghoppers (Homoptera: Cercopidae): Variation in behavior and taxonomic distribution. Ann. Entomol. Soc. Am. 93:1186-1194.
- \_\_\_\_\_. 2001. Diversidad y distribución geográfica del salivazo (Homoptera: Cercopidae) asociado con gramíneas en Colombia y Ecuador. Rev. Colomb. Entomol. 27(3/4):129-136.
- \_\_\_\_\_. 2002. Distribución y reconocimiento del salivazo de los pastos (Homoptera: Cercopidae) en la Costa Caribe de Colombia. Pasturas Tropicales 24(1): 4-15.
- \_\_\_\_\_; Pérez, A. M.; Medina, J. W.; Rojas, J.; y Barrios, M. 2002. Fluctuación poblacional y enemigos naturales de *Aeneolamia reducta* en la Costa Caribe de Colombia. Pasturas Tropicales 24(1):27-38.
- Ramos, I. M. 1976. Biología da cigarrinha-das-pastagens *Zulia entreriana* (Berg, 1879) (Homoptera; Cercopidae). Tesis de Maestría. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ), Piracicaba, Brasil. 72 p.
- Raven, J. A. 1983. Phytophages of xylem and phloem: A comparison of animal and plant sap-feeders. Adv. Ecol. Res. 13:135-234.
- Thompson, V. 1994. Spittlebug indicators of nitrogen-fixing plants. Ecol. Entomol. 19:391-398.
- Whittaker, J. B. 1970. Cercopid spittle as a microhabitat. Oikos 21:59-64.