

ESTANDARIZACIÓN DE LA CRIA MASIVA DE *Apanteles gelechiivoris* MARSH (HYMENOPTERA: BRACONIDAE) PARA EL CONTROL DE *Tuta absoluta* MEYRICK (LEPIDOPTERA: GELECHIIDAE)

Fecha de recepción: 15 de abril de 2013 • Fecha de aceptación: 20 de mayo de 2013

Standardization of a massive rearing system of *Apanteles gelechiivoris* Marsh (Hymenoptera: Braconidae), biological control for *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae).

Jessica Morales¹ M.sc. • Daniel Rodríguez^{2,3} Ph. D • Fernando Cantor² Ph. D

RESUMEN

Tuta absoluta Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) es una plaga limitante de la producción de tomate hasta de un 90%. En el caso de *T. absoluta* se reconoce la acción parasítica de *Apanteles gelechiivoris* sobre larvas de tercer instar siendo responsable de hasta un 80% de la mortalidad de larvas en cultivos de tomate. Con el objetivo de realizar liberaciones periódicas de parasitoides en campo, en la Facultad de Ciencias de la Universidad Militar Nueva Granada se busca diseñar e implementar un proceso de cría masiva de parasitoides, que permita obtener cantidad constante y de buena calidad. Para iniciar este proceso fue necesario identificar la densidad óptima de la infestación de *T. absoluta* en las plantas de tomate y la densidad óptima de liberación del parasitoide (*Apanteles gelechiivoris*) para producir hembras que cumplan con los parámetros de calidad. El estudio incluyó siete densidades de infestación de *Tuta absoluta* 0, 4, 8, 12, 16, 20 y 24 hembras / planta. Se encontró que las densidades de 20 y 24 hembras/planta afectan negativamente las variables de la planta y no permiten el desarrollo completo de *Tuta absoluta*. La densidad de 12 hembras del fitófago/planta aunque tuvo un efecto en las variables de crecimiento y desarrollo de la planta, permitió una mayor producción no solo de hembras de *Tuta absoluta*, sino larvas de tercer instar susceptibles a parasitación. Posteriormente se evaluaron 4, 8, 12, 16 y 20 hembras del parasitoide/planta y se registró la longevidad, porcentaje de parasitismo y proporción sexual. Se encontró que la densidad 8 hembras/planta afecta los parámetros de calidad evaluados. Finalmente se realizó una comparación entre un sistema con la implementación de los resultados obtenidos y otro sin la implementación. Se registró cantidad de adultos y hembras (plaga y parasitoide) obtenidos en ambos sistemas y se calculó el costo. Se obtuvieron un aumento de un 50% al 70% en la producción tanto del fitófago como del parasitoide en el sistema de cría implementado y una disminución en el costo por avispa del 73.6%.

Palabras clave: Control biológico, Parasitoide, Densidades, Efectividad, Parametros de calidad.

1 Biólogo. Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá.

2 Docente Investigador, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá.

3 Autor para correspondencia: maria.perez@unimilitar.edu.co

ABSTRACT

Tuta absoluta Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) is a limitin pest of tomato corps which can reduces production up to 90%. For *T. absoluta* the parasitic action of *Apanteles gelechiidivoris* on third instar larvae have been documented, being responsible of around 80% mortality larvae in crops where the parasitoid is released. With the purpose of make periodic releases in the field, in the Military University Nueva Granada efforts are being made to design and implement a massive rearing system that allows obtain the parasitoid in the needed quantities with a suitable quality. To initiate this process was necessary to determine the maximum density of *T. absoluta* supported by tomato plants in order to ensure a host supply for (*Apanteles gelechiidivoris*). In this study seven infestation densities with *T. absoluta* on tomato plants were evaluated: 0, 4, 8, 12, 16, 20 y 24 females/plant. The highest densities (20 and 24 females/plant) affected negatively the plant and did not allow to *T. absoluta* complete its development. The best results were obtained with 12 females/plant, which provides a high production of females and third instar larvae susceptible to parasitization. Subsequently, densities of 4, 8, 12, 16 y 20 females/plant were evaluated to determine its effect on longevity, percentage parasitism and sex ratio. The quality variables were not negatively affected when 8 females/plant were used. Finally a comparison between productions systems with and without implementing the results obtained was made. The quantity of adults and female (for the pest and the parasitoid respectively) obtained was registered and a evaluation of costs was made. The production of phytophagous and parasitoid females increased between 50-70% in the system implemented with the recommendations of this research, leading to reduction in the production costos around 73.6%.

Keywords: Biological Control, Parasitoid, Densities, Effectiveness, Quality parameters.

INTRODUCCION

El cultivo de tomate (*Solanum lycopersicum*, Mill) hace parte de las solanáceas con mayor importancia económica en el país (Linares, 2004). En Colombia existe un área sembrada de aproximadamente 16.000 ha., y se producen cerca de 500.000 toneladas anuales de las cuales se exportan 277.000 para el consumo. Los principales productores son los departamentos de Boyacá (20.4%), Norte de Santander (16.7%), Caldas (9.2%), Santander (9.03%), Cundinamarca (8.4%) y Valle del Cauca (7.4%) (AGRONET, 2010).

El tomate es una hortaliza cuyos estándares de calidad en el mercado son elevados y el aspecto

físico determina la calidad del producto. Por eso se debe asegurar que llegue hasta el consumidor en el mejor estado posible. En ocasiones esto resulta difícil, ya que un gran porcentaje de su composición es agua, por lo que es susceptible a la rápida descomposición. Adicionalmente presenta otra serie de problemas dentro de los que se encuentra el ataque de insectos plaga como: áfidos, trips, larvas de lepidópteros, minadores de hoja y moscas blancas (Lee, 2000).

La actividad de estos insectos tiene consecuencias en el rendimiento de la planta y la productividad, ya que succionan parte de la savia, producen

sustancias que cubren los frutos y las hojas, lo cual disminuye la capacidad fotosintética de la planta y deteriora la calidad del producto (Lee, 2000).

Dentro de esta diversidad de plagas que afectan el cultivo de tomate, *Tuta absoluta* ocupa el segundo lugar entre las plagas de importancia económica después de las moscas blancas (*Trialeurodes vaporariorum* y *Bemisia tabaci*) (De Vis et al., 2001) a nivel Suramericano y el primero en países de Europa (Desneux et al., 2010). Las larvas de *T. absoluta* son consideradas minadoras de las hojas, barrenadores del tallo, perforadores del fruto y de flores. El daño en la planta es iniciado desde el semillero y se extiende durante todo su desarrollo. Cuando se presentan infestaciones fuertes causan una quemazón como consecuencia de las minas y perforaciones de las larvas como también por la toxicidad de los insecticidas (López-Ávila, 2002).

Debido a la severidad de su daño y a las deficiencias en los métodos de control que se utilizan para reducción de sus poblaciones, se reconoce que es una plaga limitante de la producción hasta en un 90% de estos cultivos en gran parte de las regiones hortícolas del país (Vélez, 1997). El método de control más utilizado por los agricultores es el químico, que a pesar de su rápido efecto, presenta desventajas como: contaminación ambiental, efecto negativo en enemigos naturales, generación de resistencia de la plaga, efectos negativos en los agricultores y consumidores por su toxicidad (Vargas, 1996).

El estudio de enemigos naturales ha cobrado importancia como método de control biológico. En Colombia se ha registrado la existencia de enemigos naturales como *Trichogramma* spp. controladores de huevos de *T. absoluta* (Arantes et al., 2008) y *Apanteles gelechiidivoris* parasitoide de larvas de tercer instar y responsable de más del 70% de mortalidad en larvas (Agudelo y Kaimowitz, 1997). Este control ha permitido mantenerla como plaga secundaria y a niveles no económicos de daño, aumentando la

productividad de los cultivos. Además, ha disminuido el uso de químicos, garantizando una mayor seguridad para el medio ambiente y los consumidores de la hortaliza (López-Ávila, 2002).

A pesar de la comprobada efectividad de estos parasitoides, su establecimiento está condicionado a la reducción de aplicación de insecticidas y a la posibilidad de contar con una fuente constante con el fin de realizar liberaciones periódicas (Escobar y Lee, 2001).

En la Universidad Militar Nueva Granada se han realizado estudios sobre la biología y hábitos tanto de la plaga como del parasitoide que han contribuido a la estandarización de la cría de *A. gelechiidivoris* (Bajonero et al., 2008; Morales y Muñoz, 2006; Gaines et al., 2005, Escobar et al., 2004). A pesar de estas investigaciones, aún se desconoce la densidad óptima de infestación del fitófago y liberación del parasitoide, con el objetivo de producir una mayor cantidad de individuos que cumplan con parámetros de calidad como porcentaje de parasitismo, longevidad y proporción sexual.

MATERIALES Y METODOS

Esta investigación se llevó a cabo en instalaciones de la Facultad de Ciencias Básicas de la Universidad Militar Nueva Granada (UMNG) en el Campus Nueva Granada localizado en Cajicá, bajo condiciones de laboratorio (T 18 °C, HR 65%) e invernadero (T 26±2 °C, HR 60%).

Obtención del material biológico Hembras de *T. absoluta*

Las hembras de *T. absoluta* provenían del pie de cría que se encuentra en Laboratorios de Control Biológico en el Campus Nueva Granada (T 18°C, HR 60%, 12h fotoperiodo). Para esto se recolectaron adultos por medio de un aspirador conectado a una bomba de vacío. Luego se colocaron en una nevera durante

un minuto a una temperatura de 5° C para adormecerlos y así hacer más fácil su manipulación. Se procedió a sexarlos para escoger sólo las hembras apareadas, las cuales fueron utilizadas en los experimentos.

Hembras de *A. gelechiidivoris*

Las hembras de *A. gelechiidivoris* provenían del pie de cría que se encuentra en los Laboratorios de Control Biológico en el Campus Nueva Granada. Para esto se cosecharon los adultos por medio de un aspirador bucal. Luego se procedió a sexarlos para escoger solo las hembras apareadas que fueron utilizadas en los experimentos.

Plantas de tomate

En bandejas de propagación de 162 alvéolos, se sembraron semillas comerciales de tomate Chonto variedad Santa Cruz, utilizando como sustrato tierra y cascarilla en proporción 5:1. Posteriormente, fueron llevadas al área de propagación bajo condiciones de invernadero (aproximadamente 25°C y 60% HR). Luego de cuatro semanas las plántulas se trasplantaron a materas de 2L, y fueron dejadas por seis semanas adicionales bajo invernadero (Bajonero et al., 2004). Las plantas se regaron diariamente y se fertilizaron con Actisol dos veces por semana. Además se les realizó observaciones semanalmente para verificar la presencia o ausencia de insectos fitófagos y/o enfermedades en cada una de las plantas, y prácticas culturales como el deschuponado y retiro de flores.

Evaluación de la infestación con diferentes densidades de *T. absoluta* en plantas de tomate

Montaje

Se realizó un diseño completamente al azar, donde se manejó como unidad experimental una jaula entomológica de 1m de alto, 0,60 m de ancho y 0,70 m. de profundidad con sus lados forrados en malla anti trips. Se evaluaron siete tratamientos que correspondían a diferentes densidades de infestación 0, 4,

8, 12, 16, 20 y 24 hembras de *T. absoluta* / planta, respectivamente. Se manejaron tres repeticiones por tratamiento y una planta de tomate de seis semanas de edad por unidad experimental. La selección de los tratamientos se realizó teniendo en cuenta estudios realizados por Cely et al., (2010).

En las jaulas se liberaron las diferentes cantidades de hembras de *T. absoluta* y se dejaron infestando durante 24 horas. Para la liberación de las hembras se tuvo en cuenta que el mayor día de oviposición es el segundo después de su emergencia según información previa reportada por Bajonero et al., (2004). Al completar las 24 horas los adultos fueron retirados con una bomba de vacío.

Recolección de datos

Semanalmente y hasta finalizar los experimentos se realizaron mediciones de variables de las plantas sometidas a los diferentes niveles de infestación de *T. absoluta*. También, fueron evaluados parámetros biológicos de *T. absoluta*.

Variables de la planta

Se tuvieron en cuenta las siguientes variables:

- Área foliar: Se calculó el área foliar por medio de fotos que eran tomadas a una misma distancia (40cm) y con un mismo zoom óptico (2X) para garantizar el mismo número de píxeles en todas las fotos. Estas fotos se analizaron en el programa "ScionImage" el cual permite determinar el área (en cm²) de los folíolos de tomate. Con estos datos también fue calculado el número de huevos por unidad de área.
- Altura: Utilizando una regla en centímetros, se media desde la base del tallo, hasta el cogollo.
- Número de hojas

Variables de la plaga

- Número de huevos totales de todas las semanas de evaluación: Con la ayuda de un contador de

cabezas, se registraba el número de huevos encontrados por cada foliolo de tomate.

- Número de larvas en cada instar: Se observaba la hoja a contraluz para confirmar la presencia de las larvas y el estado en el que se encontraba.
- Cantidad de adultos y proporción sexual

Para el estudio con las diferentes proporciones de liberación de *A. gelechiidivoris*, Se escogió el tratamiento que tuvo la mayor cantidad de larvas de tercer instar de *T. absoluta* (estado susceptible a parasitación) y que produjo la mayor cantidad de hembras del fitófago, sin afectar comparativamente las variables de la planta evaluadas.

Evaluación de diferentes proporciones de liberación de *A. gelechiidivoris*

Montaje

El diseño experimental fue completamente al azar, teniendo como unidad experimental una planta por jaula y tres repeticiones por tratamiento.

Se evaluaron cinco tratamientos correspondientes a diferentes densidades de liberación del parasitoide 4, 8, 12, 16 y 20 hembras/planta. Para esto se infestaban las plantas con la misma cantidad de hembras/planta del fitófago de acuerdo a los resultados obtenidos en el ítem anterior. Pasadas tres semanas después de la infestación de *T. absoluta*, tiempo en el cual la mayoría de las larvas se encuentran en tercer instar (estado susceptible a parasitación) se realizó la liberación del parasitoide hembra de acuerdo al tratamiento (teniendo en cuenta que su mayor oviposición es en los tres primeros días de vida adulta, Escobar et al., 2004). Los adultos del parasitoide se dejaban hasta su muerte. Finalmente y después de aproximadamente un mes, se cosechaban los nuevos individuos para someterlos a pruebas de calidad.

Evaluación de parámetros de calidad

Los parámetros que se tuvieron en cuenta fueron los establecidos por Van Lenteren (2009) y que

cumplen con la Resolución 375 del ICA en la cual se dictan disposiciones sobre registro y control de los bioinsumos y extractos vegetales de uso agrícola en Colombia.

Una vez se cosecharon las hembras de *A. gelechiidivoris* producidas por tratamiento, se utilizaron 10 hembras/tratamiento, y se manejaron 3 repeticiones. Estas hembras fueron colocadas en cajas plásticas (unidades experimentales) de 0,30 x 0,11 x 0,20 m con hojas de tomate y diariamente hasta el día de la muerte de la hembra se le colocaban 20 larvas del cogollero en estado susceptible a parasitación (tercer instar). Se evaluó, longevidad, porcentaje de parasitismo y proporción sexual, y finalmente se escogió el tratamiento que tuvo la mayor producción de hembras del parasitoide y que cumplió con los parámetros de calidad.

Análisis estadístico

Se utilizó el programa R Project, para realizar el análisis de los datos. Para este caso se obtuvo un promedio de los resultados de las tres repeticiones para cada tratamiento, y se realizaron regresiones ajustando los datos al modelo que tenga el R^2 más alto.

Implementación del sistema de producción y costos

Se realizó una implementación del sistema de producción continua de *A. gelechiidivoris* para la obtención del mayor número de parasitoides. Para esto se tomaron lotes de producción al azar de la cría del parasitoide ubicada en las instalaciones de la UMNG, y se evaluó que todas las variables evaluadas se cumplieran. Teniendo en cuenta que para poder realizar una comparación entre tratamientos, era necesario obtener datos de lotes sin implementar e implementados.

Por último se realizó un cálculo de los costos de producción de un lote, teniendo en cuenta los resultados obtenidos durante el experimento.

Análisis estadístico

Se utilizó el programa R Project, para realizar el análisis de los datos. Se obtuvo un promedio de los resultados y se le realizó una "prueba de T" (0.05), para ver diferencias entre los dos tratamientos evaluados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Evaluación de la infestación con diferentes densidades de *T. absoluta* en plantas de tomate

Variables de la planta

Altura

Al evaluar el efecto de los diferentes tratamientos, se encontró que cuando aumenta la densidad de la plaga, la altura de las plantas de tomate disminuye linealmente (Figura 1) ($p < 0,05$, Anexo 1). Esto se observó en las densidades más altas (20 y 24 hembras/planta), donde la cantidad de larvas presentes aceleran la formación de galerías en las hojas y tallos de las plantas. Las larvas al hacer galerías en los tallos, afectan los haces vasculares disminuyendo la cantidad de nutrientes necesarios para continuar el desarrollo. Consumen el mesófilo de las hojas y el punto de crecimiento apical (cogollo) causando disminución en la tasa fotosintética y en la altura final de la planta (Ramos y Juárez 2011; García, 1993; Vallejo, 1999). Estos hábitos de la plaga hicieron que las plantas de estos tratamientos detuvieran su desarrollo en la cuarta semana de evaluación de las seis evaluadas, y no permitió la recuperación de la planta debido a la intensidad del daño causado.

En las densidades de 4, 8, 12 y 16 hembras/planta, aunque se observó daño por parte de *T. absoluta*, no fue tan intenso y permitió el desarrollo completo de la planta hasta la última semana de evaluación (sexta semana).

Hojas

Las diferentes densidades de *T. absoluta* afectan el número de hojas de las plantas en cada uno

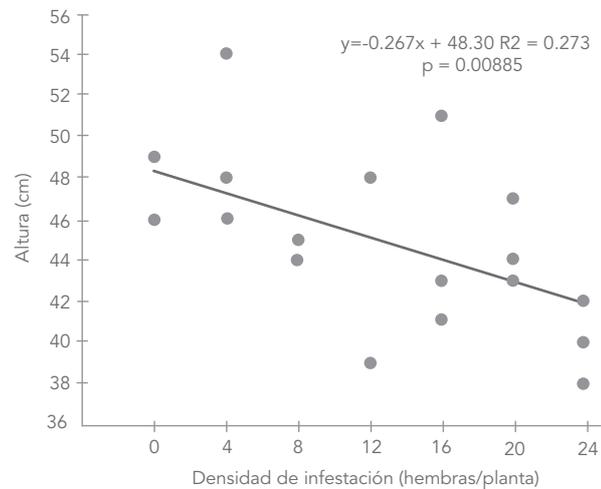


Figura 1. Altura de las plantas de tomate sometidas a diferentes densidades de infestación de *Tuta absoluta*.

de los tratamientos evaluados. Cuando la densidad de la plaga aumentó, el número de hojas por planta disminuyó ($p = 0.00148$, Anexo 1) (Figura 2). Una de las características de este tipo de plagas es que con su ataque, aceleran el proceso natural de senescencia de las hojas al usar el tejido como alimento y afectan el área fotosintética de la planta (Dent, 2000). Esto se observó en las densidades de 20 y 24 hembras/planta, en las cuales las larvas consumen rápidamente las hojas causando la quemazón típica y acelerando la senescencia de las hojas hasta inducir la abscisión de las mismas. Además al afectar el área fotosintética de la planta no hubo formación de biomasa nueva, ni renovación de las hojas atacadas (Schowalter, 2000). Como resultado de esta acción, la planta alteró el proceso de desarrollo presentando envejecimiento prematuro.

En las densidades menores (4 y 8 hembras/planta) la planta se recupera totalmente del ataque de la plaga, y permite que se reduzcan los efectos adversos, renovando el tejido que ha sido removido (principalmente hojas). En las densidades de 12 y 16 hembras/planta si se presentó daño en las hojas, sin embargo la planta puede recuperarse y proporcionar

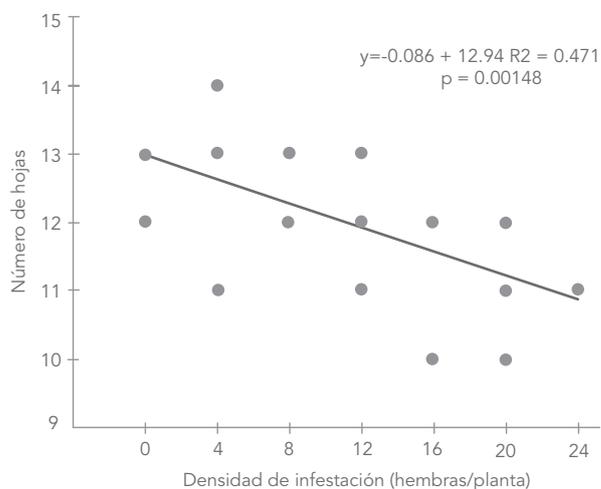


Figura 2. Número de hojas en las plantas de tomate sometidas a diferentes densidades de infestación de *Tuta absoluta* (hembras/plantas)

material nuevo que sirve de alimento para las larvas lo que permite que continúen con su desarrollo hasta el estado de adulto.

Área foliar

Cuando la densidad de infestación de *T. absoluta* aumenta el área foliar de la planta disminuye (Figura 3, $p = 3,76e-05$). Lo anterior concuerda con lo registrado por Price y Martinsen (1994) quienes establecen que una de las características de los insectos minadores es afectar directamente el área foliar consumiendo el mesófilo de las hojas y disminuyendo la capacidad fotosintética. Este consumo de mesófilo foliar aumenta en escala exponencial a medida que la larva crece y cambia de instar. Según Bogorni et al., (2003) el cuarto instar es el que presenta un mayor consumo por la necesidad de acumular reservas para las fases de pupa y adulto, en las cuales se presenta un intenso metabolismo y poca alimentación.

Los tratamientos de 4 y 8 hembras/planta, generaron una disminución en el área foliar si se compara con el control (Figura 3), pero aun así no lo suficiente como para afectar la planta. Estas densidades

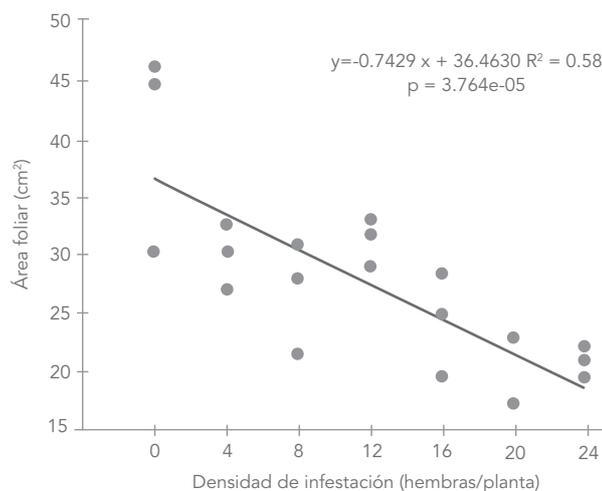


Figura 3. Área foliar en cm^2 de las plantas de tomate sometidas a diferentes densidades de infestación de *Tuta absoluta* (hembras/planta)

permiten la producción de tejidos fotosintéticamente activos que mantienen la planta y sirven de alimento a las larvas del fitófago (Figura 2). Sin embargo, el problema que se puede presentar en el sistema de cría, se relaciona con el material vegetal que queda disponible, el cual no es completamente aprovechado, por la baja densidad de larvas presentadas.

En las densidades de 20 y 24 hembras/planta se presentó un alto consumo del área foliar por las larvas, lo cual no permite que la planta se recupere de la magnitud del efecto de infestación. La cantidad de larvas afecta la fisiología de la planta porque al consumir el mesófilo disminuyen la fotosíntesis, no tiene recursos suficientes para reemplazar los tejidos, razón por la cual muere (no hay efecto de compensación) (Retuerto et al., 2006; Schoonhoven et al., 1998).

Para efectos del sistema de cría de *T. absoluta* las densidades de 12 y 16 hembras/planta serían las más adecuadas dado que permiten el aprovechamiento del recurso disponible, sin afectar drásticamente el área foliar de la planta. Lo anterior favorece la supervivencia de la planta y el recurso disponible para *T. absoluta*.

Variables de la plaga

En un sistema de cría de *T. absoluta* no solo es importante que la planta tenga la capacidad de soportar una densidad de larvas durante el periodo de tiempo adecuado, sino que también permita la producción de los diferentes estadios de la plaga, principalmente mayor cantidad de larvas de tercer instar (estados susceptible a parasitación de *A. gelechiidivoris*) y adultos que darán continuidad a la cría.

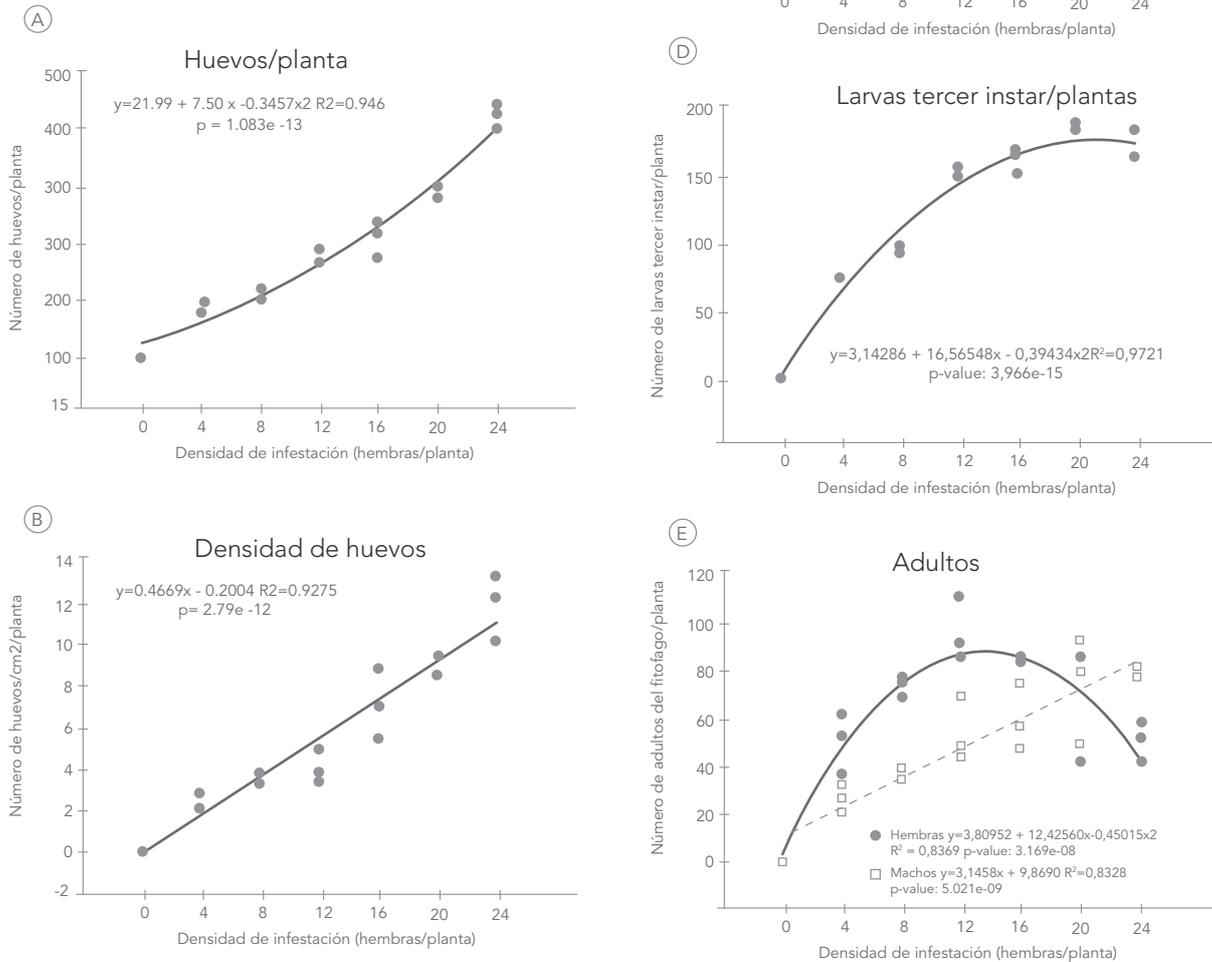


Figura 4. a. Cantidad de huevos de *Tuta absoluta* encontrados en las diferentes densidades evaluadas. b. Cantidad de huevos de *Tuta absoluta* por cm² en cada uno de los tratamientos. c. Larvas de todos los instares de *Tuta absoluta* encontradas en los diferentes tratamientos. d. Larvas de tercer instar (estado susceptible a parasitación de *A. gelechiidivoris*) en las diferentes densidades de *Tuta absoluta* evaluadas. e. Cantidad final de hembras y machos de *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) encontrados en los tratamientos. $\Delta = 10.31$, diferencial entre las dos curvas que representa o permite conocer en qué momento es mayor la producción de hembras de *Tuta absoluta* respecto a machos.

En las figuras 4 a y b se observó que el incremento en la densidad de infestación de *T. absoluta* genera un aumento en el número de huevos por hembra ($p=1.083e-13$) y por unidad de área ($p= 2.79e-12$) hasta el nivel de infestación evaluado (Figura 4 a y b). Las densidades de 4, 8, 12 y 16 hembras/planta presentaron en promedio 2, 3, 5 y 7 huevos/cm², lo que generó posiblemente una disminución en la competencia intraespecífica al momento de la eclosión de los huevos, permitiendo la supervivencia y el desarrollo larval de la plaga (Figura 4 c y d). Las densidades que presentaron mayor cantidad de huevos fueron las de 20 y 24 hembras/planta con un promedio de 9 y 11 huevos/cm², respectivamente en toda el área foliar evaluada (Figura 4b). A diferencia de otros casos (Pereyra, 2002) no se evidenció disminución en la producción de huevos cuando aumenta el nivel de infestación, lo que puede atribuirse a que no se presentó el fenómeno de competencia por recurso. Aunque si se observó que en alta densidad de infestación distribuyen sus huevos en espacios diferentes a hojas, como tallos e inclusive material inerte (bordes de materia).

Lo anterior se corrobora en el número de larvas producidas de todos los instares, las cuales aumentan hasta la densidad de 16 hembras/planta, tendiendo a disminuir al final cuando se acerca a los tratamientos de mayor cantidad de larvas de *T. absoluta* (20 y 24 hembras/planta) ($p=1.457e-10$) (Figura 4c). Esto coincide con Pereyra (2002) donde a densidades crecientes de huevos por folíolo afectan negativamente la supervivencia larval, debido al fenómeno de competencia intraespecífica que se presenta en los primeros estadios larvarios. Esto puede afectar su supervivencia, abundancia y reproducción, disminuyendo la disponibilidad del recurso y por tanto el desarrollo de *T. absoluta*.

El tratamiento que tuvo una mayor cantidad de larvas totales fue el de 16 hembras/planta con 206 larvas, seguido por 12 hembras/planta con 172 larvas

(Figura 4c). Como se mencionó previamente, estas dos densidades, también permitieron un adecuado desarrollo de las plantas, garantizando la disponibilidad de recurso para *T. absoluta* durante todo su desarrollo (Figura 1, 2 y 3).

En relación a las larvas de tercer instar (estado susceptible a parasitación por *A. gelechiidivoris*) aunque se presentó un aumento no es significativo entre las densidades de 20 y 24 respecto a las de 12 y 16 (Figura 4d) la planta no soporta una densidad alta de larvas (Figuras 1, 2 y 3). Esto podría generar pérdidas de eficiencia en la cría de *T. absoluta*, porque las larvas producidas bajo estas densidades no pueden acumular reservas ni completar su desarrollo hasta adulto. Además serán larvas débiles y de mala calidad (Visser y Rosenheim, 1998) que al ser expuestas a parasitación favorecerán la producción de una mayor proporción de machos que hembras del parasitoide, debido a que las hembras necesitan más recurso para poder llegar al estado de pupa (Mackauer y Chau 2001). En otros casos se pueden producir hembras más pequeñas, con un menor fitness. De igual forma, la cría que se desarrolla en huéspedes más pequeños tiene muy poco recurso nutricional disponible y será menos efectiva en el momento de su uso en campo (Ode y Heinz, 2002).

Las densidades de 4 y 8 hembras por planta producen un número de larvas claramente por debajo de la capacidad máxima de sostenimiento de las plantas, y por lo tanto no representan una opción adecuada para la cría (Figura 4d).

Aunque la disponibilidad de larvas de tercer instar de *T. absoluta* es un elemento fundamental para la definición de la densidad óptima de infestación, también es importante contar con un suministro alto de hembras adultas, empleadas para la renovación de la cría.

En la Figura 4e, se observó un efecto de los tratamientos en la producción de adultos hembras y machos de *T. absoluta* ($p < 0,05$). La cantidad de machos y hembras producidos en cada uno de los

tratamientos varía en ambos casos. El número de hembras tiende a aumentar hasta el tratamiento de 12 hembras/planta y disminuir a partir de 16 hembras del fitófago. Y los machos por su parte presentan un comportamiento lineal donde a medida que aumenta la densidad de infestación, aumenta el número de machos producidos.

En las densidades de 20 y 24 hembras/planta, las plantas utilizadas mueren al poco tiempo de ser infestadas, y son muy pocos los individuos que alcanzan a completar su desarrollo. Este comportamiento se ve reflejado en la cantidad de adultos producidos (133 y 130 respectivamente), siendo mayor la cantidad de machos (74 y 79) respecto a las hembras (59 y 51).

Aunque en las densidades de 4 y 8 hembras/planta el recurso fue suficiente para el desarrollo de la larva de *T. absoluta* y no se presentó competencia entre estos estadios, lo que permitió la sobrevivencia tanto de machos como de hembras en igual proporción, no producen la cantidad de adultos necesarios para la continuidad de la cría y su producción masiva.

La mayor cantidad de hembras de *T. absoluta*, se obtuvo en las densidades de 12 y 16 hembras/planta. Los resultados obtenidos para las diferentes variables analizadas son muy similares entre las dos densidades (sin diferencias estadísticamente significativas), sin embargo se recomienda utilizar 12 hembras por planta, con el fin de requerir un menor número de individuos en la infestación de la planta de tomate así disponer de una mayor cantidad de individuos para la cosecha.

Por otro lado al calcular el delta (diferencia entre la ecuación lineal y cuadrática) (Figura 4e), se encontró que el momento donde la proporción sexual favorece a las hembras, es con una densidad de 10 hembras, lo que nos da criterio para saber cuándo son condiciones óptimas para la cría.

Densidad óptima de liberación de *Apanteles gelechiidivoris* que garantiza la mayor producción del parasitoide y que cumple con parámetros de calidad.

En el ensayo anterior se determinó que el número de hembras del fitófago que se deben liberar en el sistema de cría es de 12 hembras/planta, densidad que se utilizó para este experimento.

Número de adultos de *A. gelechiidivoris* producidos

Al evaluar los adultos del parasitoide producidos se muestra un comportamiento de aumento a tasa decreciente hasta la densidad de liberación de 12 hembras/planta y una disminución en la cantidad de adultos del parasitoide producidos en los tratamientos de 16 y 20 hembras/planta (R^2 0,920) (Figura 5). Uno de los factores que influyó en los resultados obtenidos fue la temperatura que se presentó durante la realización de este experimento. Según Bajonero et al., 2008 la temperatura óptima para la parasitación corresponde a 12°C, obteniéndose 12 larvas parasitadas por hembra de *A. gelechiidivoris*, de acuerdo con estudios de respuesta funcional. Sin embargo, durante el experimento la temperatura promedio fue de 24°C bajo condiciones de invernadero. A esta temperatura los parasitoides disminuyen su eficiencia, porque requieren un mayor gasto de energía al estar sometidos a altas temperaturas, llegando a parasitar seis larvas por hembra (Bajonero et al., 2008). Lo anterior se evidenció en la baja tasa de parasitación en todas las densidades de liberación evaluadas (Figura 8).

Otro factor que pudo haber influenciado en la baja producción de adultos de *A. gelechiidivoris* a partir de la densidad de liberación de 12 hembras/planta fue el fenómeno de superparasitismo. Estos fenómenos de competencia intraespecífica, son factores de regulación dependientes de la densidad (Montiel, 1981). En parasitoides solitarios como *A. gelechiidivoris*, se presenta el superparasitismo, donde se ha encontrado hasta 15 huevos por larva (Bajonero et al., 2008).

Cuando hay superparasitismo, la hembra del parasitoide tiene como estrategia aumentar el tamaño del "clutch" en huéspedes que no estén

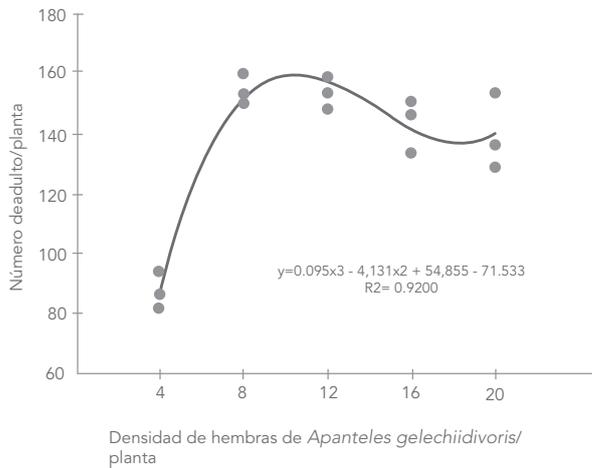


Figura 5. Cantidad de adultos totales producidos de *Apanteles gelechiidivoris* en cada uno de las diferentes densidades de liberación del parasitoides.

parasitados con un incremento en el nivel de competencia intraespecífica. Con este incremento, se producen parasitoides más pequeños, que tienen una menor fecundidad, longevidad, o no tienen la capacidad de búsqueda, siendo inadecuados para el proceso de cría masiva (Visser, 1994). Esto también ha sido encontrado en la cría de *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) y *Orgilus obscurator* (Hymenoptera: Braconidae) donde un gran número de hembras en una jaula de cría y un limitado número de larvas huéspedes favorecen este fenómeno (Ide et al., 2007; González et al., 2007).

En el caso de los tratamientos de 8 y 12 hembras/planta, en los cuales los datos promedio presentan un comportamiento muy similar en la cantidad de adultos de *A. gelechiidivoris* producidos (Figura 5), la competencia intraespecífica pudo disminuir, ya que la cantidad de larvas que estaban presentes fueron suficientes para evitar la superparasitación y favorecer el parasitismo.

Número de hembras de *A. gelechiidivoris* producidas

Uno de los objetivos de la cría, es llegar a producir más hembras que machos, o en su defecto que

se presente una proporción 1:1, con el fin de lograr tanto la renovación de la cría, como la cantidad necesaria para su liberación en campo.

El número de hembras del parasitoides producidas en las diferentes densidades de liberación de hembras/planta, tuvo un comportamiento similar a lo encontrado en la producción de adultos, donde hay un incremento, alcanzando su máximo en la densidad de liberación de 12 hembras/planta y disminuyendo gradualmente a partir de la densidad de 16 ($p < 0,05$).

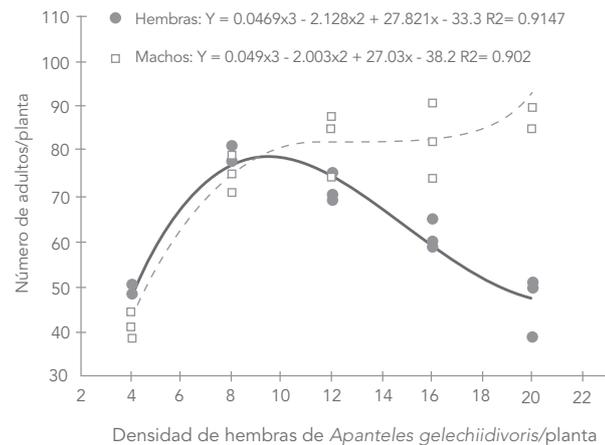


Figura 6. Hembras y machos totales de *Apanteles gelechiidivoris* producidas en las diferentes densidades de liberación.

La disminución de hembras en las densidades de 16 y 20 (61 y 46 respectivamente) (Figura 6), se pudo presentar por el fenómeno de superparasitismo. De acuerdo a estudios realizados por Heinz y Parrella (1990) una alta frecuencia de superparasitismo produce una mayor cantidad de machos, debido a que son más aptos para completar su desarrollo, el cual es más rápido y no requieren de altos requerimientos nutricionales. Lo anterior concuerda con lo planteado en el modelo de Charnov (1979), donde hay una mayor producción de machos cuando hay superparasitismo al tomar huéspedes parasitados que proveen menos recursos para el desarrollo de las larvas, que los huéspedes no parasitados.

Otra de las causas de esta baja producción, pudo ser la interferencia mutua, generada por la cantidad de hembras del parasitoide liberadas en un mismo espacio. Según el modelo de Hamilton (1967), la proporción de machos producida por hembras madre será mayor a medida que la densidad de estas hembras aumenta. Cuando hay muchas hembras colonizando un mismo "patch", es necesario producir suficientes machos que compitan con los machos de las otras hembras (Ridout, 1981), y al aumentar esta densidad de parasitoides, los individuos emplearán más tiempo en encuentros con los conspecíficos, disminuyendo la eficiencia de búsqueda (Weisser et al., 1997). Todo lo anterior causa que en crías masivas de parasitoides se produzcan más machos que hembras (Jervis y Kidd 1996).

En el caso de los tratamientos de 8 y 12 hembras de *A. gelechiidivoris*/planta la producción fue de 79 y 72 hembras respectivamente, más alto que las densidades anteriormente mencionadas (Figura 6). Esto se puede explicar porque la cantidad de avispas liberadas, no causaron interferencia mutua permitiendo una mayor eficiencia de búsqueda de individuos no parasitados, evitando también el superparasitismo.

Longevidad

No se encontraron diferencias significativas en la longevidad de los individuos producidos de *A. gelechiidivoris* en cada uno de los tratamientos ($p > 0,05$). Se conoce que factores como la longevidad, fecundidad y emergencia permiten determinar el potencial de un parasitoide. Como se mencionó anteriormente, estos factores pueden ser afectados por la temperatura, la cual influye en el desarrollo, alimentación y comportamiento (Andrewartha y Birch, 1954) de manera inversa, a mayor temperatura el periodo de vida de un adulto disminuye (Rodríguez et al., 2004). Esto explica la disminución en la longevidad de *A. gelechiidivoris* en todos los tratamientos presentándose una longevidad promedio de seis días

(Figura 7), lo que coincide con Bajonero et al., (2008) quienes registran una longevidad promedio de cinco días a una temperatura de 26°C (temperatura presentada durante el experimento).

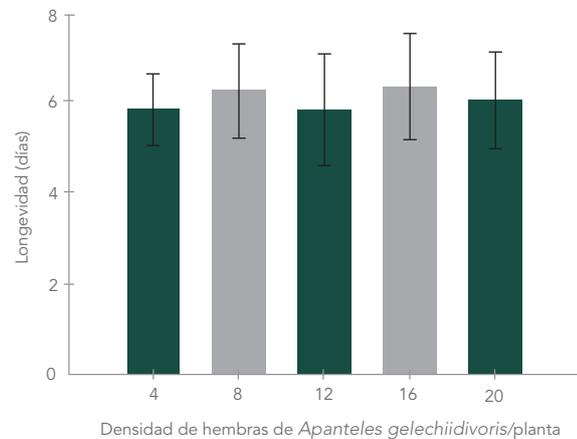


Figura 7. Longevidad en días de adultos del parasitoide en cada una de las densidades de liberación evaluadas.

Porcentaje de parasitismo

En el porcentaje de parasitismo se observó una disminución cuando aumenta la densidad de las hembras ($p = 6.731e-06$). Las hembras producidas en las densidades de liberación de 16 y 20 hembras/planta tuvieron las tasas de parasitación más bajas (81 y 70% respectivamente) (Figura 8). El superparasitismo presentado favorece la presencia de "clutch" más grandes, lo que produce algunas veces individuos con bajo fitness (Masurier, 1991) afectando directamente la tasa de parasitación. Esto también fue observado por Ghimire y Phillips (2010) para hembras de *Habrobracon hebetor* donde el fitness reproductivo disminuyó con el incremento de la densidad de parasitoides hembra dentro de los recipientes de evaluación.

A pesar de que los tratamientos de 8 y 12 hembras/planta fueron muy similares, tanto en la producción de adultos como en la de hembras de *A. gelechiidivoris*, se puede observar que la densidad

de 12 hembras/planta tiene el mayor porcentaje de parasitación (Figura 8). El tratamiento de 4 hembras/planta de igual forma obtuvo un alto porcentaje de parasitismo, pero no produce ni la cantidad de adultos, ni hembras necesarias para la continuidad de la cría del parasitoide (Figura 5 y 6).

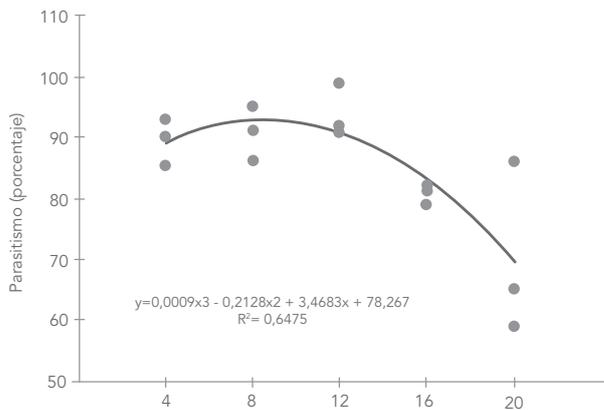


Figura 8. Porcentaje de parasitismo presentado por la segunda generación de *Apanteles gelechiidivoris* a la que se suministró el mismo número de larvas de *Tuta absoluta*. Estas hembras provienen de la primera generación obtenida en el experimento resumido en la Figura 12.

Aunque los resultados anteriores muestran que el mayor porcentaje de parasitación se obtiene en la densidad de liberación de 12 hembras de *A. gelechiidivoris*/planta, en una producción a gran escala de la cría de este parasitoide será más práctico y menos costoso el uso de una menor cantidad de avispas que producen una cantidad de hembras con una alta tasa de parasitación. Por lo anterior, el uso de 8 hembras del parasitoide, permitirá la obtención de una cantidad constante de parasitoides adultos, cumpliendo con parámetros de calidad como una mayor cantidad de hembras producidas y alto porcentaje de parasitismo.

Implementación del sistema de cría

Se realizó la implementación del sistema de cría teniendo en cuenta los resultados obtenidos: Plantas de

tomate variedad Santa cruz de seis semanas de edad, producidas bajo condiciones de invernadero con temperatura promedio de 25°C y 60HR, fertilizadas dos veces por semana con Actisol y riego diario, infestadas con 12 hembras de *Tuta absoluta* por planta. Esta densidad permite obtener una mayor cantidad de larvas de tercer instar y mayor cantidad de adultos hembra para la renovación de la cría. Luego de tres semanas aproximadamente, donde se encuentra la mayor cantidad de larvas de tercer instar, estado susceptible a parasitación, se liberan 8 hembras del parasitoide *Apanteles gelechiidivoris* por planta, produciéndose aproximadamente 1000 individuos totales del parasitoide, de los cuales 400 en promedio son hembras. Esta cantidad permite no solo la renovación de la cría, sino la posibilidad de realizar liberaciones en cultivos comerciales de tomate para el control del fitófago.

Producción de fitófagos

La producción de adultos totales en la cría bajo el sistema de implementación es significativamente superior a la que se obtiene sin implementación ($p < 0,05$) (Figura 9A). Los lotes que no tenían la implementación producen en promedio 499 adultos, a diferencia de los lotes con implementación donde se presenta un valor máximo de producción de adultos en promedio de 1192, lo que corresponde a un incremento del 239%.

De igual manera, el sistema de cría bajo implementación, produjo un aumento significativo en la producción de hembras (promedio 808), en comparación a la cantidad producidas por el no implementado (promedio 287) (Figura 9B) ($p < 0,05$), obteniendo un incremento de 282%. La implementación permite en ambos casos (producción de machos y hembras) optimizar la cantidad de fitófagos producidos en relación con el recurso disponible, factor que previamente se manejaba en forma empírica, permitiendo una subutilización de las plantas o su deterioro prematuro por empleo de densidades muy altas.

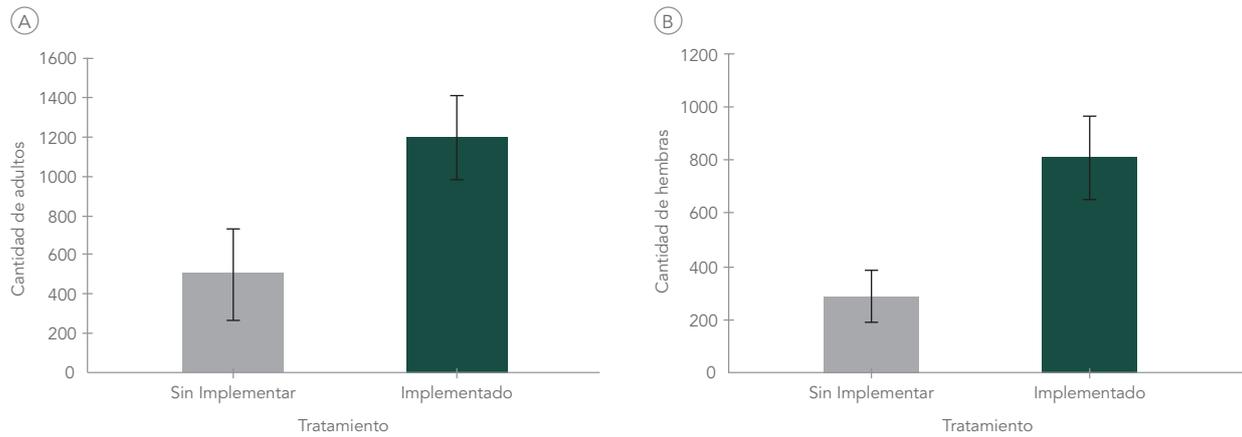


Figura 9. A. Total de adultos producidos de *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) en sistema Implementado y No Implementado B. Cantidad de hembras de *Tuta absoluta* producidas en sistema Implementado y No Implementado.

Producción de parasitoides

En el sistema de cría implementada se encontró que se produce tanto una mayor cantidad de adultos como de hembras, a diferencia del tratamiento de sin implementación (Figura 10) ($p < 0.05$). El promedio de la producción de adultos totales fue de 894 (428 hembras) en el sistema implementado, y de 537 (157 hembras) en el no implementado.

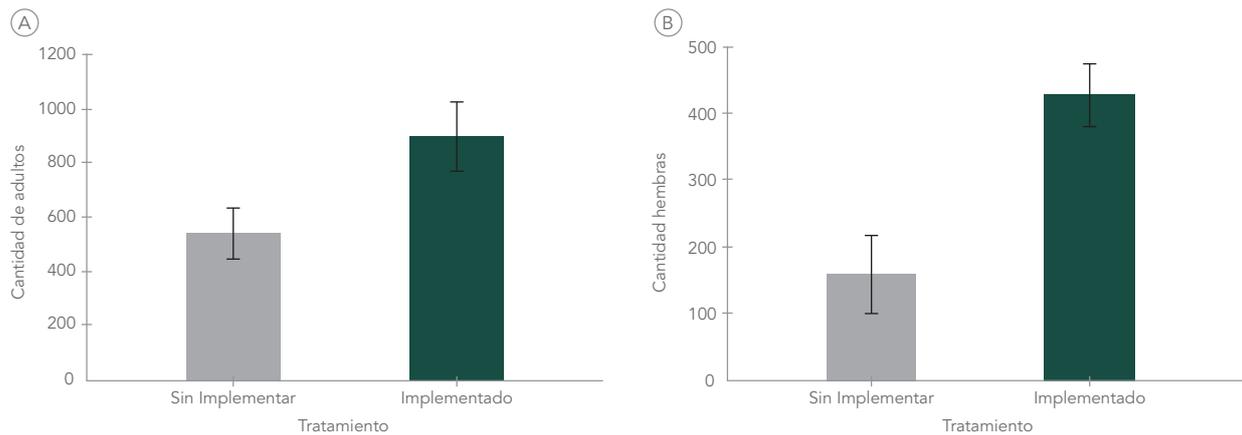


Figura 10 A. Cantidad total de adultos de *Apanteles gelechiivoris* producidos en sistema Implementado y No Implementado B. Cantidad de hembras de *Apanteles gelechiivoris* producidas del parasitoide en sistema Implementado y No Implementado.

El sistema con implementación también permite optimizar la cantidad de adultos producidos del parasitoide, utilizando como recurso larvas de buena calidad disponibles a parasitación, lo que mejora el fitness de las avispas producidas. Anteriormente no se tenía en cuenta la cantidad de larvas presentes y por lo tanto favorecían el superparasitismo o la interferencia mutua. Además cuando se realizaron pruebas de parasitación de los individuos

producidos por el tratamiento de con implementación (datos no mostrados), se obtuvieron porcentajes de parasitismo de 83%, lo que asegura la eficiencia del uso de este parasitoide en cría y campo.

Costos

Los costos de la cría de *A. gelechiidivoris* se calcularon teniendo en cuenta categorías como: Mano de obra, Insumos, Equipos y Energía eléctrica.

Se calculó el costo de la producción de un lote de 800 avispas que se producen en promedio después de realizada la implementación. Para conocer el valor de cada avispa, se tomó este costo total por lote y se dividió en la cantidad de avispas producidas.

Tabla 1. Costos de la cría de *Apanteles gelenchiidivoris* en pesos para el año de 2011, en las instalaciones del Campus de la Universidad Militar Nueva Granada en Cajicá, Cundinamarca.

	Total por lote	Total por avispa
Mano de obra	31,760	39,70
Insumos	39,206	49,01
Equipos	444	0,56
Energía eléctrica	425	0,53
Total	71,835	89,80

Siendo así a continuación se presenta una tabla con la información de los costos por lote y por avispa:

El precio por avispa sería de 89.80 pesos (sin incluir costo de terreno). Comparado con los costos realizados cuando el sistema de la cría no estaba implementado es más barato, dado que en este sistema cada avispa producida costaba 122 pesos.

CONCLUSIONES

En la estandarización de la cría masiva de *Apanteles gelechiidivoris* se debe infestar con 12 hembras del fitófago/planta, porque permite un mayor número de larvas de tercer instar (estado susceptible a parasitación) y una mayor producción tanto de adultos como de hembras del fitófago. La densidad apropiada de liberación del parasitoide *Apanteles gelechiidivoris* es de 8 hembras/planta, donde se produce una alta cantidad de adultos hembra y con una alta capacidad parasítica.

Con la implementación de los resultados obtenidos, la producción tanto de la plaga como del parasitoide aumentó de un 50% al 70%. Además el precio por avispa disminuyó un 73.6% pasando de 122 pesos a 89.80 pesos.

En la estandarización de la cría masiva de *Apanteles gelechiidivoris* se debe infestar con 12 hembras del fitófago/planta, porque permite un mayor número de larvas de tercer instar (estado susceptible a parasitación) y una mayor producción tanto de adultos como de hembras del fitófago.

BIBLIOGRAFÍA

1. Agudelo, L., Kaimowitz, D. 1997. Tecnología agrícola sostenible: Restos institucionales y metodológicos. Dos estudios de Caso en Colombia. Instituto Interamericano de Cooperación para la agricultura IICA. San José, Costa Rica.
2. Agronet, 2010. Análisis y estadísticas, Área y producción agrícola y pecuaria. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural
3. Andrewartha, H. G; Birch, L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago press, London.
4. Arantes, C., Braz, J., Vieira, A., Isidro, A. 2008. Parasitism of *Tuta absoluta* in tomato plants by *Trichogramma pretiosum* Riley in response to host density and plant structures. Cienc. Rural. Vol.38 (6).
5. Bajonero, J. G.; Córdoba, N.; Cantor, F.; Rodríguez, D. y cure, J.R. 2008. Biología y ciclo reproductivo de *Apanteles gelechiidivoris* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoide de *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Agronomía Colombiana, Vol. 26. pp. 417- 426.
6. Bajonero, J., Niño, A., Córdoba, N. 2004. Contribución para la estandarización de un protocolo para la cría masiva de *Apanteles* sp. (Hymenoptera: Braconidae), controlador biológico de *Tuta absoluta* (Meyrick)(Lepidoptera: Gelechiidae). Proyecto de Iniciación científica. Universidad Militar Nueva Granada. Bogotá-Colombia.
7. Bogorni, P., Adaime, R., Silva, G. 2003. Consumo de mesofilo foliar por *Tuta absoluta*(Meyrick, 1971) (Lepidoptera: Gelechidae) em três cultivares de *Lycopersicon esculentum* Mill Ciênciã Rural, Santa Maria, Vol.33 (1). pp.7-11.
8. Cely, L., Cantor, F., Rodríguez, D. 2010. Determination of levels of damage caused by different densities of *Tuta absoluta* populations (Lepidoptera: Gelechiidae) under greenhouse condition. Revista Agronomía Colombiana. Vol. 23. N° 3. pp. 403-413.
9. Charnov, E.L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. American Naturalist. Vol.113. pp. 465-480.
10. Dent, D. 2000. Insect Pest Management. CABI Plubshing. Cap 1. pp. 1 - 13.
11. Desneux, N., Wajnberg, E., Wyckhuys, K., Burgio, G., Arpaia, S., Narváez-Vásquez, C., González-Cabrera, J., Catalán-Ruescas, D., Tabone, E., Frandon, J., Pizzol, J., Poncet, C., Cabello, T., Urbaneja, A. 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. J Pest Sci. Vol. 83. pp. 197–215.
12. De Vis, R.; Fuentes, L; Escobar, H.; Lee, R. 2001. Manejo Integrado de Plagas y Enfermedades. En Producción de Tomate bajo Invernadero. Cuadernos del Centro de Investigaciones y Asesorías Agroindustriales (CIAA). Bogotá, pp. 59-89.
13. Escobar, A; Cantor, F; Cure, J. 2004. Contribución al conocimiento de *Apanteles* sp. (Hymenoptera: Braconidae). En resúmenes XXXI Congreso Sociedad Colombiana de Entomología. Julio 28-30 .Bogotá. pp: 122.
14. Escobar H. y Lee R. 2001. Producción de tomate bajo invernadero. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. 1era edición. pp. 65, 68-70.

15. Gaines, S., Reyes, A., Cantor, F., Rodríguez, D. 2005. Evaluación de dos especies de plantas hospederas y tres densidades de infestación para la producción masiva de larvas de *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Proyecto de Iniciación Científica, Universidad Militar Nueva Granada.
16. García, F. 1993. Control biológico de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) plaga del tomate. En: Palacios, F., ARCINIEGAS, I. Astrudillo; A.M. (eds.). Control Biológico en Colombia, Historias, Avances y Proyecciones. Lito-Támara Ltda, Palmira, Valle del Cauca (Colombia), pp. 92-94.
17. Ghimire, M., Phillips, T. 2010. Mass rearing of *Habrobracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae) on larvae of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae): effects of host density, parasitoid density, and rearing containers. Journal of Stored Products Research. Vol. 46 (4). pp. 214-220.
18. González, P., Montoya, P., Pérez-Lachaud, G., Cancino, J., Liedo, P. 2007. Superparasitism in mass reared *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). Biological Control. Vol. 40. pp. 320-326.
19. Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. Science. Vol. 156. pp. 477-88.
20. Heinz, K., Parrella, M. 1990. The influence of host size on sex ratios in the parasitoid *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae) Leafminer, male-biased sex ratio, differential mortality, *Liriomyza trifolii*, *Diglyphus begini*. Ecol. Entomol. Vol. 18. pp. 391-399.
21. Ide, S., Lanfranco, D., Ruíz, C. 2007. Detección de superparasitismo y multiparasitismo sobre larvas de *Rhyacionia buoliana* (Lepidoptera-Tortricidae) en las Regiones VIII y IX de Chile. BOSQUE. Vol. 28(1). pp. 57-64.
22. Jervis, M; Kidd, N .1996. Insect natural Enemies. Chapman y Hall. London, Capítulo 1 y 2. pp. 40-108.
23. Lee R. 2000. Cultivo de tomate bajo invernadero. Centro de investigaciones y asesorías agroindustriales Universidad Jorge Tadeo Lozano y COLCIENCIAS, CHIA CUNDINAMARCA. pp. 37-40.
24. Lenteren, V.J.C. 2009. Controle de qualidade de agentes de controle biológico produzidos massalmente. pp. 311- 337. En BUENO, V. H. P. Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade. Editora: UFLA, Lavras (Brasil).
25. Linares, O., H. 2004. Cultivo de Tomate en Invernadero. Manual del participante. S.R.A. Fondo de Tierras e instalación del Joven Emprendedor Rural, 47 pp. http://www.sra.gob.mx/internet/informacion_general/programas/fondo_tierras/manuales/Cultivo_jitomate_Invernadero.pdf
26. López-Ávila, A. 2002. Control biológico componente fundamental del manejo integrado de plagas en una agricultura sostenible. Bogotá: Corpoica. pp. 167-169.
27. Mackauer, M., Chau, A. 2001. Adaptive self superparasitism in a solitary parasitoid wasp: the influence of clutch size on offspring size. Functional Ecology. Vol. 15. pp. 335-343.
28. Masurier, A. 1991. Effect of host size on clutch size in *Cotesia glomerata*. Journal of Animal Ecology. Vol. 60. pp. 107-118.
29. Montiel, A. 1981. Factores de regulación de las poblaciones de *Prays oleae* (Bern.). Bol Serv. Plagas. Vol. 7. pp. 133-140.
30. Morales, J; Muñoz, L. 2006. Evaluación de diferentes densidades de infestación de *Tuta*

- absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) en plantas de papa criolla. En: resúmenes XXXIII Congreso de Entomología SOCOLEN. Julio 26-28. Manizales.
31. Ode, P., Heinz, K. 2002. Host-size-dependent sex ratio theory and improving mass-reared parasitoid sex ratios. *Biological Control*. Vol. 24. pp. 31-41.
 32. Pereyra, P. 2002. Evidencia de competencia intraespecífica en estadios larvales tempranos de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Ecol. Austral*. Vol.12 (2). pp. 143-148.
 33. Pereyra, P., Sánchez, N. 2006. Effect of Two Solanaceous Plants on Developmental and Population Parameters of the Tomato Leaf Miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology*. Vol. 35(5). pp. 671-676.
 34. Price, P., Martinsen, G. 1994. Biological pest control. *Biomass and Bioenergy* Vol. 6 (112). pp. 93-101.
 35. Ramos, C., Juárez, M. 2011. Protocolo de identificación de la polilla del tomate *Tuta absoluta* (meyrick) Lepidóptera: Gelechiidae. Programa fitosanitario regional de apoyo a la cadena de solanáceas. Organismo internacional regional de sanidad agropecuaria.
 36. Retuerto R., Rodríguez-Roiloa, S., Fernández-Lema, B. y Obeso, J.R., 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas*. Año XII, N°1.
 37. Ridout, L. 1981. Mutual interference: Behavioural consequences of encounters between adults of the parasitoid wasp *Venturia canescens* (Hymenoptera; Ichneumonidae). *Animal Behavior*. Vol. 29(3). pp. 897-903.
 38. Rodrigues, S. ; Bueno V. ; Sampaio, M ; De M. Soglia, M. 2004. Influencia da Temperatura no Desenvolvimento e Parasitismo de *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) em *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Neotropical Entomology*. Vol. 33(3). pp. 341-346.
 39. Schoonhoven, L., Jermy, T. Van Loon, J. 1998. *Insect-Plant biology. From physiology to evolution*. Capítulo 4. pp. 83-113.
 40. Schowalter, T. 2000. *Insect Ecology. An ecosystem approach*. United States. Capítulo 12. pp. 347-379.
 41. Vallejo, F. A. 1999. Mejoramiento genético y producción de tomate en Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira, Cali (Colombia). pp. 17-22, 35, 100, 101, 160-167.
 42. Vargas, R. 1996. Resistencia en el control de plagas, un impacto económico novalorado en los costos de producción. *Empresa y Avance Agrícola*. Vol. 42. pp. 9-11.
 43. Vélez, R. 1997. Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín. pp. 379-385.
 44. Visser, M. 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Animal Ecology*. Vol. 63. pp. 963-978.
 45. Visser, M., Rosenheim, J. 1998. The Influence of Competition between Foragers on Clutch Size Decisions in Insect Parasitoids. *Biological control*. Vol. 11. pp. 169-174.
 46. Weisser, W., Jansen, V., Hassel, M. 1997. The Effects of a Pool of Dispersers on Host-parasitoid Systems. *Journal* Vol.189 (4). pp. 413-425.