

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *TUTA ABSOLUTA* Y *KEIFERIA* SPP. EN EL CULTIVO DE TOMATE (*SOLANUM LYCOPERSICUM*) EN COSTA RICA

Yannery Gómez-Bonilla, Cristina Vargas-Chacón¹

RESUMEN

Distribución espacial de *Tuta absoluta* y *Keiferia* spp. en el cultivo de tomate (*Solanum lycopersicum*) en Costa Rica. El taladrador del fruto del tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) es una plaga que ha invadido muchos países alrededor del mundo, y ha causado pérdidas considerables a los tomates, lo que afecta la seguridad alimentaria y los medios de vida de millones de productores y consumidores que dependen de la actividad. Hasta el año 2014 no se había reportado esta plaga en el país. El presente estudio se realizó durante los años 2014 al 2016 y tuvo como objetivo investigar la presencia y distribución geográfica de *Tuta absoluta* y *Keiferia* sp. En este trabajo se visitaron fincas sembradas con tomate en diferentes zonas agroecológicas de Costa Rica, donde se recolectaron muestras de frutos y hojas minadas y se colocaron trampas con feromonas, para la captura de adultos. En todos los sitios muestreados se observó daños ocasionados por la plaga *T. absoluta* tanto en el fruto como en el follaje. Los daños al cultivo fueron la perforación del fruto inmaduro, el follaje con más dañado tenía un aspecto similar a una quema, pero al acercarse se observaron las múltiples minas en las hojas. Los adultos capturados fueron llevados al laboratorio para confirmar la identificación del insecto mediante la caracterización morfológica de la genitalia. La plaga *Tuta absoluta*, estuvo presente todos sitios muestreados a lo largo del país. Los agricultores reportaron pérdidas mayores al 50%. No se encontró la especie *Keiferia lycopersicella* (Wals), pero se recolectaron dos especies de *Keiferia*, que fueron enviadas a especialista para su identificación.

Palabras clave: Genitalia, Minador del tomate, Plaga invasiva, Trampas con feromona.

Keywords: Genitalia, Tomato miner, Invasive pests, Pheromone trap.

INTRODUCCIÓN

El cultivo del tomate es la hortaliza de mayor producción mundial (SEPSA 2010), El fruto del tomate tiene varias plagas y enfermedades que lo afectan ocasionando grandes pérdidas económicas, entre ellas están los perforadores del fruto: *Keiferia lycopersicella* (Gelechiidae), *Tuta absoluta* (Gelechiidae), *Neoleucinodes elegantalis* (Pyralidae) del orden Lepidoptera.

Keiferia lycopersicella (Wals), causa daño en el follaje y frutos, las larvas inicialmente atacan las hojas, pero luego continua con las frutas o tallos a medida que crecen. La identificación de las especies requiere ser examinado por un especialista. El minador del tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick), es una plaga importante del tomate fresco, perjudica tanto en invernadero como en campo abierto.

¹ Instituto Nacional de Innovación y Transferencia en Tecnología Agropecuaria, INTA. Costa Rica. Yangomez27@yahoo.com, cvargas@inta.go.cr. Sede del Laboratorio de Fitoprotección del INTA. Sabana Sur, San José.

El huésped preferido de *T. absoluta* es tomate, *Solanum lycopersicum* L., pero también se ha registrado en otros cultivos como la papa (*Solanum tuberosum* L.), berenjena (*Solanum melongena* L.), el tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), pepino dulce (*Solanum muricatum* Aiton), uchuva (*Physalis peruviana* L.) y en las plantas silvestres, tales como *Solanum nigrum* L., *Datura stramonium* L., *Lycium chinense* Mill., y *Malva* sp. (Pereyra y Sánchez 2006; EPPO 2009; Tropea Garzia 2009; Desneux *et al.* 2010).

Tuta absoluta ataca a las hojas, flores, tallos y sobre todo en las frutas en cualquier etapa de desarrollo, desde plántulas hasta plantas maduras. En ausencia de estrategias de manejo, el daño en la fruta puede alcanzar el 100%. Los daños en la hoja son causados cuando las larvas se alimentan del mesófilo, se da expansión de las minas que afectan la capacidad fotosintética del cultivo, lo que reduce el rendimiento según indica Urbaneja y colaboradores (2012).

En mayo del año 2014, Costa Rica reportó oficialmente la presencia de la plaga cuarentenaria *Tuta absoluta* en el país (IPPC 2015). La especie *Tuta absoluta* (Meyrick), es considerada una plaga mucho más agresiva que *K. lycopersicella* considerada devastadora (Ramos y Juárez 2011). Muchos países ya han reportado esa plaga como devastadora uno de los últimos Nigeria (Aigbedion-Atalor *et al.* 2019), citan la plaga por primera vez, Perevertin *et al.* (2020) indican que en el año 2006 se da la invasión transatlántica de *T. absoluta* al viejo mundo proveniente de Suramérica.

Para el año 2014, los agricultores costarricenses reportaron tener problemas con el barrenador del fruto del tomate, que les estaba perforando el fruto de una manera más agresiva, por tal razón se comunicaron al Laboratorio de Fitoprotección (INTA) y enviaron muestras con el problema. Por lo tanto, el presente estudio a nivel nacional se llevó a cabo para investigar la presencia y distribución geográfica de *Tuta absoluta* y *Keiferia* sp.

MATERIALES Y MÉTODOS

Distribución espacial

Se realizó un recorrido por plantaciones de tomate, cada semana, donde se tomaron muestras de frutos perforados colocados en bolsas plásticas y hojas minadas, las que se transportaron en papel toalla, todo identificado por finca para ser llevadas al laboratorio, ahí el material se introdujo en jaulas individuales, para desarrollo hasta adulto de las diferentes fases del insecto. Estas visitas fueron coordinadas en conjunto con el Servicio Fitosanitario del Estado (SFE) y se aprovechó para instalar dos trampas en el campo, una para cada género de los minadores *Tuta absoluta* y *Keiferia* sp., se visitaron dos plantaciones en la principales zonas productoras de tomate en todo el país, las mismas fueron escogida al azar, por lo tanto se encontraron fincas en diferentes alturas y edades del cultivo, diferentes

manejos agrícolas y variedades de tomate. Las trampas se mantuvieron durante un mes en cada finca; las colectas se realizaron en varios meses del año 2014 al 2016. Cada semana se recolectaron adultos con ayuda de un colador plástico y se cambiaba el agua con jabón de cada trampa (figura 1). Las trampas se colocaron a 30 cm del suelo y la distancia mínima entre trampas fue de 50 m, se colocó una trampa de cada género para efectos de monitoreo. Las feromonas que se utilizaron fueron adquiridas en la empresa Chemtica Internacional S.A. Los insectos adultos capturados fueron colocados en frascos con alcohol de 70° y fueron registrados por cada una de las fincas y se llevaron al laboratorio de Fitoprotección del INTA, donde se realizó la identificación de los géneros de insectos mediante la clave de la genitalia.



Figura 1. Trampa acuosa con atrayente a base de feromona utilizada en las fincas sembradas con el cultivo de tomate. INTA, 2014.

Identificación morfológica

Las características internas y externas de los individuos se examinaron en el laboratorio, para esto los insectos fueron secados en una toalla limpia y se codificaron con las siglas MLPT (microlepidóptero) y un número consecutivo, para luego proceder a la identificación del insecto siguiendo el procedimiento LF-P-20 “Montaje de genitalia de microlepidópteros”, en el cual, el abdomen se separó del resto del cuerpo y se clarificó con una solución de hidróxido de potasio al 8% por 24 horas. Seguidamente se pasó a alcohol de 30 y 70% y con ayuda de un pincel se eliminaron las escamas (Fiaboe, *et al.* 2020). Posteriormente, se tiñó la genitalia con dos colorantes de contraste (clorazol y eosina al 1%), que permitió extraer la genitalia del abdomen. Luego, se realizó una comparación al estereoscopio, de las estructuras con las disponibles y específicas para la

clasificación respectiva, como la llave taxonómica inglesa para lepidópteros,

Disponibles en:

- <http://britishlepidoptera.weebly.com/key-to-male-genitalia-gelechiidae.html>
- <http://mothphotographersgroup.msstate.edu/genitalia.php?hodges=2047>
- <http://idtools.org/id/leps/micro/factsheet.php?name=%3Cem%3EKeiferia+lycopersicella%3C%2Fem%3E>

En cuanto a las genitalias, unas se colocaron dentro de viales de 2 ml con glicerina y otras se montaron en láminas fijas en euparal para su almacenaje. Algunos adultos se colocaron intactos dentro de cápsulas de gel.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Identificar la especie de mayor incidencia que causa el daño en el fruto

En las fincas visitadas se constató el daño al cultivo que estaban reportando los productores. Al caminar y mover el follaje se observaron polillas (figura 2) con una longitud menor a 1 cm, de color café claro o gris claro con un patrón alar con manchas más oscuras.



Figura 2. Polillas presentes en las plantaciones de tomate. Costa Rica. 2014.

En algunas hojas se observaron larvas dentro del tejido, las cuales formaban minas gruesas e incluso áreas grandes sin mesófilo. En los frutos se observaron pequeñas perforaciones, estas fueron mas abundantes en el área del peciolo. En fincas donde el daño por el insecto fue mayor se observaron larvas y sus restos fecales alrededor del peciolo (figura 3).



Figura 3. A. Daño al follaje semejante a una quema por sol B. Minas y áreas mayores de mesófilo afectadas en hojas C. Presencia de larvas y sus restos fecales E. Daños a nivel de peciolo. Santa Ana, San José. 2014-2016.

La identificación de los adultos recolectados se realizó por medio de la genitalia del insecto, la cual luego de preparada se observó bajo la luz en un estereoscopio. Las estructuras se compararon con las llaves taxonómicas referidas con lo que se logró identificar la presencia de *Tuta absoluta* y *Keiferia* sp. En la genitalia del macho de *T. absoluta* (figura 4A) se observó un uncus (a) acampañado y más ensanchado hacia la base, sus valvas (b) poseen un margen interno convexo con setas evidentes en su parte apical y con una espina

sobresaliente en su cara interna, el tegumen (c) se ensancha en la porción basal. Se observó un gnatos (d) esclerotizado, ancho y redondeado en el ápice, el vinculum (e) se observó ancho y bien desarrollado con un saccus (f) igualmente ancho y alargado y el aedeago también se observó bien esclerotizado, con un ciego evidente en forma de gancho. En la genitalia de la hembra de *T. absoluta* (figura 4B), se observó las apófisis anteriores y posteriores bastante cercanas, y se observó el signun en la parte superior de la bursa copulatrix.

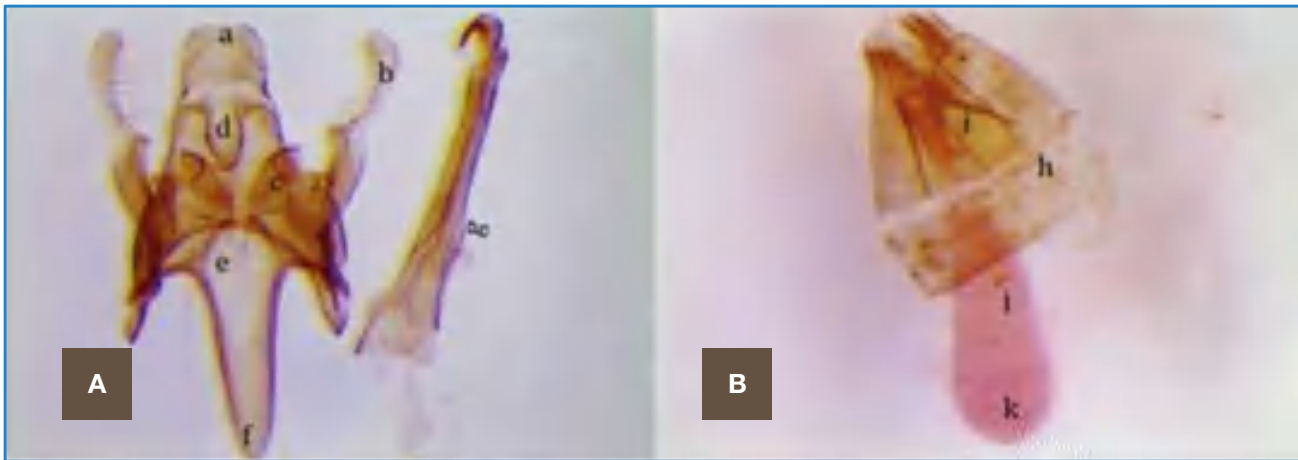


Figura 4. A. Genitalia del macho B. Genitalia de la hembra (B) de *Tuta absoluta* (a) uncus, (b) valvas, (c) tegumen, (d) gnatos, (e) vinculum, (f) sacus, (g) aedeago, (h) hipófisis anteriores, (i) hipófisis posteriores, (j) sigmum, (k) bursa colupatriz. INTA. 2014.

Las especies de *Keiferia* asociadas al cultivo del tomate, no pudieron ser identificadas a nivel de especie por expertos nacionales ni extranjeros, por lo cual se clasificaron como nuevas especies no reportadas y se les ha designado por el momento como *Keiferia* (nov sp.) tipo 1 y *Keiferia* (nov sp.) tipo 2 y son descritas a continuación.

Los adultos de estas “nuevas especies”, son muy parecidas a la especie de *Keiferia lycopersicella*, por lo que sus características morfológicas externas no ayudan suficiente para diferenciarlas. Estos microlepidópteros poseen una longitud aproximada de 5 a 7 mm y en la parte caudal del macho se observa una porción distal del uncus en forma de hoz o gancho levemente curvado, cuya forma es característica de la especie (figura 5).



Figura 5. Porción caudal de *Keiferia* spp., en la cual se observa la porción distal del uncus. INTA. 2015.

La diferenciación entre especies se realizó mediante la disección y preparación de la genitalia y posteriormente su observación en un estereoscopio. En la Figura 6, se observa el detalle de la genitalia de un macho de la especie *Keiferia* (nov sp.) tipo 1, como se mencionó la forma de los uncus es característica de la especie, sin embargo, se observaron diferencias claras en relación con *Keiferia lycopersicella* (figura 7) a nivel de uncus, valvas, vinculum, saccus y aedeago.

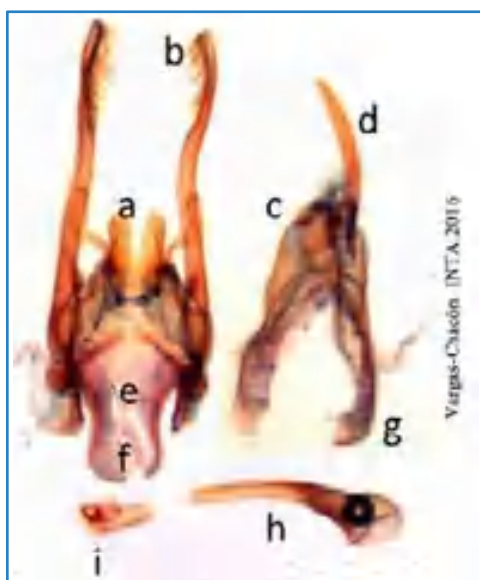


Figura 6. Genitalia de un macho de *Keiferia* (nov sp.) tipo 1. (a) uncus, (b) valvas, (c) tegumen, (d) gnatos, (e) vinculum, (f) saccus, (g) pedúnculo (h) aedeago, (i) extremo apical. INTA, 2016.

Las valvas de la especie *Keiferia* (nov sp.) tipo 1, son alargadas se ensanchan hacia el final y no se observan digitadas como las de *T. absoluta* y *Keiferia lycopersicella* y poseen una leve curvatura hacia la línea media. La porción apical, como se indicó es más engrosada y posee cerdas. A diferencia de las valvas de *K. lycopersicella* estas son más uniformes sin bifurcaciones.

En esta “nueva especie” se observó en el vinculum la presencia de dos procesos en forma de cuernos a los lados y un proceso ancho que termina en punta en su línea media, muy diferente al de *K. lycopersicella* cuyo vinculum presenta tres procesos digitiformes.

El saccus de esta especie encontrada es mucho más corto y ensachado en la base que el de *K. lycopersicella*. En cuanto al aedeago es mas grueso que el de *K. lycopersicella* con una porción basal y apical globosa.



Figura 7. Genitalia de un macho de *Keiferia lycopersicella*.

Fuente: www.idtools.org

En la Figura 8 se observa una genitalia de un macho de *Keiferia* (nov sp) tipo 2. Esta segunda especie es muy diferente al tipo 1 y a *K. lycopersicella*. Se observó diferencias fundamentalmente a nivel de uncus, valvas, vinculum, saccus y aedeago.

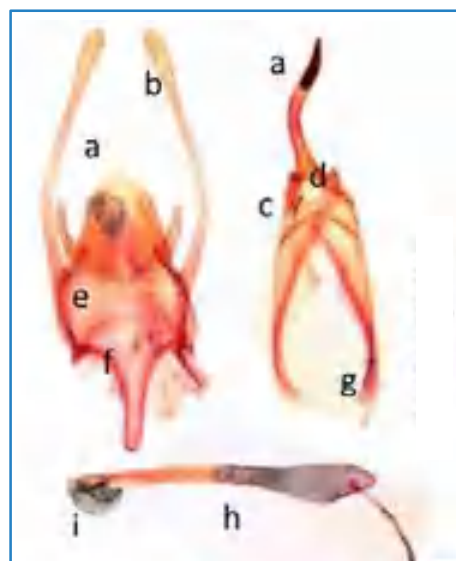


Figura 8. Genitalia de un macho de *Keiferia* (nov sp.) tipo 2. (a) uncus, (b) valvas, (c) tegumen, (d) gnatos, (e) vinculum, (f) saccus, (g) pedúnculo, (h) aedeago, (i) extremo apical. INTA, 2016.

En esta especie presenta un uncus en forma de hoz que es característico de la especie. Las valvas son largas, paralelas entre sí, tiene extremos apicales aplanados y con cerdas más abundantes y largas, en comparación con la “nueva especie” tipo 1. No se observaron bifurcaciones en las valvas, como las presentes en *K. lycopersicella*. Una diferencia muy marcada de esta especie “tipo 2” y las otras keiferias mencionadas, se observó en el sacus el cual es bastante corto, ancho y redondeado.

Otra gran diferencia se observó en los procesos del vinculum los cuales se presentaron largos e irregulares (figura 9), observándose en medio de éstos, a nivel del uncus otra estructura bifurcada, semitubular muy diferente a la de la *Keiferia* (nov sp.) tipo 1. El aedeago, se observó con un extremo apical redondeado y el otro extremo robusto y globoso.

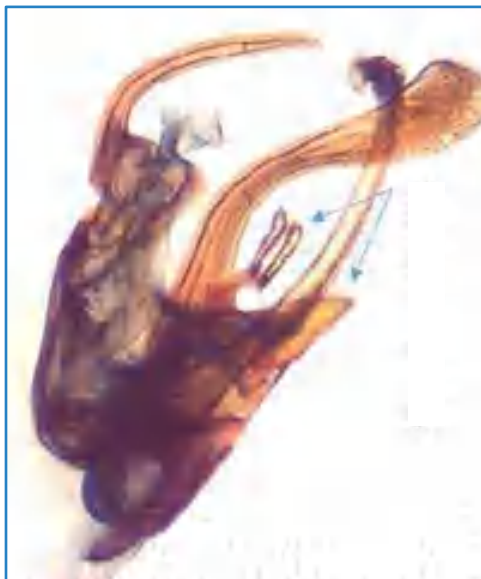


Figura 9. Vista lateral de la genitalia de *Keiferia* (nov. sp.) tipo 2, señalando los procesos del vinculum. INTA. 2016.

Debido a que la captura de los adultos se realizó mediante el empleo de trampas a base de feromonas, la mayoría de los insectos fueron machos. Aún así en las trampas se capturaron algunas hembras de *T. absoluta* cuya genitalia se observa en la Figura 4B. Algunas de las hembras de microlepidópteros capturadas, no presentaron una genitalia con las características morfológicas de *T. absoluta*, por lo que posiblemente sean de alguna de las dos especies de *Keiferia* descritas en este estudio.

En la Figura 10, se muestra la genitalia de una polilla hembra capturada en el cantón de Grecia que no corresponde a la genitalia de una hembra de *Tuta absoluta*, por lo que probablemente sea género *Keiferia* sp. En la genitalia de esta hembra

se observó que la porción anal es alargada, con las apófisis posteriores y anteriores separadas y posee una bursa copulatrix alargada con un sigmum cimentado en una membrana externa muy delgada y con forma de estilete.

Como dato importante, en el punto de captura solamente se identificó la especie *Keiferia* (nov. sp.) tipo 1, por ello existe una posibilidad mayor de que sea una hembra de esta especie. Hay que considerar que para establecer con certeza que esta genitalia corresponde a alguna de las dos “nuevas especies” encontradas, es necesario hacer una recolecta de los especímenes vivos y establecer su crianza en cautiverio para analizar la correspondencia de la hembra con su respectivo macho.



Figura 10. Genitalia de una posible hembra de *Keiferia* (nov. sp) tipo 1. A. Genitalia completa. B vista ampliada del signum en la bursa copulatrix. INTA 2016.

Con los insectos capturados e identificados se estableció una colección de las especies recolectadas, a fin de preservar las genitalias en un medio de glicerina y se realizaron algunos montajes permanentes. Además, se guardaron adultos completos en cápsulas de porcelana. Tanto los adultos como las genitalias disectadas se encuentran disponibles en las colecciones de referencia con que cuenta el Laboratorio de Fitoprotección del INTA.

Distribución espacial de *T. absoluta* y *Keiferia* sp. en el país

Se determinó en este estudio, que el microlepidóptero *T. absoluta* estuvo presente en todas las localidades muestreadas del país, desde la zona sur, en la localidad de Sabalito-Coto Brus, San Isidro del General, Región Central Oriental (Cartago y Santa Ana) Central Occidental (Heredia, Grecia y Zarcero), hasta llegar a la Región Norte en la zona de Guanacaste (Nicoya y Santa Cruz) (figura 10). El 95% de los insectos recolectados en estas fincas correspondió a la plaga *Tuta absoluta* y solamente un 5% a las especies de *Keiferia* sp. Este hallazgo demuestra la capacidad de *Tuta absoluta* de propagarse rápidamente por el país. Al respecto, Guimapi *et al.* (2016) y Cherif *et al.* (2019) indican que la plaga tiene una buena capacidad de dispersarse cuando las condiciones ambientales son favorables (Santana *et al.* 2019).

Se presentó una excepción en Cerro Verde de Nicoya, en la provincia de Guanacaste, donde solo un 59% de los insectos capturados correspondió a *Tuta absoluta* y el 49% restante correspondió a *Keiferia* (nov.sp) tipo 2.

Todos los agricultores entrevistados mencionaron que la presencia de *Tuta absoluta* en sus plantaciones, les está ocasionando pérdidas de hasta el 50% en la producción. Estos insectos tienen la característica que se han adaptan fácilmente a las zonas recién invadidas por lo que se convierten en plagas de importancia económica y posiblemente pueden causar el desplazamiento de especies nativas (Asplen *et al.* 2015; Desneux *et al.* 2011; Pimentel *et al.* 2005).

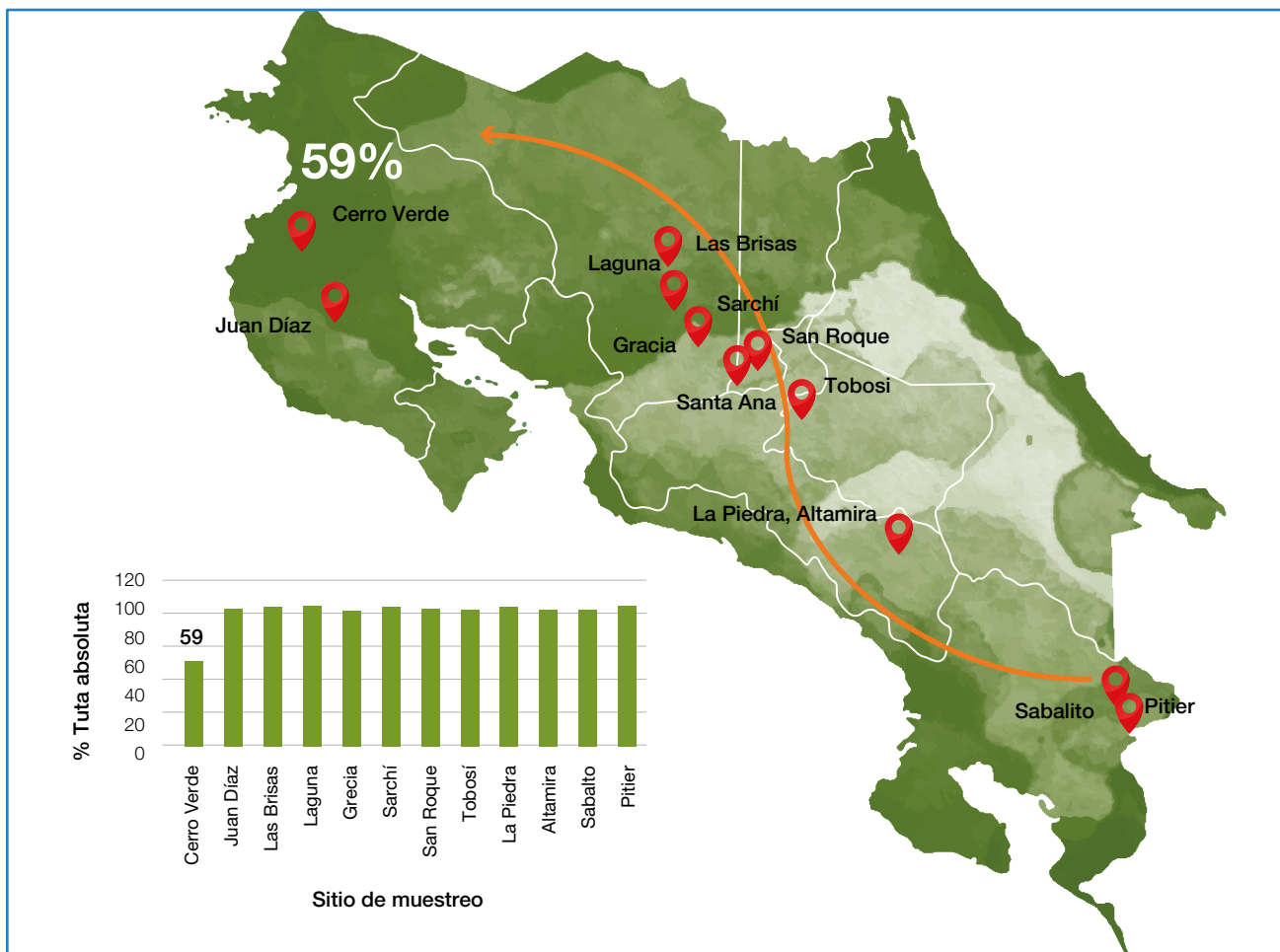


Figura 11. Distribución de *Tuta absoluta* en el territorio nacional. Costa Rica. 2016.

Fuente: Google earth modificado por el autor.

Estos resultados coinciden con los resultados por Mora (2016), quien menciona que algunos adultos encontrados en las trampas con atrayente para *K. lycopersicella* correspondieron a *T. absoluta* y no se encontraron individuos de *K. lycopersicella*.

La especie *Keiferia lycopersicella* fue reportada desde hace 30 años en Costa Rica; sin embargo, en este estudio, no se encontró ningún espécimen que coincidiera con la genitalia descrita para este insecto. Se desconoce que sucedió con la especie *Keiferia lycopersicella*, aunque su ausencia en los sitios muestreados del país podría deberse a que pudo ser desplazada por otros insectos o bien, que fue mal identificada. Según el Bulletin EPPO, (2013), la especie *Keiferia lycopersicella* (Walsingham) ha sido objeto

confusión taxonómica desde que se recolectaron los primeros especímenes a partir de tomates en California en el año 1923.

De las dos especies de *Keiferia* encontradas, la especie *Keiferia* (nov sp.) tipo 1 estuvo presente mayoritariamente en la zona sur y central del país. En la provincia de Guanacaste no se identificó ningún espécimen que perteneciera a este tipo. La especie *Keiferia* (nov sp.) tipo 2 se encontró a lo largo de todo el país (Figuras 12 y 13).

En los muestreos realizados en invernaderos en el cantón de Zarcero (Laguna y las Brisas), se identificó la presencia de la especie *T. absoluta* y no se observó ningún espécimen de la especie *Keiferia* spp (figura 12).

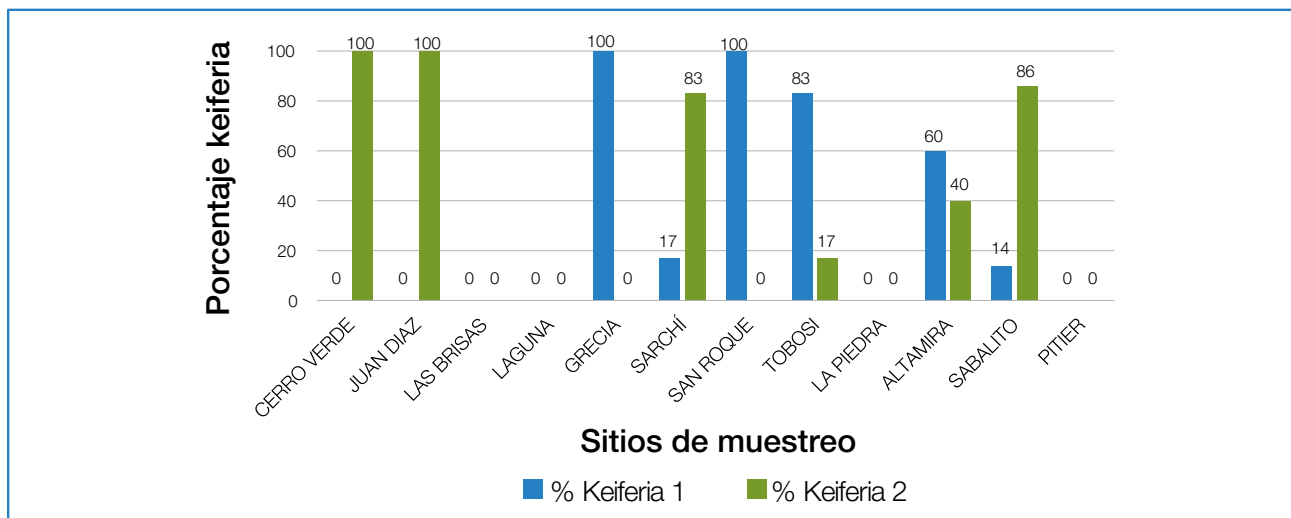


Figura 12. Porcentaje de *Keiferia* (nov sp.) tipo 1 y *Keiferia* (nov sp.) tipo 2 del total, de keiferias capturadas en fincas sembradas con tomate. Costa Rica. Período 2014-2016.

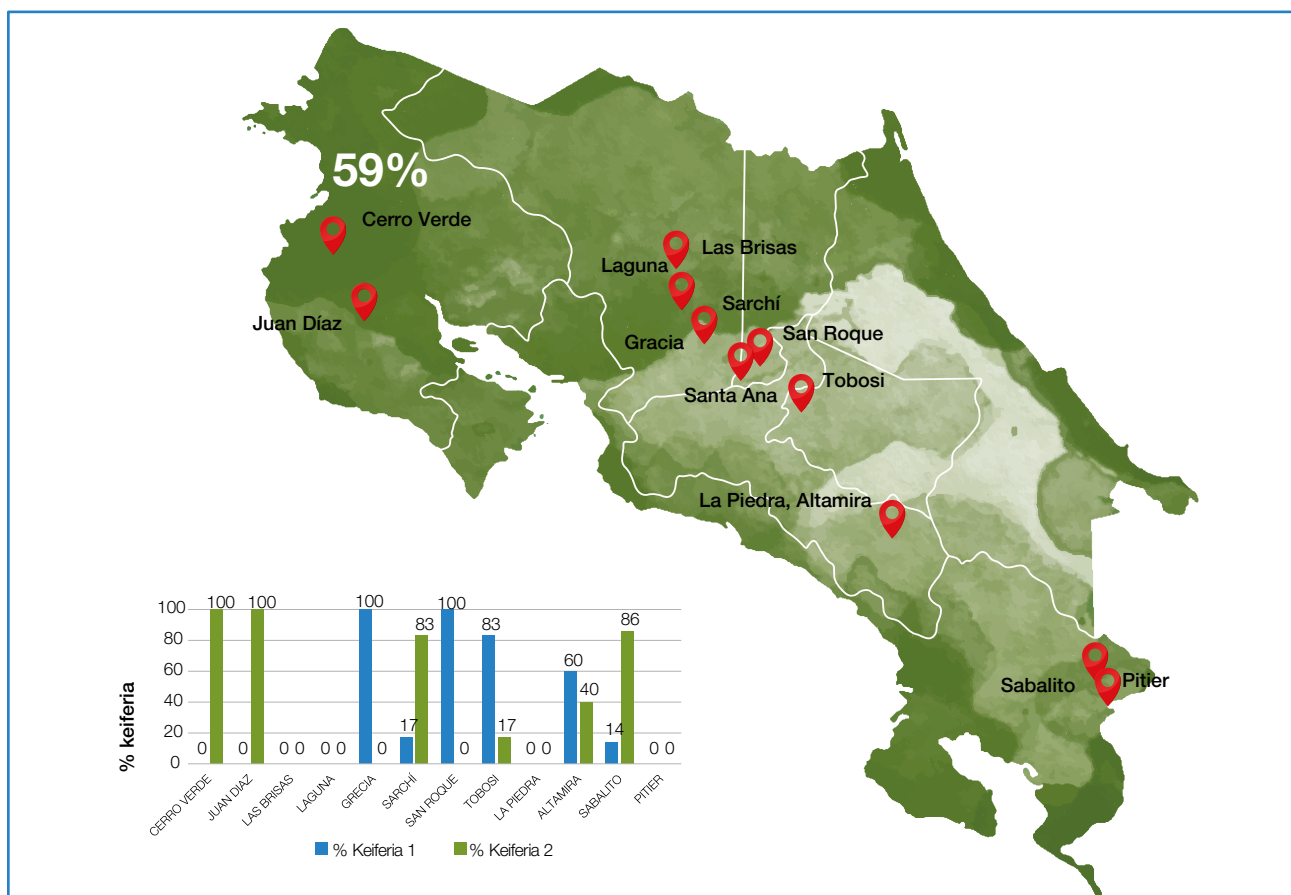


Figura 13. Distribución de *Keiferia* sp. en Costa Rica. Período 2014-2016.

Fuente: Google eart, modificada por el autor.

Deben realizarse más investigaciones para evaluar el impacto económico de las polillas, seguidas del desarrollo de un plan de manejo agroecológico con medidas sostenibles y adecuadas para cada región muestreada.

CONCLUSIONES

La plaga *Tuta absoluta* se encuentra distribuida a lo largo de todo el territorio nacional desde el año 2014.

Dos nuevas especies de *Keiferias* diferentes a *Keiferia lycopersicella*, se encuentran en el territorio nacional.

LITERATURA CITADA

- Aigbedion-Atalor, P; Oke, A; Oladigbolu, A; Layade, A; Igbinosa, B; Mohamed, S. 2019. *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) invasion in Nigeria: first report of its distribution Journal of Plant Diseases and Protection. 126: 603-606.
- Asplen, M; Anfora, G; Biondi, A; Choi, D; Chu, D; Daane, K; Gibert, P; Gutierrez, A; Hoelmer, K; Hutchison, W; Isaacs, R; Jiang, L; Kárpáti, Z; Kimura, M; Pascual, M; Phillips, C; Plantamp, C; Ponti, L; Véték, G; Vogt, H; Walton, V; Yu, Y; Zappala, L; Desneux, N. 2015. Invasion biology of spotted wing Drosophila (*Drosophila Suzuki*): A global perspective and future priorities. Journal of Pest Science 88(3):469-494.
- EPPO. 2013. EPPO data sheets on pests recommended for regulation Fiches informatives sur les organismes recommandés pour réglementation *Keiferia lycopersicella* (en línea). Eppo Bulletin 43(1):141-143. Consultado el 19 set 2014. Disponible en <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/epp.12026>
- Cherif, A; Attia-Barhoumi, S; Mansour, R; Zappalà, L; Grissa-Lebdi, K. 2019. Elucidating key biological parameters of *Tuta absoluta* on different host plants and under various temperature and relative humidity regimes (en línea). Entomologia Generalis 39:1-7. Consultado el 15 mar 2020. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/333635754_Elucidating_key_biological_parameters_of_Tuta_absoluta_on_different_host_plants_and_under_various_temperature_and_relative_humidity_regimes
- Desneux, N; Wajnberg, E; Wyckhuys, K; Burgio, G; Arpaia, S; Narváez-Vasquez, C; González-Cabrera, J; Ruescas, D; Tabone, E; Frandon, J; Pizzol, J; Poncet, C; Cabello, T; Urbaneja, A. 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospect for biological control. Journal of Pest Science. (en línea). 83:197-215. Consultado el 19 set 2014. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/225082799_Biological_invasion_of_European_tomato_crops_by_Tuta_absoluta_Ecology_geographic_expansion_and_prospects_for_biological_control
- Desneux, N; Luna, MG; Guillemaud, T; Urbaneja, A. 2011. The invasive south American tomato pinworm, *Tuta absoluta*, continues to spread in Afro-Eurasia and beyond: The new threat to tomato world production. Journal of Pest Science. 84(4):403-408.
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). 2009. *Tuta absoluta* found on *Phaseolus vulgaris* in Sicilia (IT). EPPO Reporting Service 8:3 (en línea) Francia. Consultado el 9 set 2014. Disponible en <https://gd.eppo.int/reporting/article-342>.
- EPPO. 2013. *Keiferia lycopersicella* (Lepidoptera: Gelechiidae). Tomato pinworm (en línea). Francia. Consultado 19 set 2014. Disponible en http://www.eppo.int/QUARANTINE/Alert_List/insects/keiferia_lycopersicella.htm.
- Guimapi, R; Mohamed, S; Okeyo, G; Ndjomatchoua, F; Ekesi, S; Tonnang, H. 2016. Modeling the risk of invasion and spread of *Tuta absoluta* in Africa. Ecological Complexity 28:77-93.
- Pereyra, P; Sánchez, N. 2006. Effect of two Solanaceous plants on developmental and population parameters of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotropical Entomology 35:71-676.

Pimentel, D; Zúñiga, R; Morrison, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52(3):273–288.

Ramos, C; Juarez, M. 2011. Protocolo de identificación de la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyrick) Lepidóptera: Gelechiidae. OIRSA (Organismo Internacional Regional de Sanidad Agropecuaria). El Salvador. 9 p.

Fiaboe, K; Agboka, K; Agboyi, L; Koffi, D; Ofoe, R; Kpadonou, G; Agnamba, A; Assogba, K; Adjevi, M; Zanou, K; Fenning, O. 2020. First report and distribution of the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* (Meyrick) Lepidoptera: Gelechiidae) in Togo. *Phytoparasitica* 49:167-177.

Santana, P; Kumar, L; Da Silva, R. 2019. Global geographic distribution of *Tuta absoluta* as affected by climate change. *Journal of Pest Science*. 92(4):1-13.

SEPSA (Secretaría Ejecutiva de Planificación Sectorial Agropecuaria). 2010. Síntesis analítica, situación y tendencias del sector agropecuario 2004-2008. San José, Costa Rica. 131 p.

Tropea-Garzia, G. 2009. *Physalis peruviana* L. (Solanaceae), a host plant of *Tuta absoluta* in Italy. *IOBC/WPRS Bulletin*. Francia. 49:231–232.

Urbaneja, A; Gonzáles-Cabrera, J; Arnób, A; Gabarrab, R. 2012. Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the mediterranean basin. *Pest management science* 68:1215-1222.