

# Cultivos biotecnológicos en el marco de la bioseguridad

## Biotechnological crops under the biosecurity framework

DOI: <http://dx.doi.org/10.23850/24220582.120>

Recibido: 14-10-2014 Aceptado: 01-12-2014

Jairo Rodríguez Chalarca<sup>1</sup>

### Resumen

Con la aprobación y liberación del algodón biotecnológico durante el 2002 en Colombia, se han generado una serie de cuestionamientos sobre la pertinencia o no de su incorporación en sistemas agrícolas tropicales. Dentro de todas las preocupaciones que se puedan suscitar en torno a los cultivos modificados genéticamente (CMG) se destacan: (i) el posible efecto sobre los organismos no blanco de las tecnologías (parasitoides, depredadores, polinizadores, entre otros), (ii) la pérdida de la susceptibilidad en condiciones de campo de las poblaciones de plaga blanco de las diferentes tecnologías liberadas comercialmente en Colombia. La introducción, liberación y comercialización de estos cultivos en Colombia, están enmarcados dentro del Protocolo de Cartagena sobre Bioseguridad, como un instrumento internacional que regula los organismos vivos modificados (OVM), producto de la biotecnología moderna. Con el propósito de poder responder a las inquietudes relacionadas con la susceptibilidad de las plagas blanco de las diferentes tecnologías en Colombia, el Comité Técnico Nacional de Bioseguridad (CTN) consideró como de alta prioridad establecer un programa de monitoreo de la susceptibilidad a las proteínas Cry y Vip. La información sobre el impacto de los CMG sobre plagas blanco de la tecnología en Colombia se puede ejemplarizar con estudios sobre *Spodoptera frugiperda* que nos indican los efectos sub-letales como un efecto indirecto del consumo de materiales que expresan proteínas insecticidas Bt. Los estudios involucran parámetros como: (i) porcentaje de peso con respecto al testigo, (ii) parámetros demográficos, entre otros. Aspectos que han permitido determinar los efectos sub-letales como una consecuencia del mecanismo antibiótico de los CMG.

**Palabras clave:** Biotecnología, susceptibilidad, No blanco, Proteína Cry

<sup>1</sup> Colombiano. Msc. Protección de cultivos. Ingeniero Agrónomo, Asociado de Investigación, Proyecto Agrobiodiversidad: Evaluación Riesgo OGM, CIAT. j.chalarca@cgiar.org

## Abstract

With the approval and release of the biotechnological cotton during 2002 in Colombia, a series of questions have been generated about the appropriateness or not of its incorporation in tropical agricultural systems. Among all the concerns that genetically modified crops (GMC) may arise are: (i) The possible impact on the technology's non target organisms (parasitoids, predators, pollinators). (ii) loss of susceptibility under field conditions of the pest populations, target of the different technologies commercially released in Colombia. The introduction, release and marketing of these crops in Colombia, are marked in the Cartagena Protocol on Biosafety as an international instrument regulating living modified organisms (LMO) resulting from modern biotechnology. With the purpose of responding to concerns related with the susceptibility of the pests, target of the different technologies in Colombia, the National Biosafety Technical Committee, considered to be a high priority to establish a susceptibility monitoring program to "Cry" and "Vip" proteins.

The information over the impact of GMC on pests target of Colombian technology can be instantiated with studies on *Spodoptera frugiperda* that indicate the sub-lethal effects as an indirect effect of the material consumption that express Biotechnological Insecticidal proteins. The studies involve parameters such as: (i) percentage of weight compared with the control, (ii) demographic parameters among others. Aspects that have led to the sub-lethal effects as a consequence of antibiotic mechanism of GMC.

**Keywords:** Biotechnology, Susceptibility, No Target, Cry protein

## Introducción

Existe en el mundo una controversia por la conveniencia o no de la implementación de los cultivos genéticamente modificados (CGM). Durante el 2014, el área global con cultivos biotecnológicos fue de 181.5 millones de ha (James, 2014). Más del 90% de los 18 millones de agricultores que han incorporado en sus sistemas los cultivos genéticamente modificados, son pequeños agricultores agrupados en 28 países, de los cuales 20 son países en desarrollo. Durante el 2013 en Bangladesh, se aprueba la berenjena Bt y para el 22 de enero del 2014 solo 100 días después de su aprobación es comercializada (James, 2014). En el 2014, el área sembrada con maíz tolerante a sequía en los Estados Unidos reflejó un incremento de cinco veces lo plantado durante el 2013, alcanzando 275.000 hectáreas. Para el 2014, diecinueve países habían incorporado en sus sistemas agrícolas más de 50.000 ha, de los cuales siete corresponden a América Latina y donde Colombia se ubica en la posición número 18 con más de 100.000

ha (James, 2014). La tolerancia a herbicidas continúa siendo la característica más sembrada actualmente, seguida de los eventos apilados (más de una característica). Estudios sobre el impacto de los cultivos biotecnológicos se resumen en un meta análisis riguroso, publicado durante el 2014 (Klümper y Qaim, 2014), se involucra el análisis de los resultados de 147 publicaciones en los últimos 20 años (1995 a 2014), confirmándose entre otros: (i) reducción del uso de pesticidas en un 37%, (ii) incremento en la producción del orden del 22% y (iii) aumento en los ingresos de los agricultores del 68% (Klümper y Qaim, 2014). De igual manera, (Areal y Riesgo, 2015), reportan que los cultivos modificados genéticamente como táctica de manejo generan entre un 70% y un 78% menos impacto que los convencionales. Durante el 2013, las emisiones de gases de dióxido de carbono disminuyeron considerablemente y son comparables con la acción de haber retirado de circulación, a nivel global, 12.4 millones de carros (James, 2014).

## Características de la biotecnología moderna

Actualmente, la biotecnología moderna tiene como objetivo en el tema de plantas, conferirles características que les permitan ser competitivas a factores bióticos y abióticos como: (a) resistencia a plagas, (b) resistencia a enfermedades, (c) tolerancia a herbicidas, (d) tolerancia a sequías, y (e) tolerancia a la salinidad elevada del suelo, entre otras (Agro-bio, 2014; Altieri y Rosset, 1999; James, 2010; Smith y Clement, 2012). Estos avances en la biotecnología han permitido que los cultivos GM tomen un lugar preponderante en los sistemas agrícolas actuales, como una alternativa de manejo eficiente y respetuoso del medio ambiente, en la continua lucha del hombre contra los insectos plaga (Betz, Hammond, y Fuchs, 2000; Miklos *et al.*, 2007; Perlak *et al.*, 2001; B. E. Tabashnik *et al.*, 1994; Williams *et al.*, 1998). Desde la introducción de los CGM que expresan la endotoxina (proteína Cry) de *Bacillus thuringiensis* (Bt), se ha constituido en una herramienta más para los agricultores dentro de un sistema de manejo integrado, con el propósito de mitigar el impacto de algunos insectos plaga (Fernández-Cornejo y McBride, 2000; Macrae *et al.*, 2005). La adopción del algodón Bt no solo ha facilitado el manejo de ciertas plagas de lepidópteros, sino que ha permitido una reducción en el uso de insecticidas de síntesis artificial, con su concebido efecto en el medio ambiente (Carrière *et al.*, 2003; Huang *et al.*, 2003; Perlak *et al.*, 2001; Pray *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2008). Adicionalmente, la adopción del maíz (*Zea mays* L.), ha contribuido sustancialmente a la reducción del impacto del barrenador del tallo (*Ostrinia nubilalis*) (Armstrong *et al.*, 1995; Pilcher y Rice, 2003). La incorporación de estos cultivos Bt en los sistemas agrícolas ha dado lugar a enormes beneficios económicos y ambientales, como efecto de mayores rendimientos por una menor afectación de las plantas y una reducción significativa del uso de insecticidas (Perlak *et al.*, 2001; Shelton *et al.*, 2002).

## Cultivos biotecnológicos en Colombia

Durante el 2002, Colombia inicia el proceso de incorporación de los cultivos biotecnológicos a sus sistemas agrícolas y específicamente el caso del algodón Bt (resistente a insectos). La introducción, liberación y comercialización de estos cultivos

en Colombia están enmarcados dentro del Protocolo de Cartagena sobre Bioseguridad, como un instrumento internacional que regula los organismos vivos modificados (OVM), producto de la biotecnología moderna. Este acuerdo, que se enfoca específicamente en el movimiento transfronterizo de OVM, **promueve la seguridad de la biotecnología** al establecer normas y procedimientos que permiten la transferencia segura, la manipulación y el uso de OVM. Para establecer la bioseguridad de la incorporación de cualquier OVM (CGM) se deben cumplir las evaluaciones de riesgo para la salud, el ambiente y la biodiversidad; las cuales se desarrollan teniendo en cuenta: (i) la evaluación caso por caso y paso por paso, y (ii) fundamentos científicos sólidos (Agro-bio, 2014). Para el caso específico de Colombia, los Comités Técnicos Nacionales en Bioseguridad se establecen mediante el artículo 18 del Decreto 4525 de 2005. Su función es recomendar a la Autoridad Nacional Competente respectiva, la expedición del acto administrativo que aprueba o niega las solicitudes para desarrollo de actividades con OVM en territorio nacional. Esta recomendación se realiza luego que el Comité examina y evalúa los documentos de medición de riesgo de los OVM, solicita la información que debe ser presentada por el interesado y examina las medidas dentro del marco de la Ley 740 de 2002.

Desde su aprobación en Colombia dentro del marco regulatorio, el comportamiento de la adopción de estas nuevas tecnologías por parte de nuestros agricultores, no dista del comportamiento global, lo cual se refleja en las 26.913 ha sembradas durante el 2013 en 11 departamentos, que contrastan con las 2.000 sembradas durante el 2002, año de su liberación (Agro-bio, 2014). Durante el 2007 se incorpora el maíz biotecnológico en nuestros sistemas agrícolas con 6.000 ha bajo el esquema de siembras controladas, llegando en la actualidad a las 75.094 ha reportadas para la temporada 2013, distribuidas en 18 departamentos (Agro-bio, 2014). De igual manera, desde el 2009 Colombia aprobó la siembra comercial de rosas azules genéticamente modificadas, las cuales estarán destinadas exclusivamente para exportación (Obrist *et al.*, 2006).

Con la aprobación y posterior liberación de los CMG se discuten las incertidumbres que se pueden presentar por su rápida adopción, destacándose entre otros los posibles riesgos sobre especies

no-objetivo. Entre estos organismos no-objetivo se involucran aquellos organismos que cumplen funciones relevantes dentro del ecosistema como: (a) controladores biológicos, (b) polinizadores, (c) descomponedores, y otros que eventualmente pueden llegar dado el momento a ser afectados. Pero la gran diversidad de organismos involucrados, sumado a sus dinámicas poblacionales, dificulta la estandarización de métodos para la evaluación del impacto asociado a la liberación y su posterior monitoreo en campo. La falta de información científica sobre el impacto en organismos no-objetivo para los países tropicales fue incorporada como una oportunidad única dentro del Proyecto LAC-Biosafety, para generar herramientas en países megadiversos, que permitan tomar decisiones acertadas y el cumplimiento de lo pactado en la Convención de Diversidad Biológica y el Protocolo de Cartagena sobre Bioseguridad.

Por otra parte, se refleja un especial interés por parte de la academia en la implementación de estrategias para prevenir o retardar la aparición de resistencia por parte de los insectos objetivo de los CMG (Andow *et al.*, 2000; Lewis *et al.*, 1997; Tabashnik, 1989; Tabashnik *et al.*, 1994). Adicionalmente, se involucra el tema relacionado con el posible surgimiento de otras especies fitófagas que estaban limitadas en espacio en la planta por la competencia y que ocupen los nichos que dejan las plagas controladas por estas nuevas tecnologías. Los posibles cambios en la susceptibilidad por parte de las plagas objetivo de los CGM (Bt), pone en alerta la continuidad y eficacia de estos cultivos como táctica de manejo (Agency, 2001; Carriere *et al.*, 2010; Gould, 1998; Siegfried *et al.*, 2007; Tabashnik, 1994; Tabashnik y Carrière, 2009). Como estrategia para el conocimiento de los posibles cambios en la susceptibilidad de las plagas objetivo se establecen los programas de monitoreo, cuyo objetivo principal es poder detectar a tiempo los cambios en la respuesta a la acción de las proteínas que permitan en su momento, tomar acciones correctivas antes que la medida de control pierda su eficacia (Agency, 2001; Siegfried *et al.*, 2007; Tabashnik *et al.*, 2008). Por lo tanto, como se viene mencionando, cambios en la susceptibilidad de las plagas blanco de la tecnología basados en la variación de la DL50, no necesariamente implican cambios en el modo de control en condiciones de campo (Council, 1986; Tabashnik *et al.*, 2008). De otra manera, los posibles cambios en la susceptibilidad de las plagas objetivo

de las tecnologías se puede evidenciar cuando los supuestos alelos de resistencia son conferidos a las generaciones posteriores. Por lo tanto, cambios en la susceptibilidad de las plagas objetivo de la tecnología no necesariamente indican cambios en la susceptibilidad (resistencia) en campo (Tabashnik *et al.*, 2014; Tabashnik *et al.*, 2009). No se debe dejar de lado que las poblaciones de insectos expresan una variación genética natural que afecta la respuesta a una determinada proteína, con algunos alelos que le confieren susceptibilidad y otras resistencias. Los alelos que confieren resistencia son generalmente poco frecuentes en las poblaciones de insectos, mucho antes de que estas estén expuestas a un agente de control Bt, algunas consideraciones empíricas mencionan estimaciones alrededor del uno por mil (Downes, Parker, y Mahon, 2009; Gould *et al.*, 1997; Huang *et al.*, 2009; Tabashnik, 1994; Tabashnik, *et al.*, 2008).

En otro sentido, variaciones en la susceptibilidad de las plagas blanco de las tecnologías también pueden ser detectadas mediante la comparación en los cambios en la densidad de las poblaciones al comparar campos con Bt y no Bt (Tabashnik *et al.*, 2000; Venette, Hutchison, y Andow, 2000). Aumentos significativos en la densidad de la población en cultivos Bt con respecto a no-Bt, no ofrecen información contundente sobre cambios en la susceptibilidad de las plagas, debido a que esta relación de la densidad de población puede verse afectada por variaciones en la proteína Bt por factores bióticos y abióticos (B. E. Tabashnik *et al.*, 2009). Esto significa que las decisiones regulatorias, sobre el uso continuo de las tecnologías Bt deben incorporar información sobre la relación entre la variación de la susceptibilidad y el control en condiciones de campo (Tabashnik *et al.*, 2009). Las variaciones que puedan ser registradas en algunos monitoreos de la susceptibilidad en condiciones de campo, pueden ser en su momento influenciadas por las diferencias en las fuentes de la proteína empleada en los diferentes bioensayos en laboratorio y que están relacionadas directamente con los métodos de purificación. Actividad de la tripsina o de la formulación son factores que ejercen un impacto significativo en los resultados obtenidos sobre las poblaciones de campo evaluadas (Siegfried *et al.*, 2007; Siqueira *et al.*, 2004). Esto confirma que la característica de la proteína empleada para los bioensayos, debe ser una variable a tener en cuenta al momento de

analizar y comparar los resultados de laboratorio con los reportados en la literatura.

De igual forma, la interpretación de la dosis letal media (DL50) a partir del concepto de razón de resistencia (RR) entendida como el resultado de dividir el valor de la DL50 de campo/DL50 población susceptible. Según Tabashnik (1994), una razón de resistencia superior a 10 refleja una variación en la susceptibilidad de la población, pero no específicamente generación de resistencia. De igual forma, el parámetro de mortalidad para calcular DL50 no es contundente y se requiere de un buen número de concentraciones para esto (Roush y Miller, 1986). Los resultados hasta ahora referidos en la literatura para el estado de la susceptibilidad de plagas blanco de los cultivos biotecnológicos, se fundamentan específicamente en determinar la mortalidad e interpretarla mediante un análisis probit para obtener de esta manera una dosis letal. Ali y Luttrell (2007), mencionan la conveniencia de implementar como parámetro de evaluación la pérdida de peso y mortalidad que a menudo se correlacionan (Tabashnik *et al.*, 2009).

En este sentido, el Comité Técnico Nacional de Bioseguridad (CTN) consideró como una alta prioridad establecer un programa de monitoreo de la susceptibilidad a las proteínas Cry y Vip aprobadas y liberadas en Colombia, con el propósito de poder identificar en su momento los posibles cambios en la susceptibilidad de las poblaciones de campo de las diferentes plagas objetivo de las tecnologías Bt Vip. Este programa comprende entre otros aspectos: (1) determinar la dosis letal media (DL50), para las poblaciones de campo objetivo de las tecnologías, (2) establecer una dosis de referencia para cada una de las especies objetivo en cada una de las zonas donde las tecnologías sean liberadas, y (3) establecer monitoreos periódicos en poblaciones de campo. Estas actividades se enmarcan dentro de las resoluciones 682 de 24 febrero de 2009 y 2894 de 6 septiembre de 2010, por medio de las cuales se implementa el plan de manejo, bioseguridad y seguimiento para siembras comerciales de algodón y maíz GM en Colombia, respectivamente. Dentro de estas resoluciones se destaca “Monitoreo al desarrollo de posibles resistencias por especies plaga objetivo”. La ejecución de este programa está bajo la coordinación del Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) como ente regulador, cuenta con la participación de los agricultores, las compañías propietarias de las tecnologías y todos aquellos que

estén involucrados, directa e indirectamente, con la implementación de estas tecnologías en Colombia.

## Conclusiones

Para el caso de Colombia, la literatura reporta algunos estudios que involucran otros parámetros adicionales a la mortalidad para determinar el impacto de estas nuevas tecnologías sobre la biología del insecto plaga y más específicamente de *S. frugiperda* (Zenner *et al.*, 2005), concluyeron que: 1) Después de solo una generación de alimentación con tejido vegetal de algodón modificado, el ciclo de vida de la plaga se alarga, lo cual podría disminuir el número de generaciones por año, 2) La concentración de la D-endotoxina Cry1Ac existente en cotiledones, hojas terminales y botones florales de la planta utilizada como alimento para las larvas, no causa mortalidad al insecto, pero sí influye negativamente en el peso de las pupas, 3) La disminución de peso de pupas, tanto de machos como de hembras, no afecta la fertilidad y fecundidad de la plaga.

Por otra parte, en el CIAT, basados en las características en la generación de los cultivos biotecnológicos que involucran la resistencia varietal a insectos y específicamente en el mecanismo de antibiosis (Cardona y Mesa, 2011), se han implementado estudios para establecer cómo el consumo de algodón que expresa proteínas Bt afectan el desarrollo normal de *S. frugiperda* en aspectos relacionados con alteraciones del comportamiento y metabolismo del insecto como: la orientación, el contacto, establecimiento o colonización, la alimentación, el metabolismo de los alimentos ingeridos, el crecimiento, la longevidad de adultos y la ovoposición (Saxena, 1969; 1974; Visser, 1983). La viabilidad de los huevos es también un factor clave para el establecimiento de los insectos, particularmente aquellos que ponen sus huevos dentro del tejido de la planta (Saxena y Pathak, 1977). Los índices nutricionales son ampliamente utilizados para detectar la resistencia a insectos en varios cultivos, por ejemplo, en maíz contra gusano cogollero, *Spodoptera eridania* (Cramer) (Manuwoto y Scriber, 1982), en algodón contra *Alabama argillacea* (Hubner) (Montandon *et al.*, 1987), en tabaco para *H. virescens* (Montandon *et al.*, 1987; Mulrooney, Parrott, y Jenkins, 1985), en papa para *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Cantelo *et al.*, 1987) y en soya para *Pseudoplusia includens* (Walker) (Reynolds, Smith, y Kester,

1984). Por otro lado, la implementación de estudios de tablas de vida suministra información válida para la comprensión de la dinámica poblacional de una especie en particular (Carey, 1993); éstas resumen la información esencial de una población con respecto a la tasa de mortalidad, supervivencia y esperanza de vida de la especie (Silveira *et al.*, 1976).

Es así como Valencia *et al.* (2014) reportan efectos antinutricionales en larvas de *S. frugiperda* con un 58% menos peso en larvas alimentadas con algodón que expresa las proteínas Cry1Ac y Cry2Ab2 comparado con el peso de larvas alimentadas con algodón no Bt. Los resultados hasta ahora obtenidos sobre *S. frugiperda* por Valencia (2013), reportan los efectos poblacionales sobre *S. frugiperda* por el consumo de algodón DP141B2RF (Cry1Ac + Cry2Ab2) con una menor tasa de reemplazo (Ro) y un mayor tiempo de doblaje (Dt), comparado con los mismos parámetros evaluados sobre larvas alimentadas con algodón no Bt Delta Opal RR. Estos estudios se enmarcan dentro de las estimaciones empleadas para evaluar la resistencia de plantas (Trichilo y Leigh, 1985) y además, como un patrón para la selección de enemigos naturales (Janssen y Sabelis, 1992). Rodríguez y Valencia (2013), evaluaron el parámetro porcentaje de pérdida de peso por efecto del consumo de proteínas Cry sobre larvas de *S. frugiperda* colectadas en el Caribe Húmedo y valle geográfico del Río Magdalena, reportando pérdidas superiores al 80% de peso con respecto al testigo para concentraciones del orden de los 5 y 10 µg/ml de proteína Cry (Cry1Ab, Cry1A.105 y Cry2Ab2).

El propósito del CIAT es seguir adelantando este tipo de estudios para determinar los efectos subletales que pueden generarse sobre larvas de *S. frugiperda* alimentadas con materiales de maíz que expresen proteínas Bt, como información complementaria a los monitoreos de la susceptibilidad y poder determinar los efectos poblacionales en las plagas blanco de la tecnología por la implementación de CMG en nuestros sistemas agrícolas y la implementación de tácticas de manejo complementarias a las nuevas tecnologías en Colombia.

## Referencias

Agency., U. E. P. (2001). *Biopesticides registration action document: Bacillus thuringiensis plant-*

*incorporated protectants*: US Environmental Protection Agency Washington, DC.

Agro-bio. (2014). *Asociación de Biotecnología Vegetal Agrícola 2014*, Recuperado de [www.agrobio.org](http://www.agrobio.org)

Ali, M. I., y Luttrell, R. G. (2007). Susceptibility of Bollworm and Tobacco Budworm (Lepidoptera: Noctuidae) to Cry2Ab2 Insecticidal Protein. *Journal of Economic Entomology*, 100, 921-931.

Altieri, M., y Rosset, P. (1999). Ten reasons why biotechnology will not ensure food security, protect the environment and reduce poverty in the developing world. *Oakland, CA*.

Andow, D. A., Olson, D. M., Hellmich, R. L., Alstad, D. N., y Hutchison, W. D. (2000). Frequency of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ab in an Iowa population of European corn borer (Lepidoptera : Crambidae). *Journal of Economic Entomology*, 93(1): 26-30.

Areal, F. J., y Riesgo, L. (2015). Probability functions to build composite indicators: A methodology to measure environmental impacts of genetically modified crops. *Ecological Indicators*, 52: 498-516. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.01.008>

Armstrong, C., Parker, G., Pershing, J., Brown, S., Sanders, P., Duncan, D., Hart, J. (1995). Field evaluation of European corn borer control in progeny of 173 transgenic corn events expressing an insecticidal protein from *Bacillus thuringiensis*. *Crop Science*, 35(2): 550.

Betz, F., Hammond, B., y Fuchs, R. (2000). Safety and advantages of *Bacillus thuringiensis*-protected plants to control insect pests. *Regulatory Toxicology and Pharmacology*, 32(2): 156-173.

Cantelo, W., Douglass, L., Sanford, L., Sinden, S., y Deahl, K. (1987). Measuring resistance to the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in potato. *Journal of Entomological Science*: 22.

Cardona, C., y Mesa, N. C. (2011). *Resistencia varietal a insectos*. Cali, Colombia: Universidad

- Nacional de Colombia, Sede Palmira. Palmira, Colombia.
- Carey, J. R. (1993). *Applied demography for biologists: with special emphasis on insects*: Oxford University Press, USA.
- Carriere, Y., Crowder, D. W., y Tabashnik, B. E. (2010). Evolutionary ecology of insect adaptation to Bt crops. *Evolutionary Applications*, 3(5-6): 561-573.
- Carrière, Y., Eilers-Kirk, C., Sisterson, M., Antilla, L., Whitlow, M., Dennehy, T. J., y Tabashnik, B. E. (2003). Long-term regional suppression of pink bollworm by *Bacillus thuringiensis* cotton. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 100(4): 1519-1523.
- Council, N. R. (1986). *Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management*.
- Downes, S., Parker, T. L., y Mahon, R. J. (2009). Frequency of Alleles Conferring Resistance to the *Bacillus thuringiensis* Toxins Cry1Ac and Cry2Ab in Australian Populations of *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae) From 2002 to 2006. *Journal of Economic Entomology*, 102(2): 733-742.
- Fernandez-Cornejo, J., y McBride, W. D. (2000). *Genetically engineered crops for pest management in US agriculture: farm-level effects* (Vol. 786): US Department of Agriculture, Economic Research Service.
- Gould, F. (1998). Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: integrating pest genetics and ecology. *Annual Review of Entomology*, 43(1): 701-726.
- Gould, F., Anderson, A., Jones, A., Sumerford, D., Heckel, D. G., Lopez, J., . . . Laster, M. (1997). Initial frequency of alleles for resistance to *Bacillus thuringiensis* toxins in field populations of *Heliothis virescens*. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 94(8): 3519-3523. doi: 13675 [pmcid]
- Huang, F. N., Parker, R., Leonard, R., Yong, Y. L., y Liu, J. (2009). Frequency of resistance alleles to *Bacillus thuringiensis*-corn in Texas populations of the sugarcane borer, *Diatraea saccharalis* (F.) (Lepidoptera: Crambidae). *Crop Protection*, 28(2): 174-180.
- Huang, J., Hu, R., Pray, C., Qiao, F., y Rozelle, S. (2003). Biotechnology as an alternative to chemical pesticides: a case study of Bt cotton in China. *Agricultural Economics*, 29(1): 55-67.
- James, C. (2010). A global overview of biotech (GM) crops: adoption, impact and future prospects. *GM Crops*, 1(1): 8-12.
- James, C. (2014). Global Status of Commercialized Biotech/GM crops. *ISAAA Brief No. 46. ISAAA: Ithaca, NY., Brief No. 49*.
- Janssen, A., y Sabelis, M. (1992). Phytoseiid life-histories, local predator-prey dynamics, and strategies for control of tetranychid mites. *Experimental and Applied Acarology*, 14(3): 233-250.
- Klümper, W., y Qaim, M. (2014). A Meta-Analysis of the Impacts of Genetically Modified Crops. *PLoS ONE*, 9(11): e111629.
- Lewis, W., Van Lenteren, J., Phatak, S., y Tumlinson, J. (1997). A total system approach to sustainable pest management. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(23): 12243.
- Macrae, T., Baur, M., Boethel, D., Fitzpatrick, B., Gao, A., Gamundi, J., . . . Miklos, J. (2005). Laboratory and field evaluations of transgenic soybean exhibiting high-dose expression of a synthetic *Bacillus thuringiensis* cry1A gene for control of Lepidoptera. *Journal of Economic Entomology*, 98(2): 577-587.
- Manuwoto, S., y Scriber, J. M. (1982). Consumption and utilization of three maize genotypes by the southern armyworm. *Journal of Economic Entomology*, 75(2): 163-167.
- Miklos, J. A., Alibhai, M. F., Bledig, S. A., Connor-Ward, D. C., Gao, A. G., Holmes, B. A., . . . Harrison, L. A. (2007). Characterization of soybean exhibiting high expression of a synthetic *Bacillus thuringiensis* cry1A transgene that confers a high degree of resistance to lepidopteran pests. *Crop Science*, 47(1): 148-157. doi: 10.2135/cropsci2006.07.0463
- Montandon, R., Stipanovic, R., Williams, H., Sterling, W., y Vinson, S. (1987). Nutritional indices and excretion of gossypol by *Alabama*

- argillacea* (Hubner) and *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae) fed glanded and glandless cotyledonary cotton leaves. *Journal of Economic Entomology*, 80(1): 32-36.
- Mulrooney, J., Parrott, W., y Jenkins, J. (1985). Nutritional indices of second-instar tobacco budworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae) fed different cotton strains. *Journal of Economic Entomology*, 78(4): 757-761.
- Obrist, L., Dutton, A., Romeis, J., y Bigler, F. (2006). Biological activity of Cry1Ab toxin expressed by Bt maize following ingestion by herbivorous arthropods and exposure of the predator *Chrysoperla carnea*. *BioControl*, 51(1): 31-48.
- Perlak, F., Oppenhuizen, M., Gustafson, K., Voth, R., Sivasupramaniam, S., Heering, D., . . . Roberts, J. (2001). Development and commercial use of Bollgard® cotton in the USA—early promises versus today's reality. *The Plant Journal*, 27(6): 489-501.
- Pilcher, C., y Rice, M. (2003). Economic analysis of planting dates to manage European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) with Bt corn. *Journal of Economic Entomology*, 96(3): 941-949.
- Pray, C. E., Huang, J., Hu, R., y Rozelle, S. (2002). Five years of Bt cotton in China—the benefits continue. *The Plant Journal*, 31(4): 423-430.
- Reynolds, G., Smith, C., y Kester, K. (1984). Reductions in Consumption, Utilization, and Growth Rate of Soybean Looper (Lepidoptera: Noctuidae) Larvae Fed Foliage of Soybean Genotype PI 227687. *Journal of Economic Entomology*, 77(6): 1371-1375.
- Rodríguez, C. J., y Valencia, J. S. (2013). *Monitoreo de efectos sub-letales de proteínas Cry sobre poblaciones de campo de Spodoptera frugiperda (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en Colombia*. Paper presented at the XL Congreso Sociedad Colombiana de Entomología, Bogotá, D. C.
- Roush, R. T., y Miller, G. (1986). Considerations for design of insecticide resistance monitoring programs. *Journal of Economic Entomology*, 79(2): 293-298.
- Saxena, K. (1969). Patterns of insect-plant relationships determining susceptibility or resistance of different plants to an insect. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 12(5): 751-766.
- Saxena, K., Gandhi, J., y Saxena, R. (1974). Patterns of relationship between certain leafhoppers and plants. I. Responses to plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 17(2): 303-318.
- Saxena, R. C., y Pathak, M. D. (1977). Factors affecting resistance of rice varieties to the brown planthopper *N. lugens*, paper presented at the 8th Conf. Pest Control Council Philipp., Bacolod City, Philippines, 18-20 May.
- Shelton, A., Zhao, J., y Roush, R. (2002). Economic, Ecological, Food Safety, and Social Consequences Of The Development Of Bt Transgenic Plants. *Annual Review of Entomology*, 47(1): 845-881.
- Siegfried, B. D., Spencer, T., Crespo, A. L., Storer, N. P., Head, G. P., Head, G. P., y Guyer, D. (2007). Ten Years of Bt Resistance Monitoring in the European Corn Borer. *American Entomologist*, 53(4): 208-214.
- Silveira, N. S., Nakano, O., Barbin, D., y Villa Nova, N. (1976). Manual de ecología dos insetos. *Manual de ecología dos insetos*. Piracicaba, Editora Ceres, 1º ed., 419p.
- Siqueira, H. A. A., Moellenbeck, D., Spencer, T., y Siegfried, B. D. (2004). Cross-resistance of CryIAb-selected *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Crambidae) to *Bacillus thuringiensis* delta-endotoxins. *Journal of Economic Entomology*, 97(3): 1049-1057.
- Smith, C. M., y Clement, S. L. (2012). Molecular Bases of Plant Resistance to Arthropods. *Annual Review of Entomology*, 57(1): 309-328.
- Tabashnik, B. E. (1989). Managing resistance with multiple pesticide tactics: theory, evidence, and recommendations. *J Econ Entomol*, 82(5): 1263-1269.
- Tabashnik, B. E. (1994). Evolution of Resistance to *Bacillus Thuringiensis*. *Annual Review of Entomology*, 39(1): 47-79. doi: doi:10.1146/annurev.en.39.010194.000403



- Tabashnik, B. E., y Carrière, Y. (2009). *Insect resistance to genetically modified crops* (pp. 74-100). Wallingford: CABI.
- Tabashnik, B. E., Finson, N., Groeters, F. R., Moar, W. J., Johnson, M. W., Luo, K., y Adang, M. J. (1994). Reversal of resistance to *Bacillus thuringiensis* in *Plutella xylostella*. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 91(10): 4120-4124.
- Tabashnik, B. E., Gassman, A. J., Crowder, D. W., y Carrière, Y. (2008). Field-evolved resistance to Bt toxins. *Nature Biotechnology*, 26(10): 1074-1076.
- Tabashnik, B. E., Gassmann, A. J., Crowder, D. W., y Carriere, Y. (2008). Insect resistance to Bt crops: evidence versus theory. *Nature Biotechnology*, 26(2): 199-202. doi: 10.1038/nbt1382
- Tabashnik, B. E., Mota-Sanchez, D., Whalon, M. E., Hollingworth, R. M., y Carrière, Y. (2014). Defining terms for proactive management of resistance to Bt crops and pesticides. *Journal of Economic Entomology*, 107(2): 496-507.
- Tabashnik, B. E., Patin, A. L., Dennehy, T. J., Liu, Y. B., Carriere, Y., Sims, M. A., y Antilla, L. (2000). Frequency of resistance to *Bacillus thuringiensis* in field populations of pink bollworm. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 97(24): 12980-12984. doi:10.1073/pnas.97.24.12980
- Tabashnik, B. E., Van Rensburg, J. B., y Carriere, Y. (2009). Field-evolved insect resistance to Bt crops: definition, theory, and data. *J Econ Entomol*, 102(6): 2011-2025.
- Trichilo, P. J., y Leigh, T. F. (1985). The use of life tables to assess varietal resistance of cotton to spider mites. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39(1): 27-33.
- Valencia, C., y Jimena, S. (2013). *Efecto de las tecnologías Bollgard® y Bollgard II® de variedades genéticamente modificadas (GM) de algodón sobre larvas y adultos del falso bellotero *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae)*. Universidad Nacional de Colombia.
- Valencia, S. J., Rodríguez, C. J., y Mesa, N. C. (2014). Efecto de variedades de algodón genéticamente modificadas sobre larvas de *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Agronómica*, 63(1): doi: 63 - 70
- Venette, R. C., Hutchison, W., y Andow, D. (2000). An in-field screen for early detection and monitoring of insect resistance to *Bacillus thuringiensis* in transgenic crops. *Journal of Economic Entomology*, 93(4), 1055-1064.
- Visser, J. (1983). *Differential sensory perceptions of plant compounds by insects*. Paper presented at the Symposium Series No. 208 Plant Resistance to Insects. American Chemical Societ, Washington.
- Williams, W.P., Buckley, P.M., Sagers, J. B., y Hanten, J. A. (1998). Evaluation of transgenic corn for resistance to corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae), fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae), and southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae) in a laboratory bioassay. *Journal of agricultural entomology (USA)*.
- Wu, K.-M., Lu, Y.-H., Feng, H.-Q., Jiang, Y.-Y., y Zhao, J.-Z. (2008). Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton. *Science*, 321(5896), 1676-1678.
- Zenner De Polania, I. Z., Álvarez, R. J. A., Mejía, C. R., y Bayona, R. M. A. (2005). Influencia de la toxina Cry1Ac del *Bacillus thuringiensis* sobre el desarrollo del cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (J.E.Smith). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 8 (2): 129-139.