

Efecto de variedades de algodón genéticamente modificadas sobre larvas de *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae)

Effect of varieties of cotton GM on *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) larvae

Sandra Jimena Valencia Cataño^{1*}, Jairo Rodríguez Chalarca¹ y Nora Cristina Mesa Cobo²

¹ Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira; ²Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Autora para correspondencia: s.x.valencia@cgiar.org

Rec.:06.06.2013 Acep.: 14.01.2014

Resumen

Spodoptera frugiperda es una plaga polífaga de importancia económica en países tropicales y subtropicales. En Colombia ataca el algodón (*Gossypium hirsutum* L.), cultivo que ha tomado importancia gracias a la adopción de variedades genéticamente modificadas (GM). En el estudio se determinaron los efectos subletales de algunas de estas variedades sobre larvas de este insecto. Para el efecto, en condiciones de laboratorio (27°C, 65 ± 10% HR y 12 h fotoperiodo) se evaluaron las variedades NuOPAL RR (proteína Cry1Ac), DP141 B2RF (proteínas Cry1Ac+Cry2Ab) y DeltaOPAL RR (no Bt). Los parámetros evaluados fueron: (a) peso de larvas, (b) peso de heces, (c) peso del alimento ofrecido y (d) peso del alimento no consumido. Como índices de consumo y digestibilidad se calcularon la tasa relativa de consumo (TRCo), la tasa relativa de crecimiento (TRCr), la eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI) y la digestibilidad aproximada (DA). Los índices mostraron actividad antialimentaria de la variedad DP141 B2RF (Cry1Ac+Cry2Ab) que afecta de forma negativa la tasa de crecimiento y la conversión del alimento por parte de las larvas. El peso de las larvas alimentadas en DP141 B2RF (Cry1Ac+Cry2Ab) fue 58.6% menor que en la variedad no Bt. Los resultados muestran un efecto adverso de la variedad DP141 B2RF (Cry1Ac+Cry2Ab) en el desarrollo larval de *S. frugiperda*. Se confirman los efectos antibióticos de las variedades GM evaluadas que inciden en un menor desarrollo y en la supervivencia de las larvas.

Palabras clave: Actividad antialimentaria, cultivares Bt, *Gossypium hirsutum*, índices nutricionales, *Spodoptera frugiperda*.

Abstract

Spodoptera frugiperda, is a polyphagous pest with economic importance in tropical and subtropical countries. In Colombia, *S. frugiperda* is a secondary pest in cotton. This cultivar has gained importance due to the adoption of genetically modified crops (GM). The objective of this study was to determine the sub-lethal effects of GM cotton varieties on *S. frugiperda* larvae. In order to do so, NuOPAL RR (Cry1Ac), DP141 B2RF (Cry1Ac+Cry2Ab) and DeltaOPAL RR (No-Bt) varieties were tested under laboratory controlled conditions (27°C, 65 ±10% RH and 12 h photoperiod). The parameters to be evaluated were: (a) weight of larvae, (b) weight of feces, (c) weight of provided food and, (d) weight of non-consumed food. Digestibility and consumption indexes were calculated: Relative Consumption Rate (RCR), Relative Growth Rate (RGR), Efficiency of the Conversion of Ingested Food (ECI) and the Approximate

Digestibility (AD). The nutritional indexes show antifeedant activity of DP141 B2RF, (Cry1Ac+Cry2Ab), affecting in a negative way the growth rate and the conversion of larvae food. The weight gained by larvae fed with DP141 B2RF (Cry1Ac+Cry2Ab) was 58.6% less than the control. These results suggest an unfavorable effect of DP141 B2RF (Cry1Ac+Cry2Ab) in the larval development of *S. frugiperda*. The antibiotic effects were confirmed observing minor development and a negative effect in the survival of larvae fed on GM cotton.

Key words: Antifeedant activity. Bt cultivars, *Gossypium hirsutum*, nutritional indexes, *Spodoptera frugiperda*.

Introducción

El cogollero del maíz (*Spodoptera frugiperda*) es una de las plagas polífagas más importantes desde el punto de vista económico en Suramérica. Su importancia económica radica en el impacto que genera en diversos cultivos tanto en Colombia como en otros países (Jaramillo *et al.*, 1989, Vélez, 1997). Se destaca el daño que causa en cultivos como maíz y algodón, en todas las etapas del cultivo (Vélez, 1997, Zenner *et al.*, 2005, Santos *et al.*, 2009).

En el algodón se puede presentar el ataque durante todas las etapas del cultivo, en forma de trozador o tierrero hasta la lignificación de los tallos, posteriormente, alimentarse de follaje; en la época de formación de botones las larvas atacan las estructuras desde la base hasta el ápice (García, 1975, Murillo, 1991). En Colombia aún no existe información precisa sobre las pérdidas ocasionadas por el ataque del insecto; no obstante en el caso del cultivo de maíz tecnificado se estima que entre 5% y 10% de los costos de producción están relacionados con el control químico de esta plaga (Zenner *et al.*, 2007, 2009).

Las plantas GM a las cuales se les ha insertado el gen Cry1Ac de *Bacillus thuringiensis* var. Kurstaki poseen propiedades insecticidas contra larvas de algunas especies de lepidópteros de las familias Gelechiidae y Noctuidae, como *Heliothis virescens* Fabricius y *Helicoverpa zea* Boddie, estas variedades de algodón GM se conocen con el nombre de Bollgard® (Ellsworth *et al.*, 1995a, Ellsworth *et al.*, 1995b, Waquil *et al.*, 2002, Tabashnik *et al.*, 2003). La literatura internacional indica que *S. frugiperda* no es plaga de interés en los países de clima templado, para los cuales fueron desarrolladas las variedades

de algodón GM, por este motivo en estas regiones no se realizaron los estudios básicos recomendados para el insecto (EPA 1998).

Con la siembra de variedades modificadas se espera un ajuste en la comunidad de insectos asociados con el algodón, como respuesta a la eliminación o reducción de las poblaciones de las especies sensibles a la proteína (Cry1Ac) y la disminución del número de aplicaciones de insecticidas. No obstante, un riesgo asociado con esta tecnología es el surgimiento de especies secundarias que pueden colonizar nichos libres, como consecuencia de la mortalidad de las especies sensibles a estos materiales modificados (Altieri, 2000). Entre las especies potencialmente beneficiadas se citan las del complejo *Spodoptera* (Bachelier y Mott, 2003). Zenner *et al.* (2008) comprobaron que la susceptibilidad a la toxina de larvas de *S. frugiperda* y *S. sunia* recolectadas en el Tolima fue prácticamente nula y concluyeron que el algodón modificado actualmente cultivado en Colombia proporciona un control satisfactorio de belloteros pero no del complejo *Spodoptera*, lo cual corrobora los resultados encontrados por Adamczyk *et al.*, 1997 y Berrocal *et al.*, 2005.

El desarrollo de estrategias eficientes para el control de insectos como *S. frugiperda* requiere del conocimiento de su biología y las relaciones con su hospedero. El análisis cuantitativo del consumo y utilización de las plantas es una herramienta de uso común en los estudios de las interacciones planta-insecto (Scriber y Slansky, 1981). Teniendo en cuenta los hallazgos relacionados con la menor susceptibilidad de *S. frugiperda* a algunos materiales de algodón GM, el objetivo del presente trabajo fue determinar los efectos de dos de las variedades sembradas en Colombia (Bollgard® y Bollgard II®) sobre el desarrollo,

supervivencia y aprovechamiento eficiente del alimento por *S. frugiperda*.

Materiales y métodos

Localización y variedades de algodón

Los ensayos se llevaron a cabo en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), 3° 31' N y 76°22' O, a 965 m.s.n.m. y precipitación anual de 1000 mm. Las variedades de algodón usadas fueron NuOPAL RR que expresa el gen para la proteína Bt Cry1Ac (Bollgard®), DP141 B2RF que expresa los genes para las proteínas Cry1Ac y Cry2Ab (Bollgard II®) y DeltaOPAL RR como testigo (variedad no Bt). Las variedades se sembraron en casa de malla, en recipientes plásticos con una capacidad aproximada de 10 kg que contenían una mezcla de suelo y arena en proporción 1:1. Las siembras se hicieron aproximadamente 45 días antes del comienzo de los ensayos de alimentación de los insectos.

Cría de *S. frugiperda*

En lotes comerciales de maíz sembrados en el CIAT se recolectaron larvas del insecto que fueron alimentadas con higuerilla (*Ricinus communis* L.). Con la primera generación (F1) se estableció una colonia del insecto en laboratorio que fue alimentada con hojas de algodón no Bt (variedad DeltaOPAL RR) con el fin de acondicionarlas al consumo de esta planta, en la cual es una plaga secundaria. Con las larvas de la segunda generación (F2) se establecieron los ensayos de alimentación en cada una de las variedades de algodón. Los insectos permanecieron en condiciones controladas de laboratorio (27°C, 65 ± 10% HR y 12 h fotoperiodo). En todos los casos los adultos tuvieron a disposición una solución de miel de abeja y agua en proporción 1:3.

Índices de crecimiento y desarrollo

Estos índices consistieron en: (1) porcentaje de supervivencia de inmaduros, (2) peso de las pupas 24 h después de observar el cambio de pre-pupa a pupa, (3) ganancia de peso de las larvas, (4) peso seco de las heces producidas por las larvas, y (5) días a emergencia de los adultos o tiempo entre el nacimiento de las larvas y el nacimiento de los adultos.

Pruebas de alimentación para medir antibiosis

Para esta prueba, en un recipiente de 2 onzas se individualizaron 50 larvas recién emergidas en cada una de las tres variedades de algodón. El cambio del alimento se hizo cada dos días y con esta misma frecuencia se midieron los pesos de las larvas, heces, alimento ofrecido y alimento no consumido. Las heces y la fracción de alimento no consumida fueron secadas por 96 h a 65 °C. El peso se tomó hasta que la última larva en cada variedad de algodón terminó de alimentarse; posteriormente se tomaron los pesos de las pupas haciendo la diferenciación entre hembras y machos. Para cada larva se incluyó una copa control (sin larva), con una fracción de hoja de peso conocido para determinar la pérdida por evaporación, esta hoja también se cambió cada 48 h y se colocó en horno para determinar su peso seco. Los ensayos constaron de cuatro repeticiones en el tiempo hasta que se completaron 195 larvas evaluadas para cada variedad. Antes de iniciar cada repetición se hizo el proceso completo de recolección y pre-adaptación de las larvas, tal como se describió anteriormente, con la finalidad de trabajar sólo con larvas de segunda generación. Con los datos obtenidos se calcularon los índices siguientes, metodología propuesta por Waldbauer (1968) y modificada por Scriber y Slansky (1981):

1. Tasa relativa de crecimiento, $TRCr = (PF - PI) / (PG \times T)$, donde PF es el peso final de las larvas (g), PI el peso inicial de las larvas (g), PG es el peso promedio de larvas durante el ensayo (g) y T es la duración del periodo de alimentación (días). Este parámetro representa la ganancia (g) de biomasa por día del insecto en relación con su peso (g).
2. Tasa relativa de consumo, $TRCo = I / (PG \times T)$, donde I es el alimento ingerido (g).
3. Eficiencia de conversión del alimento ingerido, $ECI = (PF - PI) / I \times 100$. Representa una medida de la eficiencia en los procesos digestivos y metabólicos
4. Digestibilidad aproximada, $DA = (I - H) / (I \times 100)$, donde H es el peso de las heces (g). Representa el porcentaje de alimento ingerido que es efectivamente asimilado por el insecto.

El ensayo se hizo en un diseño completamente aleatorizado y las análisis utilizando Anova y diferencia mínima significativa (DMS) de Fisher ($P < 0.05$).

Resultados y discusión

Índices de crecimiento y desarrollo

La supervivencia de las larvas fue diferente ($P < 0.05$) cuando se alimentaron con las variedades GM. Las larvas de *S. frugiperda* alimentadas con hojas de la variedad DP141 B2RF presentaron una supervivencia de 3.4%, valor menor que el obtenido cuando se alimentaron con la variedad NuOPAL RR (35.0%) y con la variedad no Bt DeltaOPAL RR (53.3%) (Cuadro 1).

Estos resultados muestran que la acción específica de las endotoxinas sintetizadas de los genes Cry1Ac y Cry2Ab fue letal para las larvas, lo que coincide con los resultados encontrados para larvas de *S. frugiperda* recolectadas en diferentes regiones de EE.UU. y Brasil y para otras especies de lepidópteros como *H. zea* y *S. exigua* Hübner (Adamczyk Jr. *et al.*, 2001, 2008, Gore *et al.*, 2001). De Sousa Ramalho *et al.* (2011), encontraron que la supervivencia de larvas alimentadas con algodón Bt (Bollgard®) fue 22.6% menor que la observada para larvas alimentadas con algodón no Bt. Otros estudios en condiciones de laboratorio y campo muestran que el algodón Bt (Bollgard II®) es efectivo como insecticida para el control de larvas de *H. virescens*, *H. zea* y de otras especies de lepidópteros incluyendo *S. frugiperda* y favorecen la caída en las densidades de poblaciones del insecto en cultivos de algodón (Gore

et al., 2001, Marchosky *et al.*, 2001, Shelton *et al.*, 2002, Wu *et al.*, 2003, Adamczyk Jr. *et al.*, 2008, Greenberg y Adamczyk, 2010, Greenberg *et al.*, 2010, 2011).

La duración de los días de emergencia de los adultos de *S. frugiperda* fue afectada por la variedad de algodón de la cual se alimentaron las larvas, tiempo que fue más prolongado en larvas alimentadas con la variedad DP141 B2RF (43.8 días). Este efecto favorece el desarrollo del cultivo debido a la reducción en el número de generaciones del insecto por ciclo de cultivo. En las variedades DeltaOPAL RR y NuOPAL RR no se observaron diferencias ($P > 0.05$) en la duración de días a emergencia de adultos (36.5 y 33.8 días, respectivamente) (Cuadro 1). Estos resultados coinciden con los encontrados por De Sousa Ramalho *et al.* (2011), quienes observaron una diferencia de 2.8 días en el estado de larva entre algodón Bt y no Bt.

Se observó un efecto significativo ($P < 0.05$) de la variedad DP141 B2RF sobre el peso de las pupas de *S. frugiperda*. Las pupas alimentadas con este material presentaron un peso 1.34 veces menor que el peso de aquellas alimentadas con la variedad no Bt DeltaOPAL RR (Cuadro 1), lo que coincide con los resultados hallados por De Sousa Ramalho *et al.* (2011), con larvas alimentadas con algodón Bt (Bollgard®).

Las larvas que se alimentaron de las hojas de la variedad DP141 B2RF produjeron heces con pesos secos de 52.4, valor menor al obtenido de larvas alimentadas con las variedades no Bt DeltaOPAL RR (126.7 mg) y NuOPAL RR (113.7 mg) (Cuadro 1). Estos valores son

Cuadro 1. Efecto de variedades de algodón GM (NuOPAL RR Bollgard® y DP141 B2RF Bollgard II®) y variedad no Bt (DeltaOPAL RR) sobre características de desarrollo de *S. frugiperda*.

Característica	Variedades de algodón		
	DeltaOPAL RR (No Bt)	NuOPAL RR (Cry1Ac)	DP141 B2RF (Cry1Ac + CRy2Ab)
Supervivencia de inmaduros (%)	53.3±4.67 a*	35.0±5.89 b	3.4±1.10 c
Duración de los días a emergencia de adultos (días)	36.5±0.89 b	33.8±0.78 b	43.8±1.08 a
Peso de las pupas (mg)	183.1±0.00 a	157.2±0.00 b	136.6±0.00 c
Peso seco de heces de larvas (mg)	126.2±0.01 a	113.7±0.01 a	52.4±0.01 b
Ganancia de peso vivo de larvas (mg)	222.4±0.02 a	169.5±0.01 b	86.0±0.01 c

*Valores seguidos por la misma letra, dentro de cada fila, no son significativamente diferentes ($P < 0.05$), DMS de Fisher).

dos veces menores que los encontrados por De Sousa Ramalho *et al.* (2011), con larvas de *S. frugiperda* alimentadas con una variedad de algodón Bollgard®. Este comportamiento fue similar para la ganancia de peso por los individuos inmaduros ($P < 0.05$). Las larvas alimentadas con la variedad DP141 B2RF presentaron un peso 58.6% menor que el peso de las larvas alimentadas con la variedad no Bt (Cuadro 1).

Los estudios de Armstrong *et al.* (2011), muestran que las larvas de *S. frugiperda* se alimentan de variedades con tecnología Bollgard II®, pero las toxinas presentes en estas variedades afectan consecuentemente su crecimiento y desarrollo. Fernandes *et al.* (2003), también encontraron que al alimentar larvas de *S. frugiperda* con maíz MON810 (Cry1Ab) se redujo el peso en comparación con larvas que se alimentaron con el maíz tradicional, debido al efecto negativo de la proteína Cry1Ab sobre las larvas.

Pruebas de alimentación

La cantidad de alimento ingerido o tasa relativa de consumo (TRCo) no varió ($P > 0.05$) entre las variedades de algodón, lo que indica que las larvas consumen por igual el alimento, pero esto no significa que ocurra asimilación, esto lo confirma el índice de crecimiento, en especial de las larvas en las variedades GM DP141 B2RF y NuOPAL RR que presentaron un efecto negativo en la alimentación de las larvas de *S. frugiperda*, siendo el efecto inhibidor más alto para la primera (0.11 g/g/día) (Cuadro 2).

La eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI) fue menor para la variedad

DP141 B2RF (45.9%) en relación con el material no Bt DeltaOPAL RR (66.3) ($P < 0.05$), lo cual sugiere que los componentes del material vegetal tienen una incidencia negativa sobre las larvas y su capacidad para aprovechar los nutrientes; en síntesis, a pesar de que las larvas se alimentan de las variedades GM, no metabolizan el alimento consumido, por tanto no existe conversión eficiente de éste en biomasa.

La reducción en el porcentaje de la ECI en la variedad DP141 B2RF, en relación con la variedad no Bt DeltaOPAL RR se debe, posiblemente, a la concentración y uso de la energía para la regeneración del epitelio de intestino medio dañado por las endotoxinas (Liithy y Wolfersberger, 2000), en lugar del crecimiento larval. Los resultados de esta investigación son similares a los encontrados por Chen *et al.* (2005) para *Helicoverpa armigera* (Hübner), donde las larvas alimentadas con algodón Bt redujeron drásticamente la conversión del alimento ingerido.

Con la variedad DP141 B2RF se observó una reducción en la conversión del alimento ingerido y en la ganancia de biomasa diaria de las larvas de *S. frugiperda*, ocasionando una caída en la producción de heces y en la ganancia de peso; mientras que en la variedad NuOPAL RR se observó un efecto negativo en la ganancia de biomasa por día y en la digestibilidad aproximada, resultados que coinciden con los encontrados por De Sousa Ramalho *et al.* (2011) en larvas de *S. frugiperda* alimentadas con algodón Bollgard®. Aunque las variedades Bollgard® no muestren un efecto contundente en la supervivencia de las larvas, en este estudio se observa que la presencia

Cuadro 2. Efecto de variedades de algodón GM (NuOPAL (Cry1Ac) y DP141 B2RF (Cry1Ac + Cry2Ab)) y variedad no Bt (DeltaOPAL RR) sobre el crecimiento, consumo y utilización del alimento de larvas de *S. frugiperda*.

Variedad	TRCo (g/g/día)	TRCr (g/g/día)	ECI (%)	DA (%)
DeltaOPAL RR (No Bt)	1.358±0.09 a*	0.184±0.01 a	66.372±3.43 a	47.179±1.99 b
NuOPAL (Cry1Ac)	1.141±0.10 a	0.152±0.01 b	90.806±4.73 a	38.335±2.76 c
DP141 B2RF (Cry1Ac + Cry2Ab)	1.328±0.12 a	0.116±0.01 c	45.923±4.14 b	70.784±3.08 a

TRCo: Tasa Relativa de Consumo, TRCr: Tasa Relativa de crecimiento, ECI: Conversión del alimento ingerido, DA: Digestibilidad aproximada

*Valores seguidos por la misma letra, dentro de cada columna, no son significativamente diferentes ($P < 0.05$), DMS de Fisher).

de la proteína Cry1Ac causa alteraciones fisiológicas.

La digestibilidad aproximada (DA) fue diferente entre variedades ($P < 0.05$); la variedad DP141 B2RF fue 1.5 veces más digestible que la variedad no Bt DeltaOPAL RR. En estudios con otros lepidópteros se encontró que el mayor valor DA está asociado con una mayor retención del alimento en el intestino del insecto, lo que permite un aumento de la digestión y absorción de nutrientes (Koul y Isman, 1991, Rossetti *et al.*, 2008). Para la variedad NuOPAL RR este parámetro fue 1.2 veces menor en comparación con la variedad no Bt, resultados que coinciden con los de Schmidt *et al.* (1997), en larvas *Spodoptera eridania* (Cramer), quienes asocian esta disminución en la DA con daños ocasionados por los extractos sobre células epiteliales y músculo liso del intestino medio de la larva. Otros autores como Boucias y Pendland (1998), consideran que los valores bajos de DA se deben a que el alimento no está siendo retenido en el intestino de la larva. La rápida transición del alimento a través del tracto digestivo del insecto reduce la interacción de las enzimas proteolíticas sobre el bolo alimenticio, lo que causa una caída en las toxinas activas en el lumen del intestino (Dinglasan *et al.*, 2009). En trabajos de Prütz y Dettner (2004), se atribuye el bajo consumo de hojas de variedades Bt, a la parálisis parcial del intestino medio, ocasionada por la presencia de endotoxinas en el tracto digestivo de las larvas.

Las larvas alimentadas con la variedad DP141 B2RF siempre mostraron menor crecimiento, así como una mayor duración de esta etapa de desarrollo, por tanto, estas utilizaban la energía para mantenimiento y no para conversión en biomasa, lo que trajo como consecuencia su muerte en el intento de pasar a pupa y completar su ciclo biológico. El efecto letal de la variedad DP141 B2RF sobre las larvas de *S. frugiperda* fue debido al bajo peso de las pupas, la baja eficiencia de conversión del alimento y los bajos porcentajes de emergencia de adultos cuando se comparan con los resultados obtenidos con la variedad no Bt DeltaOPAL RR. Por tanto, el menor crecimiento de las larvas de *S. fru-*

giperda es el resultado de una deficiencia en la asimilación y conversión de nutrientes en biomasa corporal, cuando se alimentan con variedades Bollgard® de algodón.

Conclusiones

- Las características de bajo consumo y pobre valor nutritivo y el efecto tóxico ocasionado por las variedades de algodón modificado sobre larvas y adultos de *S. frugiperda*, aportan información relevante sobre los efectos secundarios de las tecnologías Bt para las condiciones del ensayo.
- En las condiciones del ensayo, la combinación de las proteínas Cry1Ac y Cry2Ab en la variedad DP141 B2RF resultó efectiva para el control del falso bellotero (*Spodoptera frugiperda*).
- La variedad DP141 B2RF fue la de mayor impacto sobre el desarrollo larval de *S. frugiperda*, confirmando los efectos antibióticos de los cultivos GM sobre el desarrollo y la supervivencia de estas larvas.

Referencias

- Adamczyk, J. J.; Holloway, J.; Leonard, B.; y Graves, J. 1997. Susceptibility of fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic Bt cotton. *J. cotton sci.* 1:21.
- Adamczyk, Jr.; J., Adams, L.; y Hardee, D. 2001. Field efficacy and seasonal expression profiles for terminal leaves of single and double *Bacillus thuringiensis* toxin cotton genotypes. *J. Econ. Entom.* 94:1589 - 1593.
- Adamczyk, Jr., J.; Greenberg, S.; Armstrong, J.; Mullins, W.; Braxton, L.; Lassiter, R.; y Siebert, M. 2008. Evaluations of Bollgard®, Bollgard II®, and Widestrike® technologies against beet and fall armyworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entom.* 91:531 - 536.
- Altieri, M. A. 2000. The ecological impacts of transgenic crops on agroecosystem health. *Ecosystem Health* 6:13 - 23.
- Armstrong, S.; Adamczyk, J.; y Greenberg, S. 2011. Efficacy of single and dual gene cotton *Gossypium hirsutum* events on neonate and third instar fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* development based on tissue and meridic diet assays. *Florida Entom.* 94:262 - 271.
- Bacheler, J. S. y Mott, D. W. 2003. Efficacy of Bollgard II® under non-enhanced agronomic condi-

- tions in North Carolina. En: Proceedings, 2003 Beltwide Cotton Conferences, National Cotton Council, Memphis, TN.
- Berrocal, J.; Vanderbilt, J.; Fernandez, C.; y Mejía, J. 2005. Determinación de la mortalidad de *Spodoptera frugiperda* e incidencia de su ataque en la pudrición de cápsulas de algodón en el Valle medio del Sinú. En: Congreso Sociedad Colombiana de Entomología. (32: 2005: Ibagué). Resúmenes del XXXII Congreso de Sociedad Colombiana de Entomología. .
- Boucias, D. y Pendland, J. C. 1998. Principles of insect pathology, Springer.
- Chen, F.; Wu, G.; Ge, F.; Parajulee, M. N.; y Shrestha, R. B. 2005. Effects of elevated CO₂ and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance, and feeding of an insect herbivore, the cotton bollworm. Entom. Exp. Appl. 115:341 - 350.
- De Sousa Ramalho, F.; Azeredo, T. L.; De Nascimento, A. R., Fernandes, F. S.; Nascimento Jr. J. L.; Malaquias, J. B.; da Silva, C. A.; y Zanuncio, J. C. 2011. Feeding of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, on Bt transgenic cotton and its isolate. Entomol. Exp. Appl. 139:207 - 214.
- Dinglasan, R. Devenport, M.; Florens, L.; Johnson, J.; McHugh, C.; Donnelly-Doman, M.; Carucci, D.; Yates, J.; y Jacobs-Lorena, M. 2009. The anopheles gambiae adult midgut peritrophic matrix proteome. Insect Bioch. Mol. Biol. 39:125 - 134.
- Ellsworth, P.; Diehl, J.; y Watson, T. 1995a. Bt Cotton in Arizona (No. 1, rev. 6/97): What will change? Univ. of Arizona Cooperative Extension. Disponible: <http://ag.arizona.edu/crops/cotton/insects/pbw/bt1.pdf>: p. 2.
- Ellsworth, P. C.; Silvertooth, J.; y Diehl, J. W. 1995b. Bt Cotton in Arizona (No. 2, rev. 6/97): '94 Variety Results. University of Arizona Cooperative Extension Disponible: <http://ag.arizona.edu/crops/cotton/insects/pbw/bt2.pdf>: p. 2.
- EPA. U.S. Environmental Protection Agency. 1998. The environmental protection agency's white paper on Bt plant - pesticide resistance management. Office of Pesticide Programs, Washington, D.C. No. 739-S-98- 001.
- Fernandes, O. D.; Parra, J. R.; Neto, A. F.; Picoli, R.; Borgatto, A. F.; y Demetrio, C. G. 2003. Efeito do milho geneticamente modificado MON810 sobre a lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (JE Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae). Rev. Bras. Milho e Sorgo. 2.
- Garcia, F. 1975. Plagas de la soya. El cultivo de la soya en Colombia. Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). Compendio 6:56.
- Gore, J.; Leonard, B.; y Adamczyk, J. 2001. Bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) survival on 'Bollgard®' and 'Bollgard II®' cotton flower bud and flower components. J. Econ. Entomol. 94:1445 - 1451.
- Greenberg, S. y Adamczyk, J. 2010. Effectiveness of transgenic Bt cottons against noctuids in the lower Rio Grande Valley of Texas. Southwestern Entomol. 35:539 - 549.
- Greenberg, S.; Li, Y. X.; y Liu, T. X. 2010. Effect of age of transgenic cotton on mortality of lepidopteran larvae. Southwestern Entomol. 35:261 - 268.
- Greenberg, S.; Adamczyk, J.; Alejandro, J.; y Holloway, J. 2011. Approaches for improving present laboratory and field methodology for evaluation efficacy of transgenic technologies. Southwestern Entomol. 36:261 - 270.
- Jaramillo, D.; Jaramillo, O.; Bustello, A.; y Gómez, H. 1989. Efecto del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) sobre el rendimiento del maíz. Medellín. Rev. Fac. Nac. Agron. 42:25 - 33.
- Koul, O. e Isman, M. B. 1991. Effects of azadirachtin on the dietary utilization and development of the variegated cutworm *Peridroma saucia*. J. Insect Phys. 37:591 - 598.
- Liithy, P. y Wolfersberger, M. G. 2000. "Pathogenesis of *Bacillus thuringiensis* toxins." Entomopathogenic bacteria: from laboratory to field application. Springer Netherlands, 2000. 167-180.
- Marchosky, R.; Ellsworth, P. C., Moser, H., y Henneberry, T. 2001. Bollgard® and Bollgard II® efficacy in near isogenic lines of DP50' Upland Cotton in Arizona. This is part of the 2001 Arizona Cotton Report, The University of Arizona College of Agriculture and Life Sciences, index at <http://ag.arizona.edu/pubs/crops/az1224.235>
- Murillo, L. A. 1991. Distribución, importancia y manejo del complejo *Spodoptera* en Colombia. Seminario *Spodoptera frugiperda* (el Gusano Cogollero) en Sorgo, Maíz y otros Cultivos, Cali (Colombia). 13- 14 Jun 1991.
- Prütz, G. y Dettner, K. 2004. Effect of Bt corn leaf suspension on food consumption by *Chilo partellus* and life history parameters of its parasitoid *Cotesia flavipes* under laboratory conditions. Entomol. Exp. Appl. 111:179 - 187.
- Rossetti, M. R.; Defagó, M. T.; Carpinella, M. C.; Palacios, S. M.; y Valladares, G. 2008. Actividad biológica de extractos de *Melia azedarach* sobre larvas de *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae). Rev. Soc. Entomol. Argentina 67:115 - 125.
- Santos, A. O.; Restrepo, O. D.; Argüelles, J.; y Aguilera, E. A. 2009. Evaluación del comportamiento del complejo *Spodoptera* con la introducción de algodón transgénico al Tolima, Colombia. Rev. Corpoica, Ciencia y Tecnología Agropecuaria 10(1):24 - 32.
- Schmidt, G.; Ahmed, A. A. I.; y Breuer, M. 1997. Effect of *Melia azedarach* extract on larval deve-

- lopment and reproduction parameters of *Spodoptera littoralis* (Boisd.) and *Agrotis ipsilon* (Hufn.) (lep. noctuidae). *Anzeiger für Schädlingkunde* 70: 4-12.
- Scriber, J. y Slansky, J. F. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.* 26:183 - 211.
- Shelton, A. M.; Zhao, J. Z.; y Roush, R. T. 2002. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annual Review of Entomology* 47: 845-881.
- Tabashnik, B. E.; Carrière, Y.; Dennehy, T. J.; Morin, S.; Sisterson, M. S.; Roush, R. T.; Shelton, A. M.; y Zhao, J. Z. 2003. Insect resistance to transgenic Bt crops: lessons from the laboratory and field. *J. Econ. Entomol.* 96:1031 - 1038.
- Vélez, A. R. 1997. Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado. Editorial Universidad de Antioquia.
- Waldbauer, G. 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect. Physiol.* 5.
- Waquil, J. M.; Villela, F. M. F.; y Foster, J. E. 2002. Resistência do milho (*Zea mays* L.) transgênico (Bt) álagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. Bras. Milho e Sorgo.* 1 (3): 1 - 11.
- Wu, K.; Guo, Y.; Lv, N.; Greenplate, J. T.; y Deaton, R. 2003. Efficacy of transgenic cotton containing a cry1Ac gene from *Bacillus thuringiensis* against *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in northern China. *J. Econ. Entomol.* 96:1322 - 1328.
- Zenner, D. P.; I.Z.; Arévalo, M. H.; Mejía, C. R.; y Díaz, S. J. 2009. *Spodoptera frugiperda*: response of different populations to the Cry1Ab toxin. *Rev. Col. Entomol.* 35:34 - 41.
- Zenner, D. P.; Arévalo, M. H.; y Mejía, C. R. 2007. El gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) y algunas plantas transgénicas. *Rev. Col. Cien. Hortíc.* 1:103 - 113.
- Zenner, D. P.; Rodríguez, J. A.; y Arévalo, H. A. 2008. Susceptibilidad de cuatro nóctuidos plaga (Lepidoptera) al gene Cry1Ac del *Bacillus thuringiensis* incorporado al algodónero. *Rev. Col. Entomol.* 34:41 - 50.
- Zenner, D. P.; Álvarez, R. J.; Mejía, C. R.; y Bayona, R. M. 2005. Influencia de la toxina Cry1Ac del *Bacillus thuringiensis* sobre el desarrollo del cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *Rev. U.D.C.A Act. Div. Cien.* 8 (2):129 - 139.