

Efecto de la ceniza del Volcán Irazú (Costa Rica) en algunos insectos

por

Alvaro Wille*

y

Gilbert Fuentes*

(Recibido para su publicación el 14 de mayo de 1975)

ABSTRACT: A study of the 1963-1965 eruptions of the Irazú volcano (Costa Rica) showed that the ashes altered the ecological conditions of a great number of insects. Experiments suggest a mechanical action of the abrasive particles on the epicuticle, making it permeable, and thus accelerating dehydration. Other insects, such as the honey bee (*Apis mellifera*), were not affected externally but through the ingestion of ash-contaminated nectar and by the massive destruction of the vegetation on which they depended. Great destruction of bee populations was observed during 1964 and 1965-66 in the San José area. On the other hand, the volcanic ash apparently favored other insects, especially those protected by a waxy secretion, and by the possible elimination of their natural enemies, to such proportions that they became pests of economic significance.

La más reciente actividad eruptiva del volcán Irazú comenzó el 13 de marzo de 1963 y terminó el 10 de febrero de 1965. Durante casi dos años el volcán lanzó la mayor parte de las cenizas sobre una zona de aproximadamente 50 km desde el cráter hacia el oeste.

El propósito de este estudio fue investigar el efecto externo de la ceniza en varios insectos, así como los trastornos que les pudiera causar la ingestión de partículas volcánicas con los alimentos. Además, se trató de determinar las causas por las cuales ciertos insectos son aparentemente tolerantes a los efectos de la ceniza volcánica, o por qué sus poblaciones se vieron favorecidas por la misma.

Las observaciones se llevaron a cabo antes, durante y después de la última actividad eruptiva del Volcán Irazú.

Según MURATA *et al.* (11), la composición química promedio de la ceniza del Volcán Irazú, dada en porcentaje por peso, era la siguiente: SiO₂ (54.9),

* Entomología, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica.

Al_2O_3 (17.0), Fe_2O_3 (2.7), FeO (4.6), MgO (5.5), CaO (7.8), Na_2O (3.4), K_2O (2.1), H_2O^- (0.14), H_2O^+ (0.20), TiO_2 (0.99), P_2O_5 (0.43), MnO (0.14). Como se puede observar, por su composición química las cenizas se pueden clasificar petrológicamente como andesitas basálticas. También tenían grandes cantidades de roca pulverizada de las paredes del cráter, lo mismo que fragmentos de escoria y pómez. Los fragmentos eran tanto angulares como redondeados y poseían fenocristales de feldespatos, piroxenos y olivinos en proporciones variables.

En las erupciones típicas, las partículas más finas (menores de 1 mm de diámetro) eran fácilmente acarreadas por el viento, mientras que las más ordinarias volvían a caer dentro del cráter, donde a la vez sufrían una fragmentación más fina. La repetición continua de este proceso, convertía al volcán en una verdadera máquina trituradora para hacer polvo fino cuyas partículas oscilaban entre 56 y 830 μm . La progresiva pulverización de las rocas de las paredes del cráter agrandó su diámetro de 200 a 525 m.

Las erupciones más intensas y frecuentes se presentaron en diciembre de 1963 y enero de 1964, lo cual coincidió con el inicio de la época seca y fuertes vientos que lanzaron enormes cantidades de escorias a grandes distancias. En la primera semana de enero de 1964, hubo "lluvias" de ceniza en la ciudad de San José de hasta 500 g por $m^2/día$, las cuales llegaron hasta Matapalo, en la costa del Pacífico, y al lago de Nicaragua, a 220 y 180 km, respectivamente, al noroeste del cráter. El equipo de limpieza de la Municipalidad de San José recogió de las calles de la ciudad en esos dos meses, en una área aproximada a 11 km^2 , un total de 26,000 toneladas de ceniza (11).

EFFECTO EXTERNO DE LA CENIZA VOLCANICA EN LOS INSECTOS

Varios tipos de polvos, aparentemente inofensivos, pueden causar una alta mortalidad cuando se aplican a algunos insectos. ZACHER y KUNIKE (26) fueron los primeros que trataron de explicar dicho fenómeno, pues suponían que los polvos absorbían la humedad a través de la cutícula.

Un problema muy crítico en la supervivencia de los insectos es su tamaño. Como es sabido, un cuerpo pequeño presenta una superficie mucho más grande en relación con su volumen que en el caso de un cuerpo de mayor tamaño, el que tendría una superficie relativa menor. Esto quiere decir que los insectos tienden a deshidratarse más fácilmente que los animales grandes.

La epicutícula del tegumento de los insectos, que es una capa sumamente delgada (de 0.1 a 0.5 μ), está compuesta por cadenas largas de hidrocarburos, ésteres de ácidos grasos y alcoholes, y es la que los protege contra la deshidratación. Esta capa se encuentra sobre la exocutícula, la cual es mucho más gruesa y químicamente compleja, pues está formada por varios tipos de quitinas, proteínas y polifenoles (4, 16). De hecho, varios polvos se han usado para rasgar la epicutícula y acelerar la acción de insecticidas de contacto. Entre estos compuestos se puede citar el hollín, cenizas de madera, carbón activado, óxidos y

carbonatos de magnesio y calcio, sílice y óxido de aluminio finamente molido (17).

WIGGLESWORTH (18, 21) demostró que el chinche bebe-sangre (*Rhodnius prolixus*), si es obligado a caminar sobre una superficie espolvoreada con Al_2O_3 finamente molido, se deshidrata en un día a causa del rasgamiento de la capa de lipoides de la epicutícula. El mismo autor demostró que la pérdida de agua por parte de insectos que tienen hábitos subterráneos, es proporcional al número de rasgaduras de la epicutícula (19).

Para investigar el efecto de la ceniza volcánica sobre la epicutícula, se llevó a cabo los siguientes experimentos:

- 1) Se roció con cenizas volcánicas a tres crisálidas de lepidópteros, mientras que a otras tres se las mantuvo en un ambiente artificialmente seco (55% de humedad relativa), pero sin contaminación con cenizas. En el primer caso las crisálidas murieron, mientras que en el segundo llegaron a sobrevivir hasta la emergencia del adulto.
- 2) Se frotó con ceniza a 15 chapulines o saltamontes (*Locustidae*); un grupo estaba instalado en un ambiente "seco" (55% de humedad relativa); otro en uno húmedo (75% de humedad relativa), y un tercer grupo, formado por 5 chapulines del ambiente húmedo y 5 del seco, se dejó sin tratar como testigo. El experimento duró 3 días y se obtuvieron los siguientes resultados de mortalidad (Cuadro 1), que fueron ajustados por medio de la fórmula de Abbot, esto es:

$$P = \frac{P^1 - C}{100 - C} \times 100$$

en donde P = % mortalidad corregida

P^1 = % mortalidad actual

C = % mortalidad del testigo

No hubo diferencias entre el porcentaje de mortalidad ajustada del grupo testigo y del tratamiento procedente de ambiente húmedo, mientras que la del grupo procedente de ambiente seco fue de 50%, por lo tanto superó a los otros dos en una mortalidad del 50%.

Hay que hacer notar que se tuvo el cuidado de que la comida no se contaminara con la ceniza, para poder concluir que la muerte se debió únicamente al efecto externo de la misma.

- 3) El último experimento se llevó a cabo con 175 moscas del Mediterráneo (*Ceratitis capitata*). Estas fueron colocadas en jaulas de 1 m de alto, por

0.50 m \times 0.80 m y se les aplicó diariamente 50 g de ceniza por aspersión en forma uniforme. Se puso 35 moscas en ambiente húmedo (75% de humedad relativa) y otras 35 en el ambiente "normal" del laboratorio (65% de humedad relativa), además de sus respectivos testigos (35 para cada uno). Otro tratamiento (con 35 moscas) consistió en poner una delgadísima capa de ceniza en el piso de la jaula, sin aplicar ceniza por aspersión.

Los puparios de las moscas del Mediterráneo se colocaron en las jaulas y se les comenzó a aplicar la ceniza a los tres días de emerger el adulto. A los 7 días de estar sufriendo esta "lluvia" murieron 32 moscas del ambiente "normal" del laboratorio y 25 del ambiente húmedo. Esto sugiere que en realidad la muerte se produjo por deshidratación, ya que en ambos casos, tanto el alimento como el agua estaban libres de contaminación por ceniza. En los grupos de testigos hubo una mortalidad del 10%.

Los resultados obtenidos con las moscas que se mantuvieron con el piso cubierto por una capa delgada de ceniza, fueron análogos a los anteriores. Esto parece sugerir que el simple hecho de caminar sobre la ceniza fue determinante para que la epicutícula fuera afectada.

CUADRO 1

Efecto de la ceniza volcánica en Saltamontes (Locustidae) en dos gradientes de humedad

	Insectos vivos inicialmente	Insectos muertos	P ¹	P
Testigo	10	2	20	0
Tratados procedentes de ambiente seco	10	6	60	50
Tratados procedentes de ambiente húmedo	5	1	20	0

POSIBLES FORMAS EN QUE LA CENIZA VOLCANICA PUEDE AFECTAR LA EPICUTICULA DE LOS INSECTOS

La ceniza volcánica puede actuar sobre la epicutícula de los insectos en tres formas: 1) si la capa de lipoides de la cutícula es suficientemente variable, como en el caso de las cucarachas, la ceniza fina podría absorber gran parte de los lipoides y causar una pérdida rápida de humedad; 2) en aquellos insectos cuyos lipoides tengan un alto punto de fusión, el posible efecto de la ceniza se

puede atribuir a una acción netamente mecánica o abrasiva. Esto se basa en el hecho de que los polvos no absorben lipoides con un alto punto de fusión.

Los experimentos con los saltamontes, crisálidas y moscas del Mediterráneo sugieren efectos mecánicos de los polvos sobre la epicutícula. También es posible que la ceniza fina pueda causar cierta molestia en algunos insectos, y éstos al rascarse contribuyan más rápidamente al rompimiento de la epicutícula, como lo demostró WIGGLESWORTH (18, 21) con *Rhodnius prolixus*. En el experimento con los saltamontes se observó que varios de ellos efectuaban movimientos con las patas que sugerían estar rascándose.

No se puede descartar tampoco la posibilidad de que ciertos tipos de cenizas volcánicas contengan algún disolvente de sustancias lipoides, en cuyo caso destruiría la epicutícula, haciendo al insecto permeable al agua. Es interesante mencionar que, según MURATA *et al.* (11), el principal constituyente soluble en agua en las cenizas del Irazú era el SO_3 . También en la ceniza colectada en San José se encontró, pero en cantidad mucho menor, H_2SO_4 y Cl.

EFECTO DE LA CENIZA VOLCANICA EN LAS POBLACIONES DE ABEJAS Y AVISPAS EN LA VECINDAD DE SAN JOSE

Se colectó abejas y avispas durante los meses de julio y agosto de 1962; junio a agosto de 1963; y julio de 1964. Después se siguió colectando regularmente durante 1965 y 1966 para completar el estudio de las poblaciones de estos himenópteros. La primera colección fue hecha antes de las erupciones (1962) y la segunda, pocos meses después de iniciadas.

Las poblaciones de estos insectos durante junio-agosto de 1963 no mostraron claramente ningún efecto en el caso de las abejas solitarias, mientras que los Melipónidos y las avispas Políbidas ya no eran tan abundantes como en 1962. En 1964, después de unos 15 meses de erupciones, las poblaciones de éstos y otros insectos, fueron enormemente afectadas.

Las abejas *Chilicola* aumentaron su población en una forma muy evidente. Es posible que esto se deba a que ellas necesitan las pequeñas ramas huecas de los árboles de poró (*Erythrina*) para anidar. Como es sabido, estos árboles murieron en su mayoría en la zona afectada por la ceniza, con el resultado de un aumento potencial de lugares apropiados para que las *Chilicola* anidaran (ramas secas y huecas). Además de esto, las flores de las solanáceas en que colectan las *Chilicola* tienen las corolas hacia abajo y por lo tanto no se llenaron de ceniza.

La mayoría de las abejas estudiadas, así como también las avispas, disminuyeron en su población en forma muy evidente; algunas especies desaparecieron totalmente en el área afectada durante 1964. Esto se podría explicar parcialmente por el hecho que la mayoría de las abejas solitarias hacen sus nidos en el suelo, en donde están más expuestas a la acción contaminante y mecánica de la ceniza. Sin embargo, los nidos localizados en los huecos de los árboles, como es el caso de las abejas Meliponini, no eran fácilmente contaminados, y a

pesar de esto sus poblaciones disminuyeron considerablemente. Según las observaciones del Sr. Enrique Orozco (comunicación personal), otra posible causa en la disminución de las poblaciones de ciertas especies de abejas podría ser la muerte prematura de flores acampanadas, tales como el churrystate (*Ipomoea* sp.), que es una convolvulácea muy abundante en el área y que casualmente florece en los meses en que cayó la mayor cantidad de cenizas.

Otro factor importante es la contaminación de las flores, pues las abejas ingirieron relativamente grandes cantidades de ceniza, que les afectó el tracto digestivo, como se explica más adelante en el caso de *Apis mellifera*. Sin embargo, se notó que algunas especies aparentemente eran tolerantes al efecto de la ceniza. Esto sucedió con una especie de *Neocorynura* que anida en la Ciudad Universitaria; los nidos de dicha especie fueron encontrados por el Dr. William Ramírez sumamente contaminados por la ceniza (comunicación personal).

A continuación se muestra las fluctuaciones en las poblaciones de algunas abejas y avispas que eran muy abundantes en el Valle Central. La cantidad relativa que se indica está basada en la experiencia del primer autor.

CUADRO 2

Fluctuaciones en las poblaciones de algunas abejas y avispas a consecuencia de las cenizas volcánicas

INSECTO	1962	1964	1965-66
<i>Apis mellifera</i>	muy abundante	poco abundante	muy abundante
<i>Chilicola</i> sp.	poco abundante	abundante	abundante
<i>Colletes</i> sp.	muy abundante	ausente	muy abundante
<i>Neocorynura pubescens</i>	poco abundante	ausente	poco abundante
<i>Neocorynura</i> sp.	poco abundante	poco abundante	poco abundante
<i>Pseudoaugochloropsis</i> sp.	abundante	ausente	abundante
<i>Pseudoaugochloropsis costaricensis</i>	poco abundante	ausente	poco abundante
<i>Pseudopanurgus</i> sp.	abundante	poco abundante	?
<i>Exomalopsis</i> sp.	abundante	ausente	abundante
<i>Thygater analis</i>	abundante	abundante	abundante
<i>Eulaema</i> sp.	poco abundante	ausente	poco abundante
<i>Euglossa</i> sp.	poco abundante	ausente	poco abundante
<i>Bombus mexicanus</i>	abundante	ausente	abundante
<i>Trigona cupira</i>	muy abundante	poco abundante	abundante
<i>Trigona corvina</i>	muy abundante	poco abundante	poco abundante
<i>Trigona jaty</i>	abundante	poco abundante	poco abundante
Polybiinae (avispas)	muy abundante	ausente	muy abundante

Las observaciones realizadas en años posteriores a 1966 han indicado que las poblaciones se han normalizado y la situación ahora es similar a la que prevalecía en 1962.

EFECTO INTERNO DE LA CENIZA VOLCANICA EN LOS INSECTOS

El posible efecto interno lógicamente sería consecuencia de la ingestión de partículas de ceniza, como podría ser el desgarramiento del epitelio del ventrículo por las partículas abrasivas, sobre todo en aquellos insectos que no tienen membrana peritrófica. No se puede descartar tampoco la posibilidad de un efecto químico o fisiológico en el aparato digestivo del insecto. La única evidencia que tenemos sobre dicho efecto es en el caso de las abejas, sobre todo la abeja doméstica, *Apis mellifera*. Se disectó 75 abejas y se encontró cantidades apreciables de ceniza dentro de su sistema digestivo. Es interesante anotar que las abejas estudiadas no podían evacuar las materias fecales, ya que el recto se encontraba anormalmente distendido y repleto de material de desecho. Esto parece sugerir que la ceniza afectó los movimientos peristálticos del intestino, impidiendo evacuarlo normalmente.

En la mayoría de las abejas domésticas, el saco del veneno se encontraba endurecido y de color ámbar. Este estado patológico indudablemente fue causado por la ceniza volcánica. Además, ocurrió un interesante cambio en el comportamiento de estas abejas, su notoria baja agresividad. Esto se debe, como se apuntó anteriormente, al endurecimiento que sufrió el saco del veneno, lo cual les impide emplear la ponzoña para atacar.

También la ceniza afectó a las crías de *A. mellifera*, ya que las obreras colectoras regresaban con mucha ceniza adherida en sus pelos y de esta manera contaminaban el polen de la cámara de cría.

TOLERANCIA DE CIERTOS INSECTOS A LA ACCION DE LA CENIZA VOLCANICA

Para probar la tolerancia natural de algunos insectos a la acción de la ceniza, por varios meses se mantuvo en el laboratorio una colonia de la cochinilla harinosa del cafeto (*Planococcus citri*) sobre cafetos de un año de edad y brotes de papa cultivada en la oscuridad. A estas cochinillas se les aplicó ceniza por aspersión y se observó que casi no fueron afectadas, excepto las formas jóvenes que encontraron en la ceniza un obstáculo para movilizarse. Sin embargo, en condiciones de campo es un hecho conocido que la diseminación de las formas juveniles se lleva a cabo, en parte, por hormigas, las cuales estaban ausentes en el laboratorio.

El cultivo del cafeto fue muy afectado durante el período de precipitación de cenizas, tanto por el daño mecánico y químico, como por el incremento de plagas, debido en parte a la eliminación de sus enemigos naturales y también por el efecto de la sequía durante la estación seca. Los insectos que más daños causaron en el cafeto fueron el minador de la hoja (*Leucoptera coffella*), la cochinilla harinosa (*Planococcus citri*), y el ácaro o arañita roja (*Oligonychus yotibersi*), que redujeron la cosecha en un 30% y causaron pérdidas estimadas en más de 13 millones de dólares (9).

Las poblaciones de otros insectos del cafeto se incrementaron en forma poco usual, aunque no tuvieron la importancia económica de las mencionadas anteriormente, en especial las escamas (Coccidae), *Coccus viridis*, *Saissetia hemisphaerica*, *S. oleae*, y el áfido *Toxoptera aurantii*.

El pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum*) fue severamente atacado en 1965-66, en las regiones de Coronado, Rancho Redondo, Llano Grande de Cartago y parte norte de Tres Ríos, por el cercópido *Prosapia distantii*, conocido vulgarmente como "baba de culebra". Hasta el presente sigue siendo un problema de importancia económica para los ganaderos de lecherías establecidas en aquellos lugares.

El áfido amarillo (*Sipha flava*) es un insecto que causa mucho daño a la caña de azúcar en Puerto Rico; sin embargo, en Costa Rica solamente en 1964-66 se incrementó su población a tal grado que alarmó a los agricultores de Grecia, Naranjo y Palmares.

POSIBLES EXPLICACIONES DE LA TOLERANCIA DE CIERTOS INSECTOS A LA CENIZA VOLCANICA

Para aquellos casos en que el insecto está protegido por secreciones de cera, como la cochinilla harinosa y las escamas, su explicación es aparentemente simple, el insecto en realidad no tiene contacto directo con la ceniza. Las observaciones realizadas hacen valedera esta hipótesis, pues el aumento de la población de estas plagas ha sido muy evidente sobre todo en café, cítricos y algunas plantas ornamentales. La población de cochinilla se incrementó también por la muerte de sus principales depredadores, los coccinélicos *Cryptolaemus montrouzieri*, y *Stethorus* sp.

El ácaro o arañita roja del cafeto, que vive en el haz de las hojas, secreta una telilla que recubre sus colonias. La ceniza, al depositarse sobre esta tela, le sirve de barrera defensiva contra el ataque de depredadores. También la capa de ceniza sobre las hojas favoreció al ácaro del cafeto al formar un microclima con humedad relativa más adecuada, ya que uno de los problemas mayores que afrontan estos arácnidos es la pérdida de humedad a causa de su pequeño tamaño. Estas son las posibles razones por las que el potencial biótico de la arañita roja se incrementó tanto durante la época de precipitación de ceniza.

El minador de la hoja vive alimentándose del parénquima y está protegido por la epidermis de la misma; cuando va a pupar emerge de la galería pero se recubre de un capullo de seda que en ese tiempo lo protegió de la ceniza. Además, sus principales parásitos son bracónidos (*Bucculatrixplex* sp.) y eulófidos (*Zagrammosoma* sp.). Estos microhimenópteros fácilmente podrían haber sido afectados por la ceniza, ya que las partículas de la misma eran muy grandes en relación con su tamaño. La misma explicación es válida para el caso de los áfidos, cuyos parásitos más importantes son pequeñísimas avispidas de la familia Aphidiidae (ej.: *Lysiphlebus testaceipes*). También se redujo

la población de los depredadores de los áfidos, como el coccinélido *Cycloneda sanguinea*, *Coleomegilla* sp., y el sírfido *Baccha* sp.

Como apunta LE PELLEY (10), un cafetal constituye un agroecosistema bastante estable, debido a que las plantas de café son perennes y crecen en condiciones que generalmente permiten una sucesión constante de generaciones de insectos. De ahí que la ceniza causó un desbalance entre depredadores, parásitos y presas.

Las ninfas de la "baba de culebra" se desarrollan cerca de las raíces de las gramíneas y están protegidas por una espuma que ellas secretan, la cual forma una barrera física contra la ceniza. Es muy probable que aún no se haya restablecido el equilibrio con sus enemigos naturales, *Anagrus* sp. (Mimaridae) y *Oligosita giraulti* (Trichogrammatidae), por lo cual actualmente sigue siendo un problema de importación en algunas fincas que pastorean con pasto kikuyo.

Para los insectos que están protegidos por una capa de cemento o tectocutícula (sobre la capa de lipoides), como es el caso de ciertos coleópteros y otros insectos, su posible tolerancia a la ceniza es explicable, ya que las partículas tendrían que penetrar la tectocutícula para llegar a los lipoides.

En los insectos que viven normalmente entre los polvos abrasivos del suelo, como las larvas de algunos coleópteros y moscas, su tolerancia se debe a que el aire de los espacios del suelo está más o menos saturado de humedad, y su tegumento es capaz de absorber, retener, y aún perder humedad según las circunstancias, así como de reparar daños en la epicutícula.

En general se puede decir que los himenópteros están más expuestos a que su epicutícula sea rasgada por las partículas de ceniza, debido a que son muy activos y que no están protegidos por capas de cera. Al contrario, la mayoría de los insectos causantes de las plagas eran homópteros, protegidos por capas gruesas de cera y poco activos; por estas dos razones las poblaciones aumentaron desproporcionalmente.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se llevó a cabo con la ayuda de la Oficina de Defensa Civil y con la financiación del Banco Interamericano de Desarrollo (B.I.D.). Los autores agradecen al señor Enrique Orozco de la Universidad de Costa Rica, por su asistencia en este estudio, y al Dr. C. D. Michener de la Universidad de Kansas, por su colaboración en algunas observaciones de campo y por haber revisado el manuscrito.

RESUMEN

Un estudio durante las erupciones del Volcán Irazú (Costa Rica) de 1963-1965 mostró que sus cenizas afectaron las condiciones ecológicas de muchos insectos. Los resultados de los experimentos sugieren que las cenizas actuaron mecánicamente sobre varias poblaciones, probablemente por rasgadura de

la epicutícula por las partículas abrasivas, haciéndola permeable y acelerando así la deshidratación. A insectos como la abeja doméstica (*Apis mellifera*), en apariencia la ceniza volcánica no los afectaba externamente, sino que su efecto letal se debió a la ingestión de néctar contaminado con ceniza y a la destrucción masiva de la vegetación de la cual dependían.

Se pudo observar que la ceniza volcánica afectó seriamente a diversas poblaciones de abejas y avispas en la vecindad de San José, en los años 1964 y 1965-66. En cambio la ceniza volcánica aparentemente benefició a otros insectos, por estar cubiertos de una capa protectora de cera y por la posible eliminación de sus enemigos naturales, a tal extremo que los convirtió en plagas de importancia económica.

REFERENCIAS

1. BEAMENT, J. W. L.
1945. The cuticular lipoids of insects. *J. Exp. Biol.*, 21: 115-131.
2. BEAMENT, J. W. L.
1948. The role of wax layers in the waterproofing of insect cuticle and egg shell. *Discussions Faraday Soc.*, 3: 177-182.
3. BEAMENT, J. W. L.
1961. The water relations of insect cuticle. *Biol. Rev.*, 36: 281-320.
4. CHAPMAN, R. F.
1969. *The insects, structure and función*. American Elsevier, New York, N. Y., 819 pp.
5. CHIU, S. F.
1939. Toxicity studies of so called "inert" materials with the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Say). *J. Econ. Entomol.*, 32: 240-248.
6. DAVID, W. A. L., & B. O. C. GARDINER
1950. Factors influencing the action of dust insecticides. *Bull. Entomol. Res.*, 41: 1-61.
7. EBELLING, W.
1964. The permeability of insect cuticle, p. 507-556. In M. Rockstein, (ed.), *The physiology of insecta*, Vol. III. Academic Press, New York.
8. EDNEY, E. B.
1957. *The water relations of terrestrial arthropods*. Cambridge Univ. Press. London
9. HAMILTON, D. W.
1967. Injurious and beneficial insects in coffee plantations of Costa Rica and Guatemala, 1964. *J. Econ. Entomol.*, 60: 1409-1413.
10. LE PELLEY, R. H.
1973. Coffee insects. *Annual Rev. Entomol.*, 18: 121-142.

11. MURATA, K. J., C. DONDOLLI, & R. SAENZ
1966. The 1963-65 eruption of Irazú volcano, Costa Rica (The period of March 1963 to October 1964). *Bull. Volcanologique*, 29: 765-796.
12. RICHARDS, A. G.
1951. *The integument of arthropods*. Univ. Minnesota Press, Minneapolis, 411 pp.
13. RICHARDS, A. G., & H. Y. FAN
1949. Studies on arthropod cuticle. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 33: 177-198.
14. RICHARDS, A. G., M. B. CLAUSEN, & M. N. SMITH
1953. Arthropod cuticle. X. The asymmetrical penetration of water. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 42: 395-413.
15. ROEDER, K. D. (ed).
1953. *Insect physiology*. Wiley, New York, 1100 pp.
16. RUDALL, K. M.
1963. The chitin/protein complexes of insect cuticles. *Adv. Insect Physiol.*, 1: 257-313.
17. WIGGLESWORTH, V. B.
1942. Some notes on the integument of insects in relation to the entry of contact insecticides. *Bull. Entomol. Res.*, 3: 205-218.
18. WIGGLESWORTH, V. B.
1944. Action of inert dusts on cuticle. *Nature*, 153: 493-494.
19. WIGGLESWORTH, V. B.
1944. Abrasion of cuticle in soil insects. *Nature*, 154: 333.
20. WIGGLESWORTH, V. B.
1945. Transpiration through the cuticle of insects. *J. Exp. Biol.*, 21: 91-114.
21. WIGGLESWORTH, V. B.
1947. The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Proc. Roy. Soc., B*, 134: 163-181.
22. WIGGLESWORTH, V. B.
1947. Cuticular abrasion in four insects. *Proc. Roy. Entomol. Soc., London A* 22: 65-69.
23. WIGGLESWORTH, V. B.
1948. The insect cuticle. *Biol. Rev.*, 23: 408-451.
24. WIGGLESWORTH, V. B.
1965. *The principles of insect physiology*, 6a ed. rev. Methuen, London, 741 pp.
25. WIGGLESWORTH, V. B.
1967. The physiology of insect cuticle. *Annual Rev. Entomol.*, 2: 37-54.
26. ZACHER, F., & G. KUNIKE
1931. Untersuchungen über die insektizide wirkung von oxyden und karbonaten. *Arb. Biol. Reichsanstalt Land-Forstwirtschaft (Berlin-Dahlem)*, 18: 201-231.