

12 AGO. 1999

Estudios biológicos del parasitoide *Trichogramma lopezandinensis*  
Sarmiento (Hymenoptera: Trichogrammatidae) orientados al control  
de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Povolny)  
(Lepidoptera: Gelechiidae)

ANALIZADO

CLAUDIA RINCÓN LÓPEZ

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA  
FACULTAD DE AGRONOMIA  
SANTAFÉ DE BOGOTÁ, D.C.

1999

Estudios biológicos del parasitoide *Trichogramma lopezandinensis*  
Sarmiento (Hymenoptera: Trichogrammatidae) orientados al control de la  
polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) (Lepidoptera:  
Gelechiidae)

CLAUDIA RINCON LOPEZ

Trabajo de Grado presentado  
como requisito parcial para optar al  
título de Ingeniera Agrónoma.

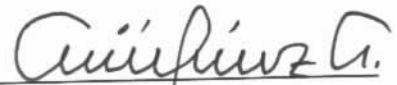
Director  
Aristóbulo López-Ávila  
I.A. Ph.D.

Codirector  
Darío Corredor Pardo  
I.A. Ph.D.

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA  
FACULTAD DE AGRONOMIA  
SANTAFÉ DE BOGOTÁ, D.C.


1999

Nota de aceptación



---

Dr. Aristóbulo López-Ávila  
Director del Trabajo de Grado



---

Dr. Jesús Emilio Luque.  
Presidente del jurado

"Este trabajo hace parte de las investigaciones realizadas por la facultad de Agronomía - Bogotá, Universidad Nacional de Colombia. Sin embargo, las ideas emitidas por la autora son de su exclusiva responsabilidad y no expresan necesariamente opiniones de la universidad" (Artículo 14 de la Resolución N° 00047 de 1991)

A Patricia Weiler quien en tantos años de entrañable amistad me enseñó, entre muchas cosas, el valor inmenso de la vida. Su muerte me compromete a construir un lugar donde mis hijos quieran vivir.

## CONTENIDO

	pág.
<b>1. INTRODUCCION</b>	<b>16</b>
<b>2. REVISION DE LITERATURA</b>	<b>19</b>
2.1. EL CULTIVO DE LA PAPA	19
2.2. LA POLILLA GUATEMALTECA DE LA PAPA	21
2.2.1. Clasificación Taxonómica	21
2.2.2. Historia e importancia económica	22
2.2.3. Daño	22
2.2.4. Descripción del insecto	23
2.2.5. Ciclo de vida	25
2.2.6. Manejo de la polilla guatemalteca de la papa	25
2.2.7. El Control Biológico	27
2.3. EL GENERO <i>Trichogramma</i>	28
2.3.1. Taxonomía y distribución del género <i>Trichogramma</i>	28
2.3.2. Reseña histórica	29
2.3.3. Aspectos biológicos	31
2.3.3.1. Ciclo de vida	31

2.3.3.2.	Selección del hospedero	33
2.3.3.3.	Proporción sexual	36
2.3.4.	Selección de especies para uso en control biológico de plagas	37
2.3.5.	Generalidades sobre <i>Trichogramma lopezandinensis</i>	38
2.4.	EFFECTO DE LA DENSIDAD DE HOSPEDEROS SOBRE LA ACTIVIDAD PARASITICA	38
2.4.1.	La respuesta funcional	39
2.4.1.1.	Respuesta funcional tipo I	41
2.4.1.2.	Respuesta funcional tipo II	42
2.4.1.3.	Respuesta funcional tipo III	43
2.4.1.4.	Respuesta funcional tipo IV	44
2.5.	EFFECTO DE LA DENSIDAD DE PARASITOIDES SOBRE LA ACTIVIDAD PARASITICA	45
2.6.	EFICIENCIA DE BUSQUEDA	47
2.7.	TASA DE CRECIMIENTO DE UNA POBLACION DE PARASITOIDES	48
2.7.1.	Tabla de vida y fertilidad	49
2.7.2.	Calculo de la tasa intrínseca de crecimiento natural	50
<b>3.</b>	<b>MATERIALES Y METODOS</b>	<b>51</b>
3.1.	OBTENCION Y MANEJO DEL PARASITOIDE	51
3.2.	ESTUDIO DE LA BIOLOGIA DE <i>Trichogramma lopezandinensis</i>	52

3.2.1	Determinación del ciclo de vida de <i>Trichogramma lopezandinensis</i>	52
3.2.2	Descripción de hábitos y comportamiento del parasitoide	53
3.2.2.1.	Periodo de precópula y cópula	53
3.2.2.2.	Periodo de preoviposición y oviposición	53
3.2.2.3.	Tipo de reproducción y proporción sexual	54
3.2.2.4.	Preferencia de hospederos	54
3.2.2.5.	Alimentación de hembras y longevidad	55
3.3.	EVALUACION DE LA EFICIENCIA DE LA AVISPA COMO AGENTE DE CONTROL BIOLOGICO	56
3.3.1.	Respuesta funcional	56
3.3.2.	Interferencia mutua	57
3.3.3.	Tabla de vida y fertilidad	58
<b>4.</b>	<b>RESULTADOS Y DISCUSION</b>	<b>59</b>
4.1.	BIOLOGIA DE <i>Trichogramma lopezandinensis</i>	59
4.1.1	Ciclo de vida del parasitoide	59
4.1.2	Descripción de hábitos y comportamiento	64
4.1.2.1.	Periodo de precópula y cópula	64
4.1.2.2.	Periodo de preoviposición y oviposición	64
4.1.2.3.	Tipo de reproducción y proporción de sexos	66

4.1.2.4.	Preferencia de hospederos	66
4.1.2.5.	Alimentación de hembras y longevidad.	70
4.2.	EVALUACION DE PARAMETROS DE EFICIENCIA DE LA AVISPA COMO AGENTE DE CONTROL BIOLÓGICO	74
4.2.1	Respuesta funcional	74
4.2.2	Interferencia mutua	78
4.2.3	Tabla de vida y fertilidad	81
<b>5.</b>	<b>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES</b>	<b>85</b>
	<b>ANEXOS</b>	<b>88</b>
	<b>BIBLOGRAFIA</b>	<b>99</b>

## LISTA DE TABLAS

pág.

**Tabla 1.** Dimensiones promedio y rangos de cada uno de los estados de desarrollo de *Trichogramma lopezandinensis* sobre el huésped *Tecia solanivora*.

63

**Tabla 2.** Tabla de vida y fertilidad de una cohorte de 30 hembras de *Trichogramma lopezandinensis*.

82

## LISTA DE FIGURAS

	pág.
<b>Figura 1.</b> Larvas de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> en diferentes etapas de su desarrollo.	60
<b>Figura 2.</b> Pupas de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> .	61
<b>Figura 3.</b> Hembra de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> parasitando huevos de <i>Tecia solanivora</i> .	62
<b>Figura 4.</b> Recorrido de seis hembras de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> durante una hora, en un ensayo de libre elección.	69
<b>Figura 5.</b> Grupo de hembras de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> forrajeando en el mismo parche de huevos de <i>Tecia solanivora</i> .	78

## LISTA DE GRAFICAS

	pág.
<b>Gráfica 1.</b> Supervivencia de una cohorte de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> alimentadas con huevos de <i>Tecia solanivora</i> .	72
<b>Gráfica 2.</b> Supervivencia de una cohorte de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> alimentadas con miel de abejas.	73
<b>Gráfica 3.</b> Respuesta funcional de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> en las primeras 24 horas de edad.	76
<b>Gráfica 4.</b> Actividad parasítica de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> con relación a la densidad de hospederos.	77
<b>Gráfica 5.</b> Actividad parasítica de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> con relación a la densidad de parasitoides.	80
<b>Gráfica 6.</b> Descendencia total de una cohorte de 30 hembras de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> y relación de sexos.	83

## LISTA DE ANEXOS

	pág.
<b>Anexo A.</b> Curvas representativas de las respuestas funcionales.	88
<b>Anexo B.</b> Dimensiones de los diferentes estados de desarrollo de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> sobre <i>Tecia solanivora</i> .	89
<b>Anexo C.</b> Actividad parasítica de hembras vírgenes y copuladas de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> durante 24 horas.	91
<b>Anexo D.</b> Variación en el número de huevos parasitados por <i>Trichogramma lopezandinensis</i> de los hospederos <i>Tecia solanivora</i> y <i>Sitotroga cerealella</i> , durante 24 horas.	92
<b>Anexo E.</b> Supervivencia de cohortes de 30 hembras de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> por efecto de la alimentación.	95
<b>Anexo F.</b> Respuesta funcional de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> sobre <i>Tecia solanivora</i> .	96
<b>Anexo G.</b> Interferencia mutua de avispas de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> sobre huevos de <i>Tecia solanivora</i> .	97
<b>Anexo H.</b> Fertilidad de una cohorte de 30 hembras de <i>Trichogramma lopezandinensis</i> sobre <i>Tecia solanivora</i> .	98

## RESUMEN

El objetivo de esta investigación fue determinar algunos parámetros biológicos básicos para la utilización futura del parasitoide nativo *Trichogramma lopezandinensis* Sarmiento (Hymenoptera: Trichogrammatidae) en el control de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) (Lepidoptera: Gelechiidae), aprovechando las ventajas relativas del uso de un parasitoide de huevos y la adaptación evolutiva de la avispa a las condiciones agroecológicas de la zona papera colombiana. El estudio se desarrolló en condiciones controladas, en el laboratorio de entomología general del Programa Nacional de Manejo Integrado de Plagas en el Centro de Investigaciones Tibaitatá de Corpoica a  $19 \pm 3$  °C de temperatura y  $75 \pm 5$  % de H.R. La determinación del ciclo de vida se realizó sobre huevos de *T. solanivora*. La duración promedio para cada estado fue: dos días el huevo, siete días el estado larval, con tres instares, el estado de pupa duró seis días y la longevidad del adulto varió de acuerdo con la alimentación. Se determinaron parámetros de eficiencia como: la eficiencia de búsqueda, el tiempo de manipuleo, la interferencia mutua y la tasa de incremento natural. Se observó que la actividad parasítica es influenciada por la densidad de hospederos y de parasitoides. Existe una densidad de huevos a partir de la cual la avispa realiza su mayor esfuerzo parasítico.

En altas densidades de huevos se encuentra una mayor proporción de avispas que parasitan los huevos expuestos, en bajas densidades esta proporción disminuye. La respuesta funcional fue de tipo II. Un incremento en la densidad de parasitoides disminuye la eficiencia de búsqueda de las avispas, reduciendo la actividad parasítica individual. La tasa neta de reproducción fue de 46.16 hembras por hembra de la cohorte y el tiempo medio generacional fue de 18.33 días.

## 1. INTRODUCCION

El cultivo de la papa es considerado en Colombia como el principal sistema de producción del piso térmico frío debido, no solo a la extensa área dedicada a su producción y a su incidencia en la economía nacional, sino a sus implicaciones de tipo cultural en una numerosa población campesina. Esta actividad es la más importante generadora de empleo e ingresos de los habitantes de las amplias zonas andinas del país.

Los problemas técnicos que enfrenta el productor de papa son bastante significativos debido, tanto a los daños y pérdidas fitosanitarios, como al aumento en los costos de producción que ocasiona su control. Dentro de ellos, se destaca la polilla guatemalteca; esta es una plaga originaria de Centro América, donde fue registrada por primera vez en 1956. Se introdujo a Suramérica en una importación de semilla no certificada hecha por Venezuela desde Costa Rica en 1983. En Colombia se registró en 1985, en Chitagá, Norte de Santander desde donde se dispersó a todas las zonas paperas del país. La plaga adquirió mayor importancia económica a medida que fue invadiendo las principales zonas productoras, hasta convertirse en la actualidad en la segunda plaga en importancia económica en el cultivo de la papa (Sotelo 1997, Araque 1996).

Ante el desconocimiento generalizado que se tiene a cerca de la biología y el comportamiento de la polilla guatemalteca, y por lo tanto, de estrategias efectivas para su manejo, se ha planteado el desarrollo de programas de Manejo Integrado de Plagas -MIP-. Estos programas deben involucrar varios conceptos como: el agroecosistema, el muestreo de plagas y el uso de niveles críticos de población en la toma de decisiones, el conocimiento de la biología y la ecología de los organismos, el control natural y la integración de medidas de control compatibles

entre sí y con el entorno ambiental, con el fin de diseñar alternativas de control de bajo impacto ecológico, dentro del marco de una agricultura sostenible.

En la actualidad estos programas carecen de la información necesaria y suficiente, principalmente sobre las posibilidades del control biológico; los intentos realizados en la introducción y el establecimiento de algunos parasitoides utilizados para el control de la polilla guatemalteca en otros países no han tenido éxito, mas quizás, por la falta de continuidad y consistencia de las investigaciones, que por la potencialidad de los agentes. La generación de este tipo de tecnologías debe ser un proceso altamente eficiente pues el ámbito social en el que se enmarca la producción de papa en Colombia es especialmente escéptico frente a la innovación. Los componentes de Manejo Integrado que se desarrollen y ofrezcan, deben llenar las expectativas del productor y constituirse como alternativas reales y factibles.

El control biológico de plagas agrícolas mediante la liberación de parasitoides, ha obtenido, a través de los últimos 20 años, los mayores avances tecnológicos debido a las investigaciones realizadas sobre el género *Trichogramma* en todo el mundo, pues los resultados del uso de estos parasitoides en el control de plagas y su incidencia en la economía mundial han sido significativos. Los parasitoides del género *Trichogramma* son endoparasitoides de huevos, solitarios o gregarios e idiobiontes. La habilidad de las hembras de este grupo para reconocer una amplia variedad de hospederos como posibles sitios de oviposición y la capacidad de las larvas para alimentarse de diversos hospederos, le confiere características especiales al género. Se ha reportado que una misma especie parasita varios huéspedes, incluso de diferentes órdenes; parece ser que la especificidad del parasitoide se relaciona mas con el microhábitat que con el taxon del hospedero.

Las especies del género *Trichogramma* exhiben una marcada variación en cuanto a sus patrones y capacidad de búsqueda, su preferencia por el hospedero y su respuesta a las condiciones naturales. La estimación de los parámetros que

describen la afinidad hospedero-parasitoide, es fundamental en la evaluación de potenciales agentes de control ya que permite seleccionar las especies más promisorias. El fracaso de los programas de control biológico y su prestigio como componente del manejo integrado de plagas, se relaciona estrechamente con la elección del agente adecuado, de acuerdo con la potencialidad de su eficiencia.

La especie *Trichogramma lopezandinensis* Sarmiento (Hymenoptera: Trichogrammatidae) fue descrita a partir de individuos emergidos de huevos de la mariposa *Colias dimera* Doubleday & Hewitson (Lepidoptera: Pieridae) sobre la cual se realizaba un estudio ecológico en alturas superiores a los 2800 msnm, en el municipio de Chipaque Cundinamarca (Sarmiento 1993). Esta especie abre una vía muy promisoriosa en la investigación en el control biológico de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae), gracias a las características del género al cual pertenece y, particularmente, a su adaptación evolutiva específica a las condiciones agroecológicas de las zonas geográficas colombianas dedicadas al cultivo de la papa.

Este estudio tuvo como objetivo generar información acerca de la potencialidad de la avispa *T. lopezandinensis* como agente de control, según algunos parámetros biológicos y ecológicos de la especie como son: la eficiencia de búsqueda, el tiempo de manipuleo, el índice de interferencia mutua y la tasa de incremento natural de la población. Tales parámetros fueron estimados en condiciones de laboratorio mediante el reconocimiento de la respuesta funcional, la interferencia mutua y la tabla de fertilidad. Estos estudios son importantes como herramientas para inferir a cerca de mecanismos básicos de las interacciones parasitoide-hospedero y predecir con mayor certeza la eficiencia práctica del uso de la avispa en programas de control biológico de la polilla guatemalteca de la papa.

## 2. REVISION DE LITERATURA

### 2.1. EL CULTIVO DE LA PAPA

El cultivo de la papa en Colombia es el principal sistema de producción del piso térmico frío. El área cultivada se encuentra en la Región Andina, entre los 2000 y los 3200 metros de altitud; esto corresponde a los altiplanos fríos y a los páramos. La superficie dedicada a éste cultivo es de 172.000 hectáreas, las cuales se localizan en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquía principalmente; en ellos, el cultivo de papa ocupa el 60% del área y genera el 70% de la producción nacional, que está alrededor de 2.7 millones de toneladas de tubérculo fresco al año. Cerca de 90.000 familias están vinculadas directamente con su producción y medio millón más participan en su comercialización y procesamiento.

La cadena de producción estimula el desarrollo mediante la movilización de más de 200.000 toneladas de insumos y por la producción de tubérculos. La incidencia del cultivo de la papa en el crecimiento de la agroindustria nacional es positiva: el 14% de la producción se emplea en procesamiento y presenta un creciente impacto en la generación de divisas. El consumo promedio aparente nacional se ubica alrededor de 60 Kg por habitante/ año (Moreno 1997).

Sin embargo, la mayor importancia de éste cultivo es su incidencia en los aspectos sociales que involucra, al ser el principal sistema de producción de zonas andinas altas como generador de ingresos y por sus implicaciones de tipo cultural en una población campesina numerosa. La mayoría de los productores de papa son pequeños propietarios, que no superan las cinco hectáreas, lo que le da

características específicas a éste cultivo, en el que se involucra la familia completa y de él dependen su ingreso, bienestar y calidad de vida (López-Ávila 1996a).

En el futuro, se prevé que la producción de papa a nivel mundial, se expandirá aproximadamente un 1,1% anual hasta alcanzar unos 312 millones de toneladas para el año 2000. Africa y América Latina experimentarán un crecimiento sostenido de la producción de papa durante la presente década. Parece ser que la expansión de la producción en estos continentes se deberá, tanto al aumento de los niveles de productividad, como a la expansión del área sembrada.

La tendencia en el consumo de alimentos, muestra una preferencia por las comidas de fácil y rápida preparación; esta tendencia general se difundirá muy probablemente, en las áreas urbanas, principalmente. Como consecuencia de esto, se prevé un mayor beneficio de la economía colombiana asociada con la papa, incrementándose posiblemente las actividades de procesamiento de tubérculo en los años futuros (Moreno 1997).

Los problemas que enfrenta el cultivador de papa son tanto de orden económico como técnico. Dentro de los factores económicos, los que más inciden obedecen al continuo aumento en el costo de los insumos y de la mano de obra utilizados, y principalmente a la compleja estructura del mercadeo de éste tubérculo.

Dentro de los factores técnicos se encuentran las enfermedades como la causada por el patógeno *Phytophthora infestans* y los insectos plaga del cultivo, principalmente el Gusano Blanco *Premnotrypex vorax* (Hustache) (Coleoptera: Curculionidae) y las palomillas *Phthorimaea operculella* (Zeller) y *Tecia soloanivora* (Povolny) (Lepidoptera: Gelechiidae) que son las que más afectan los rendimientos, la calidad del producto y finalmente la rentabilidad del cultivo (Pineda 1996).

A pesar del amplio número de insectos que afectan el cultivo de la papa, los que se constituyen en plagas de importancia económica y justifican su control son

unas pocas especies, pero sus daños y las pérdidas que ocasionan sí son bastante significativos. Para el manejo de éstas plagas, los agricultores acuden al uso de una gran cantidad de plaguicidas químicos, los cuales aplican con demasiada frecuencia mediante la modalidad "calendario", en la mayoría de los casos sin justificación técnica y solo con el criterio de proteger la cosecha contra el eventual ataque de las plagas. Esto además de los efectos económicos, origina una serie de problemas colaterales como: la resistencia de las plagas a los insecticidas, la destrucción de los enemigos naturales, la reducción cualitativa y cuantitativa de la flora y la fauna silvestres, desequilibrios ecológicos y alta contaminación ambiental (López-Ávila 1996a).

## **2.2. LA POLILLA GUATEMALTECA DE LA PAPA**

### **2.2.1. Clasificación Taxonómica.**

Orden: Lepidoptera

Suborden: Dystrisia

Superfamilia: Tineoidea

Familia: Gelechiidae

Tribu: Gnorimoschermini

Género: *Tecia*

Especie: *Tecia solanivora* (Povolny).

### **2.2.2. Historia e importancia económica.**

La polilla Guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) se ha convertido en la actualidad en uno de los problemas fitosanitarios mas graves en la producción del cultivo de la papa en Colombia. Esta es una plaga originaria de Centro América, donde fue registrada por primera vez en 1956. Se introdujo a Suramérica en una importación de semilla no certificada hecha por Venezuela desde Costa Rica en 1983. En Colombia hizo su aparición en 1985, en Chitagá, Norte de Santander desde donde se dispersó a todas las zonas paperas del departamento. La plaga adquirió mayor importancia económica a medida que fue invadiendo las principales zonas productoras del país, convirtiéndose actualmente en la segunda plaga en importancia económica en el cultivo de la papa (Sotelo 1997).

La presencia del insecto en las zonas productoras se ha detectado mediante el uso de trampas cebadas con feromona sexual específica para *T. solanivora*, en estudios preliminares sobre evaluación de los niveles de población adelantados por el ICA. Actualmente se encuentra distribuída en el área papera de los Santanderes, Antioquia, Cundinamarca, Boyacá y Nariño (Araque 1996).

### **2.2.3. Daño.**

El daño es ocasionado por las larvas que penetran el tubérculo para alimentarse, formando túneles, inicialmente en forma superficial para luego barrenar mas profundamente, disminuyendo la calidad del tubérculo; los túneles se llenan con excremento, facilitando la entrada de contaminantes secundarios que ocasionan la pudrición del tubérculo. Las pérdidas llegan a ser del 100% cuando no se realizan las prácticas de manejo correspondientes (Torres 1996).

El daño se presenta tanto en campo como en almacenamiento, sin embargo en este último las condiciones son ideales para la reproducción de la polilla, puesto que allí los tubérculos no tienen ninguna protección y la oscuridad de la mayoría

de los lugares de almacenamiento favorece a los adultos de la plaga (Herrera 1997).

#### **2.2.4. Descripción del insecto.**

La polilla guatemalteca de la papa desarrolla su ciclo de vida en cuatro fases: huevo, larva, pupa y adulto, cuyas características morfológicas fueron descritas por Araque (1992); Torres (1996); Sotelo (1997); Rincón (1997) y Sánchez (1998), como se reseña a continuación:

##### **□ Huevo**

La forma va de ovoide a redondeada. Son puestos tanto en forma individual como en grupo, dependiendo si son colocados sobre las hojas bajas de la planta, sobre los terrones, las grietas del suelo, sobre costales y objetos de los almacenes o en presencia de tubérculos

Los huevos al principio son de color blanco crema, luego se tornan amarillentos y oscuros cuando están próximos a eclosionar. El tamaño promedio de los huevos es de  $0.53 \pm 0.038$  de largo por  $0.41 \pm 0.037$  mm de ancho.

- **Larva** es de tipo eruciforme, posee tres pares de patas torácicas, cuatro pares de pseudopatas abdominales y un par de pseudopatas anales. El desarrollo larval comprende cuatro instares; la larva recién nacida es de color blanco traslúcido, mide de 1.3 a 1.4 mm de longitud, con cabeza y escudo protorácico de color marrón oscuro; la larva de segundo instar es de color crema y presenta máculas de color café a lo largo del cuerpo; la larva de tercer instar es de color amarillo verdoso y las máculas se hacen mas evidentes; la larva de cuarto instar, presenta una coloración verdusca y púrpura y alcanza una longitud de 12 a 14 mm.

Cuando la larva ha completado su desarrollo, abandona el tubérculo, se introduce un poco en el suelo y al poco tiempo aparece recubierta por un capullo de seda al cual se adhieren partículas de suelo.

#### □ **Pupa**

La pupa es de forma ahusada; al principio es de color café claro y posteriormente de color café oscuro. La hembra mide en promedio 8.52 mm de largo por 2.95 mm de ancho y el macho 7.83 mm de largo por 2.42 mm de ancho. La pupa puede encontrarse en el suelo, en las paredes del lugar de almacenamiento, en empaques o dentro del mismo tubérculo.

#### □ **Adulto**

El adulto es una polilla de color marrón con bandas o líneas de color marrón oscuro a lo largo de las alas anteriores. Las hembras, en especial, presentan un patrón de líneas longitudinales nítidas desde el ápice del ala que terminan en forma de manchas marginales. Presentan dimorfismo sexual tanto en tamaño como en coloración. La hembra es más grande que el macho, mide en promedio 12 mm de longitud por 3.4 mm de ancho y el macho mide en promedio 9.7 mm de largo por 2.9 mm de ancho.

El insecto adulto presenta la cabeza poblada de escamas; los palpos labiales son largos y recurvados hacia arriba; Las alas anteriores son lanceoladas y las posteriores amplias y con abundantes flecos. El abdomen de los machos es delgado y corto con respecto a las alas y presenta un abultamiento en la zona apical. El abdomen de las hembras es cónico y se extiende casi hasta el margen de las alas

Los adultos son de hábitos nocturnos; en el día permanecen ocultos entre las hojas de las plantas o camuflados en el suelo, en el campo y entre los

tubérculos, sacos y guacales en el almacén. Su vuelo es corto, errático y por lo general a ras de piso.

Durante la noche son activos, copulan, y depositan los huevos sobre o muy cerca de los tubérculos. En el campo ovipositan debajo de los terrones, en las grietas del suelo, en la base de las plantas de papa o de malezas o sobre tubérculos descubiertos. En almacenes de papa ovipositan sobre los tubérculos, sobre los costales o en las grietas de la pared o del piso. La oviposición dura en promedio 13 días y una hembra puede poner entre 200 y 363 huevos durante su vida.

#### **2.2.5. Ciclo de vida.**

En trabajos desarrollados por Sotelo (1997) en Boyacá a 2.787 msnm, 13 °C y 44-58 % de H.R., Trillos *et al* (1994) en La Selva (Antioquia) a 2.200 msnm, 16 °C y 78-83 % de H.R. y Araque (1992) en Pamplona (Norte de Santander) a 2.287 msnm, 16 °C y 78-83 de H.R., se encontró que la duración del ciclo de vida varía, principalmente, con la temperatura. El estado de huevo tuvo una duración promedio de 8 a 15 días; el estado larval dura de 20 a 30 días; el estado de pupa, de 15 a 23 días. La longevidad del adulto es de 20 a 25 días. La duración total del ciclo de vida varía entre 65 y 93 días.

#### **2.2.6. Manejo de la polilla guatemalteca de la papa.**

Las prácticas hasta ahora implementadas en el control de la polilla guatemalteca no han dado respuestas satisfactorias en términos de eficiencia y rentabilidad, por el contrario han desencadenado problemas entre los cuales se cuentan: la pérdida de la capacidad productiva de los recursos de que dispone el agricultor papero, la contaminación de las aguas y los suelos dedicados a su producción y los problemas de resistencia de la plaga a los productos químicos, entre otros (López-Ávila 1996b).

El manejo de la plaga requiere la generación de componentes de un modelo de manejo integrado. Operativamente el MIP se vale de algunas técnicas como son: el control biológico que comprende la manipulación e incremento o importación de enemigos naturales, el control fitogenético, la implementación de prácticas culturales y de controles mecánicos y físicos, el uso de medidas legales, la utilización de técnicas autocidas y etológicas y la aplicación racional de plaguicidas químicos (Herrera 1997).

El incipiente nivel de desarrollo de un modelo -MIP- de esta plaga hace muy complejo manejar la problemática actual de la polilla guatemalteca. Sin embargo, se recomienda al agricultor realizar algunas prácticas para reducir las poblaciones de la plaga. Estas estrategias se agrupan en cinco categorías principales (Araque 1993, Saenz 1997, Herrera 1997):

- **Control cultural:** Se recomienda: preparar adecuadamente los suelos; sembrar solamente semilla sana y tratada, a una profundidad mínima de 15 cm; cosechar oportunamente y no dejar residuos de cosecha en el campo; se recomienda realizar aporques altos para evitar que los tubérculos queden expuestos; el almacenamiento del tubérculo debe realizarse en condiciones de luz difusa. Hasta el momento ha sido el componente más importante en el manejo de la polilla.
- **Control físico:** Se debe mantener la humedad del suelo en niveles adecuados para impedir la formación de grietas que son una vía de acceso de la polilla a los tubérculos.
- **Control etológico:** Se debe disponer trampas de agua cebadas con feromona sexual de la polilla, tanto en campo como en almacenamiento, que sirven para el monitoreo de la densidad de la población de la plaga y para su control.

- **Control químico:** Se recomienda la aplicación de insecticidas únicamente como medida de emergencia. Deben usarse insecticidas específicos, de baja residualidad y de categoría toxicológica III.
- **Control biológico:** Actualmente se dispone de un bioinsecticida en polvo a base del virus de la granulosis *Baculovirus phthorimaea*, sin embargo esta tecnología se encuentra aún en estudio.

### 2.2.7. El control biológico.

Los programas de transferencia MIP en papa carecen de la información suficiente a cerca de las posibilidades del control biológico de plagas, sobre todo en cuanto a las técnicas de conservación y aumento de los agentes de control biológico nativos o la introducción de los disponibles en otros países, así como del conocimiento de nuevas alternativas en este campo.

Hasta el momento se conocen algunos parasitoides que han sido usados para el control de *Tecia solanivora* en otros países. Se han hecho intentos de introducción y establecimiento de algunos de ellos en la zona papera de Norte de Santander, hasta ahora sin éxito, mas quizás por la falta de continuidad y consistencia en los programas, que por la capacidad y la eficacia de los agentes (López-Ávila 1996b).

La eficacia de los agentes esta determinada por diversos factores abióticos y bióticos. Dentro de los factores bióticos están las características inherentes a los enemigos naturales como son: la capacidad de búsqueda, la fertilidad, la facilidad en su manejo y cría masiva y el rango de adaptabilidad a condiciones climáticas, entre otros.

Dentro de los insectos entomófagos, los parasitoides de la familia Trichogrammatidae ocupan un lugar importante por los beneficios que han representado para el sector agrícola y la economía mundial en general. La nueva

perspectiva de la utilización de un trichogrammatido adaptado evolutivamente a las condiciones agroecológicas del área geográfica dedicada a la producción de papa en Colombia, abre una vía muy promisoría en la investigación que debe realizarse en el área del manejo integrado de la polilla guatemalteca.

## **2.3. EL GÉNERO *Trichogramma***

### **2.3.1. Taxonomía y distribución del género *Trichogramma*.**

La familia Trichogrammatidae es actualmente una de las 20 familias agrupadas en la superfamilia Chalcidoidea. Esta familia incluye cerca de 650 especies descritas de 80 géneros; el grupo comprende diminutos insectos parasitoides de huevos; la característica que distingue a la familia dentro de la superfamilia es la trisegmentación de los tarsos.

El género *Trichogramma* fue descrito por Westwood en 1833 y actualmente es el más estudiado de la familia, debido a su abundancia con 145 especies descritas y a su importancia en el control biológico aplicado (Pinto & Stouthamer 1994 y Pinto 1997).

El número de especies nombradas y aceptadas pertenecen a las seis regiones biogeográficas del mundo. Del paleártico se registran 50, de la región oriental, 35; del neártico, 28; de la zona Neotropical, 24; de la Afrotropical, ocho; y siete de Australia. Estas cifras están más relacionadas con la cantidad de muestreos realizados y con el uso agrícola que se da a los parasitoides, que con su abundancia en las regiones. Aún se desconoce la presencia de muchas especies en la mayoría de las zonas del mundo. Ciertas especies, especialmente las asociadas con la agricultura y otros hábitats disturbados, se distribuyen ampliamente.

La identificación de las especies del género *Trichogramma* ha sido muy compleja debido al tamaño de los insectos (0.2 a 1.5 mm de longitud) y a la similitud

morfológica que presentan. Inicialmente se usaron caracteres morfológicos como la coloración, la longitud de los flecos del margen interior de las alas y el número y la forma de las cilias, para la diferenciación entre especies, sin embargo en la década de los 60 se observó que tales características variaban con las condiciones ambientales. Posteriormente los estudios de Nagarkatti & Nagaraja en 1968 mostraron que la descripción de la genitalia del macho podría ser útil en el reconocimiento de las especies. Los resultados de estas investigaciones fueron significativos permitiendo que nuevas especies fueran descritas en varios países; se describieron mas de 100 especies en los siguientes años (citado en Nagarkatti & Nagaraja 1977).

A pesar de la gran utilidad de la descripción de la genitalia masculina, se presentaron nuevas dificultades en la separación de muchas especies, por lo que actualmente se buscan alternativas de tipo reproductivo y molecular para su reconocimiento (Pinto & Stouthamer 1994 y Pinto 1997).

### **2.3.2. Reseña histórica.**

La liberación de parasitoides del género *Trichogramma* para el control de lepidópteros plaga se ha realizado durante más de 100 años. Sin embargo la metodología de cría masiva de estos parasitoides fue propuesta sólo hacia los años 20 en los Estados Unidos. Fue Flanders quien en los años 30 perfeccionó la técnica para la producción masiva; sin embargo su trabajo se vió desplazado posteriormente debido al auge de los insecticidas químicos.

En los últimos 20 años se han realizado los mayores avances tecnológicos en el área de la utilización del parasitoide. A pesar de no ser este el único grupo de parasitoides implementado para el control biológico de plagas, gran parte del conocimiento que se tiene en esta área, proviene de los estudios desarrollados con el género *Trichogramma*. Estas investigaciones se han realizado en casi todo el mundo, principalmente en Europa, la ex-uni6n Soviética, Norteamérica y China (Smith 1996).

Actualmente, el estudio de las liberaciones inundativas de estos parasitoides se lleva a cabo en más de 50 países y se ha reportado su utilización en más de 32 millones de hectáreas cada año, en cultivos como maíz, arroz, caña de azúcar, algodón, hortalizas, árboles frutales y pinos. Los progresos en su utilización se deben en gran medida a la eficiencia económica de su uso demostrado en varios países, al éxito de su manejo en condiciones de producción masiva y a la acumulación de investigaciones y de datos experimentales concernientes a su uso comercial y a la evaluación de la eficiencia de las avispas (Li 1994).

La mayoría de los trabajos se han realizado para combatir dos plagas principales: *Ostrinia* spp. y *Helicoverpa zea* y en menor medida otras plagas de las familias Pyralidae, Tortricidae, Noctuidae y Pieridae en orden decreciente. De igual manera, las especies principalmente estudiadas son solamente cinco: *T. evanescens*, *T. dendrolimi*, *T. pretiosum*, *T. brassicae* y *T. nubilale*, debido a su plasticidad en cuanto al hábitat y a la selección del huésped (Smith 1996).

En Colombia se tiene en la actualidad una gran experiencia en el uso de este insumo biológico para el control de varios Lepidópteros plaga en cultivos de caña de azúcar, maíz y algodón principalmente. Hacia 1995 existían alrededor de 30 laboratorios de cría masiva, de los cuales el 80 % se encontraba en el Valle del Cauca. En la actualidad este número de empresas ha disminuído notablemente debido, en principio, a la crisis del cultivo del algodón y del sector agrícola en general; sin embargo su creciente utilización en otros cultivos y la demanda de los países vecinos, hace pensar en un resurgimiento de esta actividad económica en los próximos años (Amaya 1998).

En las condiciones de la Sabana de Bogotá, se reportó una especie del género *Trichogramma* no descrita, registrada como *Trichogramma* sp. cerca *pretiosum* Riley, parasitando huevos de *Copitarsia consueta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). Este parasitoide también se encuentra adaptado a las condiciones particulares del piso térmico frío colombiano y se constituye como potencial objeto

de estudio del control biológico de lepidópteros plaga de zonas altas colombianas. (Zapata 1987).

### **2.3.3. Aspectos biológicos.**

El género *Trichogramma* está compuesto por endoparasitoides de huevos solitarios o gregarios (facultativos), e idiobiontes. Los términos idiobionte y koinobionte se refieren a la condición ecológica del hospedero parasitado; los idiobiontes detienen el desarrollo de su hospedero y emergen como adultos del estado que parasitaron, los koinobiontes permiten el desarrollo posterior a la parasitación de su hospedero y emergen de un estado mas avanzado. Por definición los parasitoides de huevos son idiobiontes con excepción de los parásitos ovo-larvales que se excluyen de este grupo (Vinson 1994).

Los parasitoides de este género han estado asociados con hospederos del orden Lepidoptera, sin embargo se ha reportado parasitismo sobre hospederos de 10 órdenes: Homoptera, Coleoptera, Hemiptera, Odonata, Orthoptera, Diptera, Hymenoptera, Thysanoptera y Neuroptera. Se ha reportado, por lo general, que una especie del género parasita varios hospederos; parece ser que la especificidad del parasitoide se relaciona más con el microhábitat que con el taxon del hospedero (Pinto & Stouthamer 1994).

#### **2.3.3.1. Ciclo de vida.**

El ciclo biológico de la avispa comprende estados parasíticos y de vida libre; los estados inmaduros se desarrollan como parasitoides dentro del huevo hospedero y los adultos son de vida libre; las hembras se comportan como depredadoras, identificando y seleccionando los potenciales huéspedes para su descendencia (Schmidt 1994).

La duración del ciclo está directamente afectada por la temperatura, la humedad relativa, el fotoperiodo y el huésped en el que se desarrolla (Schmidt 1994).

Según Flanders citado por Hagen 1964, los insectos de la familia Trichogrammatidae son holometábolos; los estados inmaduros consisten en huevo, tres instares larvales y pupa. La descripción de estos estados fue realizada por De la torre, citado por Amaya (1998) como se reseña a continuación:

#### ❖ Huevo

El huevo mide aproximadamente 0,1 mm, es insertado dentro del huésped y duplica su tamaño antes de la eclosión. Es oblongo y ligeramente cóncavo en su parte lateral. Después de puesto es transparente y contiene un líquido claro, recubierto por una sola envoltura; posteriormente ocurre un despliegue en uno de los extremos, provocado por una retracción del líquido interno y aparecen numerosas granulaciones en su interior, observándose una segunda envoltura.

#### ❖ Estados larvales

El desarrollo larval comprende tres instares. La mayor parte del cuerpo se halla ocupada por el aparato digestivo, el cual está provisto por una boca con dos mandíbulas pequeñas y agudas que se prolongan hacia el interior a través de un esófago; ambas estructuras actúan como una bomba de succión, permitiendo que la larva absorba gran cantidad de vitelo; el embrión del huevo hospedero es destruido por un proceso de lisis.

La larva de segundo instar es más globosa que la de primer instar; durante esta fase el corion del huevo hospedero comienza a ennegrecer, como respuesta al depósito de gránulos negros sobre la pared interna. Este signo caracteriza el parasitismo de la mayoría de los hospederos parasitados por avispa del género *Trichogramma*.

En la larva de tercer instar se observan constricciones correspondientes a la cabeza y a la segmentación torácica.

#### ❖ Pupa

La pupa es de tipo exarata, translúcida, lisa y de color pardo claro. Su cutícula es fina y transparente, los ocelos son de color rojo claro y las patas están completamente formadas.

#### ❖ Adulto

El adulto se caracteriza por tener dos pares de alas membranosas y piezas bucales de tipo masticador-lamedor; el ovipositor no se encuentra modificado en aguijón.

#### **2.3.3.2. Selección del hospedero.**

Los parasitoides pueden ser polífagos u oligófagos, los estrictamente monófagos son poco comunes. La polifagia de la hembra del género esta asociada con su habilidad para reconocer una amplia variedad de hospederos como posibles sitios de oviposición y con la capacidad de la larva en desarrollo para utilizar los contenidos nutricionales de diversos hospederos (Schmidt 1994).

Según Doult (1964) la relación hospedero-parasitoide está basada en la coincidencia temporal, geográfica y ecológica de las dos especies. La localización del huésped y la parasitación exitosa son un proceso complejo en el que pueden diferenciarse cuatro etapas: el encuentro del hábitat del huésped; el encuentro del huésped; la aceptación del huésped y la oviposición.

Una vez ha sido encontrado el hospedero, el parasitoide inicia un proceso de evaluación del huésped para identificarlo y reconocer su condición y susceptibilidad para ser parasitado. Según la evaluación la hembra determina si acepta el huésped, el número de huevos que depositará y su sexo (Schmidt 1994).

Hassan (1994) afirma que la preferencia de la hembra por un hospedero puede evidenciarse por su permanencia en el grupo de huevos hasta haber parasitado

una proporción significativa de ellos. En presencia de un hospedero no preferido la hembra puede rechazar los huevos completamente o parasitar unos pocos. La hembra que no tiene habilidad para “escapar” o dejar los huevos puede parasitarlos, pero en este caso puede alargar el período de examen (tiempo de manipuleo).

El reconocimiento y la aceptación de hospedero están influenciados por diversos factores como son:

- ◆ La forma, el tamaño y el color de los huevos y la consistencia del corion son determinantes. El estímulo que ofrecen los huevos es de tipo visual y táctil, diferentes formas tamaños y colores no son reconocidos por el parasitoide (Pak *et al* 1986; Salt 1958, citado por Doult 1964). El tamaño de los huevos influye directamente sobre la decisión de la hembra de cuantos huevos depositar en cada hospedero. La coloración de los huevos es un factor importante, coloraciones amarillas y oscuras son rechazadas generalmente (De Jong & Salt 1984 citados por Schmidt 1994).
- ◆ La edad de los huevos es un factor relevante en la aceptación del hospedero. La variación en el contenido químico de los huevos ocasionada por el desarrollo embrionario del huésped o el deterioro producido por el almacenamiento puede provocar un rechazo de las hembras (Pak *et al* 1986; Schmidt 1994).
- ◆ El efecto del aprendizaje de las hembras en una experiencia de oviposición tiene una fuerte incidencia en la preferencia de un huésped. La experiencia en un estado pre-adulto, es decir la preferencia por el hospedero en el que se desarrolló en estados inmaduros, tiene una influencia menor. Este aprendizaje está asociado con los estímulos olfativos de las kairomonas presentes sobre los huevos (Bjorksten & Hoffmann 1995).

- ◆ La densidad de los huevos es un factor importante en la aceptación del hospedero. Una densidad de huevos baja puede ser un estímulo insuficiente para iniciar la parasitación. Este fenómeno puede estar relacionado con la presencia de altas concentraciones de kairomonas en mayores densidades de huevos (Reznik & Umarova 1991).
- ◆ El efecto de otros parasitoides que han caminado sobre los huevos. Este fenómeno ha sido llamado "efecto de huella" por Flanders 1959 (citado por Doutt 1964). La hembra está en capacidad de reconocer y rechazar, si es preciso, estos hospederos.
- ◆ La presencia de huevos parasitados. Salt (1961), citado por Alphen & Jervis (1996), describió la habilidad de los parasitoides para diferenciar los huevos que ya han sido parasitados de los no parasitados, por un fenómeno conocido como "discriminación de hospederos". Este mecanismo es común en parasitoides del orden Hymenoptera. Actualmente se sabe que los parasitoides pueden reconocer además, el número de huevos que hay dentro de un hospedero y si estos son de su misma especie. El superparasitismo, es decir la oviposición en hospederos ya parasitados, es un mecanismo común en las avispas del género y puede afectar la mortalidad de estados inmaduros dependiendo de la disponibilidad de recurso en el hospedero (Alphen & Jervis 1996, Schmidt 1994).
- La presencia de huevos de otra especie de parasitoide en el hospedero (multiparasitismo). Las larvas de *Trichogramma* pueden consumir otras larvas que se encuentren dentro del huevo. Este fenómeno aún no se ha estudiado en detalle (Schmidt 1994).

### 2.3.3.3. Proporción de sexos.

El sistema genético de determinación sexual en Hymenoptera hace muy importante su estudio. La arrenotoquia es el modo más común de reproducción en los parasitoides de este orden, en el cual los machos se desarrollan partenogénicamente de huevos no fertilizados y las hembras provienen de huevos fertilizados. Las hembras controlan la proporción sexual de su descendencia mediante la fertilización de sus huevos (Alphen & Jervis 1996).

Algunas especies del género *Trichogramma* han exhibido reproducción de tipo telitóquica en el cual no se presentan machos, todos los individuos provienen de huevos no fertilizados y son hembras. Este mecanismo se ha reportado en 17 especies del género y se han establecido dos razones: hibridación e infección. La hibridación entre algunas especies puede producir una F1 conformada por hembras telitóquicas que producen una F2 compuesta por hembras arrenotóquicas. La infección de las avispas por la bacteria *Wolbachia* es otra causa conocida de telitoquia, el sometimiento de las avispas a altas temperaturas o la administración de antibióticos hace que las hembras vuelvan a ser arrenotóquicas (Pinto & Stouthamer 1994).

En la liberación de parasitoides para el control biológico de plagas es indeseable tener una proporción de machos mayor que de hembras, por esto, el estudio de esta materia es importante para los investigadores de esta área. Algunos factores que intervienen en la decisión de las hembras en cuanto a la distribución sexual de su descendencia son:

- La densidad del parasitoide. En altas densidades, las hembras optan por incrementar la proporción de machos. Esta es una razón del fracaso de las crías masivas.

- La calidad del hospedero. Las hembras prefieren poner los huevos fertilizados en los hospederos que presentan condiciones favorables para el desarrollo de hembras de mayor tamaño (Alphen & Jervis 1996).

#### **2.3.4. Selección de especies para uso en el control biológico de plagas.**

Las especies del género *Trichogramma* exhiben una marcada variación en cuanto a sus patrones y capacidad de búsqueda, su preferencia por el hospedero y su respuesta a las condiciones naturales. Su selección exige un proceso riguroso, de vital importancia en la generación de tecnologías de control biológico eficaces.

Las condiciones particulares de cada cultivo son de importancia en la selección de un agente de control. El parasitoide debe ser seleccionado de acuerdo con las características propias del cultivo. La capacidad de vuelo o la habilidad para caminar en un hábitat en particular, determina la posibilidad del parasitoide de realizar sus actividades como: la alimentación, la cópula y la parasitación. La ubicación de las fuentes alimenticias para el parasitoide no debe ser un proceso que demande demasiada energía (Hassan 1994).

Las especies locales deben ser seleccionadas, preferiblemente, para su utilización en una zona; se supone que una especie nativa está mejor adaptada a las condiciones ambientales particulares. Si, embargo el uso de especies introducidas es una medida a menudo implementada, corriendo el riesgo de que estas especies eliminen a las nativas, debido a la competencia interespecífica desigual (las liberaciones inundativas no permiten la supervivencia de la especie nativa). La mayor exigencia en las medidas legales para el control de la importación de enemigos naturales, es actualmente una política en la mayoría de los países como medida de conservación de la entomofauna nativa (Smith 1996).

El fracaso de los programas de control biológico y su prestigio como componente del manejo integrado de plagas, se relaciona estrechamente con la selección del

agente adecuado, de acuerdo con la potencialidad de su eficiencia (Hassan 1994).

### **2.3.5. Generalidades sobre *Trichogramma lopezandinensis*.**

La especie *T. lopezandinensis* fue descrita a partir de individuos emergidos de huevos de la mariposa *Colias dimera* Doubleday & Hewitson (Lepidoptera: Pieridae) sobre la cual se realizaba un estudio ecológico en alturas superiores a los 2800 msnm, en el municipio de Chipaque Cundinamarca.

Las avispas se criaron en laboratorio sobre huevos de *Sitotroga cerealella* (Olivier) (Lepidoptera: Gelechiidae). Se realizó la descripción de la especie a partir de especímenes montados empleando la técnica descrita por Nagarkatti y Nagaraja en 1971 (Sarmiento 1993).

## **2.4. EFECTO DE LA DENSIDAD DEL HOSPEDERO SOBRE LA ACTIVIDAD PARASÍTICA**

La depredación es afectada por diversos factores que pueden ser clasificados en cinco grupos principales: la densidad de la presa, la densidad del depredador, los factores ambientales como cantidad y calidad de alternativas alimenticias, las características inherentes a la presa y al depredador. Generalmente, las características del medio, del depredador y de la presa, son factores que se mantienen constantes o ausentes; la densidad de la presa y del depredador son universales a la interacción presa-depredador y se constituyen como sus variables básicas (Holling 1961).

Estas variables pueden evaluar la medida en que una especie es potencialmente depredada por otra. El estudio de la dinámica de la depredación debe estar basado en el conocimiento de los elementos que inciden en la abundancia del

depredador (tasa de incremento), en la de la presa (tasa de mortalidad) y en la capacidad de búsqueda del depredador, principalmente.

La metodología comunmente utilizada, para la estimación del efecto de estas variables en la interrelación presa-depredador es el reconocimiento de dos respuestas: la funcional y la numérica, una terminología introducida por Solomon (1949) y explotada más adelante por Holling (1959) (citados por Hassell 1978).

La terminología empleada anteriormente ha sido aplicada frecuentemente, en el contexto científico al área de los parasitoides, por ser este un caso especial de relación muy próximo a la depredación. En la presente investigación se asume la validez práctica de la utilización indiscriminada de tales conceptos para describir las interacciones presa-depredador y hospedero-parasitoide.

#### **2.4.1. La respuesta funcional.**

Solomon (1949) definió la respuesta funcional como el cambio en el número de presas atacadas por un depredador, en un lapso de tiempo determinado, en relación con una variación en la densidad de presas (citado por Hassell 1976).

Convencionalmente, los investigadores se han enfocado, básicamente, hacia la descripción gráfica y matemática de las respuestas funcionales como una herramienta para inferir a cerca de mecanismos básicos de las interacciones parasitoide-hospedero, para clarificar relaciones coevolutivas y predecir la eficiencia del uso de los enemigos naturales en el control biológico (Houck & Strauss 1985).

La estimación de las respuestas funcionales es, además, una metodología importante en la selección de especies potenciales controladoras de plagas mediante la comparación de las curvas descriptivas y de sus parámetros ecológicos (López-Ávila 1988).

Holling (1959) encontró 3 tipos de curvas representativas de las respuestas funcionales (Anexo A). La curva tipo I en la que el número de presas atacadas por depredador es directamente proporcional a la densidad de presas, hasta un punto en el que la curva semeja una meseta. La curva tipo II que se caracteriza por una fase inicial de incrementos rápidos en el número de presas consumidas con aumento en la densidad de presas y una siguiente fase de incrementos lentos hasta llegar a una asíntota. La curva tipo III, que es de forma sigmoidea, difiere de la curva tipo II en la fase inicial, en la que muestra incrementos lentos hasta llegar a un punto de inflexión a partir del cual se comporta como la curva tipo II (Hassell 1976).

Los dos parámetros claves en el estudio de la respuesta funcional de un depredador (para el caso, parasitoide) son la eficiencia instantánea de búsqueda ( $a'$ ) que determina la tasa de incremento de la respuesta con respecto a la densidad de presas, es decir la rapidez con que la curva de respuesta tiende a estabilizar su crecimiento y el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ). La estimación de éstos parámetros en condiciones de campo es siempre muy compleja por la dificultad para estimar la densidad de las poblaciones de parasitoides foráneos, entre otras variables (Hassell & Waage 1984).

Otros componentes de la respuesta funcional son: el tiempo de interacción del depredador y la presa, el hambre y el estímulo del depredador en presencia de la presa (Holling 1961).

Los modelos matemáticos han sido propuestos desde comienzos de este siglo para describir las relaciones hospedero-parasitoide y presa-depredador. Los supuestos en los que se fundamentan estos modelos pueden tener o no, validez biológica, tales como que los parasitoides no dejan las masas de huevos, que los depredadores no se sacian o que los parasitoides y depredadores buscan y ovipositan aleatoriamente (López-Ávila 1988).

### 2.4.1.1. Respuesta funcional tipo I.

La respuesta funcional tipo I tiene lugar cuando el número de presas consumidas por un depredador es directamente proporcional a su abundancia, o cuando un parasitoide parasita hospederos en directa proporción a su densidad. Este comportamiento tiende a cesar abruptamente debido a alguna limitación fisiológica como la saciedad del depredador, por ejemplo, tendiendo a equilibrarse hacia una constante. Esta respuesta es típica de invertebrados que se alimentan de plancton, y consumen una proporción de la cantidad de alimento que les rodea (Hassell 1978).

En los modelos propuestos por Nicholson-Bailey y Lotka-Volterra, citados por Hassell (1978) se describe el comportamiento de búsqueda con la siguiente ecuación:

$$N_e/P_t = a'TN_t \quad (1)$$

donde  $N_e$  es el número de encuentros con presas;  $P_t$  es la densidad del parasitoide;  $a'$  es la tasa instantánea de búsqueda, que es función del número de contactos entre la presa y el depredador;  $N_t$  es la densidad de la presa y  $T$  el tiempo total disponible. El término  $a'T$  (denotado por  $a$ ) describe un área que fue denominada "área de descubrimiento" por Nicholson (1935) citado por Rogers (1972) y "área de búsqueda", por Rogers (1972) y corresponde a una constante inherente a la especie que determina la proporción del área total que puede encontrar el depredador, limitado por su capacidad de búsqueda (Holling 1961; Rogers 1972).

Esta ecuación expresada en términos de número de ataques o número de hospederos parasitados sería:

$$N_a = N_t (1 - \exp(- a'TP_t)). \quad (2)$$

Este tipo de respuesta funcional se basa en algunos supuestos que no son apropiados para describir el comportamiento de parasitoides y depredadores tales como asumir el tiempo de búsqueda constante o la densidad de presas o de hospederos constante; la densidad de presas varía a medida que las presas son consumidas y esto sugiere un tiempo de búsqueda mayor a medida que el número de presas va disminuyendo (Hassell 1978).

#### **2.4.1.2. Respuesta funcional tipo II.**

Fue Holling (1959) citado por Hassell (1978) quien definió las diferencias fundamentales entre la respuesta funcional tipo I y tipo II. Los parasitoides y depredadores gastan su tiempo en otras actividades además de la búsqueda, que están asociadas con la parasitación y la depredación. Estas actividades son denominadas "tiempo de manipuleo" ( $T_h$ ) y se incluyen: el examen de la presa, su dominación y muerte, el tiempo destinado a la alimentación, al aseo y al descanso posterior a la depredación o a la parasitación. El tiempo de manipuleo reduce el tiempo disponible para la búsqueda. El nuevo tiempo de búsqueda es:

$$T_s = T_t - T_h (N_e/P_t). \quad (3)$$

donde  $T_s$  es el tiempo de búsqueda y  $T_t$  es el tiempo total. Asumiendo que el tiempo de manipuleo es constante para cada presa.

Sustituyendo en la ecuación (1) el tiempo "T" por el nuevo tiempo de búsqueda y asumiendo el número de parasitoides,  $P_t = 1$ , se tiene que:

$$N_e = a'T_tN_t / (1 + a'T_h N_t) \quad (4)$$

a partir de esta ecuación, conocida como la "ecuación de disco" de Holling (1959) Royama (1971) citado por Rogers (1972) y Rogers (1972) encontraron la ecuación

que expresa la respuesta funcional en términos de número de ataques "Na" y no de encuentros:

$$Na = Nt (1 - \exp (-a'TtPt / (1 + a'ThNt))) \quad (\text{para parasitoides}) \quad (5)$$

$$Na = Nt (1 - \exp (-a'Pt (Tt - Th (Na / Pt)))) \quad (\text{para depredadores}) \quad (6)$$

Las dos ecuaciones hacen referencia a las diferencias entre el comportamiento y la naturaleza de las actividades de depredadores y parasitoides: Los huéspedes parasitados permanecen expuestos a nuevos parasitoides, esto incrementaría el tiempo de manipuleo que gasta un parasitoide al encontrar un huésped ya parasitado (en la discriminación), disminuyendo a la vez el tiempo disponible para la búsqueda de otros hospederos. Los depredadores, en cambio, no deben gastar tanto tiempo en el examen previo de sus presas, disponiendo de más tiempo para buscar. De otro lado, los depredadores alteran la densidad de presas a medida que las van consumiendo (Hassell 1978).

#### **2.4.1.3. La respuesta funcional tipo III.**

La respuesta funcional tipo III es típica de depredadores vertebrados mientras que la respuesta tipo II es considerada típica de invertebrados. Sin embargo existen evidencias de que varios depredadores artrópodos exhiben una respuesta de tipo sigmoidea (Hassell 1978).

Existen varias razones según Alphen y Jervis (1996) para que un depredador o parasitoide muestre este tipo de respuesta funcional:

- Se da este tipo de respuesta cuando el huésped no es el preferido por el depredador o parasitoide, como en el caso de *Aphidius uzbeckistanicus*, *Coccinella septempunctata* y *Notonecta glauca* que mostraron respuesta funcional tipo III cuando se les ofrecieron hospederos y presas no preferidos y

respuesta funcional tipo II cuando se les ofrecieron presas y hospederos predilectos (Dransfield 1979 y Hassell 1977, citados por Alphen y Jervis 1996).

- En bajas densidades de huéspedes el parasitoide gasta mayor parte de su tiempo en otras actividades diferentes a la búsqueda. Por ejemplo *Venturia canescens* gastó mayor tiempo caminando en la jaula experimental y descansando.
- Los tiempos de manipuleo pueden ser menores en altas densidades de huéspedes o presas, debido al mayor grado de estimulación del depredador o el parasitoide en presencia de huéspedes o presas. Algunos depredadores consumen menor proporción de una presa en altas densidades, la extracción de un mayor porcentaje de peso de la presa puede significar un esfuerzo mayor y cuando la tasa de encuentro es alta, el depredador opta por realizar el menor trabajo y consumir una nueva presa.

La mayor importancia de este tipo de respuesta funcional con respecto a la respuesta tipo II es su contribución a la estabilidad. Una respuesta funcional tipo sigmoidea es en mayor medida denso-dependiente y en consecuencia, hace mas fuerte el equilibrio de la interacción depredador-presa (Hassell 1978).

#### **2.4.1.4. Respuesta funcional tipo IV.**

Otro tipo de respuesta funcional fue reportado en algunos trabajos, la descrita por la curva en forma de cúpula. Holling (1961) concluyó que cuando en altas densidades de presas el depredador reduce el consumo, puede atribuirse a un efecto de confusión, cuando en el campo visual del depredador se encuentran varias presas se ejerce un estímulo continuo que bloquea la actividad alimenticia. El depredador realiza una adaptación a la sensibilidad del estímulo en presencia de presas disminuyendo la capacidad de consumo.

En Colombia se realizó una investigación sobre la respuesta funcional de *Trichogramma* sp. cerca *pretiosum* Riley sobre huevos de su hospedero natural *Copitarsia consueta* (Walker) encontrando una respuesta funcional tipo III (Ramos & Barragán 1990)

El estudio de la respuesta funcional en la presente investigación es una herramienta para evaluar el efecto de la densidad del hospedero *Tecia solanivora* sobre el parasitismo de *Trichogramma lopezandinensis*, estimar los parámetros de la respuesta funcional e inferir a cerca de la eficiencia del parasitoide.

## **2.5. EFECTO DE LA DENSIDAD DE PARASITOIDES SOBRE LA ACTIVIDAD PARASÍTICA**

La presencia de otros parasitoides de la misma especie, podría incrementar la actividad parasítica de las hembras, y por ende la tasa de mortalidad del hospedero, por un fenómeno de cooperación; en otros casos podría reducirla debido a un efecto de interferencia. La cooperación es común entre vertebrados que cazan en grupos como los mamíferos carnívoros y se presenta excepcionalmente en algunos insectos.

Generalmente los experimentos con depredadores invertebrados muestran que la interferencia es un fenómeno frecuente (Southwood 1978).

La capacidad de búsqueda de varios depredadores y parasitoides ha mostrado variación en relación con su densidad. Un aumento en la densidad de parasitoides incrementa la posibilidad de que haya encuentros entre ellos mientras buscan los hospederos. El efecto de estos encuentros es denominado "interferencia mutua". La interferencia mutua y la actividad gregaria son en realidad conceptos relacionados (Hassell 1978).

Los parasitoides muestran, en condiciones de confinamiento, una tendencia a reaccionar marcadamente ante la presencia cercana de otro individuo en actividad de búsqueda. La tendencia es, por lo general, a cesar la búsqueda y dejar el área después de un encuentro entre ellos; la tasa de emigración se incrementa, como consecuencia, con la densidad de parasitoides. También se ha encontrado que cuando una hembra encuentra un huésped ya parasitado tiende a abandonar todo el grupo de hospederos, disminuyendo de esta forma, la homogeneidad en la parasitación de los grupos de huéspedes (Alphen & Jervis 1996).

El efecto común de la interferencia es reducir la posibilidad de búsqueda en proporción directa a la frecuencia de los encuentros entre parasitoides. La expresión matemática de la eficiencia de búsqueda en relación con la densidad de parasitoides es:

$$a = a^*T = 1/Pt \ln ( Nt/Nt-Na) \quad (7)$$

donde  $a$  es el área de descubrimiento;  $a^*$  es la tasa instantánea de búsqueda;  $T$  es el tiempo disponible;  $Pt$  es la densidad de parasitoides;  $Nt$  es la densidad de hospederos y  $Na$  es el número de hospederos parasitados, ( $Nt - Na$  es el número de hospederos que sobrevivieron a la parasitación).

Tal relación es de esperarse ya que a medida que la densidad del parasitoide aumenta, cada parasitoide gastará una mayor proporción de su tiempo de búsqueda en el encuentro con otro parasitoide y la probabilidad de encontrar un hospedero ya parasitado será mayor (Holling 1961).

La interferencia según Hassell y Varley (1969) citados por Alphen & Jervis (1996) puede calcularse a partir de la ecuación:

$$\log a = \log Q - m \log Pt \quad (8)$$

donde  $a$  es el área de descubrimiento;  $Q$  es el valor de  $\log a$  cuando  $\log Pt = 0$  (cuando  $Pt = 1$  es decir, en ausencia de interferencia);  $m$  es la constante de

interferencia y  $P_t$  es la densidad de parasitoides. La misma ecuación de una forma simplificada es:

$$a = QP_t^{-m} \quad (9)$$

Este modelo no es conveniente cuando la curva de la respuesta es de tipo curvilíneo y cubre una amplia gama de densidades de parasitoides. Es claro que la eficiencia de búsqueda no puede incrementarse indefinidamente a medida que la densidad de hospederos se hace menor (Hassell 1976).

La interferencia puede además, expresarse de otras formas como por ejemplo: la disminución del número de huevos puestos por cada hembra y la variación en la proporción sexual de la descendencia, las hembras pueden poner menos huevos cuando la densidad del parasitoide se aumenta e incrementar la proporción de machos (Hassell 1978).

## 2.6. EFICIENCIA DE BÚSQUEDA

El término "eficiencia de búsqueda" es utilizado generalmente como sinónimo de "tasa de ataque" o "tasa instantánea de búsqueda". La mayoría de los modelos matemáticos que describen la relación hospedero-parasitoide generalmente contienen este término para denotar la habilidad del parasitoide para localizar el hábitat de huésped, encontrarlo y parasitarlo exitosamente en una unidad de tiempo determinada. Es obvio que un parasitoide más eficiente parasita más huéspedes por unidad de tiempo que uno menos eficiente.

La expresión matemática de la eficiencia de búsqueda se halla despejándola de la ecuación (1) de la respuesta funcional:

$$a' = Ne / NtPt Ts \quad (10)$$

de donde  $a'$  se define como una proporción de presas encontradas por unidad de tiempo de búsqueda. La eficiencia de búsqueda no tiene dimensiones, sin embargo está determinada por las unidades de área usadas para definir las densidades de las poblaciones  $N_t$  y  $P_t$  (Hassell 1982).

La eficiencia de búsqueda es afectada por diferentes factores tales como: la densidad del hospedero (repuesta funcional), la distribución de los huéspedes, la densidad de parasitoides (interferencia mutua) y las condiciones ambientales.

## 2.7. TASA DE CRECIMIENTO DE UNA POBLACION DE PARASITOIDES

El parámetro conocido como tasa de intrínseca de incremento natural ( $r_m$ ), describe el crecimiento potencial máximo de una población bajo un conjunto de condiciones ambientales determinadas. Este parámetro es a menudo utilizado por ecologistas e investigadores del control biológico como medida de comparación estadística entre especies.

En control biológico, la tasa intrínseca de crecimiento natural, es un parámetro importante en la selección de potenciales agentes controladores. En el caso de no disponer de otros parámetros de selección, debe escogerse la especie con la mayor tasa intrínseca de crecimiento natural (Jervis y Copland 1996).

Los insectos parasitoides son un caso especial y simple de relación pues su tasa de incremento es, usualmente, una función lineal del número de hospederos parasitados. Cada hospedero contribuye con un número determinado de parasitoides en la progenie (Hassell 1976).

Los principales factores que influyen en la tasa de incremento natural son: la supervivencia de los estados inmaduros del parasitoide y la fecundidad de las hembras (Hassell 1976).

La fecundidad hace referencia al rendimiento reproductivo de una especie, en términos de total de huevos producidos o puestos. Este concepto debe diferenciarse del de fertilidad que se refiere al número de descendientes viables. Desde el punto de vista de la dinámica poblacional, la fertilidad es un parámetro más importante que la fecundidad ya que determina el número de integrantes de la siguiente generación.

La fertilidad es un parámetro característico de la especie, influenciado por factores intrínsecos como: la densidad de presas, la alimentación, la calidad del hospedero en el cual se desarrolló (en el caso de los parasitoides), la interferencia mutua, el tamaño de la hembra, la posibilidad de copular; y factores extrínsecos como: la temperatura, la humedad y el fotoperiodo, entre otros. La evaluación de un enemigo natural como agente de control biológico requiere de un estudio de estos factores y de sus posibles interacciones (Jervis y Copland 1996).

El cálculo de la tasa de incremento natural se basa en la construcción de tablas de vida y fertilidad. A partir de estas tablas pueden estimarse sus dos principales componentes: la tasa neta de reproducción ( $R_0$ ) y el tiempo medio generacional ( $T_c$ ).

### **2.7.1. Tablas de vida y fertilidad.**

Una tabla de vida y fertilidad (o cédula de fecundidad) es usada para estimar cómo la natalidad, y sus interacciones con la mortalidad, afectan la dinámica poblacional (Southwood 1978).

Una tabla de vida y fertilidad puede ser construída mediante el establecimiento de una cohorte de hembras estandarizada en términos fisiológicos, es decir, en cuanto a edad, tamaño y experiencia sexual y su estudio individual bajo unas condiciones ambientales constantes.

Los componentes de una tabla de vida y fertilidad son los siguientes:

- ❖ La edad pivote ( $x$ ) para la clase de edad en unidades de tiempo (días, semanas, etc.).
- ❖ El número de sobrevivientes al inicio de la clase  $x$  se denota por  $l_x$ .
- ❖ La fertilidad específica de la edad ( $m_x$ ): es el registro de hembras nacidas por cada hembra en el intervalo  $x$ . En la práctica es frecuentemente necesario asumir una proporción sexual 1:1, en el caso de no haberse determinado experimentalmente; siendo  $m_x = N_x/2$ , donde  $N_x$  es la natalidad por hembra en el intervalo  $x$  (Southwood 1978).
- ❖ La tasa neta de reproducción ( $R_0$ ) es un parámetro poblacional que mide el número potencial promedio de hembras que remplazarán a las hembras de la cohorte. Este parámetro estima el número de veces que la población se reproduce en cada generación.
- ❖ El tiempo medio generacional ( $T_c$ ) mide la edad promedio de las hembras en la cual se concentra el esfuerzo reproductor de la especie en cada generación. Se interpreta como una edad hipotética en la que si todo el esfuerzo reproductivo estuviera concentrado en ella, se obtendría el mismo número de descendientes de la población en todo el lapso de una generación (Rabinovich 1980).

### 2.7.2. Cálculo de la tasa intrínseca de incremento natural.

La ecuación que permite calcular el valor de la tasa intrínseca de crecimiento natural es conocida como la ecuación de Lotka (aunque derivada originalmente del siglo XVIII por el matemático Euler), y que tiene la siguiente expresión:

$$\sum l_x m_x e^{-(r_m x)} = 1 \quad (11)$$

A partir de la fórmula y mediante un programa de computador se puede estimar el valor de  $r_m$ .

### 3. MATERIALES Y METODOS

Esta investigación se desarrolló en el laboratorio de entomología general del Programa Nacional de Manejo integrado de Plagas de Corpoica en el Centro de Investigaciones "Tibaitatá", localizado en el municipio de Mosquera (Cundinamarca), con una altitud de 2640 msnm. Los estudios se llevaron a cabo en condiciones ambientales controladas, con temperatura promedio de  $19 \pm 3$  °C y humedad relativa del  $75 \pm 5$  %.

#### 3.1. OBTENCION Y MANEJO DEL PARASITOIDE

Se estableció una colonia del parasitoide *Trichogramma lopezandinensis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) en el laboratorio a partir de adultos emergidos del huésped natural *Colias dimera* Dowbleday & Hewitson (Lepidoptera: Pieridae). Los huevos de la mariposa fueron recolectados en el lugar donde fue reportada la especie en el Municipio de Chipaque (Cundinamarca) a 2850 msnm y temperatura promedio de 12 °C; estos huevos fueron aislados en tubos de vidrio y llevados al laboratorio, donde se realizó un seguimiento continuo del material hasta la emergencia de las avispas.

Los adultos emergidos fueron agrupados en frascos de vidrio, donde fueron alimentados con miel de abejas pura, distribuida en pequeñas gotas en el interior de los frascos. Este grupo fue denominado "cepa madre".

La cría en laboratorio fue establecida a partir de la "cepa madre" según la metodología estandarizada por el MIP en el Centro de Investigaciones Palmira de Corpoica para la producción masiva de *Trichogramma* spp. sobre huevos de "la

polilla de los granos almacenados" *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Gelechiidae) suministrados quincenalmente por el mismo grupo de investigación.

Los diferentes ensayos se realizaron sobre huevos de la polilla guatemalteca *Tecia solanivora* (Povolny) de un día de edad. Los huevos necesarios para los experimentos se obtuvieron de la cría de la polilla de que dispone el programa MIP en Tibaitatá.

Los estudios realizados comprendieron dos aspectos fundamentales:

- Biología del parasitoide: ciclo de vida, hábitos y comportamiento, preferencia y longevidad en condiciones de confinamiento.
- Evaluación de la eficiencia de la avispa como potencial agente de control biológico de la polilla guatemalteca de la papa.

### **3.2. ESTUDIO DE LA BIOLOGIA DE *Trichogramma lopezandinensis***

El objetivo de conocer en detalle, la biología del parasitoide fue generar la información necesaria para su manejo adecuado en condiciones de laboratorio, cría masiva y liberaciones futuras del parasitoide.

#### **3.2.1. Determinación del ciclo de vida de *T. lopezandinensis*.**

Las determinaciones se realizaron sobre huevos de *Tecia solanivora* (Povolny). Los huevos hospederos fueron aislados en frascos de vidrio, donde se liberaron adultos del parasitoide con menos de 24 horas de edad. La exposición duró una hora a partir de la cual se dió por iniciado el ciclo de vida.

Las observaciones se hicieron bajo estereoscopio con un aumento de 64x, realizando disecciones diarias de huevos parasitados, en solución salina al 15%. Se realizaron montajes de los estados inmaduros del parasitoide en "bálsamo del

Canadá" con el fin de compararlos, medirlos, establecer las diferencias morfológicas entre los individuos y determinar el estado de desarrollo en el que se encontraban.

La medición se realizó tomando una muestra de 20 individuos aproximadamente por estado y con ayuda de un lente provisto de una reglilla micrométrica previamente calibrada.

La información se registró y se tabuló con el objetivo de describir y establecer la duración de cada estado de desarrollo y las dimensiones de los organismos.

### **3.2.2. Descripción de hábitos y comportamiento del parasitoide.**

Para estudiar los hábitos y el comportamiento del parasitoide en condiciones de confinamiento se realizaron observaciones directas de las avispas con el fin de determinar cuales son sus actividades y la duración de cada una de estas.

#### **3.2.2.1. Período de precópula y cópula.**

Para determinar el período de precópula y cópula se aislaron 20 parejas recién emergidas en frascos de vidrio y se observaron hasta que copularon. Se describió el proceso del cortejo y el mecanismo de la cópula. Se contabilizó el número de veces que copularon las parejas. Complementariamente, se estableció el número de hembras que pudo fertilizar un macho. Se determinó además la hora del día más común para la emergencia de machos y hembras y su relación con la actividad sexual.

#### **3.2.2.2. Período de preoviposición y oviposición.**

Se determinó la existencia de un período previo a la oviposición y su duración tanto en hembras vírgenes como fertilizadas. Se describió el proceso de la parasitación.

### 3.2.2.3. Tipo de reproducción y proporción sexual.

Para determinar el tipo de reproducción de la especie se realizó un ensayo con dos tratamientos: se aislaron hembras vírgenes y hembras fertilizadas del parasitoide, de menos de 24 horas de edad y que habían sido alimentadas con miel de abejas; a cada hembra se ofrecieron 40 huevos de *Tecia solanivora* de un día de edad. El experimento tuvo una duración de 24 horas y 10 repeticiones. La evaluación se realizó mediante el registro del número de machos y hembras en la descendencia de cada hembra. La información se analizó y se calculó la proporción de sexos de la F1 en cada tratamiento.

### 3.2.2.4. Preferencia de hospederos.

Este estudio pretendió determinar si criar consecutivamente el parasitoide sobre el huésped comercial *Sitotroga cerealella* podría inducir a la avispa a preferir a su hospedero de propagación sobre el hospedero blanco *Tecia solanivora*. Para este efecto se realizaron dos experimentos:

#### ◆ Experimento de libre elección:

En este ensayo se aislaron hembras del parasitoide, alimentadas con miel de abejas, que habían copulado libremente. A cada hembra se le ofreció un parche de diez huevos de cada hospedero dispuestos separadamente en un área de 1 cm<sup>2</sup>. La evaluación se realizó mediante el seguimiento del recorrido de la avispa durante una hora, en un mapa de huevos y el registro del número de huevos parasitados de cada hospedero, en 24 horas que duró el experimento. El ensayo tuvo seis repeticiones.

#### ◆ Experimento sin elección:

Este ensayo se realizó con hembras del parasitoide de menos de 24 horas de edad, alimentadas con miel de abejas, que habían copulado libremente. Estas hembras fueron sometidas a dos tratamientos: los huéspedes *Tecia solanivora*

y *Sitotroga cerealella* en grupos de 40 huevos de un día de edad. Se registró el número de huevos parasitados y la proporción de sexos de la descendencia de cada hembra. El ensayo duró 24 horas y tuvo 10 repeticiones.

La información generada se tabuló y se analizó con el fin de determinar la relación entre las variables evaluadas y los hábitos de preferencia de la avispa.

### **3.2.2.5. Alimentación de hembras y longevidad.**

Para el estudio de alimentación y longevidad de hembras se utilizaron hembras en las mismas condiciones del ensayo anterior. Se realizó un experimento con dos tratamientos:

- **Dieta I:** Consistente en miel de abejas suministrada en finas gotas distribuidas con un pincel muy fino en las paredes del frasco.
- **Dieta II:** Consistente en la dieta I mas huevos de la polilla guatemalteca de un día de edad.

La dieta fue renovada cada 24 horas hasta la muerte de cada avispa. La mortalidad de las hembras se registró diariamente. El ensayo se repitió 30 veces.

Complementariamente se efectuaron observaciones para confirmar el hábito de las hembras de alimentarse con los exudados resultantes de la perforación del huevo con el ovipositor. Se determinó si los huevos utilizados para la alimentación fueron destruidos o si por el contrario podría desarrollarse un parasitoide dentro de ellos. Para tal efecto se aislaron los huevos en los que se había detectado alimentación y se les realizó un seguimiento.

### **3.3. EVALUACIÓN DE LA EFICIENCIA DE LA AVISPA COMO AGENTE DE CONTROL BIOLÓGICO**

El objetivo de esta fase de la investigación fue determinar algunos parámetros biológicos básicos para la utilización futura del parasitoide en el control de plagas agrícolas. Se estimaron la eficiencia de búsqueda, el tiempo de manipuleo, el índice de interferencia mutua y la tasa intrínseca de crecimiento natural con base en los siguientes experimentos:

#### **3.3.1. Respuesta funcional.**

Este experimento permitió evaluar el efecto de la densidad de hospederos sobre la actividad parasítica de las hembras. Las avispas utilizadas en este ensayo tenían menos de 24 horas de edad, fueron alimentadas con finas gotas de miel, se les había permitido copular libremente y habían desplegado las alas completamente. Ellas habían estado en contacto previamente con huevos de la polilla, pero no habían tenido experiencia de oviposición. Se trabajó con hembras idénticas fisiológicamente con el fin de estandarizar la metodología y tener las mejores condiciones para la oviposición.

Las hembras fueron manipuladas dejando caminar algunas sobre un papel blanco y observándolas bajo estereoscopio. Una vez seleccionadas fueron aisladas en cápsulas de gelatina, para ser liberadas a un mismo tiempo.

Con base en estudios preliminares, se establecieron como tratamientos cinco densidades de huevos: 10, 20, 40, 80 y 120, aislados en frascos de vidrio de 7 cm de largo y 2 cm de diámetro, el área de búsqueda fue aproximadamente de 50 cm<sup>2</sup>; se liberó una hembra por arena y el tiempo de exposición fue de 24 horas. El ensayo se repitió 20 veces.

La evaluación se realizó a partir del día cinco después de montado el ensayo, contabilizando el número de huevos que presentaron signos de parasitismo

(ennegrecimiento de corion). Se realizó un primer análisis de resultados mediante el método gráfico; posteriormente, la información se sometió a una regresión no lineal para establecer el tipo de curva de respuesta funcional. El análisis se realizó teniendo en cuenta los estudios a cerca de los tipos de respuesta funcional y sus implicaciones prácticas en el control biológico de plagas realizados por Holling (1959 y 1961); Hassell (1976 y 1978) y Houk & Strauss (1985).

Los parámetros de la respuesta funcional: la eficiencia de búsqueda ( $a'$ ), el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) y el tiempo de búsqueda ( $T_s$ ), se estimaron por medio de las ecuaciones matemáticas que reporta la literatura.

### **3.3.2. Interferencia mutua.**

Este experimento permitió evaluar el efecto de la densidad de parasitoides sobre la actividad parasítica de la avispa. Se estudió la variación del número de huevos parasitados con relación a los cambios en la densidad de parasitoides y se estimó la capacidad de búsqueda del parasitoide en condiciones de hacinamiento.

Los tratamientos para este estudio fueron cuatro densidades de hembras del parasitoide: dos, cuatro, ocho y 16, a las cuales se expuso una densidad constante de 100 huevos. Las avispas, hospederos y arenas utilizados en este experimento tuvieron las mismas características del ensayo anterior. El experimento duro 24 horas y se repitió 10 veces.

La evaluación se realizó de la misma forma a partir de quinto día registrando el número de huevos que presentaron signos de parasitismo. La información se analizó mediante una regresión no lineal y se estimaron la variación de la eficiencia de búsqueda y el índice de interferencia mutua, de acuerdo con las ecuaciones matemáticas pertinentes.

### 3.3.3. Tabla de vida y fertilidad.

La tabla de vida y fertilidad se construyó mediante el establecimiento de una cohorte de 30 hembras recién emergidas del huevo hospedero, que habían copulado libremente y se habían alimentado con miel de abejas. Estas hembras fueron aisladas (con el fin de evitar el efecto de la interferencia mutua) en frascos de vidrio de 7 cm de largo y 2 cm de diámetro; diariamente se les ofreció una densidad constante de 40 huevos de la polilla de un día de edad, hasta el momento de su muerte. La densidad de 40 huevos se determinó como la óptima para la expresión del potencial reproductivo en el ensayo de respuesta funcional.

Los huevos expuestos fueron retirados cada 24 horas, marcados, y aislados en cápsulas de gelatina transparentes, hasta la emergencia de la progenie de cada avispa. Posteriormente se contabilizó el número de huevos parasitados, el número de adultos emergidos y el número de machos y hembras de la descendencia por día y por hembra hasta el momento de la muerte de todas las avispas. El porcentaje de emergencia se determinó con el fin de establecer la mortalidad de los estados inmaduros. Con la información obtenida se construyó la tabla de vida y fertilidad de acuerdo con la metodología descrita por Southwood (1978).

A partir de la construcción de la tabla de vida y fertilidad se determinaron la tasa neta de reproducción ( $R_0$ ) y el tiempo medio generacional ( $T_c$ ) mediante las ecuaciones desarrolladas por Southwood (1978) y Rabinovich (1980):

$$R_0 = \sum l_x m_x \quad T_c = (\sum x l_x m_x) / R_0$$

De igual forma se calculó la tasa intrínseca de incremento natural de la especie, en condiciones controladas.

## 4. RESULTADOS Y DISCUSION

### 4.1. BIOLOGIA DE *Trichogramma lopezandinensis*

#### 4.1.1. Ciclo de vida del parasitoide *T. lopezandinensis*.

El ciclo biológico del parasitoide *T. lopezandinensis* alterna entre estados parasíticos y de vida libre; los estados inmaduros se desarrollan dentro del huevo hospedero que es destruido por el consumo de su contenido. Este parasitoide es de tipo idiobionte, es decir que detiene el desarrollo de su hospedero, una vez ha sido parasitado, y emerge como adulto del estado que parasitó. El parasitoide es holometábolo es decir que cumple su ciclo de vida en cuatro estados: huevo larva pupa y adulto.

Los estados de desarrollo y su duración en las condiciones ambientales del estudio se consignan a continuación:

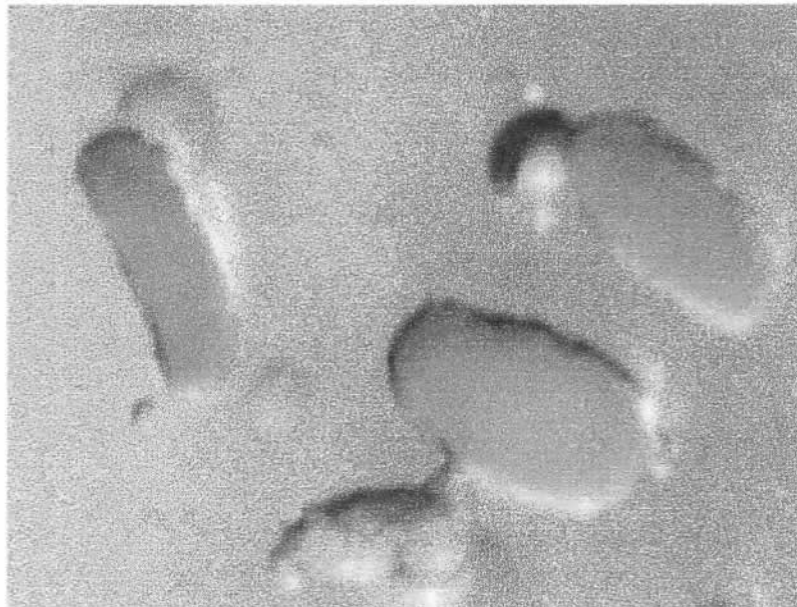
#### ◆ Huevo

El huevo es oblongo, delgado, transparente y ligeramente cóncavo. Mide en promedio 85 por 34 micras al momento de ser ovipositado y 166 por 66 micras en promedio, 24 horas después de haber sido puesto. El contenido vitelar se torna blanquecino a medida que el huevo aumenta de tamaño. La duración promedio del estado de huevo fue de dos días.

#### ◆ Larva

El estado larval comprende tres instares, todos en forma de saco, como es característico del género *Trichogramma* (Figura 1). La larva de primer instar es delgada, translúcida, blanquecina, presenta ligeros engrosamientos en los

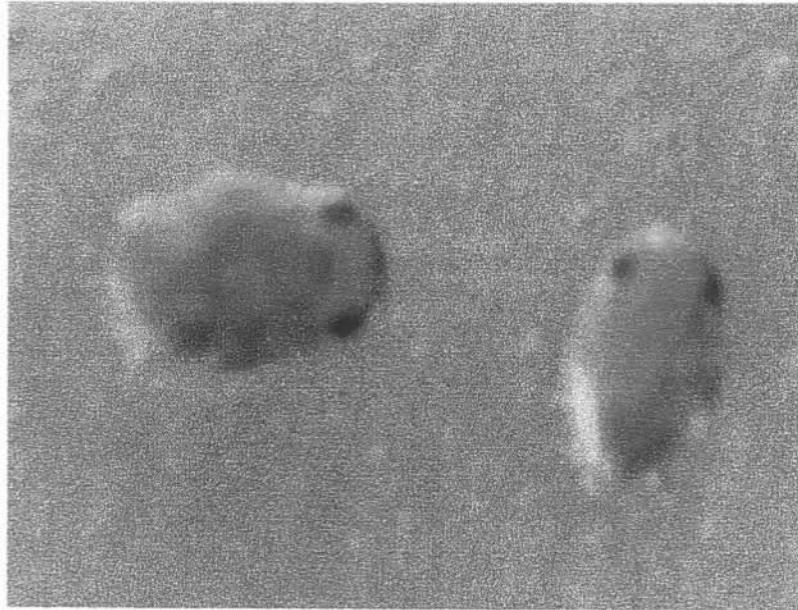
extremos; la región cefálica se observa un poco más protuberante que la región anal. La larva de segundo instar tiene forma ovalada presentando similitud con la larva de primer instar en cuanto a coloración y forma, pero se observa un poco más gruesa. La larva de tercer instar es globosa, presenta numerosos gránulos de cuerpo graso y se observa el tubo digestivo ocupando gran parte del interior de la larva; en las paredes del tubo digestivo se presentan manchas blancas; al observar con cuidado, se puede detectar una segmentación abdominal poco notoria. La coloración de la larva varió de acuerdo con su edad tornándose pardusca hacia el final del estado. La duración total promedio del estado larval fue de siete días.



**Figura 1.** Larvas de *Trichogramma lopezandinensis* en diferentes fases de su desarrollo (Fotografía: A. López- Avila).

#### ◆ Pupa

La pupa es de tipo exarata, translúcida, lisa, de cutícula fina y de color pardusco. Durante este estado se producen profundas modificaciones, se bosquejan las antenas, las patas se forman y permanecen plegadas, se observan los dos pares de yemas alares (Figura 2).

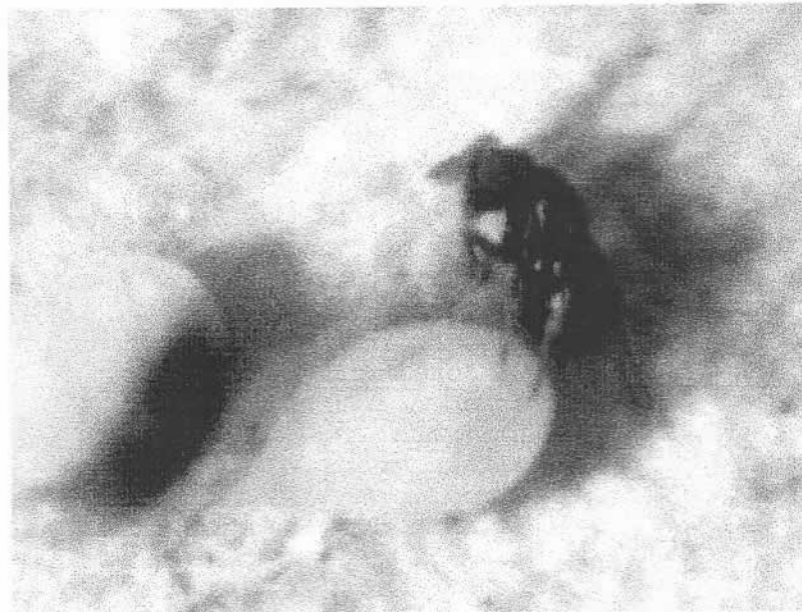


**Figura 2.** Pupas de *Trichogramma lopezandinensis*. Pueden observarse los ojos de color rojo intenso y el tubo digestivo ocupando gran parte del interior de la pupa (Fotografía: A. López- Avila).

Los ojos y los ocelos se observan, a través del corion del huevo hospedero, de color rojo intenso. La coloración de la pupa varió con la edad, tomando hacia el final del estado los colores típicos del insecto adulto. La duración promedio de este estado fue de seis días.

#### ◆ Adulto

El adulto es una avispa de coloración oscura (Figura 3). Se presenta dimorfismo sexual: las hembras son de mayor tamaño que los machos, miden en promedio 0.49 mm y los machos 0.48 mm cuando emergen de *Tecia solanivora*, se presentan también diferencias en la longitud de las setas de las antenas, siendo en los machos mucho más largas que en las hembras. El tamaño del adulto varió de acuerdo con el hospedero siendo ligeramente mayores los emergidos de huevos de *Tecia solanivora* que de *S. cerealella*.



**Figura 3.** Hembra de *Trichogramma lopezandinensis* parasitando huevos de *Tecia solanivora*. Se observa la coloración negra y brillante de los adultos (Fotografía: A. López- Avila).

Zapata (1987) encontró que la duración del ciclo de vida de *Trichogramma* sp. cerca *pretiosum*, en condiciones de 23°C de temperatura y 65.15% de humedad relativa, fue de 2 días, el huevo, 5 días, el estado larval y 5 días el estado de pupa. La ligera variación con respecto a los resultados de la

presente investigación, podría obedecer a la diferencia de temperatura de los dos estudios.

Las dimensiones de los diferentes estados de desarrollo de *Trichogramma lopezandinensis* se consignan en la Tabla 1 (Los datos experimentales se presentan en el Anexo B).

**Tabla 1.** Dimensiones promedio y rangos de cada uno de los estados de desarrollo de *Trichogramma lopezandinensis* Sarmiento sobre el huésped *Tecia solanivora* (Povolny).

Estado de desarrollo de <i>T. lopezandinensis</i>	n	Dimensiones (mm)					
		Largo	Rangos		Ancho	Rangos	
Huevo recién puesto	20	<b>0.09</b>	0.07	0.10	<b>0.03</b>	0.03	0.03
Huevo 24 horas después de puesto.	19	<b>0.17</b>	0.14	0.20	<b>0.07</b>	0.05	0.07
I Instar larval	20	<b>0.36</b>	0.34	0.39	<b>0.18</b>	0.15	0.20
II instar larval	20	<b>0.40</b>	0.37	0.44	<b>0.25</b>	0.20	0.29
III instar larval	20	<b>0.45</b>	0.41	0.48	<b>0.33</b>	0.31	0.34
Pupa	15	<b>0.47</b>	0.43	0.51	<b>0.33</b>	0.31	0.34
Macho	20	<b>0.48</b>	0.44	0.51	<b>0.33</b>	0.32	0.36
Hembra	21	<b>0.49</b>	0.44	0.53	<b>0.34</b>	0.34	0.36

#### **4.1.2. Descripción de hábitos y comportamiento del parasitoide.**

##### **4.1.2.1. Período de precópula y cópula.**

No se detectó periodo de precópula, los adultos están en capacidad de copular desde el momento mismo de su emergencia, incluso antes de desplegar las alas, y de alimentarse. Existe una relación entre la emergencia de machos y hembras y la hora del día; la emergencia de la hembra ocurre generalmente en las horas de la mañana, mientras que el macho emerge hacia el medio día, por lo tanto esta es la hora de mayor actividad sexual. La exposición de huevos del hospedero debe realizarse, preferiblemente, en las horas de la tarde cuando la colonia ha tenido oportunidad de copular.

La cópula tiene lugar cuando el macho se desplaza hacia la hembra, la sujeta por detrás y realiza sucesivos golpes de antenas, manteniendo las alas erguidas e inmóviles; se desliza luego hacia abajo volteando su cuerpo para copular. Las hembras ya fertilizadas rechazan nuevos intentos de cópula, mientras que los machos pueden fertilizar hasta siete hembras. La duración del proceso del apareamiento varió de acuerdo con la habilidad del macho para ser aceptado durante el cortejo y alcanzar la genitalia de la hembra. Durante la cópula, el macho realiza constantemente movimientos abdominales, posiblemente con el fin de desalojar por completo su contenido seminal dentro del oviducto de la hembra.

##### **4.1.2.2. Período de preoviposición y oviposición.**

No se detectó periodo de preoviposición; la hembra, tanto virgen como fertilizada, esta en capacidad de ovipositar desde el momento mismo de su emergencia, incluso antes de desplegar sus alas, de alimentarse y de copular. Según esta característica, se puede afirmar que las hembras de esta especie nacen, por lo menos, con una fracción de su carga de huevos madura, sin embargo no se comprobó que se encontraran dentro de la categoría de "provígenicas", por cuanto

no se descarta la posibilidad de que las hembras tengan la capacidad de madurar sus huevos durante su vida (véase el numeral 4.2.3.)

La oviposición se presentó, bajo las condiciones del estudio, como un proceso en el cual se diferenciaron tres etapas como las descritas por Doult (1964) y Schmidt (1994): La localización del huésped, su evaluación y la parasitación. La hembra localizó fácilmente el hospedero en condiciones de confinamiento, desplazándose de manera inmediata hacia los huevos; el examen, que se realiza con el fin de identificar el hospedero y reconocer su condición y susceptibilidad para ser parasitado, comprendió a su vez tres fases: caminar sobre el parche de huevos, contactarlos con las antenas, mediante un continuo tamborileo, e introducir el ovipositor.

Una vez reconocido cada huevo como posible sitio de oviposición, la hembra inició la descarga de huevos o parasitación, teniendo en cuenta los resultados del examen para tomar decisiones tales como el número de huevos depositados y su proporción de sexos. Durante la oviposición, la hembra adoptó una posición característica, manteniendo el ovipositor ligeramente inclinado hacia atrás y realizando continuos movimientos abdominales en forma horizontal, posiblemente con el fin de desalojar sus huevos.

Mediante la observación directa de las hembras, al no disponer de los equipos necesarios para tener registros exactos, se pudo observar que el tiempo destinado a parasitar cada huésped fue variable de acuerdo con el sexo del parasitoide hijo que se desarrollaría dentro del huésped, el lapso para la oviposición de un macho fue relativamente menor al de una hembra; esto puede estar asociado con el tipo de reproducción de la especie; la oviposición de una hembra, posiblemente, implica desalojar parte del contenido de su espermateca con el fin de fertilizar el huevo que será puesto.

#### **4.1.2.3. Tipo de reproducción y proporción de sexos.**

En este estudio se encontró que la descendencia de hembras vírgenes estuvo conformada exclusivamente por machos y la de hembras fertilizadas, compuesta por machos y hembras; esto sugiere que la reproducción de la especie *T. lopezandinensis* es partenogénica facultativa y de tipo arrenotoquia; en este tipo de reproducción las hembras son diploides y provienen de huevos fertilizados mientras que los machos son haploides y provienen de huevos sin fertilizar. Las hembras controlan la proporción sexual de su descendencia mediante la fertilización de sus huevos. Este tipo de reproducción es el más común dentro de los parasitoides del orden Hymenoptera y del género *Trichogramma*.

La actividad del parasitoide estuvo relacionada con la posibilidad de cópula tanto en las hembras como en los machos. Las hembras fertilizadas se observaron más activas que las vírgenes y los machos vírgenes más activos que los que habían copulado. Por otro lado, las hembras fertilizadas parasitaron, en promedio 29.2 huevos del hospedero *T. solanivora*, mientras que las hembras vírgenes parasitaron solamente 18.9 huevos en promedio, de los 40 huevos expuestos, durante las 24 horas que duró el experimento (Los datos experimentales se presentan en el Anexo C). Parece ser que la cópula incrementa la movilidad y la actividad parasítica de las hembras y disminuye la vivacidad de los machos.

#### **4.1.2.4. Preferencia de hospederos.**

##### **□ Experimento de libre elección**

En la Figura 4 se reseña el recorrido de las seis hembras usadas en este ensayo, dentro de la arena, durante una hora.

El recorrido de las hembras indica una evidente preferencia para forrajear en el parche de huevos de *Tecia solanivora*. Parece ser que una vez localizado este hospedero, la hembra decide permanecer en contacto con estos huevos,

caminar sobre ellos, realizar un tamborileo constante de antenas y parasitar una gran proporción. Ocasionalmente, las avispas repasaron los huevos en los cuales había introducido su ovipositor previamente, posiblemente con el fin de parasitarlos nuevamente.

El número promedio de huevos parasitados durante 24 horas, a su vez, presentó una amplia variación con relación al hospedero; las hembras parasitaron 7.83 huevos de *T. solanivora* en promedio y 3.33 huevos de *S. cerealella* en promedio, de los 10 huevos de cada hospedero expuestos, exhibiendo una marcada inclinación por el hospedero *T. solanivora* (Los datos experimentales se consignan en el Anexo D.1).

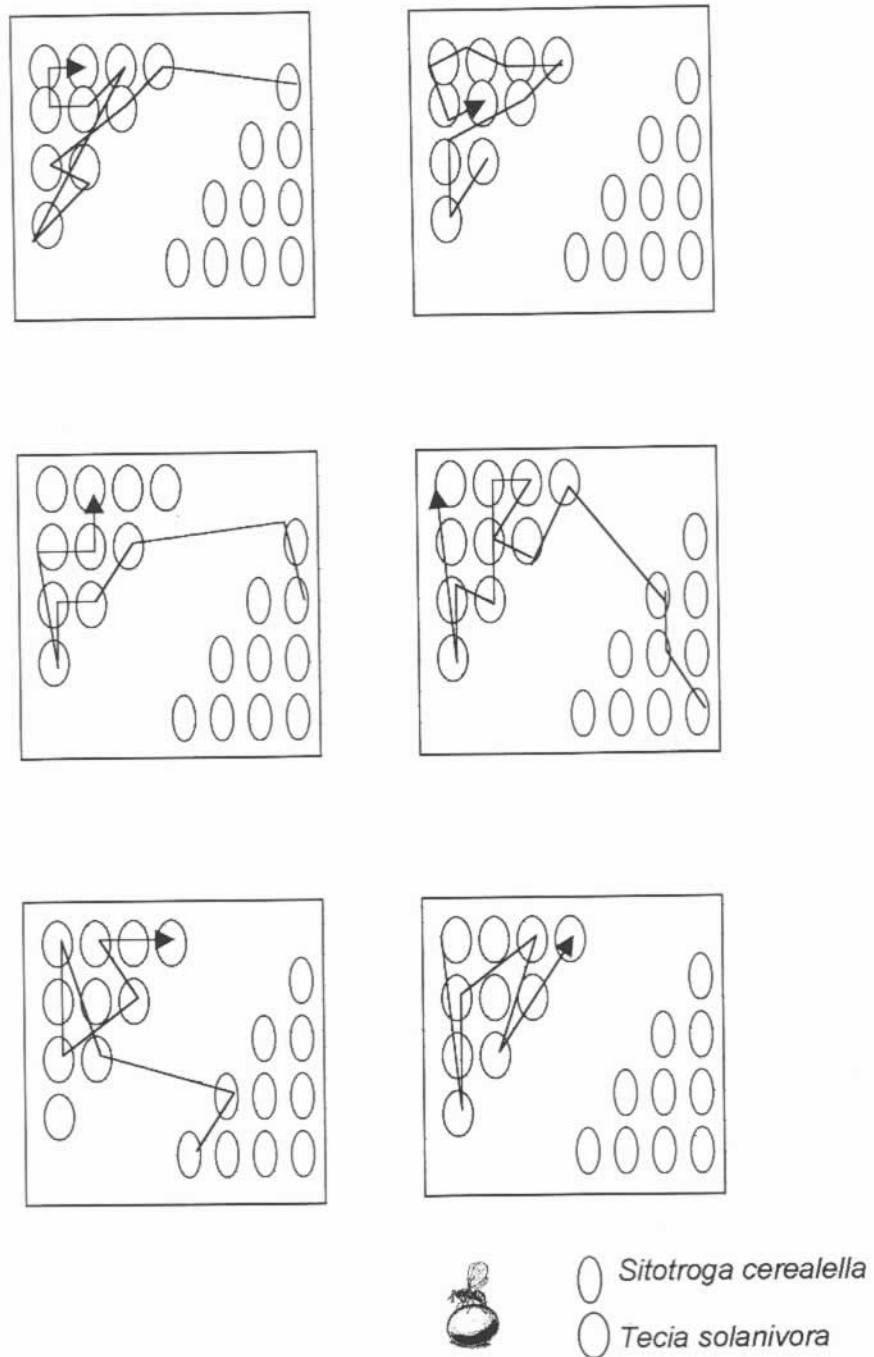
Según Hassan (1994), cuando un parasitoide tiene la posibilidad de elegir hospederos en diferentes microhábitats, él toma la decisión de donde buscar; en el caso de que varios hospederos compartan el mismo nicho, la avispa puede elegir y mostrar preferencia por uno de ellos.

Para el caso de esta investigación, el control de *T. solanivora* mediante el parasitoide *Trichogramma lopezandinensis*, la avispa tendría opción en condiciones de cultivo, de localizar numerosos hospederos alternos tales como: *Copitarsia consueta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) y *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Las condiciones microclimáticas del nicho que ocupan estas plagas en condiciones de campo son similares a las del hospedero natural *Colias dimera*, por cuanto este tipo de microhábitat podría ser reconocido por el parasitoide como posible sitio de búsqueda; en este caso la preferencia de la avispa por el hospedero blanco *T. solanivora* sobre otros hospederos que ocupan nichos similares es un factor decisivo en su eficiencia. En condiciones de cultivo de papa y de almacenamiento (donde no encuentra su huésped natural), es probable que el parasitoide prefiera parasitar *Tecia solanivora*.

#### □ Experimento sin elección

En este ensayo, se presentaron diferencias importantes en el número de huevos parasitados de cada hospedero. Las hembras parasitaron un promedio de 29.2 huevos de *T. solanivora* y 24 huevos, en promedio, de *S. cerealella*, de los 40 huevos expuestos (Los datos experimentales se consignan en el Anexo D.2). Esta variación sugiere una preferencia de la avispa por el huésped *T. solanivora*, que confirma los resultados del experimento anterior. Esta investigación también encontró una variación en la proporción sexual de la descendencia de las hembras de acuerdo con el hospedero ofrecido; la relación hembra: macho sobre huevos de *T. solanivora* fue de 4.30:1 y sobre *S. cerealella* fue de 3.12:1. Esta diferencia podría estar asociada con la presencia de un hospedero preferido; las mejores condiciones para el desarrollo de la progenie se ha relacionado en diferentes estudios con el incremento en la proporción de hembras. De otro lado este resultado puede estar asociado con el tamaño del hospedero; los huevos de *T. solanivora* son ligeramente más grandes que los de *S. cerealella*. Es posible que la hembra decida incrementar la proporción de hembras en su progenie, cuando el hospedero presenta mejores condiciones para el desarrollo de hembras de mayor tamaño. El tamaño de las hembras se ha relacionado en diferentes investigaciones con la eficiencia parasítica de las avispas.

Otras investigaciones realizadas sobre la proporción sexual de la descendencia de hembras de *Trichogramma* spp. encontraron relaciones cercanas a 1:1 como es el caso de *Trichogramma* sp. cerca *pretiosum* sobre *Copitarsia consueta* (Zapata 1987) y de *Trichogramma exiguum* sobre *Sitotroga cerealella* (Díaz 1996). La variación de estas relaciones con respecto a las proporciones sexuales encontradas en el presente trabajo, hace referencia a las condiciones particulares en las que se desarrollaron las investigaciones tales como la densidad de parasitoides y la densidad de hospederos, entre otras.



**Figura 4.** Recorrido de seis hembras de *Trichogramma lopezandinensis* en una arena de 1 cm<sup>2</sup> sobre huevos de *Tecia solanivora* y *Sitotroga cerealella* durante una hora, en un experimento de libre elección.

Los resultados del estudio de preferencia de hospederos, (Los datos experimentales se presentan en el Anexo D) en general, representan una ventaja importante del parasitoide *T. lopezandinensis* para ser seleccionado como controlador de la polilla guatemalteca. Se advierte que la preferencia por el hospedero *T. solanivora*, expresada en términos de proporción de huevos parasitados, es más evidente en condiciones de libre elección; cuando la avispa tiene oportunidad de elegir el huésped su actitud es más exigente. Sin embargo, cuando la avispa no puede seleccionar el hospedero, como en condiciones de cría por ejemplo, puede aceptar al huésped, pero disminuye su eficiencia parasítica.

La coincidencia entre las variables evaluadas en los ensayos anteriores: recorrido, proporción de huevos parasitados y relación de sexos de la progenie, sugiere que estas variables son adecuadas como estimativos de la preferencia de la avispa por el hospedero *T. solanivora*.

#### **4.1.2.5. Alimentación de hembras y longevidad.**

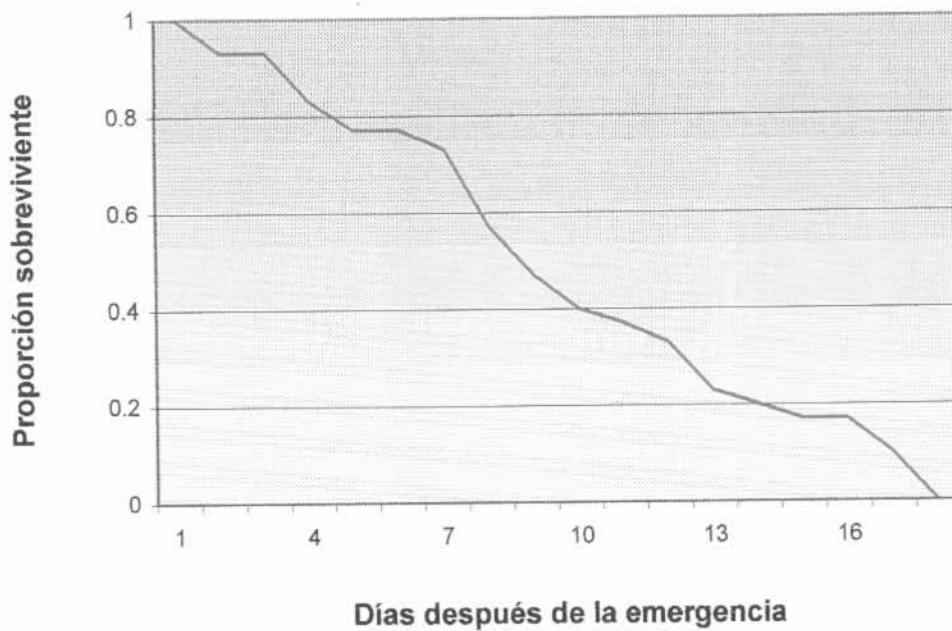
En este experimento se confirmó que las hembras se alimentan con exudados del huevo hospedero, luego de parasitarlo, sin afectar el desarrollo del parasitoide hijo. Esta alimentación se realiza como un proceso posterior a la parasitación. La hembra generalmente, consume los fluidos del primer huevo parasitado durante su vida.

La longevidad de las hembras estuvo asociada con el tipo de alimentación: El alimento proveniente del huevo hospedero permitió a las hembras vivir 7.03 días, en promedio, con un rango entre uno y 16 días; las hembras alimentadas exclusivamente con miel de abejas solamente sobrevivieron 2.63 días en promedio, con un rango entre uno y tres días (Los datos experimentales se consignan en el Anexo E).

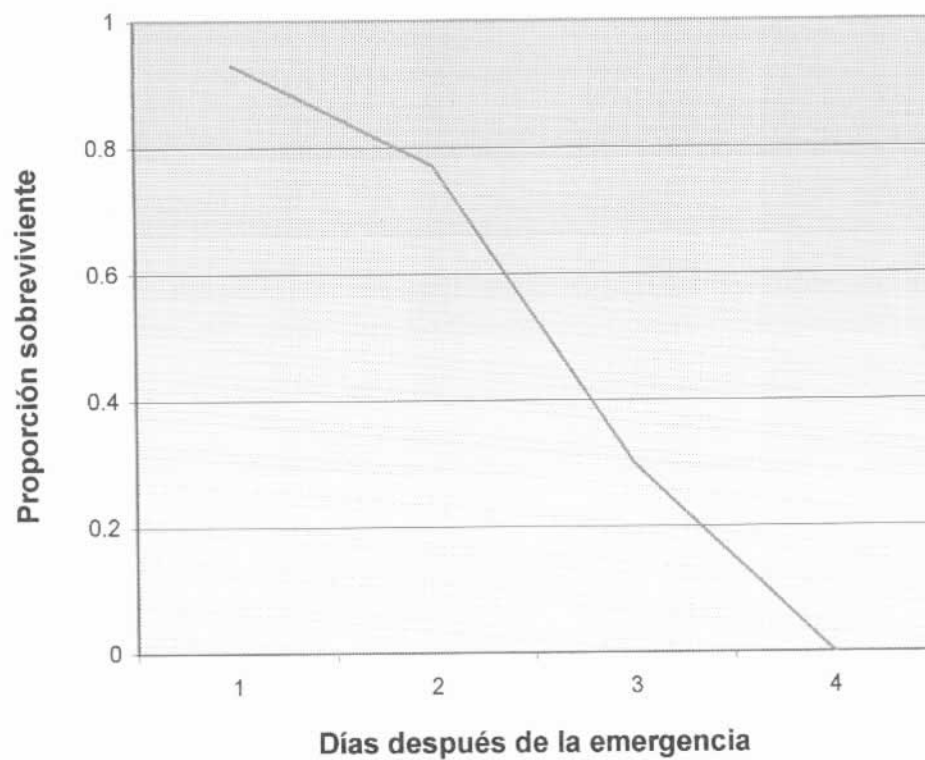
Los resultados anteriores coinciden con varias investigaciones que encontraron que la longevidad de las hembras del género *Trichogramma* se relaciona

estrechamente con el tipo de dieta suministrada. Zapata (1987) encontró que las hembras de *T. sp. cerca pretiosum* alimentadas con miel de abejas sobrevivieron más días en promedio que las que no fueron alimentadas. Hohmann *et al* (1989) encontraron que las hembras de *T. platneri* Nagarkatti alimentadas con miel de abejas, que tuvieron acceso a huevos del hospedero *Tricoplusia ni* (Hubner) sobrevivieron 12.8 días en promedio y las que no tuvieron acceso a huevos, sobrevivieron solamente 7.1 días en promedio. Sin embargo, Díaz (1996) no encontró un efecto significativo de la alimentación de hembras de *T. exiguum* sobre su longevidad.

En las Gráficas 1 y 2 se muestran las curvas de supervivencia para cada tratamiento. La curva de supervivencia 1, correspondiente a las hembras alimentadas con miel y huevos del hospedero *T. solanivora*, se considera como tipo II según la clasificación hecha por Southwood (1978); en este tipo de supervivencia, el número de muertes registradas por unidad de tiempo es constante. La curva 2 correspondiente a las hembras alimentadas únicamente con miel de abejas, muestra un tipo supervivencia diferente, clasificada por Southwood (1978) como tipo I; en esta clase de supervivencia el número de muertes por unidad de tiempo se incrementa a medida que aumenta la edad de los individuos, es decir que la mortalidad actúa en mayor medida sobre los individuos más viejos de la cohorte. Estos resultados se relacionan posiblemente, con el esfuerzo realizado por las hembras a quienes no se les ofrecieron huevos, para sobrevivir reteniendo su carga de huevos y quizás, recurriendo a mecanismos como la ovisorción, es decir la utilización de la energía de su carga de huevos, en espera de la localización del hospedero.



**Gráfica 1.** Supervivencia de una cohorte de 30 hembras de *Trichogramma lopezandinensis* alimentadas con huevos de *Teciá solanivora* en condiciones de laboratorio



**Gráfica 2.** Supervivencia de una cohorte de 30 hembras de *Trichogramma lopezandinensis* alimentadas con miel de abejas.

## 4.2. EVALUACIÓN DE PARÁMETROS DE EFICIENCIA DE LA AVISPA COMO AGENTE DE CONTROL BIOLÓGICO

Los experimentos realizados durante esta fase de la investigación permitieron estimar algunos parámetros descriptivos de la relación hospedero-parasitoide; a continuación se consignan estos resultados:

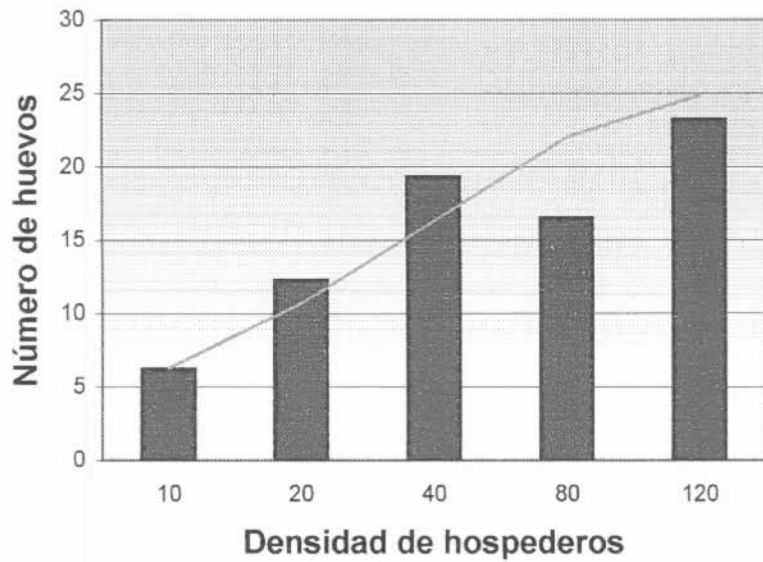
### 4.2.1. Respuesta funcional.

En este experimento se encontró una relación directa entre el número promedio de huevos parasitados y la densidad de hospedero, evidenciándose un incremento en la actividad parasítica de las avispas en relación con el aumento en la densidad de hospederos; la Gráfica 3 muestra la curva de la respuesta funcional descrita mediante valores estimados a partir de la "ecuación de disco de Holling" reformulada por Rogers (1972) específicamente para parasitoides. En esta gráfica se observa que la respuesta funcional presenta una fase inicial de incrementos rápidos en el número de huevos parasitados, hasta llegar a una estabilización de la actividad parasítica sobre la densidad de 40 huevos. En esta densidad se concentra el potencial parasítico de la avispa; dicho esfuerzo se conserva aún incrementando la densidad de hospederos. Puede afirmarse que la actividad parasítica de *Trichogramma lopezandinensis* sobre *T. solanivora* fue más eficiente en altas concentraciones de huevos del hospedero.

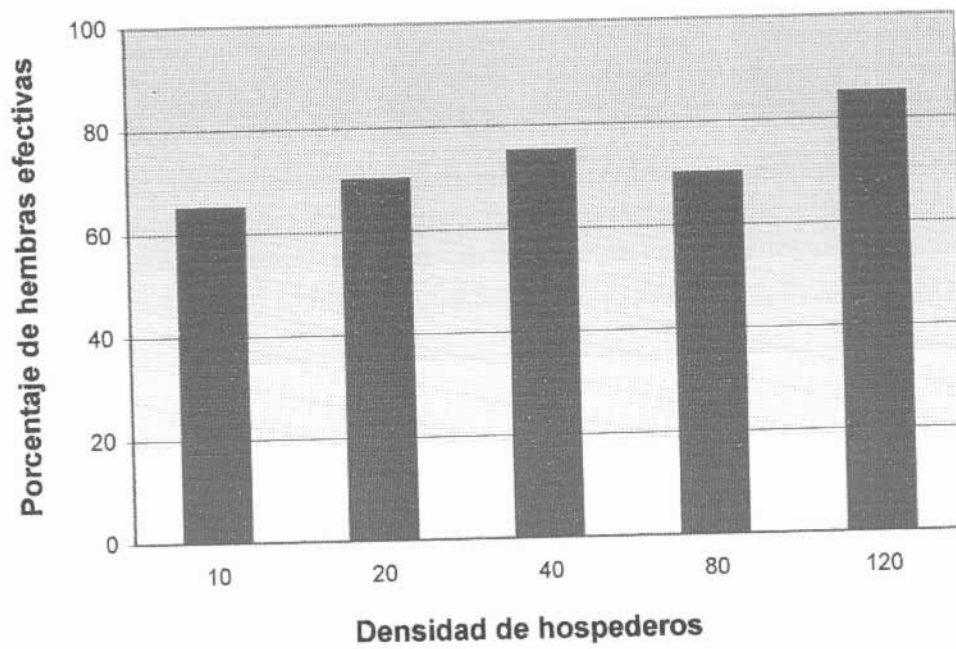
La Gráfica 4 muestra que se encontró también una relación entre el porcentaje de hembras efectivas, es decir la proporción de hembras que parasitan por lo menos un huevo y la densidad de hospederos; en altas densidades de huevos las avispas parecen estar, en mayor medida, estimuladas para iniciar el proceso de parasitación; esto se evidencia con una mayor proporción de hembras activas parasíticamente; Lo anterior podría estar asociado con un efecto de kairomonas cuya concentración es directamente proporcional a la densidad de huevos;

mayores concentraciones facilitan el reconocimiento del huésped y obligan al parasitoide a permanecer en contacto durante mas tiempo con los huevos.

El análisis estadístico de la información confirmó que la respuesta funcional del parasitoide *Trichogramma lopezandinensis* sobre huevos de *Tecia solanivora* es de tipo II. Esta respuesta es típica de parasitoides, debido a la importancia que tiene, en este tipo específico de relación, el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) como parámetro de estimación de la afinidad hospedero-parasitoide. Este tipo de respuesta indica además, que el parasitoide se encuentra frente a un hospedero adecuado o preferido; en el caso de hospederos no preferidos los parasitoides pueden presentar respuestas funcionales tipo III. A partir de la "ecuación de disco de Holling" (Rogers 1972) la eficiencia de búsqueda ( $a'$ ) estimada fue 1.40 y el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) fue 0.03 (como fracción del tiempo total). Aunque estos parámetros no tienen unidades, hacen referencia al área de búsqueda ( $50 \text{ mm}^2$ ) y al tiempo total (1 día) (Los datos experimentales se consignan en el Anexo F).



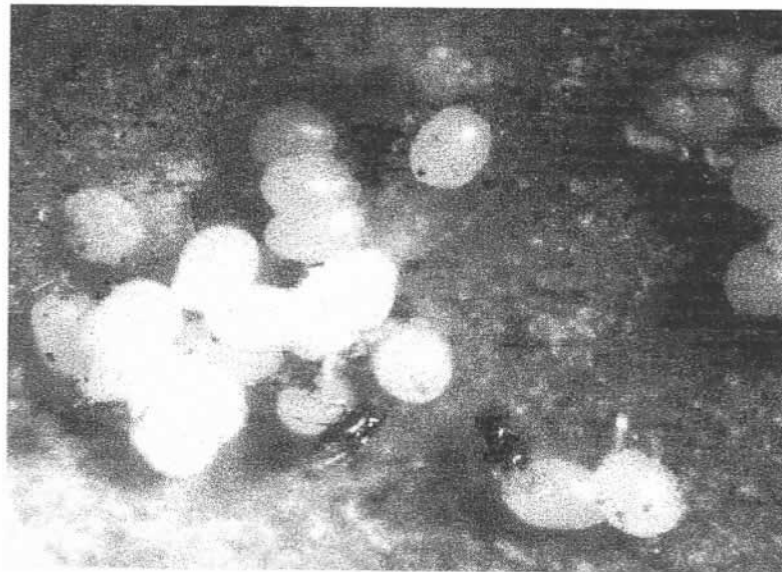
**Gráfica 3.** Respuesta funcional de *Trichogramma lopezandinensis* en las primeras 24 horas de edad con respecto a la densidad de hospederos



**Gráfica 4.** Actividad parasítica de *Trichogramma lopezandinensis* con relación a la densidad de hospederos.

#### 4.2.2. Interferencia mutua.

Se estableció que la relación entre el número total de huevos parasitados y la densidad de parasitoides es directa; el porcentaje de huevos parasitados se incrementa proporcionalmente con la densidad de hospederos (Gráfica 5). Se observó que el parasitismo nunca fue del 100%; puede concluirse que se presenta una tendencia de las avispas a parasitar solamente una fracción de los huevos; el escape, es decir la ocurrencia de una proporción de huevos que no es parasitada, fue un fenómeno común en las condiciones del estudio. Lo anterior puede estar asociado con un mecanismo de conservación del recurso, que finalmente, es un mecanismo de conservación de la especie misma.

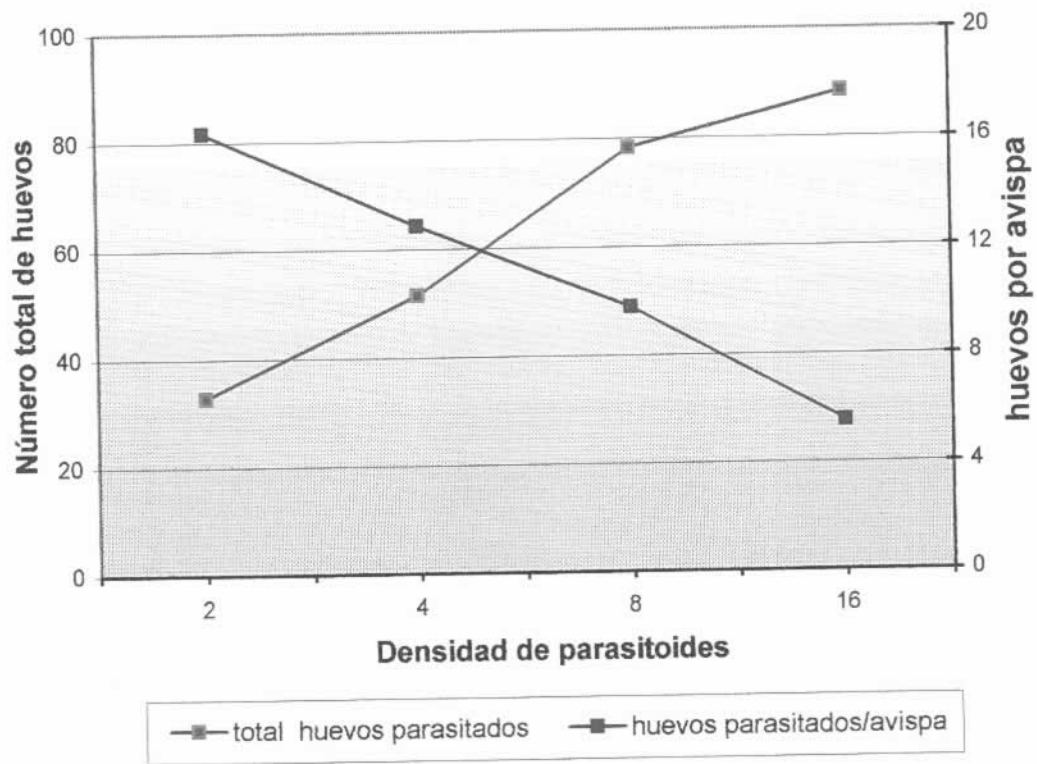


**Figura 5.** Grupo de hembras de *Trichogramma lopezandinensis* forrajeando en el mismo parche de huevos de *Tectia solanivora* ovipositados sobre un tubérculo de papa en laboratorio (Fotografía: A. López- Avila).

El efecto de la interferencia mutua, es decir el resultado detrimental sobre la actividad parasítica que tiene incrementar la densidad de parasitoides, se

evidencia en la disminución del número total de huevos parasitados por cada avispa a medida que se incrementa la densidad de parasitoides (Gráfica 5); esta disminución puede estar relacionada con que a medida que aumenta la densidad de parasitoides, se incrementa la probabilidad de que ocurran encuentros entre las avispas que forrajean en la misma área de búsqueda, tales encuentros crean confusión en las hembras, disminuyendo de esta forma su eficiencia de búsqueda. La eficiencia de búsqueda ( $a'$ ) en condiciones de interferencia, calculada a partir del análisis estadístico, fue 0.18, mucho menor que la eficiencia de búsqueda sin interferencia que fue 1.40

Otro resultado de la mayor concentración de hembras puede ser el efecto de otros parasitoides que han caminado sobre los huevos. Este fenómeno que ha sido llamado "efecto de huella" (Flanders 1959 citado por Doult 1964), puede ser detectado por la hembra que rechaza estos hospederos. Esto puede estar relacionado además, con el incremento de la probabilidad de que las avispas encuentren huevos previamente parasitados; el tiempo de manipuleo destinado a un huevo parasitado, que será rechazado, es un tiempo perdido; como consecuencia, el tiempo disponible para la búsqueda de hospederos se reduce. El índice de interferencia estimado ( $m$ ) fue de 0.07. (los datos experimentales de este ensayo se presentan en el Anexo G).



**Gráfica 5.** Actividad parasítica de *Trichogramma lopezandinensis* durante la primeras 24 horas con relación a la densidad de parasitoides.

#### 4.2.3. Tabla de vida y fertilidad.

La Tabla 2 muestra la Tabla de vida y fertilidad construida a partir de los registros y los cálculos realizados, de acuerdo con la metodología de Southwood (1978) (Los datos experimentales se consignan en el Anexo H).

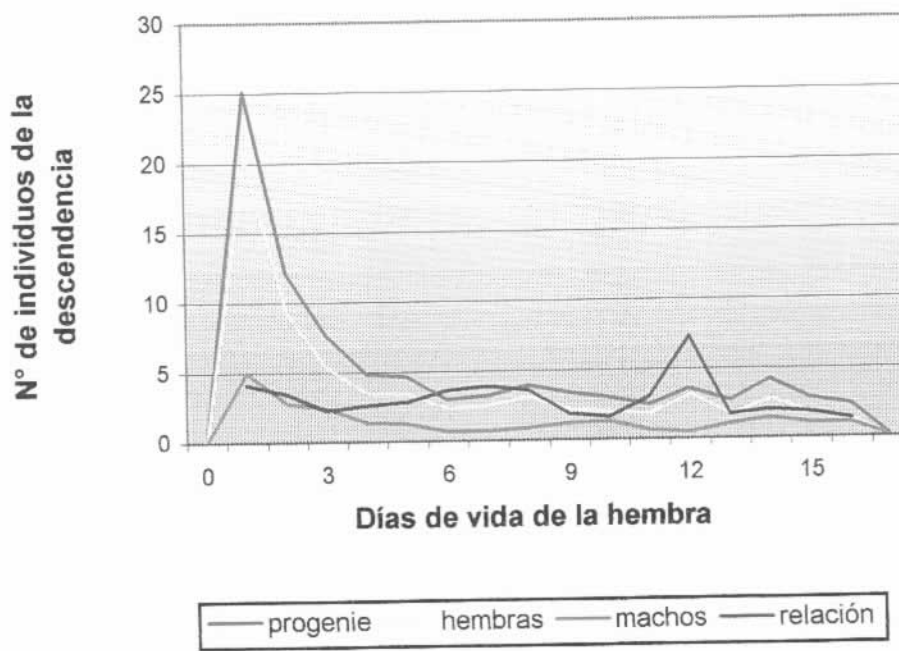
El tiempo medio generacional ( $T_c$ ) calculado a partir de la Tabla de vida específica de la edad fue de 18.33 días, es decir que bajo las condiciones del estudio, el periodo que existe entre dos generaciones de *T. lopezandinensis*, es de 18.33 días. De este lapso, los primeros 15 días corresponden al desarrollo de estados inmaduros del parasitoide, es decir que en los 3.33 primeros días de vida de las hembras se concentra el esfuerzo reproductivo de la especie; en este periodo se obtuvo el 71.35% de la producción de hembras y el 70.30% de la producción total de avispas. Se puede concluir que una unidad de cría de *Trichogramma lopezandinensis* debe mantener adultos por un periodo de cuatro a cinco días.

La tasa neta de reproducción calculada ( $R_0$ ) fue de 46.16 hembras en la progenie por hembra de la cohorte, en el lapso de una generación.

Se estableció que la longevidad de las hembras fue de 7.03 días en promedio, bajo las condiciones del estudio, con un rango entre uno y 16 días. Las hembras del parasitoide parasitaron huevos del hospedero durante toda su vida, incluso hembras de 15 y 16 días de edad produjeron huevos; este periodo tan amplio de actividad parasítica y fertilidad (Gráfica 6) sugiere que las hembras están en capacidad de madurar sus huevos; no es muy probable que los huevos puestos el día 16 hayan madurado antes de la emergencia de la hembra. Esto significaría que las hembras de la especie se encuentran dentro de la categoría de "sinovigénicas"

**Tabla 2.** Tabla de vida y fertilidad de una cohorte de 30 hembras de *Trichogramma lopezandinensis* en condiciones controladas (Cálculos según Southwood, 1978)

Intervalo de edad (días)	lx (sobrevivencia)	mx (hembras nacidas)	lxmx	xlxmx
0-15 (estados inmaduros)	1	0	0.00	0.00
16	0.93	20.40	18.96	303.40
17	0.93	9.36	8.70	147.98
18	0.83	5.32	4.42	79.48
19	0.77	3.48	2.68	50.91
20	0.77	3.43	2.64	52.82
21	0.73	2.32	1.69	35.57
22	0.57	2.53	1.44	31.73
23	0.47	3.07	1.44	33.19
24	0.40	2.17	0.87	20.83
25	0.37	2.00	0.74	18.50
26	0.33	1.80	0.59	15.44
27	0.23	3.14	0.72	19.50
28	0.20	1.67	0.33	9.35
29	0.17	2.80	0.48	13.80
30	0.17	1.80	0.31	9.18
31	0.10	1.30	0.13	4.12
32	0	0.00	0.00	0.00
Total		66.61	46.16	845.81
Tasa neta de reproducción			46.16	
Tiempo medio generacional			18.33	



**Gráfica 6.** Descendencia total de una cohorte de 30 hembras de *Trichogramma lopezandinensis* y relación de sexos.

La relación hembra: macho de la descendencia no presentó variación significativa con relación al tiempo (Gráfica 6), es decir que la edad de las hembras no incidió en la proporción sexual de la progenie. Debido a que las avispas copularon solamente durante el primer día de vida puede afirmarse que una única cópula es suficiente para que la producción de hembras hijas durante toda la vida, sea adecuada. Lo anterior permite concluir que las liberaciones del parasitoide deben realizarse preferiblemente habiendo asegurado la cópula de las avispas, esto favorece el establecimiento de, por lo menos, una generación del parasitoide en el campo.

La tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_m$ ) de *Trichogramma lopezandinensis* calculada a partir de la tabla de vida y fertilidad fue 0.219. Dentro del orden Hymenoptera se han realizado algunas investigaciones en las que se determina este parámetro para otras especies y se evidencia una amplia variación entre ellas. López-Ávila (1988) encontró una tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_m$ ) para *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) de 0.237 similar a la calculada en esta investigación. Pérez (1987) encontró una tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_m$ ) de 0.088 para *Chryseida bennetti* Burks (Hymenoptera: Eurytomidae) mucho menor que la reportada en este estudio.

## 5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Con base en los resultados obtenidos sobre los parámetros estudiados en la presente investigación se establece que la especie *Trichogramma lopezandinensis* presenta un amplio potencial como agente de control biológico de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora*, en cuanto a su afinidad con este hospedero. Esto representado en el tipo de respuesta funcional, la eficiencia de búsqueda, la preferencia expresada por la plaga sobre su hospedero de cría y la fertilidad, entre otros.

Teniendo en cuenta la adaptación evolutiva de *T. lopezandinensis* a las condiciones agroecológicas de la zona papera y sus características biológicas y ecológicas, el parasitoide podría ser utilizado eficientemente en condiciones de almacenamiento y campo en el control de la plaga.

Para efectos de la producción masiva en laboratorio, de acuerdo con lo establecido en este estudio se debe usar el huésped comercial *Sitotroga cerealella*

El parasitoide *Trichogramma lopezandinensis* presentó un tiempo medio generacional de 18.33 días, pasando por cuatro estados de desarrollo: huevo, larva, pupa y adulto; el estado larval comprende tres instares.

El parasitoide nace, al menos, con una fracción de su carga de huevos madura y su reproducción es partenogénica facultativa de tipo arrenotoquia. Se sugiere que la avispa presenta la capacidad de madurar sus huevos a través de su vida, por cuanto se clasifica como un parasitoide de tipo sinovigénico.

La avispa presentó preferencia por la polilla guatemalteca *Tecia solanivora* sobre su hospedero de cría *Sitotroga cerealella*; expresada en término de mayor número de huevos parasitados por unidad de tiempo e incremento de la proporción de hembras en la descendencia. Esto representa una ventaja del parasitoide como potencial agente de control de la plaga.

La alimentación de las hembras con exudados del huevo hospedero les permitió tener una longevidad de 7.03 días en promedio. Las alimentadas exclusivamente con miel de abejas sobrevivieron solamente 2.63 días, en promedio. El contenido del hospedero es el mejor alimento para el parasitoide en relación con la longevidad.

La actividad parasítica de *Trichogramma lopezandinensis* se relaciona con la densidad de hospederos y de parasitoides. El parasitoide presentó respuesta funcional tipo II; existe una densidad de hospederos (40) a partir de la cual la avispa realiza su mayor esfuerzo parasítico. En altas concentraciones de huevos se obtiene un mayor porcentaje de hembras activas parasíticamente.

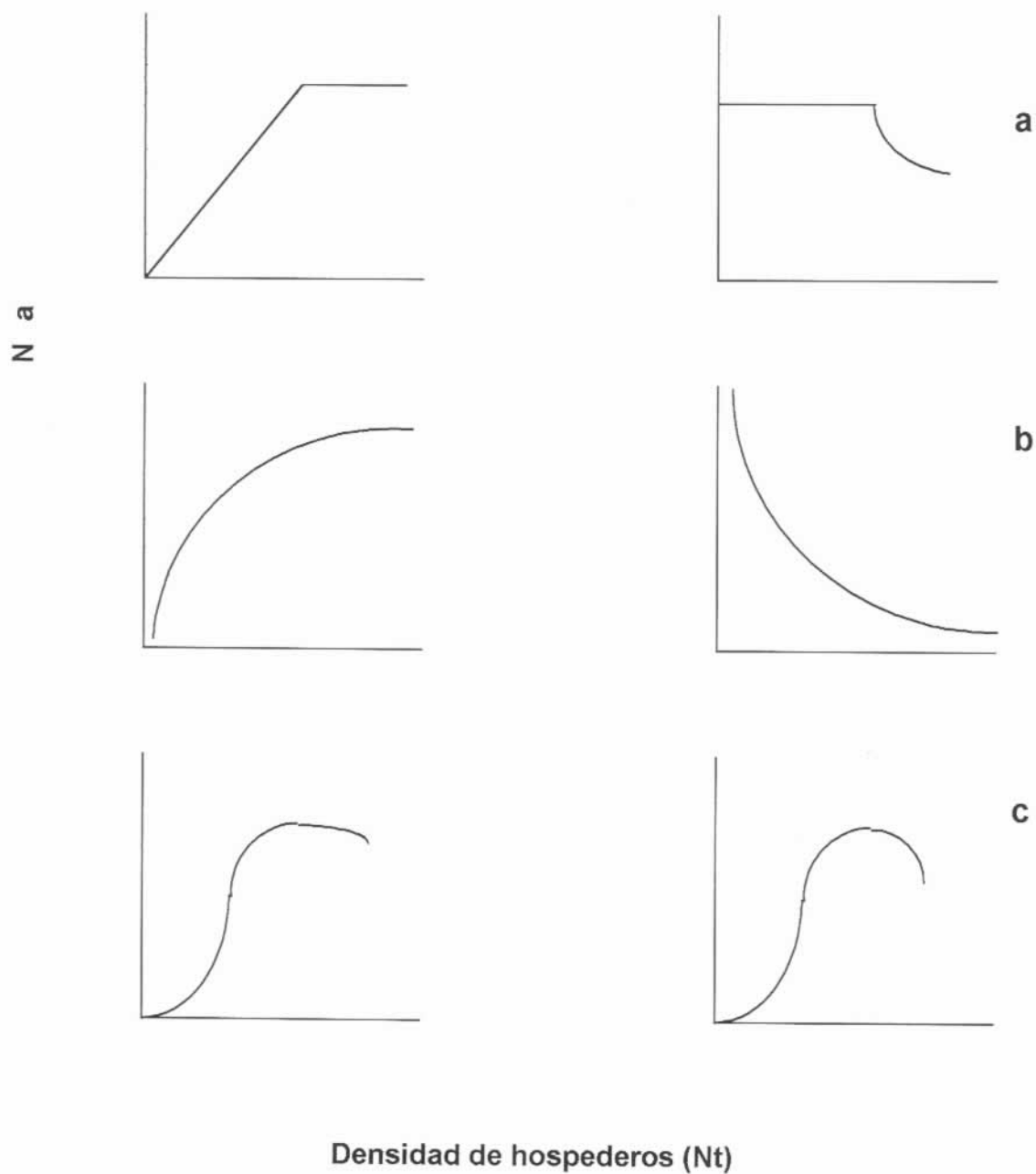
El fenómeno de la interferencia mutua se presentó como una disminución de la eficiencia de búsqueda del parasitoide.

El mayor esfuerzo reproductivo se concentra en los primeros 3.33 días de vida de la hembra. Una unidad de cría masiva de *T. lopezandinensis* no debe conservar adultos por mas de cuatro o cinco días. La edad de la avispa incidió sobre la actividad parasítica pero no sobre la proporción de sexos de la descendencia.

La evaluación del parasitoide como potencial agente de control debe continuarse en condiciones de campo y almacenamiento de papa, con el fin de estimar parámetros como la preferencia por el hospedero *Tecia solanivora* y la eficiencia de búsqueda del parasitoide, en dichas condiciones. De otro lado, las tecnologías

de cría y liberación de especies del género *Trichogramma*, desarrolladas a través del tiempo en diversos países, deben ser ajustadas de acuerdo con las características propias de la especie y con las condiciones de las zonas paperas del país. Se recomienda además, realizar comparaciones de eficiencia con otros parasitoides, especialmente del género *Trichogramma*, que vienen siendo identificadas en estudios paralelos realizados por el programa MIP de Corpoica.

**Anexo A.** Curvas representativas de las respuestas funcionales según Holling; **a** tipo I, **b** tipo II, **c** tipo III. Tomado de López-Ávila (1988)



**Anexo B** Dimensiones de los diferentes estados de desarrollo de *Trichogramma lopezandinensis*. (mm).

individuo	Huevo 0 horas		Huevo 24 horas		Instares larvales			
	largo	ancho	largo	ancho	I		II	
					largo	ancho	largo	ancho
1	0.085	0.034	0.153	0.068	0.357	0.187	0.391	0.238
2	0.068	0.034	0.204	0.068	0.374	0.204	0.408	0.272
3	0.085	0.034	0.153	0.068	0.374	0.187	0.391	0.238
4	0.102	0.034	0.170	0.068	0.34	0.17	0.374	0.204
5	0.085	0.034	0.187	0.068	0.374	0.187	0.425	0.272
6	0.068	0.034	0.136	0.068	0.357	0.17	0.391	0.255
7	0.085	0.034	0.153	0.051	0.391	0.187	0.408	0.272
8	0.102	0.034	0.187	0.068	0.374	0.204	0.442	0.289
9	0.085	0.034	0.170	0.068	0.357	0.187	0.391	0.255
10	0.085	0.034	0.187	0.068	0.374	0.187	0.408	0.255
11	0.085	0.034	0.170	0.068	0.391	0.204	0.391	0.255
12	0.068	0.034	0.153	0.068	0.34	0.153	0.408	0.255
13	0.085	0.034	0.170	0.068	0.357	0.17	0.374	0.238
14	0.102	0.034	0.153	0.068	0.391	0.204	0.425	0.255
15	0.085	0.034	0.136	0.051	0.357	0.187	0.391	0.272
16	0.085	0.034	0.170	0.068	0.34	0.17	0.408	0.272
17	0.068	0.034	0.153	0.068	0.34	0.17	0.374	0.221
18	0.085	0.034	0.170	0.068	0.374	0.204	0.425	0.289
19	0.102	0.034	0.170	0.068	0.34	0.17	0.391	0.238
20	0.085	0.034			0.357	0.187	0.374	0.221
21								
promedio	0.085	0.034	0.166	0.066	0.363	0.184	0.399	0.253
mínimo	0.068	0.034	0.136	0.051	0.34	0.153	0.374	0.204
máximo	0.102	0.034	0.204	0.068	0.391	0.204	0.442	0.289

**Anexo B.** Dimensiones de los diferentes estados de desarrollo de *Trichogramma lopezandinensis*. (mm)

individuo	Instares larvales		Pupa		Macho		Hembra	
	III		largo	ancho	largo	ancho	largo	ancho
	largo	ancho						
1	0.425	0.323	0.425	0.306	0.51	0.34	0.493	0.34
2	0.442	0.323	0.51	0.34	0.476	0.323	0.459	0.34
3	0.442	0.323	0.442	0.306	0.493	0.34	0.51	0.34
4	0.442	0.323	0.425	0.306	0.493	0.323	0.493	0.34
5	0.459	0.34	0.493	0.34	0.493	0.34	0.459	0.34
6	0.442	0.323	0.493	0.34	0.476	0.34	0.527	0.34
7	0.408	0.306	0.476	0.34	0.459	0.323	0.51	0.357
8	0.442	0.323	0.493	0.34	0.493	0.34	0.493	0.34
9	0.425	0.323	0.442	0.306	0.442	0.323	0.527	0.357
10	0.408	0.306	0.476	0.323	0.442	0.323	0.51	0.34
11	0.459	0.34	0.459	0.323	0.51	0.357	0.476	0.34
12	0.459	0.323	0.476	0.34	0.493	0.34	0.459	0.34
13	0.476	0.34	0.442	0.323	0.476	0.323	0.476	0.34
14	0.476	0.323	0.459	0.323	0.51	0.34	0.493	0.34
15	0.425	0.323	0.459	0.323	0.493	0.34	0.442	0.34
16	0.442	0.323			0.459	0.323	0.51	0.357
17	0.425	0.323			0.51	0.34	0.493	0.34
18	0.459	0.34			0.493	0.34	0.476	0.34
19	0.459	0.323			0.459	0.323	0.51	0.34
20	0.476	0.34			0.476	0.323	0.442	0.34
21							0.476	0.34
promedio	0.445	0.325	0.465	0.325	0.483	0.333	0.487	0.342
mínimo	0.408	0.306	0.425	0.306	0.442	0.323	0.442	0.34
máximo	0.476	0.34	0.51	0.34	0.51	0.357	0.527	0.357

**Anexo C.** Actividad parasítica de hembras vírgenes y copuladas de *Trichogramma lopezandinensis* durante las primeras 24 horas de vida. En término de número de huevos parasitados del total de 40 huevos expuestos.

Repetición	Hembras copuladas	Hembras vírgenes
1	20	0
2	40	6
3	40	40
4	16	0
5	5	20
6	34	9
7	40	31
8	32	34
9	34	18
10	31	31
Sumatoria	292	189
<b>Promedio</b>	<b>29.2</b>	<b>18.9</b>

**Anexo D.** Variación en el número de huevos parasitados por *Trichogramma lopezandinensis* de los hospederos *Tecia solanivora* y *Sitotroga cerealella* durante 24 horas, de 10 huevos expuestos.

**D.1. Experimento de libre elección**

Repetición	<i>T. solanivora</i>	<i>S. cerealella</i>
1	9	5
2	10	0
3	10	6
4	8	4
5	0	0
6	10	5
<b>Promedio</b>	<b>7.83</b>	<b>3.33</b>

**Anexo D.** Variación en el número de huevos parasitados y proporción sexual de la descendencia de *Trichogramma lopezandinensis* sobre los hospederos *Tecia solanivora* y *Sitotroga cerealella* durante 24 horas, de 40 huevos expuestos.

**D.2. Experimento sin elección.**

□ *Tecia solanivora*

Repetición	Descendencia			Total de huevos parasitados
	Hembras	Machos	Relación de sexos	
1	15	5	3.00	20
2	35	7	5.00	40
3	37	5	7.40	40
4	11	6	1.83	16
5	4	1	4.00	5
6	30	5	6.00	34
7	37	9	4.11	40
8	28	4	7.00	32
9	26	8	3.25	34
10	22	7	3.14	31
sumatoria	245	57	4.30	292
<b>Promedio</b>	<b>24.5</b>	<b>5.7</b>	<b>4.30</b>	<b>29.2</b>

**Anexo D.** Variación en el número de huevos parasitados y proporción sexual de la descendencia de *Trichogramma lopezandinensis* sobre los hospederos *Tecia solanivora* y *Sitotroga cerealella* durante 24 horas, de 40 huevos expuestos.

**D.2. Experimento sin elección.**

□ *Sitotroga cerealella*

Repetición	Descendencia			Total de huevos parasitados
	Hembras	Machos	Relación de sexos	
1	30	5	6.00	31
2	21	11	1.91	31
3	23	6	3.83	29
4	17	6	2.83	24
5	20	6	3.33	26
6	19	5	3.80	24
7	17	7	2.43	23
8	21	3	7.00	24
9	4	1	4.00	5
10	15	10	1.50	23
sumatoria	187	60	3.12	240
<b>Promedio</b>	<b>18.7</b>	<b>6</b>	<b>3.12</b>	<b>24</b>

**Anexo E.** Supervivencia de cohortes de hembras de *Trichogramma lopezandinensis* por efecto de la alimentación. La dieta I corresponde a miel de abejas y la dieta II, a huevos de *Tecia solanivora* y miel de abejas. Los datos corresponden a 30 repeticiones.

Día	Dieta 1	Dieta 2
1	0.93	0.93
2	0.77	0.93
3	0.3	0.83
4	0	0.77
5		0.77
6		0.73
7		0.57
8		0.47
9		0.40
10		0.37
11		0.33
12		0.23
13		0.20
14		0.17
15		0.17
16		0.10
17		0

Anexo F. Respuesta funcional de *Trichogramma lopezandinensis* sobre huevos de *Tecia solanivora*. Número de huevos parasitados por una avispa del total de 40 huevos expuestos, durante 24 horas.

Repetición	Densidad de hospederos				
	10	20	40	80	120
1	10	15	24	29	25
2	8	0	16	25	38
3	0	19	0	0	36
4	10	20	22	0	33
5	0	0	0	16	30
6	10	11	40	0	26
7	0	20	24	37	21
8	0	16	31	0	0
9	10	0	36	0	24
10	9	0	36	21	22
11	7	18	20	31	27
12	0	0	20	24	27
13	0	0	0	0	24
14	0	15	0	21	34
15	10	20	25	26	18
16	10	19	0	18	30
17	10	20	24	16	23
18	10	14	30	22	0
19	10	19	23	15	0
20	10	19	15	29	26
Promedio de huevos parasitados	6.2	12.25	19.3	16.5	23.2
Porcentaje de hembras efectivas	65	70	75	70	85
Valor estimado según el modelo	6.27	10.65	16.28	21.97	24.83

**Anexo G.** Interferencia mutua de avispas de *Trichogramma lopezandinensis* sobre huevos de *Tecia solanivora*. Número de huevos parasitados por cada grupo de avispas del total de 100 huevos expuestos, durante 24 horas.

Repetición	Densidad de parasitoides			
	2	4	8	16
1	60	44	61	98
2	12	63	64	97
3	24	64	78	86
4	23	47	91	96
5	21	46	83	58
6	51	44	75	92
7	42	48	93	75
8	40	54	96	93
9	32	43	73	96
10	22	61	68	92
Promedio total	<b>32.7</b>	<b>51.4</b>	<b>78.2</b>	<b>88.3</b>
Promedio por avispa	<b>16.35</b>	<b>12.85</b>	<b>9.775</b>	<b>5.51875</b>

**Anexo H.** Fertilidad de una cohorte de 30 hembras de *Trichogramma lopezandinensis* sobre el hospedero *Tecia solanivora*. Los datos corresponden a 30 repeticiones.

Intervalo de edad (días)	Supervivencia	Progenie total	Numero de hembras	Numero de machos	Relación de sexos	Natalidad
0-15	1	0	0	0	---	0
16	0.93	25.14	20.39	4.96	4.11	23.3802
17	0.93	12.11	9.36	2.75	3.40	11.2623
18	0.83	7.6	5.32	2.38	2.23	6.308
19	0.77	4.83	3.48	1.35	2.58	3.7191
20	0.77	4.61	3.43	1.22	2.81	3.5497
21	0.73	2.95	2.32	0.64	3.62	2.1535
22	0.57	3.18	2.53	0.65	3.89	1.8126
23	0.47	3.93	3.07	0.86	3.57	1.8471
24	0.4	3.33	2.17	1.17	1.85	1.332
25	0.37	3	2	1.27	1.57	1.11
26	0.33	2.4	1.8	0.6	3	0.792
27	0.23	3.57	3.14	0.43	7.30	0.8211
28	0.2	2.67	1.67	1	1.67	0.534
29	0.17	4.2	2.8	1.4	2	0.714
30	0.17	2.8	1.8	1	1.8	0.476
31	0.1	2.33	1.3	1	1.3	0.233
32	0	0	0	0	---	0
<b>Total</b>		<b>88.65</b>	<b>66.58</b>	<b>22.68</b>		<b>60.04</b>

## 6. BIBLOGRAFÍA

- ALPHEN, J.J.M.; JERVIS, M.A.. 1996. Foraging behavior. In: Insect natural enemies. Chapman & Hall Editors. School of Pure and Applied Biology. University of Wales. Cardiff. U.K. 489 pp.
- AMAYA N.,M. 1998. *Trichogramma* spp. Producción, uso y manejo en Colombia. Buga, Valle del Cauca. Colombia.
- ARIAS R., J.F. 1997. Manejo integrado de plagas: el caso de la polilla gigante de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) en Antioquia. En: Memorias seminario Experiencias y avances en el manejo de la polilla guatemalteca de la papa. SOCOLEN. Santafé de Bogotá.
- ARAQUE M., C.T. 1992. El gusano guatemalteco de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) (Lepidoptera: Gelechiidae). El correo SENA. Regional Norte de Santander. Año 4.
- ARAQUE M., C.T. 1993. El gusano guatemalteco de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) y su manejo. Revista Papa N° 7 septiembre de 1993 Santafé de Bogotá. pp. 14-18.
- ARAQUE M., C.T. 1996. El gusano guatemalteco de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) y su manejo. En: Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. G. Robayo, compilador. Comunicaciones y Asociados Ltda. Santafé de Bogotá.

BJORKSTEN, T.A; HOFFMANN, A.A.1995. Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma*. *Entomologia experimentalis et applicata* 76: 49-58.

CLAUSEN, C.P. 1940. *Entomophagus insects*. Ed. McGraw-Hill. New York. 688 pp.

DIAZ, A. E. 1996. Aspectos biológicos de *Trichogramma exiguum* (Pinto y Platner) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) encaminados a su cría masiva para el control de *Diatrea* spp. (Lepidoptera: Pyralidae). Pasto. 111 pp. Trabajo de Grado (Ingeniero Agrónomo). Universidad de Nariño. Facultad de Agronomía.

DOUTT, R.L.1964. Características biológicas de los adultos entomófagos. En: Control biológico de plagas y malas hierbas. De Bach. Ed. Continental. México. 949 pp.

HAGEN, K. S. 1964. Estados de desarrollo de los parásitos. En: Control biológico de plagas y malas hierbas. De Bach. Ed. Continental. México. 949 pp.

HASSAN, S. A. 1994. Strategies to select *Trichogramma* species for use in biological control. In: Biological control with eggs parasitoids. International Institute of Biological Control. Berkshire. U. K. 286 pp.

HASSAN, S.A. 1997. Métodos para probar la selectividad, con énfasis en *Trichogramma*. En: *Trichogramma e o Controle Biológico Aplicado*. Fundación de estudios agrarios "Luiz de Queiroz". Piracicaba, Brasil. 324 pp.

- HASSELL, M.P. 1976. The dynamics of competition and predation. Biologic Studies N° 72. Southampton. First published. The Camelot Press. U.K. 68 pp.
- HASSELL, M.P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey system. Monographs in populations' biology N° 13. Princeton University Press. U.K. 237 pp.
- HASSELL, M.P. 1982. What is searching efficiency?. Annals of Applied Biology 101: 170-175.
- HASSELL, M.P.; WAAGE, J.K. 1984. Host-parasitoid population interactions. Ann. Rev. Entom. 29: 89-114.
- HERNANDEZ, C.E. y PINEDA, C.E. Genética y mejoramiento de la papa. En: Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. G. Robayo, compilador. Comunicaciones y Asociados Ltda. Santafé de Bogotá.
- HERRERA, F. 1996. Situación de la polilla guatemalteca de la papa en el departamento de Cundinamarca. ICA. Seccional Cundinamarca.
- HERRERA, F. 1997. La polilla guatemalteca de la papa. Biología, comportamiento y prácticas de manejo integrado. CORPOICA. Regional Uno. Santafé de Bogotá. 14 p.
- HOLLING, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Canadian Entomologist. 91: 385-398.
- HOLLING, C.S. 1961. Principles of insects predation. Ann. Rev. Entom. 6: 163-182.

- HOHMANN, C. L.; LUCK, R. F. OATMAN, E. R.; PLATNER, G. R. 1989. Effects of different biological factors on longevity and fecundity of *Trichogramma platneri* Nagarkatti (Hymenoptera: Trichogrammatidae). An. Soc. ent. Brazil 18 (supl.): 61-70.
- HOUCK, M.A.; STRAUSS, R.E. 1985. The comparative study of functional responses: experimental design and statistical interpretation. Canadian Entomologist 117: 617-629.
- JERVIS, M.A.; COPLAND, M.J.W. 1996. The life cycle. In: Insect natural enemies. Chapman & Hall Editors. School of Pure and Applied Biology. University of Wales. Cardiff. U.K. 489 pp.
- LI, Y.L. 1994. Worldwide use of *Trichogramma* for biological control on different crops. In: Biological control with eggs parasitoids. International Institute of Biological Control. Berkshire. U. K. 286 pp.
- LÓPEZ-ÁVILA, A..1988. A comparative study of four species of *Encarsia* (Hymenoptera: Aphelinidae) as potential control agents for *Bermisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). Ascot. Berkshire. 302 pp. Tesis de grado (Ph.D). Imperial College. U. K.
- LÓPEZ-ÁVILA, A.. 1996a. Insectos plagas del cultivo de la papa en Colombia y su manejo. En: Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. G. Robayo, compilador. Comunicaciones y Asociados Ltda. Santafé de Bogotá. pp 146-154
- LÓPEZ-ÁVILA, A.. 1996b. Generación y transferencia de tecnologías para el control biológico del gusano blanco (*Premnotrypes vorax*) y la polilla guatemalteca de la papa (*Tecia solanivora*) plagas de importancia

económica en el cultivo de la papa en Colombia. Inscripción del proyecto de investigación ante PRONATTA, SINTAP y Ministerio de agricultura y desarrollo rural. No publicado.

- MORENO M., J.D. 1997. El cultivo de la papa en Cundinamarca y Boyacá. En: II curso-taller manejo integrado de plagas de la papa. CORPOICA, Regional Uno. Memorias. Chiquinquirá, Colombia. pp. 1-10.
- NAGARKATTI, S.; NAGARAJA, H. 1977. Biosystematics of *Trichogramma* and *Trichogrammatoidea* species. *Ann. Rev. Entomol.* 22: 157-176.
- PAK, G.A.; BUIS, H.C.; HECK I.C.C; HERMANS, M.L. 1986. Behavioral variations among strains of *Trichogramma* spp.: Host age selection. *Entomol. Exp. Appl.* 40: 247-258.
- PEÑALOZA, J.E. 1996. Estado de las dos principales plagas de la papa en el departamento de Boyacá. Paipa, Colombia.
- PEREZ, G. 1987. Ciclo de vida y tabla de fertilidad de *Chryseida bennetti* Burks (Hymenoptera: Eurytomidae), ectoparásitoide de *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Coleoptera: Bruchidae). *Folia Entomol. Mex.* 72: 75-88.
- PIANKA, E.R. 1988. *Evolutionary Ecology*. Fourth edition, Harper & Row editors, New York. 468 p.
- PINEDA C., R. 1996. Perspectivas para el desarrollo agroindustrial de la papa en Colombia. En: Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. G. Robayo, compilador. Comunicaciones y Asociados Ltda. Santafé de Bogotá.

- PINTO, J.D. 1997. Taxonomía de Trichogrammatidae con énfasis en los géneros que parasitan Lepidoptera. En: *Trichogramma* e o Controle Biológico Aplicado. Fundación de estudios agrarios Luiz de Queiroz. Piracicaba. Brasil. 324 pp.
- PINTO, J.D.; STOUTHAMER, R. 1994. Systematic of the *Trichogrammatidae* with emphasis on *Trichogramma*. In: Biological control with eggs parasitoids. International Institute of Biological Control. Berkshire. U. K. 286 pp.
- RABINOVICH, J.E. 1980 Introducción a la ecología de poblaciones animales. Primera edición. Compañía Editorial Continental S.A. México. 313 p.
- RAMOS J., P.N.; BARRAGAN B., J.J. 1990. Evaluación de la respuesta funcional y numérica de *Trichogramma* sp. cerca *pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) sobre huevos de *Copitarsia consueta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) en condiciones de laboratorio. Santafé de Bogotá. 75 pp. Trabajo de Grado (Ingeniero Agrónomo). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Agronomía.
- REZNIK, S.Y.; UMAROVA, T.Y. 1991. Host population density influence on host acceptance in *Trichogramma*. Entomol. Exp. Appl. 58: 49-54.
- RINCON, C. 1997. La investigación en control biológico como alternativa fundamental en el manejo integrado de plagas. Informe de pasantía. Santafé de Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Agronomía
- ROGERS, D.J. 1972. Random search and insect population models. Journal of Animal Ecology 41: 369-383.

- SAENZ, E. 1997. Experiencias de campo en el manejo integrado de la polilla guatemalteca en Ventaquemada (Boyacá). En: Memorias seminario Experiencias y avances en el manejo de la polilla guatemalteca de la papa. SOCOLEN. Santafé de Bogotá.
- SANCHEZ L., G. 1998. Estudios básicos del parasitoide *Copidosoma koehleri* (Blanchard) sobre el huésped *Tecia solanivora* (Povolny). Anteproyecto de tesis (Master of Science). Santafé de Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Agronomía.
- SARMIENTO, C. 1993. Una nueva especie de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) de los andes de Colombia. En: Revista colombiana de Entomología. (Colombia) V. 19 N° 1. Enero- marzo de 1993 pp. 3-5.
- SCHMIDT, J.M. 1994. Host recognition and acceptance by *Trichogramma*. In: Biological control with eggs parasitoids. International Institute of Biological Control. Berkshire. U. K. 286 pp.
- SMITH, S.M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: Advances, successes and potential of their use. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 375-406.
- SOTELO, G. 1997. La polilla guatemalteca de la papa y su control con *Baculovirus*. En II curso-taller Manejo integrado de las plagas de la papa. CORPOICA. Regional Uno. Chiquinquirá, Colombia. pp 32-34.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. *Ecological Methods*, with particular reference to the study of insect populations. Second edition. Chapman & Hall Editors. London and New York. 524 p.

- TORRES W., F. 1996. Biología y manejo de la polilla de la papa *Tecia solanivora* en Venezuela. En: Memorias XXIII Congreso de SOCOLEN. Cartagena de Indias. Colombia.
- TRILLOS, O; BOTERO, M. E.; LONDOÑO, M. E.; ARIAS, J.; JARAMILLO, J.A. 1994. Detección de la polilla de la papa en el departamento de Antioquia. CORPOICA. Regional 4. Rionegro, Colombia .
- VINSON, S. B. 1994. Interactions between egg parasitoids and their hosts. In: Biological control with eggs parasitoids. International Institute of Biological Control. Berkshire. U. K. 286 pp.
- ZAPATA, A. 1987. Biología de *Trichogramma* sp. cerca *pretiosum* . Santafé de Bogotá. 104 pp. Trabajo de Grado (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.