

**ESTUDIOS BIOLÓGICOS DEL PARASITOIDE *Thichogrammatidae*
lopezandinensis (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE) ORIENTADOS
AL CONTROL DE LA POLILLA GUATEMALTECA DE LA PAPA *Tecia*
solanivora (LEPIDOPTERA: GELECHIIDAE)¹**

Claudia Rincón López.²
A. Lopez-Avila.³

Resumen.

El objetivo de esta investigación fue determinar algunos parámetros biológicos básicos para la utilización futura del parasitoide nativo *Trichogramma lopezandinensis* en el control de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora*, 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 °C de temperatura y 75 mas o menos 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 lavar, contras ínstares, seis días el estado de pupa 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 y la interferencia mutua. 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 densidades altas 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 del parasitoide.

Palabras claves: Parasitoides. Biología. Evaluación. *Thichogrammatidae lopezandinensis*. *Tecia solanivora*, Respuesta funcional. Interferencia mutua.

¹ Revista Colombiana de Entomología. Vol 25. N° 1-2 p. 67-71. 1999.

² Estudiante de Agronomía Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá. Parte del Trabajo de grado. E-mail: multifio@coll.telecom.com.co

³ I.A. Ph.D. Coordinador Nacional Programa MIP Corpoica, Tibaitatá. A.A. 240142. Santafe de Bogotá

Introducción

El cultivo de la papa en Colombia es considerado el principal sistema de producción del piso térmico frío debido, no solo a la extensa área dedicada a su producción ya su incidencia en la economía nacional, sino a sus implicaciones de tipo cultural en una población campesina numerosa, 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 entienda el productor de papa son bastante significativos debido, tanto a los daños y pérdidas fitosanitarias, como al aumento en los costos de producción que ocasiona un 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 hizo su aparición 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, convirtiéndose actualmente en la segunda plaga en importancia económica en el cultivo de la papa (Sotelo 1997; Araque 1996),

Ante el desconocimiento generalizado que se tiene 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-, En la actualidad estos programas carecen de la información 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 esceptico tiende a la innovación. Los componentes de Manejo Integrado que se desarrollen y ofrezcan, deben llenar las expectativas del productor y constituirse en alternativas reales.

El área del 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 genero *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 polifagia de las hembras de este grupo está asociada con su habilidad para reconocer una amplia variedad de huevos como posibles sitios de oviposición y con la capacidad de las

larvas para alimentarse de diversos hospederos. Se ha señalado que una misma especie parasita varios huéspedes, incluso de diferentes órdenes: parece ser que la especificidad del parasitoide se relaciona más 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, fundamental en la evaluación de potenciales agentes de control ya que permite seleccionar las especies más promisorias.

La especie *Trichogramma lopezandinensis*, Sarmiento fue descrita a partir de individuos emergidos de huevos de la mariposa *Colias dimera* Doubleday y Hewitson (Lepidoptera: Pieridae) sobre la cual se realizaba un estudio ecológico, en el municipio de Chipaque Cundinamarca (Sarmiento 1993), en altitudes superiores a los 2800 msnm. Esta especie abre una vía en la investigación en el control biológico de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora*, debido a las características del género al cual pertenece y a su adaptación evolutiva específica a las condiciones agroecológicas del área colombiana dedicada al cultivo de la papa.

Este estudio tuvo como objetivo generar información acerca de la potencialidad de la avispa como agente de control, según algunos parámetros biológicos y ecológicos de la especie como son: la eficiencia de búsqueda, el tiempo de manipuleo y el índice de interferencia mutua. Tales parámetros fueron estimados en condiciones de laboratorio mediante el reconocimiento de la respuesta funcional y la interferencia mutua. Estos estudios son importantes como herramientas para inferir acerca 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.

Materiales y Métodos

Esta investigación se desarrolló en el laboratorio de entomología general del Programa Nacional de Manejo integrado de Plagas -MIP- 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 ± 3 °C y humedad relativa del 75 al 5%. Se estableció una colonia del parasitoide en el laboratorio a partir de adultos emergidos del huésped natural *Colias dimera* Doubleday & Hewitson. Los huevos de la mariposa fueron recolectados en el lugar

donde fue registrada originalmente la especie, en el Municipio de Chipaque (Cundinamarca) a 2850 msnm y temperatura promedio de 12 °C: estos huevos se llevaron al laboratorio aislados en tubos de vidrio, donde se observaron continuamente hasta la emergencia de las avispas. La cría en laboratorio fue establecida 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 ensayos se realizaron sobre huevos de la polilla guatemalteca *Tecia solanivora* obtenidos de la cría de la polilla de que dispone el programa MIP en el C.I. Tibaitatá. Los estudios comprendieron dos aspectos fundamentales: biología del parasitoide y evaluación de la eficiencia de la avispa como potencial agente de control biológico de la polilla guatemalteca.

Estudios de la biología del parasitoide

Para determinar el ciclo de vida de la avispa, se expusieron huevos de la polilla guatemalteca, a adultos, del parasitoide durante una hora a partir de la cual se dio por iniciado el ciclo de vida. Se realizaron disecciones diarias de huevos parasitados y se hicieron montajes de los estados de desarrollo en placas, con el fin de compararlos, establecer las diferencias morfométricas entre los individuos y determinar la duración de cada estado de desarrollo. Se describieron los hábitos y el comportamiento del parasitoide en condiciones de confinamiento,. Mediante la observación directa de grupos de avispas. Se estudio el periodo de precopula, la copula, el periodo de preoviposición, el proceso de la oviposición, la reproducción y la proporción de sexos. La preferencia de hospederos, la alimentación y la Longevidad de las hembras". Todos los estudios se realizaron con hembras del parasitoide, criadas sobre *Sitotroga cerealella*, aisladas; de menos de 24 horas de edad, alimentadas con miel de abejas, que habían copulado libremente.

El estudio de preferencia se realizo con base en un experimento sin elección con dos tratamientos: los huéspedes, *Tecia solanivora* y *Sitotroga cerealella* en grupos de 40 huevos de un día de edad. El ensayo duró 24 horas y tuvo 10 repeticiones. Se registró el numero de huevos parasitados y la proporción de sexos de la descendencia de cada hembra

Para el estudio de alimentación y longevidad de hembra se realizo un ensayo con dos tratamientos: Dieta I. Miel de abejas suministrada en finas gotas distribuidas con un pincel muy fino. Dieta II. Dieta I + huevos de la polilla guatemalteca de menos de 24 horas de edad. La dieta fue renovada diariamente hasta la muerte de cada avispa. Se registró la mortalidad diaria de las hembras. El ensayo se repitió 30 veces.

Estimación de parámetros biológicos de la interacción hospedero-parasitoide

Se estimaron la eficiencia de búsqueda, el tiempo de manipuleo y la interferencia mutua con base en los siguientes experimentos:

- **Respuesta funcional.** Este experimento permitió evaluar el efecto de la densidad de hospederos sobre la actividad parasítica de la avispa, en un lapso de tiempo de 24 horas. Para el estudio se emplearon hembras de menos de 24 horas de edad a las que se había dejado copular libremente, habían sido alimentadas con miel de abejas y habían desplegado sus alas completamente. Se establecieron como tratamientos cinco densidades de huevos: 10, 20, 40, 80 y 120 huevos de un día de edad, aislados en frascos de vidrio y dispuestos en forma uniforme en un parche de 50 mm aproximadamente, denominado "área de búsqueda". Se liberó una hembra por arena; el experimento duró 24 horas. La evaluación se realizó mediante el registro del número de huevos con signos de parasitismo, a partir del día quinto después de montado el ensayo. Los datos obtenidos se sometieron a una regresión no lineal con el fin de establecer el modelo matemático de la respuesta funcional: se analizó teniendo en cuenta los estudios 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 y Sralss (1985). Se estimaron los parámetros de la respuesta funcional: la eficiencia instantánea de búsqueda (a') y el tiempo de manipuleo (T_h) mediante la ecuación de disco de Holling" reformulada por Rogers (1972). El ensayo se repitió 20 veces.
- **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 mediante las expresiones matemáticas descritas por Alphen y Jervis (1996).

Los tratamientos en este ensayo fueron cuatro densidades de hembras del parasitoide: dos, cuatro, ocho y 16. a las cuales se expuso una densidad constante de 100 huevos del hospedero. Las avispas y los hospederos utilizados en este experimento tuvieron las mismas características del experimento anterior. La evaluación se realizó de la misma forma a partir de quinto día contabilizando los huevos que presentaron signos de parasitismo. El experimento tuvo 10 repeticiones. La información se analizó mediante una regresión no lineal y el índice de inferencia se calculó de acuerdo con la ecuación desarrollada por Hassell y Varley (1969) (citados por Alphen y Jervis (1996)).

Resultados y Discusión

Ciclo de vida del parasitoide

El ciclo biológico del parasitoide *Trichogramma 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, El parasitoide es idiobionte; y holometábolo, es decir que no permite el avance del desarrollo del huevo hospedero una vez este ha sido parasitado y cuando su ciclo de vida en cuatro estados: huevo larva pupa y adulto; como se describe a continuación. Las dimensiones de cada estado se consignan en la tabla 1.

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

Estado de desarrollo de <i>T. lopezandinensis</i>	n	Dimensiones (mm)			
		Largo	Rangos	Ancho	Rangos
Huevo recién puesto	20	0,09	0,07 - 0,10	0,03	0,03 - 0,03
Huevo 24 horas después de puesto.	19	0,17	0,14 - 0,20	0,07	0,05 - 0,07
I Instar larval	20	0,36	0,34 - 0,39	0,18	0,15 - 0,20
II Instar larval	20	0,40	0,37 - 0,44	0,25	0,20 - 0,29
III Instar larval	20	0,45	0,41 - 0,49	0,33	0,31 - 0,34
Pupa	15	0,47	0,43 - 0,51	0,33	0,31 - 0,34
Macho	20	0,48	0,44 - 0,51	0,33	0,32 - 0,36
Hembra	21	0,49	0,44 - 0,53	0,34	0,34 - 0,36

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 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*. 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 promedio total del estado larva fue de siete días.

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 páres de yemas alares. Los ojos y los ocelos se observan, a través del corion del huevo hospedero, de color rojo intenso. La coloración de la pupa varía 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. 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 son criados sobre *Tecia solanivora*. El tamaño del adulto varió de acuerdo con el hospedero donde se desarrolló, siendo ligeramente mayores los emergidos de huevos de *Tecia solanivora* que de *S. cerealella*. Se presentan también diferencias en la longitud de las setas de las antenas, siendo en los machos mucho más largas que las hembras (Fig. 1)

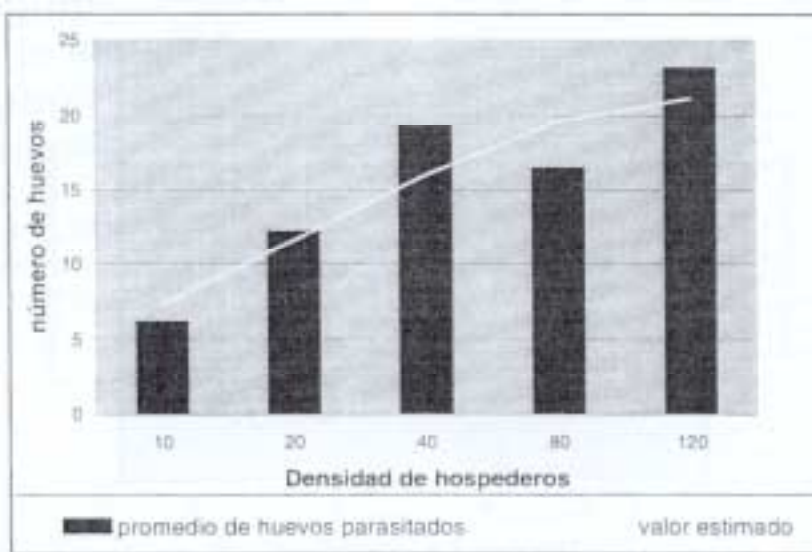


Figura 2. Actividad parasítica de *Trichogramma leucocinctus* en las primeras 24 horas de edad con respecto a la densidad de hospederos.

Hábitos y comportamiento

No se detectó periodo de precópula, ni de preoviposición, la hembra está 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 maduren huevos a lo largo de su vida.

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 cópula tiene lugar cuando el macho se desplaza hacia la hembra, se monta sobre su espalda 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 los machos pueden fertilizar hasta siete hembras.

La descendencia de hembras vírgenes estuvo conformada exclusivamente por machos: la reproducción de esta especie es partenogénica facultativa y de tipo arrenotoquia. Las hembras son diploides y provienen de huevos fertilizados mientras que los machos son haploides y provienen de huevos sin fertilizar, La proporción de sexos de la descendencia esta determinada por la decisión que la hembra toma de acuerdo con diversos factores, En esta investigación se encontró una variación de la proporción sexual de la descendencia, según el hospedero ofrecido: se registró una relación hembra macho de 4:3:1 sobre huevos de *Tecia solanivora* y de 3:1:1 sobre *Sitotoga cerealella*; esto sugiere una posible preferencia del parasitoide por la polilla guatemalteca sobre su hospedero de cría, tal preferencia podría estar asociada con el incremento de la proporción de hembras cuando el hospedero presenta mejores condiciones para el desarrollo de hembras de mayor tamaño. Se encontró también una variación en el número de huevo de cada hospedero parasitado durante las 24 horas que duró este ensayo: las avispas parasitaron 29.2 huevos de *Tecia solanivora* en promedio y 24 huevos de *S. cerealella*, asociando este resultado con la preferencia de la avispa por el huésped *T. solanivora* se confirma la hipótesis anterior. Esto representa una ventaja del parasitoide como controlador biológico de la polilla guatemalteca.

La longevidad de las hembras está asociada con el tipo de alimentación. Se observó que las hembras se alimentan con exudados del huevo hospedero luego de parasitario, sin afectar el desarrollo del parasitoide hijo. Este alimento 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.

Respuesta funcional

Se presento un incremento en la actividad parasitica de las avispas en relación con los aumentos en la densidad de hospederos; La fig. 2 muestra 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 parasitica sobre la densidad de 40 huevos. En esta densidad se concentra el potencial parasitico de la avispa: dicho esfuerzo se conserva aun incrementando la densidad de hospederos.

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 densidades altas 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 efectivas, Lo anterior podría estar asociado con un efecto de kairomonas cuya concentración es directamente proporcional a la densidad de huevos; concentraciones mayores facilitan el reconocimiento del huésped y obligan al parasitoide a permanecer en contacto con los huevos.

El análisis estadístico de la información confirma 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, A partir de la "ecuación de disco de Holling (Rogers 1972) la eficiencia de búsqueda (a') calculada 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 mm^2) y al tiempo total (1 día),

Interferencia mutua

Se estableció que el número total de huevos parasitados es directamente proporcional a la densidad de parasitoides; el porcentaje de huevos parasitados e incrementa proporcionalmente con la densidad de hospederos (Fig. 3). Se observó que el parasitismo nunca fue del 100% puede afirmarse 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.

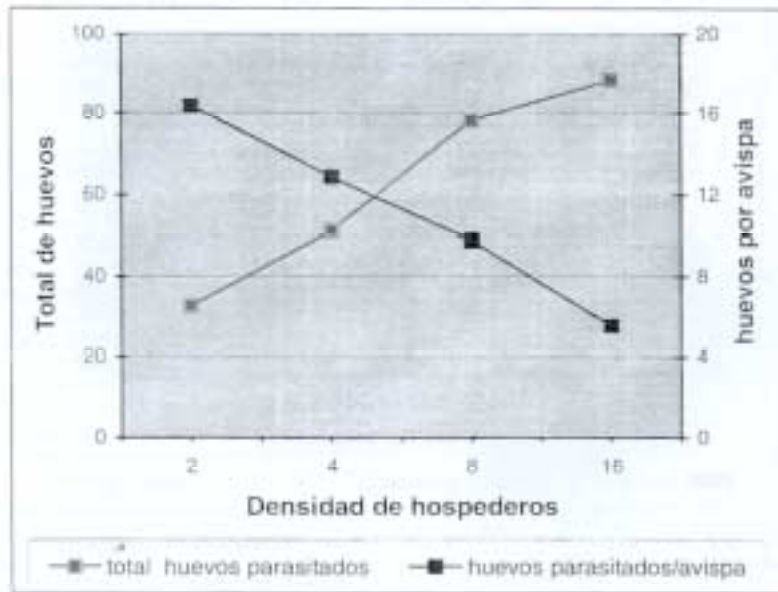


Figura 3. Actividad parasitica de *Trichogramma hyemalis* durante la primeras 24 horas con relación a la densidad de parasitoides.

El efecto de la interferencia mutua, es decir, el resultado detrimental sobre la actividad parasitica que tiene el incrementar la densidad de parasitoides, se evidencia en la disminucion del número total de huevos parasitados por cada avispa a medida que se incrementa la densidad de parasitoides (Fig. 3) esta disminucion puede estar relacionada con que a medida que aumenta la densidad, 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. Otro resultado de la mayor concentración de hembras puede ser el efecto de otros parasitoides que han caminado sobre los huevos.

Conclusiones

Con base en los resultados de los estudios realizados se establece que la especie *Trichogramma lopezandinensis* presenta un amplio potencial como agente de control de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora*:

- Teniendo en cuenta la adaptación evolutiva del parasitoide a las condiciones agroecológicas de la zona papera colombiana, su referencia por la polilla guatemalteca como hospedero. Su afinidad con este hospedero y las características biológicas y ecológicas que presentó, el parasitoide podría ser utilizado eficientemente en condiciones de almacenamiento y campo, en el control de la plaga.
- De acuerdo con la variación de la actividad parasítica de *Trichogramma lopezandinensis* en relación con la densidad de hospederos y de parasitoides, para la liberación de avispas en condiciones de almacenamiento y campo, debe tenerse en cuenta la densidad de hospederos óptima establecida en 40 huevos por hembra.
- Para efectos de producción masiva del parasitoide en laboratorio, el huésped *Sitotroga cerealella* es adecuado.

Bibliografía

- ALPHEN. J.J.M.; JERVIS. M,A. 1996. foraging behavior. En: Insect natural enemies. Chapman & 11311 Editors. School or Pure and Applied Biology, University of Wales. Cardiff U.K,
- 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.
- 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.
- 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 Pre. U.K. 237 pp,
- HOLLINGS. C,S. 1959 Some characteristics of simple types of predation and parasitism Canadian Entomologist, 91: 385-39X
- HOLLINGS. C,S, 1961. Principles of insects pred3tion. Ann, Rev. Entom, 6; 163-1
- HOUCK. M,A,; STRAUSS. The compatative study or functional responses experimental design and estadistical incorporation, 117 (617-629).
- SARMIENTO. C, 1993. Una nueva especie de Colombia. Revista Colombiana de Entomología. 19 (1), 3-5 pp.
- SOTELO. a, 1997. La polilla guatemalteca de la papa y su control. En Il curso taller Manejo integrado de las plagas de la papa, Corpoica, Regional Uno, Chiquinquirá, Colombia, pp 32-34,