



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

**Estudios biológicos en pulgones (Hemiptera,
Aphididae) plaga del trigo (*Triticum aestivum* L.,
Poaceae) para el desarrollo de métodos de
control de bajo impacto ambiental**

Tesis presentada para optar al Título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

Albano Cesar Giudici

Directores de tesis: Dra. María T. Amela García

Ing. Agr. (M.S.) Francisco R. La Rossa

Consejero de Estudios: Dr. David Bilenca

Lugar de trabajo: Instituto de Microbiología y Zoología Agrícola (IMyZA-CICVyA-INTA) y Laboratorio de Sistemática y Biología Reproductiva de Plantas Vasculares (DBBE, FCEyN, UBA)

Buenos Aires, 02/03/2021

Estudios biológicos en pulgones (Hemiptera, Aphididae) plaga del trigo (*Triticum aestivum* L., Poaceae) para el desarrollo de métodos de control de bajo impacto ambiental

RESUMEN

Los áfidos causan importantes pérdidas económicas en el cultivo de trigo. Los distintos genotipos de plantas manifiestan distintos niveles de resistencia contra las plagas.

Para contar con información aplicable a medidas de control de plagas de bajo impacto ambiental (manejo integrado de plagas o mejoramiento genético), se evaluó la biodemografía de *Rhopalosiphum padi* L., *Schizaphis graminum* (Rond.) y *Sipha maydis* (Pass.) sobre 12 cultivares de trigo (ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, KLEIN GLADIADOR, LYON, NOGAL, SY 110, SY 200) y en éstos se midieron rasgos estructurales foliares. Los bioensayos se realizaron en cámara climatizada ($20\pm 1^{\circ}\text{C}$, HR>60% y fotoperíodo 14:10h).

Las diferencias encontradas entre los rasgos estructurales foliares de los 12 cultivares no mostraron una clara relación con el desempeño biológico de los áfidos. De acuerdo con los valores de los atributos biológicos y de los parámetros demográficos obtenidos, los cultivares relativamente más resistentes fueron: ACA 356, AGP 127, KLEIN GLADIADOR y NOGAL para *R. padi*, AGP 127 y NOGAL para *S. graminum* y CIPRES, KLEIN GLADIADOR y NOGAL para *S. maydis*. El cultivar NOGAL se encontró entre los más resistentes frente a las 3 especies de áfidos. Por lo tanto, sería recomendable incluir estos cultivares en los programas de mejoramiento genético o de manejo integrado de plagas.

Palabras clave: áfidos, trigo, demografía, rasgos estructurales foliares, resistencia.

Biological studies in aphids (Hemiptera, Aphididae) pests of wheat (*Triticum aestivum* L., Poaceae) for the development of methods of control of low environmental impact

ABSTRACT

Aphids cause important economic losses to wheat crops. The different plant genotypes reveal different resistance levels to pests.

To count with information applicable for pest control measures of low environmental impact (pest integrated management or genetic improvement), the biodemography of *Rhopalosiphum padi* L., *Schizaphis graminum* (Rond.) and *Sipha maydis* (Pass.) on 12 wheat cultivars (ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, KLEIN GLADIADOR, LYON, NOGAL, SY 110, SY 200) was evaluated and foliar structural traits were measured in the cultivars. Bioassays were performed in chamber at $20\pm 1^{\circ}\text{C}$, $\text{RH}>60\%$ and 14:10hr photoperiod.

The differences found between the foliar structural traits of the 12 cultivars did not show a clear relationship with the biological performance of the aphids. According to the values of the biological attributes and demographic parameters obtained, the relatively more resistant cultivars were: ACA 356, AGP 127, KLEIN GLADIADOR and NOGAL for *R. padi*, AGP 127 and NOGAL for *S. graminum* and CIPRES, KLEIN GLADIADOR and NOGAL for *S. maydis*. The NOGAL cultivar was among the most resistant against the 3 species of aphids. So, it would be advisable to include these cultivars in genetic improvement or pest integrated management programmes.

Key words: aphids, wheat, demography, foliar structural traits, resistance.

AGRADECIMIENTOS

A mi directora María T. Amela García por su incansable dedicación al guiarme, aconsejarme e incentivar-me con nuevas propuestas.

A mi director Francisco R. La Rossa por transmitirme sus conocimientos, dedicación y serenidad en los momentos más críticos a lo largo de estos años.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires por la formación recibida.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por otorgarme la beca. Al coordinador del proyecto de Protección Vegetal, Eduardo V. Trumper. A mi directora de beca Silvia N. López y a Roberto Lecuona, director del Instituto de Microbiología y Zoología Agrícola (IMyZA-INTA) por brindarme un lugar agradable para desarrollar el trabajo. A Carlos T. Bainotti de la E.E.A. Marcos Juárez por el suministro de las semillas y la información acerca de ellas. Al FuEDEI por el préstamo del dinamómetro.

A María por ser mi compañera y el amor de mi vida, por los consejos, los mates, las ricas comidas y por soportarme en tantos momentos.

A mi familia toda, porque de una u otra manera contribuyeron a que llegara hasta aquí. A mi hermano Andrés y su familia, Yani y Facu por los buenos momentos. En especial a mis padres, Edda y José, quienes me guiaron con su ejemplo, me aconsejaron y apoyaron siempre en este camino.

A todos, gracias.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	I
ABSTRACT	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
ÍNDICE DE TABLAS	VII
ÍNDICE DE FIGURAS	XI
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Problemas de la agricultura y aspectos generales acerca del Manejo Integrado de Plagas (MIP).....	2
La resistencia en plantas	4
El cultivo de trigo: aspectos generales.....	8
Los áfidos.....	11
El estudio de las poblaciones y una de sus herramientas: la tabla de vida para la búsqueda de resistencia varietal	22
HIPÓTESIS.....	30
OBJETIVOS	31
Objetivo general.....	31
Objetivos específicos.....	31
MATERIALES Y MÉTODOS.....	32
Evaluación una nueva metodología para la crianza individual de áfidos alternativa a la jaula de aplique.....	33
Ensayos para la búsqueda de resistencia contra áfidos en trigo	35
Caracterización estructural de las hojas de los cultivares de trigo	42
RESULTADOS GENERALES	46
Capítulo I. Evaluación de una metodología de crianza individual de áfidos (Hemiptera: Aphididae) alternativa a la jaula de aplique	47

Introducción	48
Resultados	48
Discusión	49
Capítulo II. Efectos de doce cultivares de trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.) sobre parámetros biológicos y demográficos de <i>Rhopalosiphum padi</i> (L.) (Hemiptera: Aphididae)	53
Introducción	54
Resultados	56
Discusión	70
Capítulo III. Efectos de doce cultivares de trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.) sobre parámetros biológicos y demográficos de <i>Schizaphis graminum</i> (Rond.) (Hemiptera: Aphididae)	75
Introducción	76
Resultados	78
Discusión	92
Capítulo IV. Efectos de doce cultivares de trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.) sobre parámetros biológicos y demográficos de <i>Sipha maydis</i> (Pass.) (Hemiptera: Aphididae)	99
Introducción	100
Resultados	102
Discusión	116
Capítulo V. Caracterización estructural foliar de doce cultivares de trigo	122
Introducción	123
Resultados	125
Discusión	151
SÍNTESIS DE RESULTADOS	162
DISCUSIÓN GENERAL	164
CONCLUSIONES.....	168

BIBLIOGRAFÍA..... 171

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Estados fenológicos del trigo según la escala de Zadocks	10
Tabla 2. Escala de resistencia	40
Tabla 3. Duración media en días (\pm E.E.) de los períodos ninfal, pre-reproductivo, reproductivo, post-reproductivo y longevidad de <i>Rhopalosiphum padi</i> criado en dos dispositivos diferentes sobre el cultivar BIOINTA 1002.	48
Tabla 4. Parámetros poblacionales (\pm E.E.) de <i>Rhopalosiphum padi</i> criado en dos dispositivos diferentes sobre el cultivar BIOINTA 1002.	49
Tabla 5. Duración media en días (E.E.M.) del período Ninfal y Pre-reproductivo de <i>R. padi</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	56
Tabla 6. Duración media en días (E.E.M.) del período Reproductivo, Post-reproductivo y la Longevidad de <i>R. padi</i> criado sobre doce cultivares de trigo.	57
Tabla 7. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (hembras.hembra ⁻¹ .día ⁻¹) y tasa neta de reproducción (R_0) (hembras.hembra ⁻¹ .generación ⁻¹) (E.E.M.) de <i>R. padi</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	58
Tabla 8. Tiempo generacional medio (T) (días), tasa finita de incremento (λ) (hembras.hembras ⁻¹) y tiempo de duplicación (D) (días) (E.E.M.) de <i>R. padi</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	60
Tabla 9. Entropía (H), mortalidad media diaria (μ) y esperanza de vida al nacimiento (e_0) de <i>R. padi</i> criado sobre doce cultivares de trigo.	61
Tabla 10. Comparación múltiple con la prueba de Log-rank de la curva de supervivencia de <i>R. padi</i> sobre 12 cultivares de trigo.....	62
Tabla 11. Análisis de regresión polinomial del efecto del cultivar y la edad sobre la fecundidad diaria de <i>R. padi</i>	63
Tabla 12. Estimación de los parámetros (\pm E.E.M.) de la regresión no lineal entre la tasa de supervivencia y la edad d <i>R. padi</i> sobre doce cultivares de trigo ajustada para los modelos de Gompertz y de Weibull.	65
Tabla 13. Intervalos utilizados como base para la creación del ranking de resistencia a <i>R. padi</i>	66
Tabla 14. Niveles de resistencia para el período ninfal, reproductivo y longevidad de <i>R. padi</i>	67

Tabla 15. Niveles de resistencia para cada cultivar en los parámetros demográficos r_m , R_0 , T , D , μ y e_0 de <i>R. padi</i>	67
Tabla 16. Ranking de resistencia a <i>R. padi</i>	68
Tabla 17. Inercia (%) y cosenos ² de las variables de las componentes principales resultantes del ACP de <i>R. padi</i>	69
Tabla 18. Duración media en días (E.E.M.) del período Ninfal y Pre-reproductivo de <i>S. graminum</i> criado sobre doce cultivares de trigo.	79
Tabla 19. Duración media en días (E.E.M.) del período Reproductivo, Post-reproductivo y la Longevidad de <i>S. graminum</i> criado sobre doce cultivares de trigo.	80
Tabla 20. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (hembras.hembra ⁻¹ .día ⁻¹) y tasa neta de reproducción (R_0) (hembras.hembra ⁻¹ .generación ⁻¹) (E.E.M.) de <i>S. graminum</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	81
Tabla 21. Tiempo generacional medio (T) (días), tasa finita de incremento (λ) (hembras.hembras ⁻¹) y tiempo de duplicación (D) (días) (E.E.M.) de <i>S. graminum</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	82
Tabla 22. Entropía (H), mortalidad media diaria (μ) y esperanza de vida al nacimiento (e_0) de <i>S. graminum</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	84
Tabla 23. Comparación múltiple con la prueba de Log-rank de la curva de supervivencia de <i>S. graminum</i> sobre 12 cultivares de trigo.	85
Tabla 24. Análisis de regresión polinomial del efecto del cultivar y la edad sobre la fecundidad diaria de <i>S. graminum</i>	86
Tabla 25. Estimación de los parámetros (E.E.M.) de la regresión no lineal entre la tasa de supervivencia y la edad de <i>S. graminum</i> sobre doce cultivares de trigo ajustada para los modelos de Gompertz y de Weibull.	88
Tabla 26. Intervalos utilizados como base para la creación del ranking de resistencia a <i>S. graminum</i>	89
Tabla 27. Niveles de resistencia para el período ninfal, reproductivo y a longevidad de <i>S. graminum</i>	90
Tabla 28. Niveles de resistencia para cada cultivar en los parámetros demográficos r_m , R_0 , T , D , μ y e_0 de <i>S. graminum</i>	90
Tabla 29. Ranking de resistencia a <i>S. graminum</i>	91

Tabla 30. Inercia (%) y cosenos ² de las variables de las componentes principales resultantes del ACP de <i>S. graminum</i>	91
Tabla 31. Duración media en días (E.E.M.) del período Ninfal y Pre-reproductivo de <i>S. maydis</i> criado sobre doce cultivares de trigo.	102
Tabla 32. Duración media en días (E.E.M.) del período Reproductivo, Post-reproductivo y la Longevidad de <i>S. maydis</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	103
Tabla 33. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (hembras.hembra ⁻¹ .día ⁻¹) y tasa neta de reproducción (R_0) (hembras.hembra ⁻¹ .generación ⁻¹) (E.E.M.) de <i>Sipha maydis</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	104
Tabla 34. Tiempo generacional medio (T) (días), tasa finita de incremento (λ) (hembras.hembras ⁻¹) y tiempo de duplicación (D) (días) (E.E.M.) de <i>S. maydis</i> criado sobre doce cultivares de trigo.....	105
Tabla 35. Esperanza de vida al nacimiento (e_0), entropía (H) y mortalidad media diaria (μ) (E.E.M.) de <i>S. maydis</i> criado sobre doce cultivares de trigo.	107
Tabla 36. Comparación múltiple con la prueba de Log-rank de la curva de supervivencia de <i>S. maydis</i> sobre 12 cultivares de trigo.	108
Tabla 37. Análisis de regresión polinomial del efecto del cultivar y la edad sobre la fecundidad diaria de <i>S. maydis</i>	109
Tabla 38. Estimación de los parámetros (E.E.M.) de la regresión no lineal entre la tasa de supervivencia y la edad de <i>Sipha maydis</i> sobre doce cultivares de trigo ajustada para los modelos de Gompertz y de Weibull.	111
Tabla 39. Intervalos utilizados como base para la creación del ranking de resistencia a <i>S. maydis</i>	112
Tabla 40. Niveles de resistencia para el período ninfal, reproductivo y longevidad de <i>S. maydis</i>	113
Tabla 41. Niveles de resistencia para cada cultivar en los parámetros demográficos r_m , R_0 , T, D, μ y e_0 de <i>S. maydis</i>	113
Tabla 42. Ranking de resistencia a <i>S. maydis</i>	114
Tabla 43. Inercia (%) y cosenos ² de las variables de las componentes principales resultantes del ACP de <i>S. maydis</i>	115
Tabla 44. Longitud media en μm (E.E.M.) de los tricomas de los 12 cultivares de trigo y ranking de resistencia.	129

Tabla 45. Correlaciones entre el ranking de resistencia a <i>R. padi</i> , <i>S. graminum</i> y <i>S. maydis</i> y la longitud de tricomas de las hojas de los 12 cultivares.....	129
Tabla 46. Densidad media de tricomas (tricomas/mm ²) (E.E.M.) en la superficie foliar de los 12 cultivares de trigo.	138
Tabla 47. Correlaciones entre el ranking de resistencia a <i>R. padi</i> , <i>S. graminum</i> y <i>S. maydis</i> y la densidad de tricomas de la cara adaxial de las hojas de los 12 cultivares.	138
Tabla 48. Distancia media (μm) (D.E.) entre agujones consecutivos del margen de la hoja de los doce cultivares de trigo.	142
Tabla 49. Correlaciones entre el ranking de resistencia a <i>R. padi</i> , <i>S. graminum</i> y <i>S. maydis</i> y la distancia media entre agujones consecutivos del margen de las hojas de los 12 cultivares.....	142
Tabla 50. Dureza (g/mm ²) (D.E.) de las hojas de trigo de doce cultivares, medida en la nervadura media y en el resto del limbo.	150
Tabla 51. Correlaciones entre el ranking de resistencia a <i>R. padi</i> , <i>S. graminum</i> y <i>S. maydis</i> y la dureza de las hojas medida en la nervadura media y el resto del limbo de los 12 cultivares.....	150
Tabla 52. Contenido de agua de los 12 cultivares de trigo.	151
Tabla 53. Correlaciones entre el ranking de resistencia a <i>R. padi</i> , <i>S. graminum</i> y <i>S. maydis</i> y el contenido de agua de las hojas de los 12 cultivares.	151

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Regiones trigueras de la Argentina.....	9
Figura 2. Vista lateral de una hembra áptera vivípara	14
Figura 3. Rostro de <i>Rhopalosiphum padi</i>	15
Figura 4. Esquemas de los dos ciclos biológicos típicos	17
Figura 5. Tipos de curva de supervivencia.....	25
Figura 6. Curvas de supervivencia teóricas y sus valores de entropía (H) asociados	29
Figura 7. A, planta de trigo con jaulas de aplique adosadas; B, dispositivo alternativo a la jaula de aplique.	33
Figura 8. Esquema del dispositivo de crianza individual alternativo a la jaula de aplique	34
Figura 9. Dispositivo para medir la dureza de las hojas	44
Figura 10. Hembra áptera de <i>Rhopalosiphum padi</i> (L.).....	54
Figura 11. Curvas de crecimiento teóricas de <i>Rhopalosiphum padi</i> sobre doce cultivares de trigo a partir de una hembra partenogenética.	60
Figura 12. Tasa de supervivencia específica por edades (l_x) y fecundidad (m_x) de <i>Rhopalosiphum padi</i> criado sobre diferentes cultivares de trigo.....	64
Figura 13. Plano principal del Análisis de Componentes Principales de <i>R. padi</i>	69
Figura 14. Imagen de adulto y ninfas de <i>Schizaphis graminum</i> (Rond.)	77
Figura 15. Curvas de crecimiento teóricas de <i>Schizaphis graminum</i> sobre doce cultivares de trigo a partir de una hembra partenogenética.....	83
Figura 16. Tasa de supervivencia específica por edades (l_x) y fecundidad (m_x) de <i>Schizaphis graminum</i> criado sobre diferentes cultivares de trigo.....	87
Figura 17. Plano principal del Análisis de Componentes Principales de <i>S. graminum</i> ...	92
Figura 18. Imagen de adulto y ninfa de <i>Sipha maydis</i> (Pass.)	101
Figura 19. Curvas de crecimiento teóricas de <i>Sipha maydis</i> sobre doce cultivares de trigo a partir de una hembra partenogenética.	106
Figura 20. Tasa de supervivencia específica por edades (l_x) y fecundidad (m_x) de <i>Sipha maydis</i> criado sobre diferentes cultivares de trigo.....	110
Figura 21. Plano principal del Análisis de Componentes Principales de <i>S. maydis</i>	115
Figura 22. Hoja de trigo	126

Figura 23. Indumento de la superficie foliar de trigo.....	127
Figura 24. Orientación de los tricomas respecto de la superficie foliar adaxial de BIOINTA 3006	128
Figura 25. Tricomas en la superficie foliar adaxial de los 12 cultivares (MEB)	130
Figura 26. Tricomas en la superficie foliar abaxial de los 12 cultivares (MEB)	131
Figura 27. Frecuencias relativas de la longitud de los tricomas en la cara adaxial en hojas de 12 cultivares de trigo.	134
Figura 28. Frecuencia relativa de la longitud de los tricomas en la cara abaxial en hojas de 12 cultivares de trigo.....	136
Figura 29. Improntas de 1 mm ² de la cara adaxial de la porción media de las hojas de los 12 cultivares (MO)	139
Figura 30. Improntas de 1 mm ² de la cara abaxial de la porción media de las hojas de los 12 cultivares (MO)	140
Figura 31. Aguijones en el margen foliar de los 12 cultivares (MEB).....	141
Figura 32. Ceras en la superficie foliar adaxial de los 12 cultivares (MEB)	144
Figura 33. Ceras en la superficie foliar abaxial de los 12 cultivares (MEB)	145
Figura 34. Ceras sobre la superficie de los tricomas presentes en la cara adaxial de las hojas de los 12 cultivares (MEB)	146
Figura 35. Ceras sobre sobre la superficie de los tricomas presentes en la cara abaxial de las hojas de los 12 cultivares (MEB)	147
Figura 36. Detalle de cristaloides y estructura de las ceras sobre la superficie foliar de algunos cultivares (MEB).....	148

INTRODUCCIÓN GENERAL

Problemas de la agricultura y aspectos generales acerca del Manejo Integrado de Plagas (MIP)

En los comienzos de la agricultura y en siglos posteriores cuando las poblaciones eran poco numerosas, el aumento de la demanda de alimentos se solucionaba destinando nuevas tierras a la producción agrícola y ganadera (De la Fuente & Suárez, 2008; FAO, 1996). Luego de la Segunda Guerra Mundial en el siglo XX, el abastecimiento de alimentos quedó estancado (FAO, 1948; Welch & Graham, 1999) y el crecimiento de la población en todo el mundo provocó un gran incremento de la presión sobre el suelo agrícola (FAO, 1996).

Entre los años 1960 y 1970, se produjo un fenómeno mundial conocido como la “revolución verde”, que consistió en el aumento de los rendimientos de los principales cereales (arroz, trigo y maíz) como resultado de la incorporación de tecnología a los sistemas productivos (Foley *et al.*, 2005; Matson *et al.*, 1997). La incorporación de variedades de alto rendimiento (principalmente en arroz y trigo), fertilizantes sintéticos, plaguicidas, mecanización e irrigación fueron las tecnologías que permitieron aumentar considerablemente los rendimientos por unidad de superficie (Evenson & Gollin, 2003; Foley *et al.*, 2005; Maredia & Eicher, 1995; Matson *et al.*, 1997).

Como resultado del empleo masivo de estas tecnologías, se llevó a cabo un proceso de eliminación de los mecanismos fundamentales de autorregulación, transformando a los monocultivos en agroecosistemas ecológicamente vulnerables y dependientes de altos niveles de insumos químicos (Altieri & Nicholls, 2000). Asimismo, se comenzaron a detectar una serie de “enfermedades ecológicas” asociadas a la intensificación de la producción agrícola que se pueden agrupar en dos categorías, las enfermedades del ecotopo (erosión, pérdida de fertilidad del suelo, salinización y alcalinización, entre otras) y las enfermedades de la biocenosis, las cuales incluyen pérdida de la agrobiodiversidad y recursos genéticos, eliminación de enemigos naturales, reaparición de plagas, resistencia genética a los plaguicidas y destrucción de los mecanismos de control natural (Altieri & Nicholls, 2000). De esta manera, los costos ambientales (impacto sobre la vida silvestre, polinizadores, enemigos naturales, peces, calidad de agua y suelo) y los costos sociales debido al uso de plaguicidas (envenenamiento de

trabajadores, presencia de residuos tóxicos en los productos alimenticios), fueron muy elevados (Aktar *et al.*, 2009; Damalas, 2009; Devine *et al.*, 2008; Pimentel *et al.*, 1993).

Resultó necesario entonces incorporar a los sistemas productivos un conjunto de medidas sustentables. Para el control de plagas en particular, Stern *et al.* (1959) definieron el **Control Integrado** como un método que combina e integra el control biológico con el químico. La FAO adoptó la siguiente definición de **Control Integrado de Plagas**: “sistema de manejo de plagas que, en el contexto de la asociación entre el ambiente y la dinámica poblacional de las especies plaga, utiliza todas las técnicas y métodos adecuados de manera compatible y mantiene a las poblaciones plaga en niveles inferiores a los que causan daños económicos” (FAO, 1967). Si bien en el Control Integrado de Plagas se mantiene un enfoque integral de los distintos métodos de control, no se tiene en cuenta el impacto ambiental que producen. Sobre esta base, la *National Academy of Sciences* de los Estados Unidos (NAS) definió el **Manejo Integrado de Plagas (MIP)** como un sistema en el cual todas las técnicas disponibles deben ser evaluadas y consideradas en un programa unificado para manejar las poblaciones de plagas de manera tal que evite el daño económico y se minimicen los efectos secundarios en el ambiente (NAS, 1969). La finalidad del MIP es alcanzar resultados favorables desde puntos de vista muy diversos como el económico, social, ecológico, agronómico, cultural y ambiental (Zuluaga & Mesa, 2000). El MIP es un sistema dinámico, al igual que el ecosistema en el que se implementa. Se consideran todas las acciones de control disponibles, incluyendo la “no acción”, y evalúa el potencial de interacción entre varias tácticas de control, prácticas culturales, condiciones climáticas, otras plagas y el cultivo a proteger (Flint & Van Den Bosch, 1981; Pedigo & Price, 2006).

Las tácticas disponibles para controlar las plagas son numerosas y están relacionadas con distintas áreas de la ciencia y la tecnología: métodos culturales, mecánicos, físicos, biológicos, químicos, genéticos y regulatorios (Luckmann & Metcalf, 1975). El concepto del MIP se difundió por distintas partes del mundo y se implementó en diversos sistemas productivos, como lo demuestran los exitosos casos presentados por Flint & Van Den Bosch (1981). Entre los principales beneficios de implementar el MIP se pueden mencionar: la reducción en los costos de insumos químicos, la disminución del impacto ambiental, tanto dentro como fuera de los campos agrícolas, y un manejo más efectivo

y sostenible de las plagas (Cook *et al.*, 2007; Dhawan & Peshin, 2009). Numerosos estudios demuestran que al utilizar el MIP en los sistemas productivos se reduce considerablemente la aplicación de insecticidas (Dhaliwal *et al.*, 2004; Hassan & Bakshi, 2005; Matteson *et al.*, 1994; Yorobe *et al.*, 2011).

La resistencia en plantas

La **resistencia** en plantas es una herramienta valiosa en el MIP (Harvey & Hackerott, 1956; Painter, 1951; Russell, 1978; Smith, 1989, 2004) debido a que es una opción segura para el medio ambiente y compatible con otras tácticas de manejo (Dhawan & Peshin, 2009).

La resistencia puede ser definida como la cantidad relativa de características heredables que determinan el grado de daño provocado por el insecto (Painter, 1951). El concepto de resistencia implica la capacidad de una planta de evitar, tolerar o recuperarse de los daños producidos por algún organismo (Kogan, 1975), por el contrario, la **susceptibilidad** se refiere a la incapacidad de una planta para defenderse (Dickison, 2000). La variación genética de las plantas determina que los distintos genotipos sean resistentes o susceptibles al ataque de las plagas (Howe & Westley, 1988). La resistencia de una variedad es, por lo tanto, casi siempre relativa, lo que significa que puede ser definida sólo cuando es comparada con otras variedades con distinta susceptibilidad (Painter, 1951).

Painter (1951) definió tres modalidades de resistencia: la **antibiosis**, es el mecanismo por el cual las plantas afectan el crecimiento, desarrollo, reproducción o supervivencia de los insectos, la **no preferencia** (más tarde renombrada como **antixenosis** por Kogan & Ortman (1978) denota un grupo de caracteres y de respuestas de los insectos que conducen a reducir la oviposición o colonización sobre la planta y, por último, la **tolerancia**, en que la planta se mantiene con daños reducidos comparados con plantas susceptibles infestadas con la misma densidad de insectos. Asimismo, una de las modalidades o la combinación de alguna de ellas está presente en la mayoría de los casos de resistencia (Painter, 1951). Entre las características deseables de las plantas resistentes, desde el punto de vista ecológico, se encuentran la especificidad, la

persistencia, la armonía con el ambiente y la compatibilidad con otras tácticas del MIP (Kogan, 1975).

Generalmente, la resistencia deriva de ciertas características químicas y/o físicas de las plantas que afectan el comportamiento y/o el metabolismo de los insectos (Kogan, 1975), entre ellos los áfidos (Acreman & Dixon, 1986; Le Roux *et al.*, 2008) tanto a nivel individual como poblacional (Awmack & Leather, 2002). Entre las características químicas se encuentran los **aleloquímicos** (compuestos tóxicos, repelentes, poco palatables o indigeribles). Por ejemplo, existe una correlación positiva entre la variación en la concentración de aminoácidos en la savia de cebada y avena y la fecundidad del áfido *Rhopalosiphum padi* (L.) (Weibull, 1987) o el efecto negativo de los ácidos hidroxámicos de las plantas en la biología de los insectos fitófagos que las consumen (Givovich *et al.*, 1994; Niemeyer, 1988). En contraposición, algunos áfidos son capaces de detoxificar determinadas sustancias (Jolivet, 1998). También influye el bajo contenido nutricional o de humedad en los tejidos (CSIRO, 1991; Trigo *et al.*, 2012). Así, el crecimiento de las larvas de siete especies de lepidópteros disminuye (Feeny, 1975) o es más lento con la disminución del contenido de agua o, lo que es lo mismo, con el aumento de la proporción de materia seca de plantas de varias familias de las que se alimentan (Scriber, 1977). Entre las características físicas se pueden mencionar la presencia de determinadas sustancias (ceras) en el indumento o en el interior de los órganos (sílice, lignina, cristales de oxalato de calcio) y la dureza (Weis & Berenbaum, 1989). Las ceras pueden impedir o dificultar el desplazamiento de los insectos caminadores sobre las superficies aéreas de las plantas. El grado de contaminación de los pretarsos de un mívrido fue mayor después de caminar sobre hojas con 60-90 % de cobertura con ceras en comparación con hojas pubescentes (Voigt *et al.*, 2007). Por otra parte, las ceras no solamente pueden constituir un impedimento físico, ya que, en al menos la mitad de las angiospermas, contienen compuestos secundarios que pueden ser repelentes, entre otros efectos poco estudiados, como los de *Sorghum* sp, que le resultan desagradables a la langosta (*Locusta migratoria* L.) (Harborne, 1997).

La diferencia en las características del indumento entre cultivares puede hacerlos resistentes o susceptibles frente a las plagas (Doss *et al.*, 1988; Howe & Westley, 1988; Schoener, 1987, 1988), de tal manera que hieren o inmovilizan al insecto, entorpecen

su desplazamiento e impiden o dificultan la perforación de los tejidos mediante, por ejemplo, la obstrucción de las piezas bucales (CSIRO, 1991; Marquis, 2012; Weis & Berenbaum, 1989). También la presencia de tricomas perjudica a los insectos (Howe & Westley, 1988); los porotos cultivados (*Phaseolus sp.*) poseen tricomas uncinados que lastiman a los tisanópteros (CSIRO, 1991) y los de algunas variedades atrapan o molestan a los áfidos (Jolivet, 1998; Van Emden, 1980). Además de la forma de los tricomas, otros factores relevantes son la densidad (Gilbert, 1971) y la orientación (Van Emden, 1980). Las hembras del coleóptero *Oulema melanopus* (L.) evitan oviponer en hojas pubescentes de trigo ya que causan una alta mortalidad de las larvas del primer estadio (Schillinger & Gallun, 1968). Las variedades de soja con una densa pubescencia provocan una menor frecuencia de picado de los áfidos *Myzus persicae* (Sulzer), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) y *Aphis citricola* Van der Goot y, en consecuencia, ocasionan una menor dispersión del virus del mosaico de la soja en el cultivo (Gunasinghe *et al.*, 1988). Sin embargo, en algunos casos los insectos pueden usar los tricomas para asirse (CSIRO, 1991) aunque las diferencias en la pubescencia entre entidades infraespecíficas no implican diferencias en el ataque (Ojeda *et al.*, 2017) y la utilidad como defensas dependerá de la habilidad para sortearlas y/o de las características morfológicas propias de cada taxón de insectos (Cardoso, 2008; Kennedy, 1986; Voigt & Gorb, 2010).

La dureza, definida como la fuerza necesaria para producir daño en un espécimen biológico, viene conferida por determinadas características estructurales (Lucas & Pereira, 1990). La resistencia también puede derivar de la combinación de caracteres químicos y físicos como, por ejemplo, los tricomas glandulares secretores de sustancias pegajosas (Jolivet, 1998), de hormonas juveniles o antijuveniles que afectan el desarrollo de los insectos (Dickison, 2000) o de feromonas de alarma, como las producidas por la papa silvestre *Solanum berthaultii* Hawkes, que interrumpen la alimentación de los áfidos (Harborne, 1997). Si bien se conoce que distintos tipos de defensas pueden coexistir en una misma especie, el entendimiento de las defensas físicas de las plantas todavía es pobre (Hanley *et al.*, 2007).

Dentro de las características químicas de las que deriva la resistencia, la antibiosis está asociada a la composición cualitativa y cuantitativa de los componentes nutricionales y aleloquímicos (Leszczynski *et al.*, 1989) así como también a los componentes

estructurales que poseen los hospedadores (Dickison, 2000). Respecto del trigo, los ácidos hidroxámicos, algunos aminoácidos, fenoles y alcaloides indólicos son componentes de los cultivares resistentes que tienen un efecto negativo en diferentes parámetros poblacionales de ciertos pulgones (Leszczynski *et al.*, 1989), entre ellos *R. padi* (Eleftherianos *et al.*, 2006; Gianoli *et al.*, 1996; Lamb & Mackay, 1995; Thackray *et al.*, 1990). El trigo posee compuestos que le confieren resistencia contra áfidos y la variación de la cantidad relativa de esos compuestos tiene efecto sobre el grado de resistencia (Corcuera, 1990). En cuanto a los componentes estructurales o las diferentes propiedades morfológicas se conoce que algunos cultivares de trigo con una densa pubescencia en sus hojas tienen un efecto negativo en la preferencia, el establecimiento y la fecundidad de *R. padi* (Roberts & Foster, 1983) y *Sipha flava* (Forbes) (Webster *et al.*, 1994). Por otra parte, los cultivares de trigo con aristas en sus espigas ofrecen mayor resistencia al áfido *Sitobion avenae* (Fabricius) (Acreman & Dixon, 1986). Tanto el contenido nutricional y de agua (Weis & Berenbaum, 1989) como las defensas químicas (Paul Feeny, 1970) y físicas (CSIRO, 1991) pueden variar a lo largo del ciclo de vida de las plantas. En general, los estadios jóvenes son más susceptibles al ataque de los herbívoros, ya que los órganos no han desarrollado al máximo sus defensas estructurales a pesar de que suelen poseer mayor concentración de defensas químicas (Coley, 1983).

Existen distintos grados de resistencia a distintos organismos (Dickison, 2000). Numerosos autores han reportado el efecto que tienen distintos genotipos de plantas sobre la vida de los áfidos (Laamari *et al.*, 2008; Mottaghinia *et al.*, 2011; Sotherton & Van Emden, 1982; Tazerouni *et al.*, 2016). El impacto que la antibiosis tiene sobre el desempeño biológico de una plaga determinada se refleja en los valores de distintos parámetros (Trichilo & Leigh, 1985) que se obtienen a partir de la construcción de una tabla de vida (Southwood & Henderson, 2000).

Las tablas de vida describen detalladamente cómo ocurre la mortalidad específica por edades en una población, permitiendo la estimación de estadísticos vitales y parámetros poblacionales de utilidad en el desarrollo de estrategias de control (Rabinovich, 1980; Southwood & Henderson, 2000), como por ejemplo la resistencia genética (Trichilo & Leigh, 1985). La comparación de los parámetros que se obtienen de las tablas de vida

permite el hallazgo de entidades resistentes (Le Roux *et al.*, 2008), especialmente por antibiosis (Goldasteh *et al.*, 2012; Hafiz, 2006; La Rossa *et al.*, 2005; Ricci *et al.*, 1999; Vasicek *et al.*, 2004) y algunas por tolerancia (Alabi *et al.*, 2004).

El estudio del nivel de resistencia o susceptibilidad de un determinado genotipo hacia una plaga también es posible abordarlo a través de la obtención de sus tasas de desarrollo (Hesler, 2005; Sauge *et al.*, 1998). Sin embargo, es fundamental el uso de otras herramientas como los parámetros demográficos, especialmente la r_m , (Birch, 1948), debido a que tiene una relación muy estrecha con la calidad del alimento y la temperatura (Acreman & Dixon, 1989). Por esta razón la r_m es utilizada como base para establecer niveles de resistencia o susceptibilidad (Doryanizadeh *et al.*, 2016; Hossein, 2010; Hutchison & Hogg, 1985; Kindler *et al.*, 2004).

El cultivo de trigo: aspectos generales

El trigo *Triticum aestivum* L. es una planta perteneciente a la División Magnoliophyta; Clase Liliopsida; Orden Cyperales; Familia Poaceae (Missouri Botanical Garden, 2019). Es una especie poliploide originada a partir de progenitores diploides y tetraploides que fueron domesticados en el centro-este y sudeste de Turquía hace unos 10.000 años (Dubcovsky & Dvorak, 2007; Heun *et al.*, 1997; Luo *et al.*, 2007; Ozkan *et al.*, 2005; Shewry, 2009). Ha sido la base alimenticia de numerosas civilizaciones de Europa, Oeste de Asia y Norte de África por más de 8000 años (Curtis, 2002). Actualmente, se cultiva por todo el planeta, aunque con mayor éxito en latitudes entre los 30-60° N y los 27-40° S (Kent & Evers, 1994).

El trigo es uno de los cereales más cultivados en todo el mundo, con una producción de 759,4 millones de t en el año 2017 (FAO, 2019) que ocupa el 22% de la superficie total cultivable (Leff *et al.*, 2004). Argentina, con un área sembrada de trigo de 6,6 millones de ha y una producción de 18,8 millones de t en la campaña 2019-2020, se posiciona entre los principales países productores. El rendimiento del cultivo a nivel nacional fue de 29,2 qq/ha en la campaña 2019/20 (Bolsa de Cereales de Buenos Aires, 2020). La producción de trigo en nuestro país ocupa el tercer lugar en importancia después de la

soja y el maíz, teniendo en cuenta el volumen y el área destinada a la siembra (Bolsa de Cereales de Buenos Aires, 2018, 2019b, 2019a; Cuniberti, 2017).

En la Argentina la producción de trigo se divide en 7 subregiones de norte a sur de acuerdo a las condiciones agroecológicas: I, IIN, IIS, III, IV, VN, VS, y las regiones del NEA y NOA (Cuniberti, 2017) (Figura 1). Las subregiones IIS, IIN, IV y VS aportan más del 70% a la producción nacional (Cuniberti, 2017). La siembra de trigo en la Argentina comienza en los meses de mayo-junio en el norte y finaliza en el mes de agosto en el sudeste de la provincia de Buenos Aires. La cosecha comienza a finales de octubre en el norte y culmina en febrero en el sur de la provincia de Buenos Aires (Cuniberti, 2017).

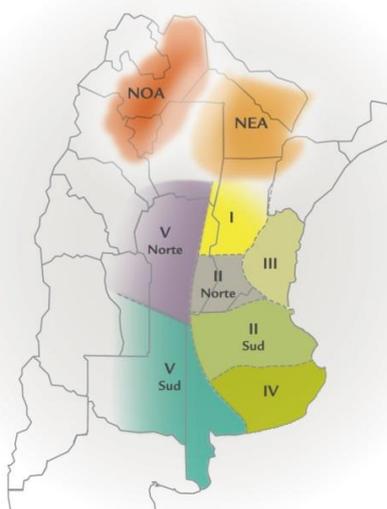


Figura 1. Regiones trigueras de la Argentina. Fuente: www.trigoargentino.com.ar

Es típicamente un cultivo de invierno que se puede llevar a cabo en una amplia variedad de condiciones: desde ambientes secos a húmedos, desde los 250 a 1750 mm de precipitación anual, fríos a cálidos (desde los 3 a los 32°C) y en suelos preferentemente franco arcillosos (Acevedo *et al.*, 2002; Kent & Evers, 1994). La adaptación del trigo a la amplia variedad de ambientes es posible gracias a los mecanismos genéticos que gobiernan las respuestas de la planta a los factores ambientales (Anderson & Garlinge, 2000). La interacción entre la genética y factores ambientales como la temperatura y el fotoperíodo determinan la duración del ciclo de vida (Anderson & Garlinge, 2000), así como la duración relativa de los distintos estadios fenológicos (Fischer, 2011; Slafer *et al.*, 2006).

Los distintos estados que atraviesa el cultivo pueden ser descritos por distintas escalas. La más utilizada es la escala de Zadoks (Zadoks *et al.*, 1974), que utiliza un código numérico (de 0 a 9) para identificar los estados morfológicos externos (Tabla 1). Un segundo código numérico que también va de 0 a 9 indica la subfase, es decir, el grado de desarrollo de la fase principal.

Tabla 1. Estados fenológicos del trigo según la escala de Zadoks (Zadoks *et al.*, 1974).

Código	Descripción
0	Germinación
1	Crecimiento de la plántula
2	Macollaje
3	Elongación del tallo
4	Preemergencia floral
5	Emergencia de inflorescencia
6	Antesis
7	Grano lechoso
8	Grano pastoso
9	Madurez

La temperatura es el principal factor ambiental que controla el desarrollo de las plantas de trigo. El incremento de la temperatura puede adelantar el inicio de la floración, desde los 0°C (Fischer, 2011) a los 30°C, duplicando su tasa de desarrollo cada 10°C de incremento (Anderson & Garlinge, 2000). En algunos cultivares no hay desarrollo o éste se detiene hasta que las semillas o las plantas no son expuestas a un período de bajas temperaturas. A esta respuesta se la conoce como **vernalización** (Anderson & Garlinge, 2000). La vernalización es el requerimiento de bajas temperaturas de los cultivares sensibles a este factor por un lapso de tiempo a partir de la imbibición de la semilla, que reduce la duración de la fase vegetativa adelantando la iniciación de la fase floral (Hopkins & Hüner, 2009; Slafer *et al.*, 2006). No todos los genotipos responden de igual manera a la vernalización, por lo que se pueden diferenciar dos tipos de trigo (Flood & Halloran, 1986). Por un lado, se encuentran los trigos invernales que tienen una fuerte respuesta a las temperaturas vernalizantes y requieren de un cierto tiempo de exposición al frío para alcanzar la máxima tasa de desarrollo hacia la iniciación floral; y por otro lado se encuentran los trigos primaverales que tienen una baja o nula respuesta y que son los que se utilizan comúnmente en nuestro país (González *et al.*, 2002; Miralles

et al., 2006; Slafer *et al.*, 2006). No todas las etapas son sensibles a este factor, en aquellos cultivares con requerimiento de vernalización, si la exposición al frío se interrumpe, el proceso de incremento en la tasa de desarrollo puede revertirse (Chujo, 1966; Miralles *et al.*, 2006). Otro punto a considerar es que las diferentes temperaturas tienen distintos efectos sobre la vernalización. De esta manera se pueden distinguir una temperatura óptima (para que la vernalización se produzca), temperaturas por encima y por debajo del óptimo (que tienen un efecto menor) y una temperatura mínima y otra máxima (a partir de las cuales el efecto se hace nulo) (Miralles *et al.*, 2006). Cuando las plantas están expuestas a temperaturas óptimas requieren menor cantidad de días de exposición para saturar la respuesta vernalizante (Miralles *et al.*, 2006). A pesar de la gran variedad de genotipos, se suele asumir que para los trigos primaverales son suficientes entre dos a tres semanas de exposición a temperaturas inferiores a 5 °C (Miralles *et al.*, 2006).

En relación al fotoperíodo, el trigo es una planta de día largo, por lo que su tasa de desarrollo se acelera con fotoperíodos más largos que un umbral específico (Hopkins & Hüner, 2009; Slafer *et al.*, 2004). La sensibilidad al fotoperíodo varía ampliamente según el cultivar (Anderson & Garlinge, 2000; Major, 1980; Gustavo A. Slafer & Rawson, 1996).

Los áfidos

Importancia agronómica como plagas

Los áfidos son insectos pertenecientes al Orden Hemiptera; Suborden Sternorrhyncha (Hidalgo Pérez *et al.*, 2015). Los Sternorrhyncha se dividen a su vez, en cuatro superfamilias: Aleyrodoidea (moscas blancas), Aphidoidea (áfidos o pulgones), Coccoidea (cochinillas) y Psylloidea (psílidos) (Blackman & Eastop, 2007). Históricamente, los Sternorrhyncha se agrupaban con los Auchenorrhyncha dentro de los Homópteros, pero las evidencias obtenidas en trabajos moleculares y morfológicos demostraron que estos grupos son parafiléticos (Blackman & Eastop, 2007; von Dohlen & Moran, 1995). La superfamilia Aphidoidea está compuesta por tres familias: Adelgidae, Phylloxeridae y Aphididae (Blackman & Eastop, 2007). Casi todas las especies de áfidos conocidas son fitófagas (Klingauf, 1987), aunque recientemente se ha

encontrado que la especie *Paracletus cimiciformis* von Heyden posee un morfo que establece una relación de mimetismo agresivo picando y succionando la hemolinfa de las larvas de una especie de hormiga del género *Tretramorium* (Salazar *et al.*, 2015). Si bien se considera que los áfidos se alimentan del contenido del floema, hay evidencia de la ingesta en el xilema como una forma de mantener la hidratación (Spiller *et al.*, 1990; Tjallingii, 1994).

De las aproximadamente 4700 especies de áfidos descritas (Remaudière & Remaudière, 1997), sólo alrededor de 100 tienen relevancia agronómica por causar importantes pérdidas económicas en los cultivos (Blackman & Eastop, 2007; Wellings *et al.*, 1989). En nuestro país se encuentran citadas más de 230 especies de áfidos (Ortego *et al.*, 2004) y entre ellas se destacan por su impacto sobre el cultivo de trigo *Schizaphis graminum* Rondani, el “pulgón verde de los cereales”, *Rhopalosiphum padi* L., el “pulgón de la avena”, ambos presentes desde hace varias décadas, y *Sipha maydis* (Pass.), el “pulgón negro de los cereales”, de más reciente introducción en la Argentina (Delfino, 2002; Ortego & Difabio, 2002; Saluso, 2003, 2004). Estas tres especies, además de ser plaga del trigo, pueden hospedarse, durante todo o una parte de su ciclo de vida, en Poáceas silvestres (Anstead *et al.*, 2003; Blackman & Eastop, 1985).

Las poblaciones de pulgones están influidas fuertemente por factores meteorológicos. En años con clima seco las poblaciones del “pulgón amarillo de los cereales” (*Metopolophium dirhodum* Walk.) se incrementaron, haciendo necesario en muchos casos la aplicación de medidas de control, mientras que, en años con precipitaciones intensas, disminuyeron (Lecuona & Frutos, 1983). Algunas especies como *S. graminum*, pueden generar una merma del rendimiento de hasta un 60% según las condiciones climáticas y de cultivo (Suárez *et al.*, 2010).

Las pérdidas pueden ser generadas por dos tipos de daño, los directos y/o los indirectos (Quisenberry & Ni, 2007). Los daños directos se producen por la incorporación de saliva tóxica y la extracción de grandes cantidades de fotosintatos al perforar los tejidos de las plantas provocando clorosis, manchas y muerte de hojas (Esau & Betucci, 1966). Los daños indirectos son producidos por la transmisión de virus fitopatógenos y por la aparición de “fumagina”, nombre que recibe el conjunto de micelios negros de un grupo de hongos saprófitos que viven sobre las gotas azucaradas excretadas por los áfidos al

alimentarse. Esa capa de micelios negros reduce la tasa de fotosíntesis al expandirse sobre la superficie de las hojas (Agrios, 2007; Chomnunti *et al.*, 2014; Esau & Betucci, 1966; Larsson, 2005; Prescott *et al.*, 1986). Sin embargo, los daños indirectos más significativos son los ocasionados por los virus fitopatógenos de los cuales los áfidos pueden destacarse como los vectores (Fabre *et al.*, 2003) más importantes entre los Sternorrhyncha (Pettersson *et al.*, 2007). La estructura del aparato bucal, el modo de alimentarse, el comportamiento alimenticio, la selección del hospedador, el ciclo biológico y la tasa de reproducción son factores determinantes en la dispersión de virus (Astier *et al.*, 2007; Döring, 2014; Katis *et al.*, 2007).

La presencia de áfidos en los cultivos puede generar importantes pérdidas económicas. A pesar de que el daño directo que producen los pulgones puede ser menor al producido por otros insectos succionadores (Davidson, 1923; Horne & Lefroy, 1915; West, 1946) y masticadores (Pollard, 1973), la alimentación de una cantidad considerable de áfidos puede impedir el crecimiento de las plantas (Dixon, 1971a y b; Ortman & Painter, 1960; Van Emden *et al.*, 1969). Por ejemplo, en un cultivo de trigo con un potencial de rendimiento de 30 qq/ha, dependiendo del estado de desarrollo de las plantas y del grado de infestación, los pulgones pueden generar una merma en la producción superior al 30 % por daños directos (Anderson & Garlinge, 2000).

Características morfológicas

Los áfidos miden entre 1,5 y 3,5 mm de longitud y tienen un aparato bucal picador succionador característico, con mandíbulas y maxilas modificadas que forman parte de un rostro o probóscide (Gullan & Cranston, 2005). Son opistognatos, es decir que la base del aparato bucal se encuentra entre las coxas delanteras y el resto de la probóscide reposa a lo largo de la superficie ventral del cuerpo (Blackman & Eastop, 1985; Gullan & Cranston, 2005). Algunas de las características morfológicas más importantes que distinguen a la familia Aphididae es la presencia de sifones o cornículos (proyecciones en el dorso del abdomen) en la mayoría de las especies, antenas 5-6 segmentadas compuestas por dos segmentos basales distintos y el último segmento llamado flagelum compuesto por una base y un proceso terminal, tarsos bisegmentados y la cauda (Blackman & Eastop, 2007) (Figura 2).

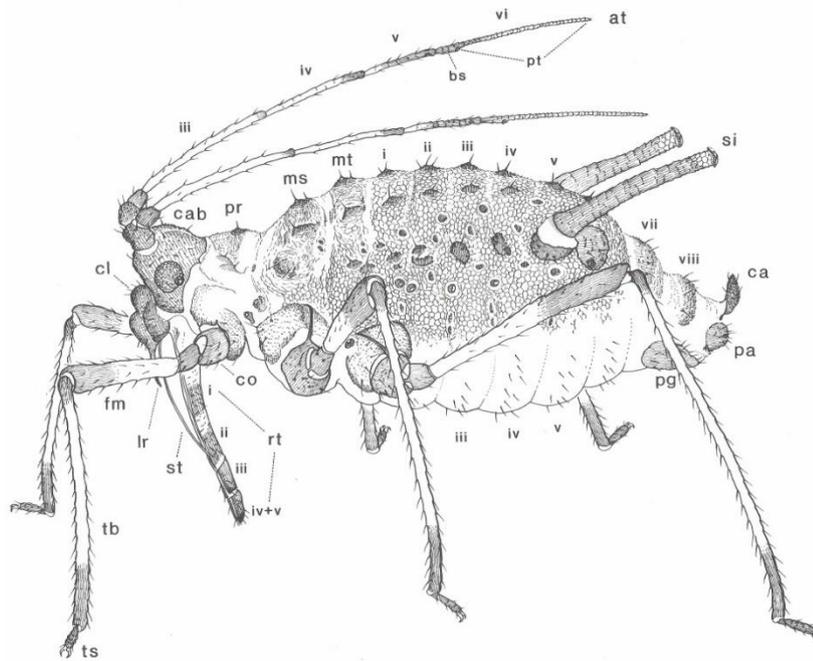


Figura 2. Vista lateral de una hembra áptera vivípara. Abreviaturas: at, antena; b, base; ca, cauda; cab, cabeza; cl, clípeo; co, coxa; fm, femur; lr, labro; ms, mesotórax; mt, metatórax; pg, placa genital; pl, placa anal; pr, protórax; pt, proceso terminal; rt, rostro; si, sifón; st, estiletes; tb, tibia; ts, tarso; los números romanos indican los segmentos. Adaptado de Miyazaki (1987).

El rostro o probóscide está compuesto por el labium, que forma un estuche acanalado dorsalmente por el que pasan dos pares de estiletes. Los estiletes mandibulares forman el par exterior y los maxilares el par interior (Figura 3) (Miyazaki, 1987). Los estiletes maxilares se van afinando hacia el ápice y están acanalados a lo largo de su cara interna; el canal se divide en dos surcos paralelos por medio de una cresta longitudinal que recorre la cara interna del estilete, determinando dos tubos muy finos. El tubo ventral es el canal salival por donde se descarga la saliva y el tubo dorsal es el canal alimenticio que se comunica con la bomba succionadora (Richards & Davies, 1984).

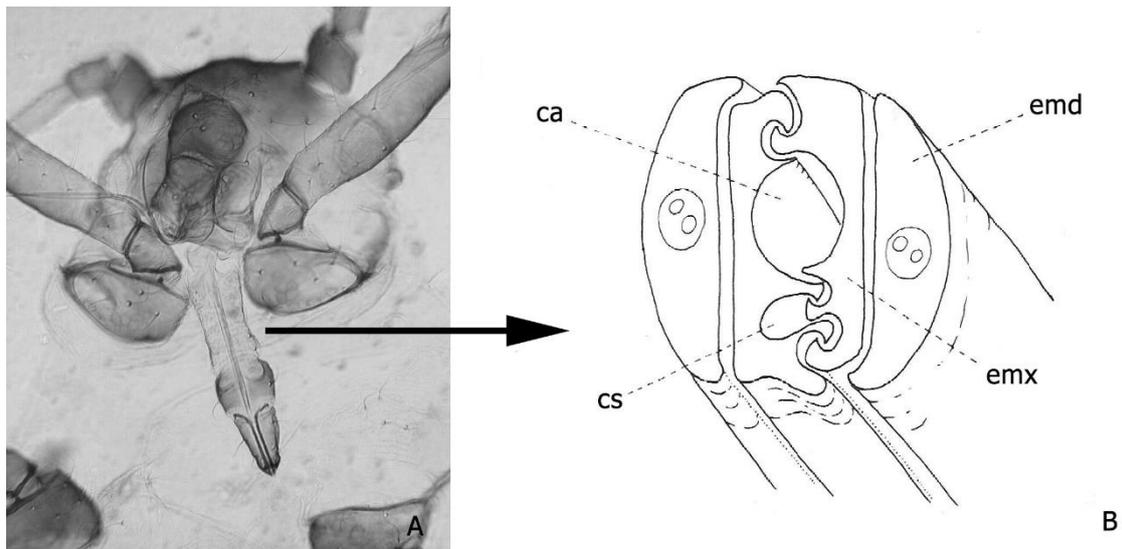


Figura 3. Rostro de *Rhopalosiphum padi*. A. Aspecto general visto al microscopio óptico. Original. B. Corte transversal. CS: Canal Salival; CA: canal alimenticio; EMX: estilete maxilar; EMD: estilete mandibular. Adaptado de Miyazaki (1987).

Ciclo biológico

Existen características distintivas del ciclo biológico de estos insectos que lo hacen muy variado y complejo. Está dividido en distintas etapas, cada una caracterizada por uno o más **morfos** con una función específica (Williams & Dixon, 2007). El término morfo hace referencia al fenotipo de un individuo de una especie que morfológicamente y/o reproductivamente, se distingue de otro fenotipo de la misma especie (Hille Ris Lambers, 1966). La producción de numerosos morfos es común entre los áfidos, tanto en adultos como en ninfas (Miyazaki, 1987), y es llamada polimorfismo si el control es genético o polifenismo si el control es ambiental (Braendle *et al.*, 2006; Brisson, 2010; Moran, 1992; Müller *et al.*, 2001; Ogawa & Miura, 2014; Simpson *et al.*, 2011). Si bien se planteó esta distinción entre los autores, los distintos fenotipos son el resultado de la interacción entre la genética y el ambiente (Brisson, 2010). Incluso algunos, como Vereschagina & Gandrabur (2014), utilizan el término polimorfismo para referirse a los factores del medio que influyen y estimulan la producción de diversos morfos.

Se puede considerar al polimorfismo o polifenismo con relación a dos fenómenos del ciclo de vida de los áfidos. Por un lado, la alternancia de generaciones sexuales y partenogénicas y por otro, la alternancia estacional en las plantas hospedadoras (Miyazaki, 1987). El fenómeno conocido como **holociclo**, se da en aquellas especies con

partenogénesis cíclica, es decir, con alternancia de una fase de reproducción sexual y otra de reproducción partenogenética. En las especies que han perdido la fase de reproducción sexual y sólo se reproducen por partenogénesis, el fenómeno se conoce como **anholociclo** (Blackman & Eastop, 1985; Williams & Dixon, 2007) (Figura 4). La alternancia en el ciclo reproductivo parece ser una característica primitiva de los Aphidoidea, aunque los varios tipos de holociclo ya sean anuales o bienales, pudieron haber evolucionado independientemente en los distintos grandes grupos dentro de la superfamilia (Blackman & Eastop, 1985). Otra característica importante de los áfidos es que tienen ciclos de vida distintos según cómo utilizan a sus hospedadores. De esta manera, los pulgones pueden ser **heteroicos**, cuando tienen alternancia de hospedadores o **monoicos** cuando cumplen todo el ciclo en una misma planta o sobre individuos de la misma especie de plantas (Richards & Davies, 1984; Williams & Dixon, 2007).

La partenogénesis, combinada con la viviparidad, permitió a los áfidos desarrollar **generaciones telescópicas**, en las que los individuos comienzan a desarrollarse en los óvulos de las madres que todavía no alcanzaron el estado adulto o incluso dentro de embriones (Blackman & Eastop, 1985; Dixon, 1998). Esto redujo notablemente el tiempo entre generaciones e hizo más eficiente el aprovechamiento de los recursos en períodos de rápido crecimiento de las plantas (Blackman & Eastop, 2007).

Un típico holociclo heteroico (Figura 4, A) parte de un huevo de invierno, que está fecundado y pasa otoño e invierno adherido a la corteza del hospedador primario, generalmente arbóreo. Al llegar la primavera, de este huevo nace una hembra **fundadora o fundatrix** que originará una nueva colonia de áfidos. La hembra fundadora es típicamente áptera, partenogenética y vivípara (Miyazaki, 1987). A la generación de fundadoras les siguen hembras **fundatrigenias** (ápteras o aladas), también partenogenéticas y vivíparas. Todos estos individuos viven en el hospedador primario. Luego de dos, tres o más generaciones de **fundatrigenias** aparecen las **migrantes** (hembras aladas, partenogenéticas y vivíparas). Se desarrollan sobre el hospedador primario y luego vuelan hacia el hospedador secundario. En el hospedador secundario se desarrollan las **alienícolas o virginóparas** (Hille Ris Lambers, 1966) (hembras ápteras o aladas, partenogenéticas y vivíparas), que se mantienen en el hospedador secundario

por varias generaciones. El término **virginóparas** es también utilizado para nombrar a las hembras vivíparas partenogenéticas que producen a otras hembras de igual condición, pero se excluyen del término a las **fundatrices** porque poseen características morfológicas y biológicas distintivas (Miyazaki, 1987). Las **sexúparas** son las hembras partenogenéticas vivíparas aladas que migran del hospedador secundario al primario a finales del verano, terminando con las formas **alienícolas** y dando origen a las **sexuales**. Las formas sexuales por lo general aparecen sólo una vez y constan de machos y hembras ovíparas. Se reproducen sexualmente y los huevos son depositados en el hospedador primario para pasar el invierno (Richards & Davies, 1984).

Las especies que son o se comportan como anholocíclicas (Figura 4.A) sólo producen virginóparas ápteras o aladas en zonas templadas, (Miyazaki, 1987), aunque bajo condiciones ambientales adversas pueden aparecer morfos sexuales (Blackman & Eastop, 1985; Sandrock *et al.*, 2011) (Figura 4.B). Muchas de las especies que actualmente completan el ciclo de vida sobre plantas herbáceas, probablemente han evolucionado de especies heteroicas que han perdido su hospedador primario (Blackman & Eastop, 1985).

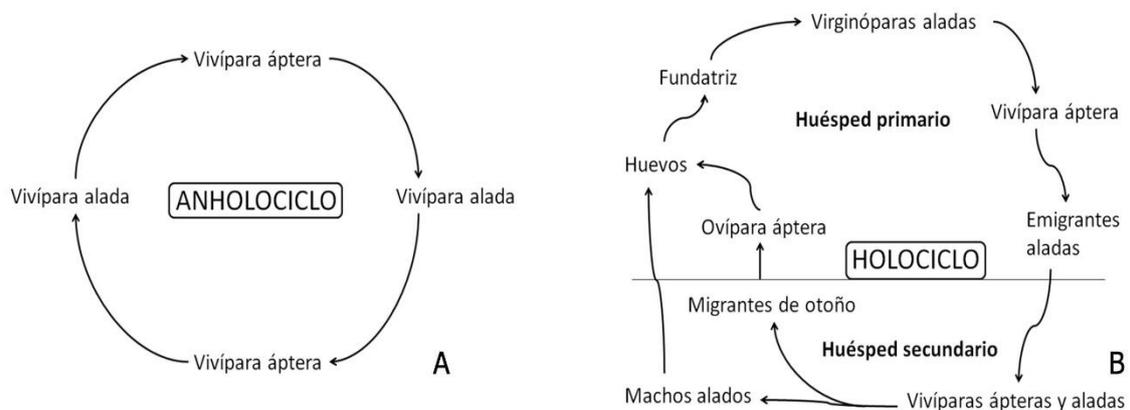


Figura 4. Esquemas de los dos ciclos biológicos típicos. A, Anholociclo; B, Holociclo heteroico. Adaptado de Agarwala (2007).

Producción de morfos: factores desencadenantes

Los áfidos producen los distintos morfos al pasar de una etapa a otra en el ciclo de vida en respuesta a señales ambientales o genéticas, escapando a condiciones desfavorables del ambiente (Williams & Dixon, 2007). La producción de formas sexuales en la mayoría

de las especies holocíclicas está relacionada con el acortamiento del fotoperíodo y la disminución de la temperatura (Kawada, 1987; Simpson *et al.*, 2011) o cuando se produce un cambio nutricional de su hospedador, como en *Dysaphis devectora* (Walker) (Forrest, 1970). Sin embargo, algunas especies producen formas sexuales cada cierto tiempo, sin importar el fotoperíodo o el termoperíodo (Kawada, 1987). Por otra parte, las hembras partenogenéticas exhiben dimorfismo alar. La producción de hembras partenogenéticas aladas o ápteras es inducida por diversas condiciones en el ambiente (Brisson, 2010) y puede ser controlada a través de la madre (control pre-natal), por la ninfa (control post-natal) o por ambas (Müller *et al.*, 2001). La inducción a la producción de hembras aladas o ápteras está relacionada principalmente con la densidad poblacional y con el nivel nutricional del hospedador (Braendle *et al.*, 2006). Cuando se produce un aumento en la densidad poblacional, el mayor contacto entre individuos estimula la producción de hembras aladas (Braendle *et al.*, 2006; Kawada, 1987). En *R. padi*, tanto la madre como la descendencia responden al aumento en la densidad poblacional aumentando la cantidad de hembras aladas en la población, fenómeno que puede acentuarse con la baja en la calidad nutricional del hospedador (Dixon & Glen, 1971). Numerosos estudios respaldan la idea de que la disminución en la calidad nutricional del hospedador estimula en muchas especies la producción de morfos alados (Williams & Dixon, 2007). Sin embargo, muchas de las señales inductivas interactúan, por lo tanto, no hay una relación del todo clara entre la nutrición y la inducción de la formación de aladas (Müller *et al.*, 2001).

Los parasitoides pueden inhibir la producción de morfos alados (Christiansen-Weniger & Hardie, 2000; Shu-sheng & Hughes, 1984), mientras que el ataque de ciertos coleópteros predadores pueden aumentarla (Williams & Dixon, 2007). Por otra parte, la presencia de patógenos en las plantas puede inducir la producción de hembras aladas (Gildow, 1983; Montllor & Gildow, 1986), lo que podría facilitar la dispersión del patógeno (Williams & Dixon, 2007). Las hormigas son otro factor que influye en la producción de aladas. A través de la remoción de la mielcilla, mejoran la limpieza de la colonia y reducen el crecimiento de hongos, lo que inhibe la producción de morfos alados (Williams & Dixon, 2007).

Relación de los morfos y los ciclos biológicos con la agricultura

El ciclo de vida de los áfidos guarda relación con el impacto económico que tienen en los cultivos. Las distintas etapas del ciclo se caracterizan por morfos que tienen funciones específicas (reproducción, dispersión, supervivencia) según las condiciones climáticas o nutricionales, favorables o desfavorables. Por ejemplo, las hembras partenogenéticas ápteras son más fértiles que las aladas (Dixon & Wratten, 1971; Wratten, 1977). La alta fertilidad de las hembras ápteras está asociada al nivel de daño directo que una plaga tiene sobre un cultivo. Asimismo, los morfos con una tasa de reproducción más alta tendrán un impacto mayor en los cultivos (Williams & Dixon, 2007).

Los morfos también tienen relación con la dispersión de fitovirus. Por ejemplo, el *Barley Yellow Dwarf Virus* (BYDV) puede ser introducido en el cultivo por formas aladas (Plumb, 1976), pero la mayor dispersión dentro del cultivo se produce por hembras ápteras que se mueven de planta en planta (Dixon, 1998; Kendall & Chinn, 1990; Leclercq-Le Quillec *et al.*, 2000; Williams & Dixon, 2007).

Las especies heteroicas, generalmente, tienen mayor impacto en la agricultura, ya que los hospedadores secundarios suelen ser plantas herbáceas que frecuentemente son cultivos (Dixon, 1971c) y es en esta fase del ciclo que se producen numerosas generaciones partenogenéticas que comúnmente causan daños (Williams & Dixon, 2007). Sin embargo, sólo el 10 % de las especies de áfidos poseen este tipo de ciclo, mientras que la mayoría son monoicas que viven sobre árboles y tienen una baja probabilidad de convertirse en plagas (Williams & Dixon, 2007). Otras especies sólo viven en herbáceas, como *Acyrtosiphum pisum* (Harris) que se alimenta principalmente de Fabáceas o *S. graminum* que lo hace casi exclusivamente de Poáceas y con frecuencia son encontradas en los cultivos (Blackman & Eastop, 2007). Algunas especies heteroicas, como *R. padi* (Kindlmann *et al.*, 2007) y otras monoicas sobre gramíneas, como *S. maydis* (Blackman & Eastop, 1985), que resultan importantes en agroecosistemas, pueden comportarse como holocíclicas o anholocíclicas dependiendo de la ubicación geográfica, del clima o el genotipo (Leather, 1993). Las especies que se comportan como anholocíclicas pasan el invierno como ninfas o adultos adaptados a las bajas temperaturas, aunque con una tasa de mortalidad mayor a la que experimentan los

huevos (Leather, 1993). Los áfidos que pasan el invierno como formas móviles experimentan cambios fisiológicos que desencadenan una mayor producción de cera en la cutícula y en la producción de crioprotectores (Leather, 1993).

Búsqueda y selección del hospedador

Debido a que sólo unas pocas especies de áfidos son polífagas, la mayoría de los áfidos tienen algún grado de dependencia de los estímulos específicos de las plantas para distinguir a las hospedadoras (Pettersson *et al.*, 2007). Por lo tanto, los áfidos necesitan sistemas sensoriales eficientes que les permitan localizar fuentes de alimento de alta calidad nutritiva que soporten la alta demanda de nutrientes que requiere una colonia (Pettersson *et al.*, 2007).

En el ambiente se encuentran numerosos estímulos que guían el comportamiento de los áfidos y la importancia relativa de estos estímulos puede ir cambiando a lo largo de la vida (Klingauf, 1987). De esta forma, la tarea de búsqueda y selección del hospedador está más o menos restringida a ciertos estados de desarrollo como algunos estados ninfales, adultos ápteros jóvenes y la mayoría de los morfos alados (Klingauf, 1987).

El comportamiento de búsqueda se encuentra muy ligado al de la selección del hospedador debido a que en ambos casos intervienen estímulos en la toma de decisiones, pero existen diferencias que merecen ser destacadas (Döring, 2014). En el proceso de selección del hospedador los individuos toman decisiones activamente como permanecer o retirarse, alimentarse o reproducirse, mientras que la búsqueda es un evento casual guiado por ciertas señales (Döring, 2014), principalmente visuales (Döring & Chittka, 2007; Kennedy *et al.*, 1961) y olfativas (Pettersson *et al.*, 2007; Powell & Hardie, 2001). La mayoría de los áfidos resultan atraídos por lo que el ojo humano reconoce como color amarillo o verde pálido, es decir, por longitudes de onda cercanas a 550 nm tanto en morfos alados como en ápteros (Döring, 2014; Hodgson & Elbakhiet, 1985; Nottingham *et al.*, 1991). Por otra parte, muchas sustancias volátiles emitidas por las plantas son utilizados por los áfidos en el proceso de búsqueda de un hospedador (Döring, 2014). Los áfidos, pueden recibir dos tipos de señales olfativas a través de las rhinarias de las antenas (Anderson & Bromley, 1987; Webster, 2012), los volátiles

específicos de ciertas especies de plantas (Isaacs *et al.*, 1993; Visser *et al.*, 1996; Webster, 2012) y pueden utilizar las mezclas de volátiles (Bruce *et al.*, 2005; Döring, 2014; Visser & Piron, 1995).

El proceso de búsqueda termina tan pronto como la planta es reconocida como hospedador, mientras que la selección continúa después del reconocimiento (Döring, 2014). El comportamiento de búsqueda del hospedero llevado a cabo por los áfidos, está relacionado a su ciclo de vida (Powell & Hardie, 2001). Cada uno de los distintos morfos que se producen en una misma especie, pueden estar especializados en diferentes hospederos. De este modo, la búsqueda de hospedero por parte de hembras aladas se encuentra íntimamente ligada a los procesos de migración y dispersión (Döring, 2014; Döring & Chittka, 2007). La migración entre los hospedadores de verano e invierno y el movimiento entre los de verano hacen que sea necesario iniciar la búsqueda de nuevas plantas (Webster, 2012).

El comportamiento de los áfidos luego del aterrizaje sobre un potencial hospedador es afectado por la morfología y la química de las plantas, y la función de los quimiorreceptores de contacto cobran importancia en este comportamiento (Pettersson *et al.*, 2007).

En el proceso de selección, se adicionan a los otros estímulos la participación de las señales gustativas y entran en juego otros factores como la estructura y textura de los tejidos, la composición química de los tejidos externos e internos, o la cantidad de alimento (Bruce *et al.*, 2005; Klingauf, 1987; Powell *et al.*, 1999; Powell & Hardie, 2001). Una vez que los áfidos hicieron contacto con la planta, caminan sobre las hojas y mueven sus antenas de tal manera que los extremos hacen contacto con la superficie para detectar sustancias no volátiles (Pettersson *et al.*, 2007). De esta forma reciben la primera información gustativa de los receptores quimiosensoriales de contacto o **sensilias** quimiorreceptoras por contacto presentes en los extremos de las antenas y en la base de los tarsos (M. Anderson & Bromley, 1987). En las antenas de *Myzus persicae* se han encontrado sensilias relacionadas a la quimiorrecepción por contacto (Ban *et al.*, 2015; Powell *et al.*, 1995). La integración en el sistema nervioso central de los distintos estímulos sensoriales resulta en la aceptación o rechazo de la planta en el proceso de selección de un hospedador (Bruce *et al.*, 2005).

Los estímulos que reciben los áfidos antes de la inserción del estilete en los tejidos vegetales juegan un rol importante en el proceso de selección, pero sin dudas los estímulos más importantes en este proceso son los detectados después de la inserción del estilete (Kennedy *et al.*, 1959b, 1959a, 1961; Powell *et al.*, 2006). Sin embargo, los intentos de inserción del estilete en los tejidos son actos reflejos como consecuencia del contacto de los tarsos con una superficie sólida (Powell *et al.*, 1999) o de la inhibición del acto de caminar, ya que son acciones antagónicas (Ibbotson & Kennedy, 1959). Las primeras penetraciones del estilete producidas luego del contacto con la planta, denominadas **pruebas** (Pollard, 1973), duran alrededor de un minuto y se limitan a la epidermis (Powell *et al.*, 2006). Las pruebas son insuficientes para la alimentación, pero son útiles en el proceso de selección del hospedador para el muestreo de sustancias químicas no volátiles, la búsqueda de nutrientes y la inyección de saliva (Klingauf, 1987; Nault & Gyrisco, 1966; Pettersson *et al.*, 2007; Pollard, 1973).

Debido a que el estilete y el labio carecen externamente de quimiorreceptores de contacto, el alimento debe ser ingerido para entrar en contacto con el órgano del gusto, ubicado en la faringe (Wensler, 1974; Wensler & Filshie, 1969). Los estímulos gustativos positivos inducen un incremento en la frecuencia y duración de las pruebas, por lo que las caminatas se vuelven más cortas y las pruebas más largas, contrariamente a lo que sucede en las plantas no hospedadoras (Klingauf, 1987). Cuando los estiletes permanecen introducidos en el tejido vegetal por más de 30 a 60 segundos, pueden atravesar el parénquima (Bradley, 1952; Nault & Gyrisco, 1966). Los áfidos que han tenido un estímulo positivo suficiente inician la penetración del floema (Powell *et al.*, 2006) que siempre comienza con una secreción de saliva dentro del mismo (Pettersson *et al.*, 2007). Cuando el contacto con el floema supera los 10 minutos se considera como **aceptación** del hospedador para la alimentación (Pettersson *et al.*, 2007; Prado & Tjallingii, 1994).

El estudio de las poblaciones y una de sus herramientas: la tabla de vida para la búsqueda de resistencia varietal

Una **población biológica** es un conjunto de individuos pertenecientes a la misma especie que ocupa un área determinada al mismo tiempo y entre los cuales puede existir

intercambio de información genética (Rabinovich, 1980; Rockwood, 2006). Dispone de propiedades intrínsecas como tasa de natalidad, tasa de mortalidad, proporción de sexos y distribución de edades (Rabinovich, 1980).

El tamaño y dirección del crecimiento de las poblaciones biológicas, sin considerar las migraciones, están gobernados por la diferencia entre los nacimientos y las muertes (Carey, 1993; Rockwood, 2006). Esta relación sienta las bases de la **demografía** que es el estudio de las poblaciones y los procesos que las moldean (Carey, 1993).

Los estudios demográficos se establecen sobre cuatro aspectos fundamentales de las poblaciones biológicas. Tres de ellos son el tamaño poblacional, la distribución espacial y la distribución de edades, que son los aspectos que se refieren a la estadística poblacional. El cuarto aspecto, está relacionado al estudio del crecimiento o disminución de la población y se refiere a la dinámica poblacional (Carey, 1993).

Para su estudio, los organismos de una población pueden agruparse en distintos niveles con sus respectivos atributos. El primer nivel corresponde al **individuo** que tiene atributos como la tasa de desarrollo, una edad y tiempo de reproducción específicos, el cese de la reproducción y el momento en que muere. El segundo nivel corresponde a las **cohortes**, que son un conjunto de individuos de la población que tienen la misma edad. Con las cohortes se pueden calcular estadísticos vitales medios de los atributos mencionados para el individuo y pueden expresarse en un esquema de edades. El tercer nivel corresponde a la **población**, que tiene características determinadas por la sumatoria de eventos que suceden en las cohortes (Carey, 1993; Rabinovich, 1980; Rockwood, 2006). La población tiene propiedades que no son evidentes al estudiar a los individuos, como las tasas de crecimiento, distribución de edades y patrones espaciales (Rockwood, 2006).

El paso del tiempo en la vida de los organismos se mide a través de la **edad**. La edad es una variable elemental en el análisis demográfico de una población que sirve de base para distintas mediciones (Carey, 1993). La **edad cronológica** o **edad exacta**, es la diferencia entre el momento del nacimiento y el momento que se está teniendo en cuenta para su cálculo. La agrupación de edades exactas en intervalos determinados conforma las **clases de edad**. El pasaje de una etapa o estado a otro es denominado **evento** y la secuencia de eventos compone la **vida de un organismo**. Existen dos pilares

fundamentales en el crecimiento poblacional, uno es la **fecundidad**, que es la adición a la población de nuevos individuos mediante la reproducción, y el otro la **mortalidad**, definida como la cantidad de individuos que mueren en un periodo determinado, en relación con el total de la población (Rockwood, 2006). La fecundidad es una medida de la producción total de descendencia que se encuentra limitada únicamente por el potencial genético, mientras que, la fertilidad, es una medida de la producción de descendencia viable bajo las condiciones predominantes del ambiente en la que vive una población (Rockwood, 2006; Southwood & Henderson, 2000).

La **tabla de vida** es un resumen conciso de ciertos estadísticos vitales de una población (Deevey, 1947) en el que están contempladas las tasas de mortalidad y fecundidad (Rabinovich, 1980) y que permite visualizar información acerca de la supervivencia y fecundidad específica por edades (Rockwood, 2006). Los patrones de supervivencia y de fecundidad permiten conocer cuál o cuáles son las clases de edad más importantes para la supervivencia de la población (Rockwood, 2006). Además, a partir de la información contenida en una tabla de vida es posible calcular distintos parámetros demográficos de importancia para caracterizar a una población (Rockwood, 2006).

Cuando la supervivencia y la fertilidad se mantienen constantes por un período lo suficientemente largo, la población converge en una distribución de edades particular, conocida como **distribución estable de edades**, que es única para cada combinación de supervivencia y fertilidad. Una vez que se ha alcanzado la estabilidad la distribución de edades no cambia a menos que se produzca algún cambio en la supervivencia o la fertilidad (Rockwood, 2006).

Existen dos tipos de tablas de vida, las **verticales** o **específicas en el tiempo** y las **horizontales, específicas por edades** o **de cohorte**. Las primeras asumen una cohorte hipotética que a lo largo de su vida se encuentra sujeta a las tasas de mortalidad predominantes en un período específico y además tienen una distribución estable de edad. En las segundas se sigue una cohorte real desde el nacimiento pasando por todas las edades consecutivas hasta la muerte del último individuo (Carey, 1993; Southwood & Henderson, 2000).

La construcción de una tabla de vida comienza con la recolección de datos acerca de la cantidad de individuos vivos al inicio de cada clase de edad (a_x) y continúa con el cálculo

de la **supervivencia por clase de edad** (l_x) y que se define como la proporción de individuos de la población que sobrevive a una determinada edad o la probabilidad al nacimiento de vivir hasta una determinada edad. Esta proporción puede ser expresada sobre la base de 1000 individuos, como fracción de la unidad o también como porcentaje (Carey, 1993; Rabinovich, 1980; Rockwood, 2006; Southwood & Henderson, 2000). Uno de los métodos para obtener los datos de la cantidad de muertes es estudiar cohortes reales de individuos, lo que resulta en una tabla de vida específica por edad (Rockwood, 2006). Al graficar la supervivencia en función de la edad se obtienen **curvas de supervivencia** (Deevey, 1947) que son muy útiles para visualizar la gran cantidad de datos que surgen de una tabla de vida (Rockwood, 2006). Las curvas de supervivencia pueden ajustarse a uno de cuatro tipos posibles (Figura 5).

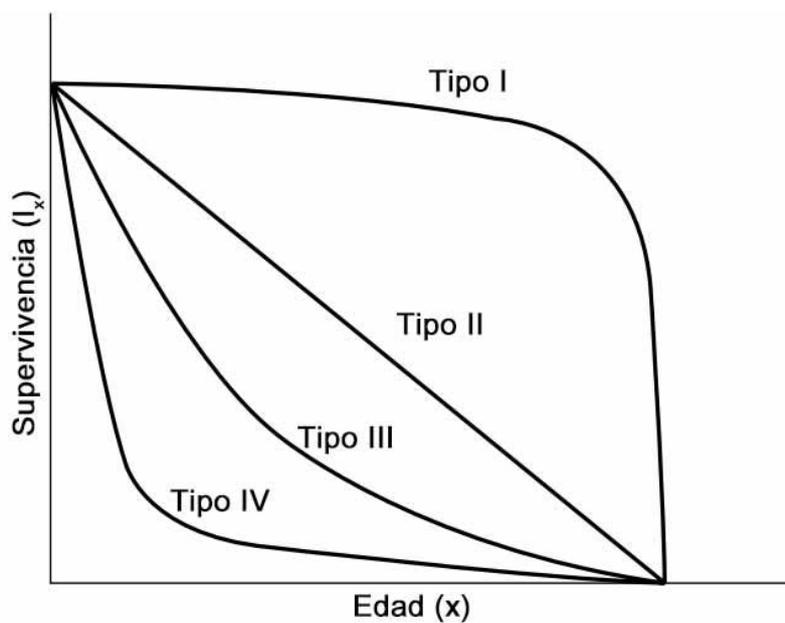


Figura 5. Tipos de curva de supervivencia. Adaptado de Southwood & Henderson (2000).

En el tipo I las poblaciones tienen una alta supervivencia en todas las edades hasta las edades más avanzadas en que la mortalidad se incrementa rápidamente. Este tipo de curvas es típico de poblaciones de animales criados en laboratorio, ya que el ambiente no es un factor limitante. El tipo II representa una población en la cual el número de individuos que mueren por unidad de tiempo es constante e independiente del número que ha sobrevivido. Cuando la supervivencia es expresada en una escala aritmética, un número constante de muertes produce una curva lineal. En el tipo III, la tasa de

mortalidad es constante, es decir que el número de muertes a medida que la población envejece es menor dado que el número de individuos vivos va disminuyendo con la edad. El tipo IV representa una población que posee una alta tasa de mortalidad en las edades juveniles, con una relativa alta supervivencia entre los adultos. Si se observa la edad a la que el 50 % de los individuos todavía se mantiene con vida, se puede tener una idea del promedio de la **esperanza de vida al nacimiento** (Rabinovich, 1980).

La **longevidad** de una población indica la edad media que puede alcanzar un individuo al morir (Rabinovich, 1980). Al igual que la supervivencia, la longevidad también expresa la mortalidad de la población, aunque refleja un aspecto completamente distinto (Rabinovich, 1980). De hecho, dos poblaciones con patrones de mortalidad distintos que producen curvas de supervivencia muy diferentes pueden llegar a tener la misma longevidad (Rabinovich, 1980).

La tabla de vida muestra además cómo es la **fecundidad específica por edad (m_x)**. La m_x es una tasa que expresa el promedio de prole hembra producida por hembra por unidad de tiempo. Al igual que la supervivencia, la fecundidad también se puede graficar en función de la edad, siendo el resultado a menudo una curva de forma triangular (Rockwood, 2006).

A partir de la supervivencia se pueden desarrollar otras columnas adyacentes en la tabla de vida que proveen información acerca de la evolución de las tasas de supervivencia y mortalidad con el avance de la edad (Rockwood, 2006). Una de ellas es la d_x , que representa la cantidad de muertes durante el intervalo de edad x (Southwood & Henderson, 2000). La columna p_x representa la probabilidad de sobrevivir entre dos edades sucesivas (Carey, 1993). La otra columna que surge de la supervivencia es la q_x , definida como la tasa de mortalidad por intervalo de edad (Rockwood, 2006; Southwood & Henderson, 2000).

Otra columna importante para la caracterización de una población es la **esperanza o expectativa de vida (e_x)** (Carey, 1993; Southwood & Henderson, 2000). La esperanza de vida es el promedio del tiempo de vida que le queda por vivir a un individuo que ha sobrevivido hasta el comienzo de una clase de edad determinada (Carey, 1993). La expectativa de vida a la edad x (e_x) es una medida que resume las tasas de muertes consecutivas a lo largo de todas las edades mayores a x . De esta manera también puede

calcularse la **expectativa de vida al nacimiento** denotada como e_0 (Carey, 1993; Rockwood, 2006). Para el cálculo de la esperanza de vida se requieren otras dos columnas en la tabla de vida. Una de ellas es la L_x , que muestra la supervivencia entre dos edades sucesivas, asumiendo que un organismo muere en la mitad entre dos clases de edad (Carey, 1993; Rockwood, 2006). La otra columna que se requiere es la T_x , que representa el número total de días por vivir por un individuo promedio desde la edad x hasta el último día de vida posible (Rabinovich, 1980). La esperanza de vida tiene una estrecha relación con la supervivencia. Cuando la curva de supervivencia es de tipo I, la esperanza de vida decrece con la edad; cuando es de tipo II se mantiene constante y cuando es de los tipos III y IV se incrementa con la edad (Southwood & Henderson, 2000).

Parámetros demográficos

Una vez que la tabla de vida básica está construida se pueden calcular los parámetros demográficos. Uno de ellos es la **tasa neta de reproducción (R_0)** que representa el promedio de descendientes hembra producidas por hembra por generación, es decir, el incremento del número de individuos en la población por generación (Rockwood, 2006; Southwood & Henderson, 2000). Este parámetro surge del producto entre las funciones de supervivencia y fecundidad para cada clase de edad y con ello se obtiene la contribución de una clase de edad en particular al crecimiento poblacional por generación (Rockwood, 2006). La sumatoria de estos productos es la tasa neta de reproducción (Rockwood, 2006). Cuando $R_0 > 1$, la población tiene el potencial de incrementarse en cada generación, por el contrario, cuando $R_0 < 1$, el tamaño poblacional decrece en cada generación (Rockwood, 2006), cuando $R_0 = 1$, el tamaño poblacional se mantiene constante.

Otro parámetro de suma importancia que se obtiene de una tabla de vida es la **tasa intrínseca de crecimiento (r)** (Birch, 1948). El r es un parámetro básico que se define como la tasa de incremento por individuo en un ambiente con recursos ilimitados y donde la densidad poblacional no interfiere con el crecimiento de la población (Birch, 1948). El r otorga una medida de la capacidad intrínseca del organismo y, por lo tanto, de la población en estudio para incrementarse en un ambiente con recursos ilimitados

y al mismo tiempo provee una medida de la aptitud relativa en distintos ambientes (Birch, 1948). El parámetro r no es más que la diferencia entre la tasa de nacimientos y la tasa de muertes (Birch, 1948). En un ambiente con recursos ilimitados, una población gradualmente alcanza una distribución estable de edad con tasas de fecundidad y mortalidad características (Birch, 1948). Bajo estas condiciones, r se vuelve constante (Southwood & Henderson, 2000). El máximo valor posible que puede alcanzar r en un ambiente óptimo para una especie bajo las condiciones mencionadas es denominado **tasa intrínseca de crecimiento natural (r_m)** (Southwood & Henderson, 2000). Las tasas intrínsecas no reflejan ninguna característica accidental ni transitoria en la distribución de edad de la población a corto plazo (Carey, 1993).

La r_m tiene un gran valor en el estudio de poblaciones biológicas ya que permite describir el crecimiento potencial de una población bajo ciertas condiciones en que el ambiente ni el alimento son limitantes (Messenger, 1964). La r_m de animales poiquiloterms, como los áfidos (Dixon, 1987b), varía con factores ambientales como la humedad y la temperatura (Birch, 1948). Es un parámetro base en los modelos para el manejo de poblaciones de insectos plaga (Southwood & Henderson, 2000) y muy útil para comparar el potencial de crecimiento de poblaciones de la misma especie en distintas condiciones ambientales, por ejemplo a distintas temperaturas (Acreman & Dixon, 1989) o sobre distintas variedades o cultivares con el potencial de poseer resistencia frente a insectos plaga (Bayhan, 2009; Dreyer & Baumgärtner, 1996; Hafiz, 2006; Hossein, 2010; Soffan & Aldawood, 2014).

La r_m tiene componentes que son variables como la duración de los estados juveniles, la fecundidad específica por edades y la tasa de supervivencia tanto de los estados juveniles como de los adultos (Dixon, 1987a). El valor que alcance la r_m es determinado en mayor medida por la tasa de fecundidad que alcance en la vida adulta temprana más que por la totalidad de la descendencia en toda la vida (Dixon, 1987a).

Es muy útil conocer también otro parámetro que se obtiene de la tabla de vida, **la tasa finita de incremento (λ)**, que es la cantidad de veces que la población se multiplica por unidad de tiempo (Birch, 1948). De esta manera en una población que crece exponencialmente, si hay N_t individuos en el tiempo t , entonces en una unidad de tiempo posterior, la población será el antilogaritmo de r (Birch, 1948).

El **tiempo generacional medio (T)** es un parámetro que representa la edad promedio de las madres en el momento del nacimiento de las hijas, es decir, el tiempo que transcurre entre dos generaciones sucesivas (Carey, 1993). En el tiempo generacional medio se pondera la edad por la fecundidad (Rockwood, 2006). El **tiempo de duplicación(D)** es el tiempo requerido por una población para duplicarse (Carey, 1993).

Otro parámetro de importancia que surge de una tabla de vida es la **entropía (H)**. Es una medida de la heterogeneidad que tiene la distribución de muertes de una cohorte (Carey, 1993). Por lo tanto, la entropía brinda una medida muy útil para caracterizar las diferencias en las curvas de supervivencia entre cohortes (Carey, 2001). La distribución de muertes en función de la edad varía entre dos tipos de patrones. El que surge de una población hipotética en que las muertes se producen a la misma edad dando como resultado una curva de supervivencia de forma rectangular ($H=0$), y el patrón que surge si todos los individuos tuviesen la misma probabilidad de morir en cada edad, resultando en una curva de supervivencia que decrece geométricamente ($H=1$). (Figura 6).

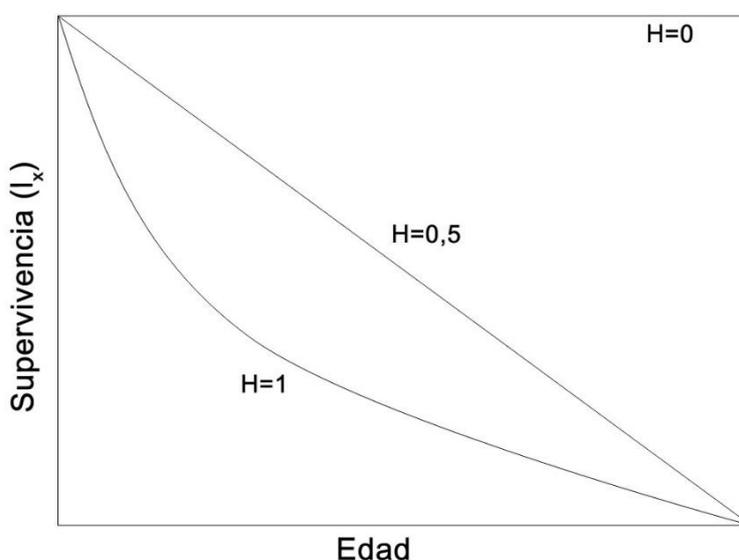


Figura 6. Curvas de supervivencia teóricas y sus valores de entropía (H) asociados. Adaptado de Carey, (1993).

La **mortalidad diaria promedio ($\bar{\mu}$)** es la inversa de la expectativa de vida al nacimiento (e_0) y es el promedio de la mortalidad de la población que vive más allá de la edad x (Carey, 2001).

Las tablas de vida para la búsqueda de la resistencia varietal

Las tablas de vida son, pues, una herramienta fundamental para registrar los cambios numéricos de una población, así como calcular/estimar sus procesos demográficos, por ejemplo, de una plaga en un cultivo (Begon *et al.*, 1988). Describiendo numéricamente el desempeño de una plaga sobre distintos cultivares, se puede tener una idea de las posibles diferencias en la resistencia a esa plaga entre los distintos cultivares.

Especies de áfidos y cultivares de trigo estudiados

Los cultivares estudiados en la presente tesis, se siembran habitualmente en los campos productivos (Bainotti *et al.*, 2018; Bainotti *et al.*, 2012; Donaire *et al.*, 2018; Ferreyra *et al.*, 2018; Fraschina *et al.*, 2018; Gallego, 2017, 2018) y fueron elegidos según sus distintos requerimientos de vernalización y que, por su fecha de siembra, pueden estar expuestos al ataque de los áfidos en el gran cultivo (Bainotti, comunicación personal, 2013). No existen estudios sobre el desempeño biológico de los áfidos *Schizaphis graminum* (Rond.), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Sipha maydis* (Pass.) sobre estos cultivares, así como tampoco sobre diferencias estructurales foliares entre dichos cultivares.

HIPÓTESIS

Hipótesis 1: el método alternativo de cría individual de áfidos proporciona la misma información que la jaula de aplique en observaciones diarias.

Hipótesis 2: los áfidos *Schizaphis graminum* (Rond.), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Sipha maydis* (Pass.) difieren en los valores de los períodos de desarrollo, la longevidad, los estadísticos vitales y los parámetros demográficos según el cultivar hospedador.

Hipótesis 3: los cultivares de trigo ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, LYON, NOGAL, SY 110 y SY 200 difieren en algunos de sus caracteres físicos foliares (indumento, dureza y contenido de agua).

Hipótesis 4: el desempeño biológico de los áfidos *Schizaphis graminum* (Rond.), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Sipha maydis* (Pass.) en los cultivares ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, LYON, NOGAL, SY 110 y SY 200 se correlaciona con las diferencias estructurales de los distintos cultivares.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el desempeño biológico de áfidos plaga en distintos cultivares de trigo, a través de la estimación de estadísticos vitales y de parámetros poblacionales, como aporte al mejoramiento genético y a estrategias de control por métodos no contaminantes.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar una nueva metodología para la crianza individual de áfidos alternativa a la jaula de aplique.
- 2) Obtener estadísticos vitales y parámetros demográficos de áfidos plaga criados sobre distintos cultivares de trigo en condiciones controladas.
- 3) Caracterizar los distintos cultivares de trigo según rasgos estructurales posiblemente relacionados con la resistencia.
- 4) Componer un ranking de resistencia de los cultivares examinados para elaborar sugerencias de manejo integrado de plagas.
- 5) Relacionar el desempeño biológico de los áfidos con los caracteres de los cultivares de trigo estudiados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Evaluación una nueva metodología para la crianza individual de áfidos alternativa a la jaula de aplique

La evaluación de una nueva metodología para la crianza individual de áfidos se llevó a cabo en el Instituto de Microbiología y Zoología Agrícola (IMyZA-CICVyVA-INTA, provincia de Buenos Aires, Argentina, 34°36'216''S; 58°40'48''O). Se ensayó con el áfido *Rhopalosiphum padi* (L.) sobre plantas de trigo cultivar BIOINTA 1002. Se inició una cría colectiva a partir de capturas efectuadas en las inmediaciones del Instituto sobre vegetación espontánea. La colonia madre fue mantenida en invernáculo dentro de una jaula de voile (1m x 0,55m x 0,45m) sobre plantas de trigo del mismo cultivar. Se obtuvieron plántulas a partir de semillas puestas a germinar bajo cubierta en macetas plásticas de 12 cm de diámetro que contenían suelo franco como sustrato. Luego de la germinación, se llevaron a cámara de cría con ambiente controlado (20±1 °C, fotofase: escotofase 14:10 h, HR 60-70%) y fueron utilizadas cuando alcanzaron el estado fenológico Z1.3 en la escala de Zadocks (Zadocks *et al.*, 1974).

Las jaulas de aplique, de 2 cm de diámetro por 0,8 cm de alto, fueron montadas sobre la segunda o tercera hoja verdadera de cada planta y se fijaron con alfileres sobre un trozo rectangular de poliestireno expandido (Figura 7, A).

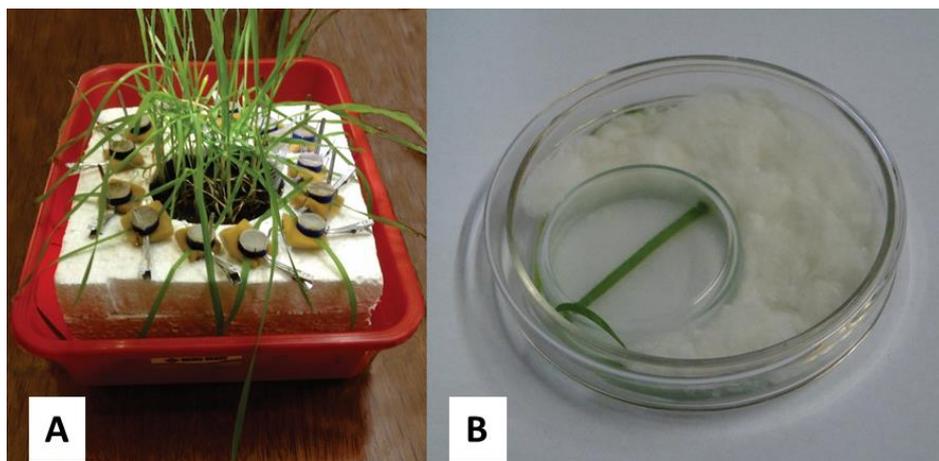


Figura 7. A, planta de trigo con jaulas de aplique adosadas; B, dispositivo alternativo a la jaula de aplique.

Para armar los dispositivos alternativos (Figura 7, B), las plántulas se acondicionaron, con las raíces envueltas en algodón, sobre papel de filtro humedecido con agua destilada

en el fondo de placas de Petri de 9 cm de diámetro. Sobre una de las hojas extendida sobre el papel de filtro se colocó una placa de Petri de 5 cm de diámetro, formando una celda que suponía un volumen de aproximadamente 27,08 cm³. El espacio restante entre las dos cajas se rellenó con algodón humedecido con aproximadamente 2 ml de agua destilada y sobre las raíces envueltas se vertieron unas gotas de una solución de fertilizante NPK (18, 1,5, 4) al 1%. El conjunto se cubrió con la tapa de la placa de Petri de 9 cm (Figura 7). Los áfidos fueron trasladados a un nuevo dispositivo cada 7-8 días aproximadamente.

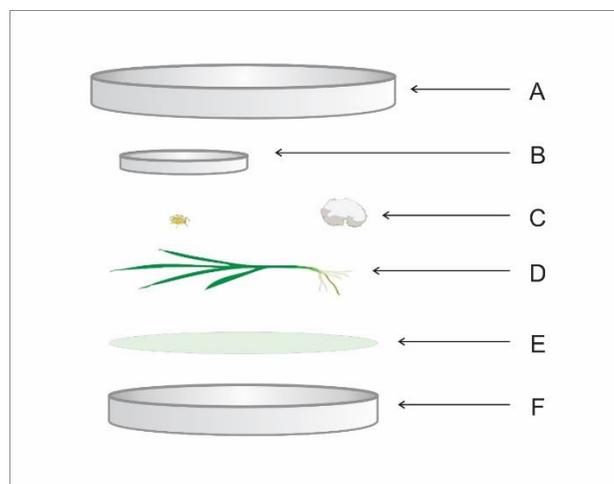


Figura 8. Esquema del dispositivo de crianza individual alternativo a la jaula de aplique. A: tapa de placa de Petri de 9 cm; B: placa de Petri de 5 cm; C: algodón; D: plántula de trigo; E: papel de filtro; F: base de placa de Petri de 9 cm.

Para llevar a cabo la evaluación de los dispositivos, se inició la cría individual con hembras partenogénicas extraídas al azar de la cría colectiva, donde fueron mantenidas durante al menos tres generaciones sobre el mismo cultivar para eliminar los efectos de su alimentación anterior. Se transfirió a cada celda una hembra partenogénica que se dejó larviponer durante 24 horas. Luego se procedió a retirar a la madre y a todos los individuos recién nacidos menos uno, obteniéndose cohortes de aproximadamente la misma edad. El conjunto de dispositivos fue colocado en cámara de cría con ambiente controlado junto a las plántulas. Se comenzó con 60 individuos recién nacidos para cada metodología.

Diariamente, las tapas de los dispositivos confeccionados con placas de Petri y las jaulas de aplique, fueron abiertas para registrar los cambios de estadio, el número de individuos muertos y, una vez alcanzado el estado de imago, los nacimientos. Se registró la duración de los siguientes períodos de desarrollo (en días): a) ninfal; b) pre-reproductivo; c) reproductivo; d) post-reproductivo. Además, se estimó la longevidad, definida como la media de la duración total de la vida.

Se confeccionaron tablas de vida a partir de las cuales se estimaron los estadísticos vitales: supervivencia por edades (l_x) y fecundidad por edad (m_x), así como los siguientes parámetros poblacionales: tasa neta de reproducción (R_0), tasa intrínseca de crecimiento natural (r_m), tiempo generacional medio (T), tasa finita de incremento (λ) y tiempo de duplicación (D) (Southwood & Henderson, 2000).

Los cálculos se realizaron empleando el programa JLIFETABLE (La Rossa, 2015) que aplica el método "Jackknife" (Hulting *et al.*, 1990) para obtener estimadores de los parámetros demográficos y los correspondientes errores estándar, con los cuales es posible comparar cohortes. Los resultados fueron analizados previamente con el test de Shapiro-Wilk para comprobar la normalidad. Los datos obtenidos al no seguir una distribución normal, fueron comparados mediante ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha= 0,05$). Tanto el test de Shapiro-Wilk como el test de Kruskal-Wallis se llevaron a cabo con la Interfaz Gráfica de Usuario R commander (Fox & Bouchet-Valat, 2017; Fox, 2017; Fox 2005) del programa estadístico R Project, versión 3.3.1 (R Core Team, 2016).

Ensayos para la búsqueda de resistencia contra áfidos en trigo

Plantas de trigo utilizadas en la búsqueda de resistencia por antibiosis

Los cultivares de trigo que se eligieron para la búsqueda de resistencia por antibiosis fueron: ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, LYON, KLEIN GLADIADOR, NOGAL, SY 110 Y SY 200. Las semillas fueron puestas a germinar en invernáculo en macetas plásticas de 12 cm de diámetro que contenían un sustrato con 10% de M.O.; una vez ocurrida la germinación, las macetas fueron colocadas en cámara de cría con temperatura y fotoperíodo controlados (20 ± 1 °C, fotofase: escotofase 14:10 h, HR > 50%).

Obtención y mantenimiento de las crías colectivas de los áfidos

Para obtener individuos de los áfidos *Rhopalosiphum padi* (L.), *Schizaphis graminum* (Rond.) y *Sypha maydis* (Pass.) se realizaron capturas con red entomológica en las inmediaciones del Instituto de Microbiología y Zoología Agrícola del INTA Castelar (IMyZA-CICVyVA-INTA, provincia de Buenos Aires, Argentina, 34°36'216''S; 58°40'48''O) sobre vegetación espontánea que incluían Poáceas. Los ejemplares colectados se identificaron con la clave de Blackman & Eastop (1985). Para iniciar las crías colectivas, de cada especie se seleccionaron varias hembras partenogénicas que fueron aisladas en una jaula de voile de 1m x 0,55m x 0,45m dentro de un invernáculo y fueron mantenidas en el mismo cultivar por al menos tres generaciones para eliminar los efectos de su alimentación anterior. Se utilizaron plántulas en estado Z1.2 y Z1.3 de la escala de Zadocks.

Crías individuales

La cría individual de cada especie de áfido se llevó a cabo en dispositivos construidos con cajas de Petri como los descritos al inicio de esta sección (Giudici *et al.*, 2017). En cada dispositivo de cría individual, se colocó una hembra partenogénica extraída al azar de la cría colectiva que se dejó larviponer durante 24 h. Transcurrido ese período, se procedió a retirar a la madre y a todos los individuos recién nacidos menos uno, dejando sólo una ninfa en cada dispositivo. De esta manera se obtuvieron 2 cohortes de 20 individuos por cada cultivar. Los dispositivos que contenían a los áfidos fueron colocados en cámara de cría bajo las condiciones antes descritas. Diariamente, se observaron con una lupa binocular Wild Heerbrugg M5 los áfidos contenidos en los dispositivos de cría individual y se registró la ecdisis a través de las exuvias y el número de descendientes una vez alcanzado el estado adulto, hasta la muerte de cada uno de los individuos. Las plántulas fueron renovadas según era requerido.

Atributos biológicos y parámetros demográficos

A partir de los datos obtenidos de la cría individual, se calculó para cada especie de áfido, la duración media en días y el desvío estándar (D.E.) de los períodos de desarrollo: a) ninfal, que comprende desde el nacimiento a la cuarta muda; b) pre-reproductivo, desde la cuarta muda a la primera larviposición; c) reproductivo, desde la puesta de la primera a la última ninfa; d) post-reproductivo, desde la puesta de la última ninfa hasta la muerte del individuo; y la longevidad total, que comprende la duración total de la vida.

Se construyeron tablas de vida específicas por edades o de cohortes a partir de los siguientes estadísticos vitales (Carey, 1993; Rabinovich, 1980; Rockwood, 2006; Southwood & Henderson, 2000):

supervivencia por edad (l_x)

cantidad de muertes durante el intervalo de edad x (d_x)

probabilidad de sobrevivir entre dos edades sucesivas (p_x)

tasa de mortalidad por intervalo de edad (q_x)

esperanza de vida a la edad x (e_x)

fecundidad por edad (m_x)

Los cálculos para la obtención de algunos de los estadísticos se llevaron a cabo con las siguientes fórmulas:

$$1. d_x = l_x - l_{x+1}$$

$$2. p_x = \frac{l_{x+1}}{l_x}$$

$$3. q_x = \frac{d_x}{l_x}$$

$$4. e_x = \frac{T_x}{l_x}$$

Para el cálculo de la e_x se utilizó el número total de días por vivir por un individuo promedio desde la edad x hasta el último día de vida posible (T_x),

$$5. T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} \dots L_w$$

Para el cálculo de T_x se utilizó la supervivencia entre dos edades sucesivas (L_x),

$$6. L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$$

A partir de las tablas de vida se obtuvieron los siguientes parámetros demográficos: tasa neta de reproducción (R_0) (número de hembras recién nacidas por hembra), tasa intrínseca de crecimiento natural (r_m) (número de hembras nacidas por hembra por unidad de tiempo), tiempo generacional medio (T) (promedio del tiempo transcurrido entre generaciones sucesivas), tasa finita de incremento (λ) (número de veces que la población se multiplica sobre sí misma por unidad de tiempo), tiempo de duplicación (D) (número de unidades de tiempo requerido por la población para duplicarse en número), entropía (H) (medida de la heterogeneidad que tiene la distribución de muertes de una cohorte) y la mortalidad diaria promedio ($\bar{\mu}$) (inversa de la expectativa de vida al nacimiento, e_0) (Birch, 1948; Carey, 1993, 2001; Southwood & Henderson, 2000), cuyas ecuaciones son las siguientes:

$$7. \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-r_m x} = 1$$

$$8. \quad R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

$$9. \quad T = \frac{\sum x l_x m_x}{l_x m_x}$$

$$10. \quad \lambda = e^{rm}$$

$$11. \quad D = \frac{\ln 2}{r_m}$$

$$12. \quad H = \left\{ \sum_{x=0}^w e_x d_x \right\} / e_0$$

$$13. \quad \bar{\mu} = \frac{1}{e_0}$$

Todos los cálculos fueron realizados con el programa JLIFETABLE (La Rossa, 2015) que aplica el método estadístico “Jackknife” (Hulting *et al.*, 1990) para obtener los estimadores de los parámetros demográficos y sus respectivos errores estándar con los cuales es posible comparar las cohortes.

Las curvas de crecimiento teóricas de cada especie de áfido sobre los 12 cultivares se desarrollaron con la ecuación:

$$14. \quad N_t = N_0 \lambda^t$$

donde N_0 y N_t son el número inicial y final de áfidos, λ es la tasa finita de crecimiento y t el tiempo.

Ranking de resistencia de los cultivares evaluados

Se confeccionó un ranking de resistencia de los cultivares de trigo evaluados con la duración del período ninfal, reproductivo, longevidad y los parámetros demográficos de las tres especies de áfido, excepto λ y H. Los valores de los períodos y parámetros demográficos seleccionados junto a la longevidad de cada una de las especies de áfido criadas sobre los 12 cultivares, se agruparon en 4 intervalos de igual amplitud. A cada intervalo de cada parámetro, se le asignó un nivel de resistencia que se valorizó con una escala numérica, de 0 a 3, donde el cero denota susceptibilidad y el tres denota resistencia. De esta manera, cada valor utilizado para confeccionar el ranking fue incluido en alguno de los 4 intervalos o niveles. Los niveles de resistencia utilizados como base en la creación del ranking fueron señalados con colores que acompañaron a la escala numérica de resistencia (Tabla 2).

Tabla 2. Escala de resistencia

RESISTENTE	3
PARCIALMENTE RESISTENTE	2
PARCIALMENTE SUSCEPTIBLE	1
SUSCEPTIBLE	0

Diseño experimental

El diseño fue completamente aleatorizado con 40 réplicas por cultivar y la unidad experimental fue la caja Petri con la plántula de trigo con un áfido recién nacido sobre el que se hizo el seguimiento diario.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos fueron sometidos previamente al análisis de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk y al de homocedasticidad con la prueba de Levene. Al no comprobarse la normalidad de los datos, se utilizó el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples con el procedimiento descrito en Conover (1999) y utilizado por el programa estadístico InfoStat Versión 2018 (Di Rienzo *et al.* 2018) para comparar los atributos biológicos y parámetros demográficos de cada especie de áfido obtenidos en los 12 cultivares de trigo.

Las variaciones en la fecundidad diaria respecto de la edad fueron analizadas mediante regresiones polinomiales de cuarto orden con la fecundidad como variable dependiente y el cultivar junto con la edad como variables discretas e independientes. El efecto del cultivar fue analizado utilizando mínimos cuadrados medios para ajustar el efecto polinomial de la edad. Las medias de fecundidad para cada especie de áfido sobre los 12 cultivares fueron comparadas mediante la prueba de Tukey-Kramer en el procedimiento GLM (SAS Institute, 2002). Los datos de supervivencia obtenidos sobre los distintos cultivares fueron comparados con el método no paramétrico de Log-rank en el procedimiento LIFETEST (SAS Institute, 2002) y con estimaciones de parámetros del modelo de Gompertz y de Weibull a través de regresiones no lineales con el procedimiento NLIN (SAS Institute, 2002). La probabilidad (S_x) de que un individuo alcance la edad x , fue calculada con las siguientes ecuaciones:

Gompertz,

$$14. S_x = e^{\left[\frac{a}{b}(1-e^{bx})\right]}$$

donde a es la tasa de mortalidad inicial, b es la tasa exponencial de incremento de la tasa de mortalidad y x es la edad.

Weibull,

$$15. S_x = e^{\left(\frac{x}{b}\right)^c}$$

para $x > 0$, donde b es el parámetro de escala que está inversamente relacionado con la mortalidad y c es el parámetro que le permite al modelo producir distribuciones de supervivencia de diferentes formas (Deevey, 1947; Pinder *et al.*, 1978). Cuando el valor del parámetro c es > 1 corresponde al tipo I de las curvas de supervivencia de Deevey, cuando $= 1$ corresponde al tipo II y si es > 1 corresponde al tipo III.

Además, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales con el propósito de aportar información al ranking de resistencia. Para los cálculos se utilizó la Interfaz Gráfica de Usuario R Commander (Fox, 2005, 2017; Fox & Bouchet-Valat,

2020) y el paquete estadístico FactoMineR (Le *et al.*, 2008) del programa estadístico R versión 4.0.2 (R Core Team, 2020).

Caracterización estructural de las hojas de los cultivares de trigo

Para llevar a cabo la caracterización de las hojas de los cultivares de trigo, se sembraron semillas de todos los cultivares en macetas plásticas de 12 cm de diámetro que contenían un sustrato con 10% de M.O, en las mismas condiciones en las que se obtuvieron las plántulas sobre las que criaron los pulgones. Cuando alcanzaron el estado fenológico Z1.2 o Z1.3 en la escala de Zadoks (Zadoks *et al.*, 1974), se tomaron muestras de estas hojas. Se examinó el indumento, la dureza y el contenido de agua de las muestras mediante las técnicas detalladas seguidamente

Indumento

Se herborizaron las mencionadas hojas de plántulas y se observó la superficie foliar de cada cara bajo microscopio estereoscópico (ME), para tener una primera aproximación a la posible existencia de diferencias entre los cultivares. Al corroborarse la existencia de diferencias, se procedió a la preparación de muestras para su observación con microscopía óptica (MO) y microscopía electrónica de barrido (MEB). Todas las muestras fueron tomadas en la porción media de la hoja para una mejor estimación del perfil de tricomas (Wellso & Hoxie, 1982).

Para la caracterización general de la epidermis, se realizaron cortes histológicos de material fresco a mano alzada, se montaron en agua y se observaron con MO. Para el cómputo de la densidad de tricomas se utilizó el método de las improntas (D'Ambrogio de Argüeso, 1986) sobre hojas frescas. Esta técnica consistió en aplicar, con un pincel pequeño, dos capas de laca sintética sobre la epidermis foliar, dejando que seque la primera capa antes de aplicar la segunda. Una vez que la segunda capa secó, se levantó la laca con una pinza de puntas finas, cuidando de no arrancar tejido foliar. Luego, el trozo de esmalte seco se montó en un portaobjetos con una gota de agua y se colocó el cubreobjetos. Las muestras destinadas a este análisis consistieron en seis porciones de

hoja, de cada cara, de aproximadamente 2 cm de largo y todo el ancho de la lámina. Cada porción provino de una hoja de ejemplares distintos de cada cultivar. Las improntas obtenidas se observaron en MO a 6,3x y fueron registradas en imágenes tomadas con una cámara digital. Sobre las imágenes obtenidas se delimitó un área de 1 mm² utilizando el software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). En el área delimitada se contaron todos los tricomas para obtener la densidad. Para la observación con MEB, se fijaron hojas de plántulas en alcohol etílico 70%. De cada cultivar, se cortaron trozos cuadrangulares de hoja de aproximadamente 0,5 cm de lado incluyendo la nervadura media y hasta el margen de la lámina. Se deshidrataron en una serie ascendente de alcohol etílico y se montaron trozos dejando expuesta una de las dos caras (abaxial y adaxial) sobre platinas. Las muestras se observaron y fotografiaron con un microscopio SUPRA 40 (Zeiss) en el Centro de microscopías avanzadas (CMA) de la FCEyN. Con las imágenes obtenidas, se documentó: la forma, orientación y ubicación de los tricomas, así como la presencia y tipo de ceras y/o sustancias cristalinas sobre la superficie foliar y sobre los tricomas. Además, se midió la longitud de los tricomas y la distancia entre los agujones sucesivos del margen utilizando el software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). Para la construcción de los intervalos en los histogramas de frecuencias de las longitudes de los tricomas se utilizó la regla de Sturges (Sturges, 1926):

$$k=1+\log_2(n),$$

donde k= número de clases y n= tamaño de la muestra

Dureza

Se midió la dureza en hojas frescas mediante un dinamómetro de compresión (Medio Line 41002, Pesola, Suiza) (Figura 9) que mide la fuerza (gf) necesaria para perforar una hoja a través de un cilindro metálico o aguja (Figura 9) de 1,9 mm de diámetro o de 2,83 mm² de área. Se consideró la dureza como la presión (gf/mm²) ejercida en las hojas para perforarlas. Para realizar las mediciones, las hojas se colocaron en una placa de aluminio con orificios (Figura 9) por donde pasa la aguja que perfora las hojas al aplicarle fuerza a través del dinamómetro que la mide. Se colocó una fuente de luz debajo de la placa para ver el orificio de la placa por donde pasaría la aguja a través de la hoja a medir. Se

utilizaron 10 muestras de hoja por cultivar. A cada hoja se le realizaron dos perforaciones, en cada cara, en forma perpendicular a la superficie, una sobre la nervadura media y otra sobre el área intercostal adyacente que, debido al diámetro de la aguja perforadora, incluía nervaduras menores.

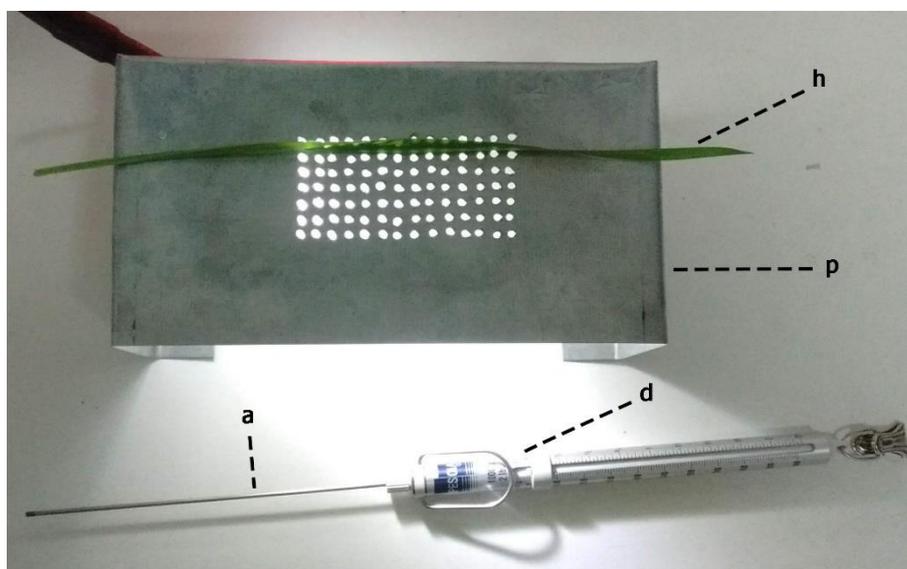


Figura 9. Dispositivo para medir la dureza de las hojas. a: aguja; d: dinamómetro de compresión; p: placa de aluminio perforada, h: hoja de trigo.

Para correlacionar con el ranking de resistencia de los áfidos e interpretar los resultados, los valores de dureza obtenidos se clasificaron según una escala arbitraria. Para la nervadura media se consideró: dureza baja, $< 56,6 \text{ gf/mm}^2$; dureza intermedia, $56,6 - 61,2 \text{ gf/mm}^2$; dureza alta, $> 61,2 \text{ gf/mm}^2$. Para el resto del limbo se consideró: dureza baja, $< 40,6 \text{ gf/mm}^2$; dureza intermedia, $40,6 - 43,4 \text{ gf/mm}^2$; dureza alta, $> 43,4 \text{ gf/mm}^2$.

Contenido de agua

Se cuantificó el contenido de agua de las hojas mediante el pesaje de la biomasa, con una precisión de 0,1 g, previa y posteriormente al secado en estufa a $65 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 3 días. Las muestras estuvieron compuestas por 10 hojas de cada cultivar.

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software InfoStat versión 2018 (Di Rienzo *et al.*, 2018). Se probó la normalidad de los datos de la longitud y densidad de tricomas así como la dureza de las hojas; éstos, al no seguir una distribución normal, aun al intentar una transformación logarítmica, fueron comparados con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y el procedimiento de comparaciones múltiples propuesto por Conover (1999). Por último, se realizaron análisis de correlación a través de la estimación del coeficiente de Spearman para establecer el grado de asociación entre los caracteres estructurales de las plantas y el ranking de resistencia de los cultivares para cada especie de áfido.

Terminología

Se siguió la siguiente bibliografía para cada uno de los temas correspondientes enumerados a continuación:

- Para la descripción del indumento y todos los términos botánicos, a Payne (1978), Kraus *et al.* (2004), Font Quer (2009) y Voigt *et al.* (2007).
- Para la descripción de los tipos de ceras a Barthlott *et al.* (1998).

RESULTADOS GENERALES

Capítulo I

EVALUACIÓN DE UNA METODOLOGÍA DE CRIANZA

INDIVIDUAL DE ÁFIDOS (HEMIPTERA: APHIDIDAE)

ALTERNATIVA A LA JAULA DE APLIQUE

INTRODUCCIÓN

La jaula de aplique (Noble, 1958) fue ideada y creada para aislar a un determinado insecto y facilitar la observación de su ciclo biológico, comportamiento, reproducción, etc. Sin embargo, este dispositivo presenta problemas en la cría individual de áfidos sobre plántulas de trigo. Resulta dificultoso hallar las exuvias (en particular las del primer estadio) o las ninfas neonatas que por su pequeño tamaño además son más propensas al escape (MacGillivray & Anderson, 1957). Por otra parte, es un trabajo tedioso colocar las jaulas de aplique sobre las finas hojas de las plántulas cuidando de no dañar los áfidos ni provocar muertes.

Para la construcción de las tablas de vida es necesario contar con datos diarios provenientes de individuos perfectamente aislados, protegidos y con la menor perturbación posible derivada de la manipulación de los dispositivos de aislamiento.

RESULTADOS

En la Tabla 3 se muestran los valores de la duración media en días de los diferentes períodos de desarrollo y de la longevidad media de *R. padi* criado con ambas metodologías ensayadas. Los períodos de desarrollo y la longevidad total fueron significativamente menores en los áfidos criados en cajas de Petri (ninfal: KW = 8,80, gl = 1, P = 0,003; pre-reproductivo: KW = 15,01, gl = 1, P = 0,0001; reproductivo: KW = 4,69, gl = 1, P = 0,03; post-reproductivo: KW = 5,88, gl = 1, P = 0,015; longevidad: KW = 4,66, gl = 1, P = 0,031).

Tabla 3. Duración media en días (\pm E.E.) de los períodos ninfal, pre-reproductivo, reproductivo, post-reproductivo y longevidad de *Rhopalosiphum padi* criado en dos dispositivos diferentes sobre el cultivar BIOINTA 1002.

<i>Tratamiento</i>	<i>Ninfal</i>	<i>Pre-reprod.</i>	<i>Reprod.</i>	<i>Post-reprod.</i>	<i>Longevidad</i>
<i>Cajas de Petri</i>	5,68 (0,11)a	0,45 (0,09)a	12,00 (0,94)a	1,66 (0,51)a	19,80 (1,18)a
<i>Jaulas</i>	6,50 (0,13)b	0,09 (0,05)b	18,91 (1,51)b	3,34 (0,61)b	28,84 (1,95)b

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas con P=0,05.

Al comparar los parámetros poblacionales (Tabla 4), se observó que no hubo diferencias significativas en la tasa neta de reproducción (R_0) entre los dispositivos evaluados ($KW = 0,40$, $gl = 1$, $P = 0,52$). Al contrario de lo observado en la R_0 , se encontró una diferencia significativa en la tasa intrínseca de crecimiento (r_m), que resultó mayor en los áfidos criados en cajas de Petri ($KW = 11,41$, $gl = 1$, $P = 0,0007$), debido a un menor tiempo entre generaciones, como lo demuestran los valores de T ($KW = 10,88$, $gl = 1$, $P = 0,001$). La tasa finita de incremento (λ) fue significativamente mayor en los áfidos criados en las cajas de Petri ($KW = 53,42$, $gl = 1$, $P < 0,0001$) y el tiempo de duplicación (D), inversamente a lo que sucede con la r_m , fue menor en las cajas de Petri en comparación con las jaulas de aplique ($KW = 9,23$, $gl = 1$, $P = 0,002$).

Tabla 4. Parámetros poblacionales (\pm E.E.) de *Rhopalosiphum padi* criado en dos dispositivos diferentes sobre el cultivar BIOINTA 1002.

<i>Tratamiento</i>	R_0	r_m	T	λ	D
<i>Cajas de Petri</i>	35,33 (2,72) a	0,33 (0,007) a	10,91 (0,20) a	1,39 (0,01) a	2,12 (0,05) a
<i>Jaulas</i>	33,72 (2,84) a	0,28 (0,01) b	12,35 (0,34) b	1,33 (0,01) b	2,43 (0,07) b

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas con $P=0,05$.

DISCUSIÓN

El período ninfal de *R. padi* obtenido con ambas metodologías fue similar al encontrado por La Rossa *et al.*, (2005) y Taheri *et al.*, (2010) en jaulas de aplique a 20°C en distintos cultivares de trigo (4,37-7,02 días). El período pre-reproductivo en cajas de Petri fue muy próximo a los valores encontrados por Sánchez Chopa & Descamps (2013) en jaulas de aplique sobre distintos cultivares de trigo (0,50-1,44 días), mientras que el hallado en el mismo dispositivo en el presente trabajo fue inferior (0,09 días). El período reproductivo encontrado por La Rossa *et al.* (2005) sobre el cultivar Dragón, duró 17,85 días, siendo mayor que el obtenido en cajas de Petri y menor que en jaulas de aplique en este estudio. El mismo período en jaulas de aplique estuvo dentro del rango de 13,93-22,95 días obtenido en distintos cultivares de avena a 20°C (Vasicek *et al.*, 2010), en tanto que en cajas de Petri el valor fue inferior. El período post-reproductivo y la longevidad total de los áfidos criados en cajas de Petri resultaron menores a los obtenidos por La Rossa *et al.* (2005) en el cultivar Dragón (post-reproductivo 1,72 días y longevidad 27,75 días);

sin embargo, el período post-reproductivo en las jaulas de aplique fue mayor y la longevidad similar. Estos mismos períodos resultaron notablemente superiores a los obtenidos por Sánchez Chopa & Descamps (2013) (0-0,88 y 8,44-15,72, respectivamente).

Al comparar los parámetros poblacionales de ambos dispositivos con los encontrados por otros autores, se observó que los valores de R_0 , fueron superiores a los reportados por Descamps & Sánchez Chopa (2011) sobre el cultivar BioINTA a 24°C (28,24 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹) y menores que los obtenidos por La Rossa *et al.* (2005) sobre el cultivar Dragón (41,60 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹). Sobre *Brachiaria ruziziensis* a 20 °C, *R. padi* expresó una R_0 de 9,85 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹ (Auaud *et al.*, 2009), muy inferior a la encontrada sobre trigo BIOINTA 1002 con ambas metodologías.

La r_m calculada con ambos dispositivos, resultó mayor a la obtenida sobre Dragón (0,26 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) (La Rossa *et al.*, 2005) y BioINTA (0,24 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) (Descamps & Sánchez Chopa, 2011). Ramzjou & Golizadeh (2013), trabajando con *R. padi* a 25°C en jaulas cilíndricas transparentes, obtuvieron sobre el cultivar Sardari una r_m superior (0,31 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) a la calculada para las jaulas de aplique, y similares valores en los cultivares Kras, Saysonz, Tajan y Falat (0,27 – 0,29 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), pero en todos los casos fue menor a la obtenida en cajas de Petri. En el cultivar Dragón (La Rossa *et al.*, 2005) la tasa finita de incremento (1,30 hembras.hembra⁻¹) resultó similar a la expresada por los áfidos sobre BIOINTA 1002 en jaulas de aplique, pero inferior a las cajas de Petri.

La jaula de aplique (tipo Noble, 1958 o Mowry, 1993) no es lo ideal para trabajar con pulgones en plántulas de trigo de dos o tres hojas desarrolladas, cultivadas en macetas, porque la observación es dificultosa, las mudas suelen perderse al abrir las celdas, puede haber escapes de ninfas en los primeros estadios, la fijación y el sostén de la celda son inseguros en la plántula y la manipulación misma provoca muertes. Esto implica la necesidad de iniciar los ensayos con un mayor número de ejemplares, con la consiguiente pérdida de tiempo y esfuerzo. Por ello, se ideó esta otra metodología de preparación más sencilla (confeccionada con materiales comunes de laboratorio) para reducir la manipulación y facilitar la observación. La jaula de aplique fue diseñada para

proporcionar un espacio cerrado con ventilación, por ello se coloca voile o algún tejido similar en la parte superior que permite la circulación de aire y evita la condensación. Sin embargo, esto último parece no resultar un impedimento puesto que en la celda formada por la tapa de una caja de Petri de vidrio de 5 cm de diámetro, aparentemente sin ventilación, los áfidos tuvieron un mejor comportamiento. Probablemente, dicha tapa, apoyada sobre el papel de filtro, no conforma un espacio totalmente hermético. Además, al ser removida diariamente, se asegura el recambio del aire contenido en el interior de la celda. Por otra parte, no se observaron áfidos muertos por efecto de la condensación, ni aún en los primeros estadios. Esto se debió, probablemente, a que los individuos disponían de alrededor de 1,7 cm² de hoja en un volumen de 27,8 cm³ y no tuvieron necesidad de desplazarse demasiado para alimentarse. Esta relación entre la superficie foliar disponible y el volumen de la celda parece ser apropiada para la crianza individual de *R. padi* sobre plántulas de trigo. Puede notarse que la tasa intrínseca de crecimiento en cajas de Petri no sólo fue superior a la obtenida en jaulas de aplique, sino que también fue mayor a la calculada por otros autores en condiciones de cría similares (La Rossa *et al.*, 2005; Descamps & Sánchez Chopa, 2011; Ramzjou & Golizadeh, 2013). Esto podría indicar que los dispositivos confeccionados con cajas de Petri son una alternativa viable para la cría individual de áfidos sobre plántulas de trigo, debido a que las cohortes pueden desarrollarse igual o mejor aún que en jaulas de aplique. No obstante, hay que mencionar que el hospedador seleccionado influye en los valores de los parámetros poblacionales. Esto tiene relevancia a la hora de comparar los parámetros hallados en el presente trabajo con los obtenidos por otros autores en otros cultivos, e incluso con otras especies.

Es posible que el mejor comportamiento reproductivo del áfido en el dispositivo alternativo se deba al agregado de fertilizante. En cualquier caso, si ambas pruebas arrojaran valores similares en los parámetros obtenidos, su empleo resultaría una ventaja ya que disminuiría los efectos adversos de la manipulación, reduciría el tiempo de operación y facilitaría la observación. No se está diciendo que la jaula de aplique no es útil para la crianza de otros insectos sobre otro tipo y desarrollo de planta, sino que para esta situación particular no es lo ideal. Puede concluirse que la jaula de aplique no

es el mejor dispositivo para la cría individual de áfidos sobre Poáceas sin perjuicio de que sea viable y, a menudo, el único para estudiar otras combinaciones insecto-planta.

Capítulo II

EFFECTOS DE DOCE CULTIVARES DE TRIGO (*TRITICUM AESTIVUM* L.) SOBRE PARÁMETROS BIOLÓGICOS Y DEMOGRÁFICOS DE *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) (HEMIPTERA: APHIDIDAE)

INTRODUCCIÓN

Rhopalosiphum padi (L.), el “pulgón de la avena”, es una especie de áfido perteneciente a la Subfamilia: Aphidinae, Tribu: Aphidini, Subtribu: Rhopalosiphina (Remaudière & Remaudière, 1997). Es virtualmente cosmopolita (Blackman & Eastop, 1985), y su presencia en distintas regiones de la Argentina se registró bajo el nombre de *Rhopalosiphum pseudoavenae* (Patch), sinonimia de *R. padi*, hace más de 80 años (Blanchard, 1939). Actualmente, es una especie de importancia fitosanitaria en numerosos cultivos de cereales en nuestro país (SINAVIMO, 2020b) y el resto del mundo (Aly, 2018; Hesler, 2005; Hu *et al.*, 2015).

Las hembras ápteras son de forma ovalada y su coloración varía del verde, moteado con verde amarillento al verde oliva oscuro con un área rojiza en la base de los sifones y la cauda (Blackman & Eastop, 1985) (Figura 10). El abdomen presenta reticulaciones poligonales, dorsales y laterales (Blanchard, 1939). Los sifones son oscuros y pueden ser lisos o ligeramente arrugados antes de la pestaña apical pero no distintamente inflados (Eastop, 1966). Las antenas, más cortas que el cuerpo, están formadas por 6 antenitos. Las patas tienen el mismo color que el cuerpo.



Figura 10. Hembra áptera de *Rhopalosiphum padi* (L.) (Original).

Tanto los individuos alados como los ápteros miden entre 1,2 a 2,4 mm (Dughetti, 2012; Nieto Nafría *et al.*, 1994). Las hembras partenogenéticas aladas tienen la cabeza y el tórax de color negro brillante, el abdomen verde oscuro oliváceo aunque también puede

ser pálido (Blackman & Eastop, 1985). Los sifones presentan imbricaciones en los 2/3 basales y la zona apical generalmente lisa e hinchada (Blanchard, 1939). En cuanto a las formas sexuales, los machos alados son más oscuros que las hembras aladas vivíparas. La cabeza, las antenas y los lóbulos torácicos son negros, mientras que el pronoto y el vientre son verdes. Los ojos, los sifones, la cauda, la placa anal, la placa genital y los genitales son oscuros. Las hembras ápteras ovíparas son verdes o verde amarillentas, con un área lateral y una línea dorsal en el abdomen más oscuras. Los ojos son rojos y las antenas son verdes con los ápices oscuros. La placa anal, la placa genital y las patas son verde oscuro. La cauda y los sifones son verdes, éstos con los ápices oscuros (Rogerson, 1947).

El ciclo de vida de este áfido depende, entre otros factores, del clima y de la ubicación geográfica pudiendo comportarse como una especie heteroica holocíclica o anholocíclica (Leather, 1993). En regiones donde las temperaturas invernales son muy bajas y se encuentra disponible un hospedero primario, este áfido tiene alternancia de hospedadores, así como de fases partenogenéticas y sexuales, pasando el invierno como huevo (Dixon, 1971a). Su hospedero primario típico es *Prunus padus* L., aunque se lo puede encontrar esporádicamente sobre otras especies de *Prunus* o incluso en otras familias, y como hospedero secundario utiliza numerosas especies de Poáceas (Blackman & Eastop, 1985). Sin embargo, bajo ciertas circunstancias como inviernos más cálidos o en regiones donde *P. padus* o su hospedero primario alternativo no se encuentra disponible, puede pasar el invierno como ninfa o adulto y sigue reproduciéndose en forma partenogenética (Blackman & Eastop, 1985; Dean, 1974; Leather, 1992).

Es considerada una de las plagas más importantes en numerosas Poáceas cultivadas como el trigo en climas templados a nivel mundial (Abotalebian *et al.*, 2020; Blackman & Eastop, 2007; Hesler, 2005). En Sudamérica se la encuentra en diversos cultivos de cereales y pasturas de distintas regiones (Auad *et al.*, 2009; Givovich & Niemeyer, 1991; Parchen & Auad, 2016; Roza-Gomes *et al.*, 2008) donde ha sido paulatinamente más frecuente y abundante (Parizoto *et al.*, 2013). Puede atacar el trigo desde la emergencia hasta los estados más avanzados del cultivo (Savaris *et al.*, 2013). En la Argentina y otros

países de la región, como Chile o Brasil, *R. padi* puede pasar el invierno como una forma móvil (Dughetti, 2012; Parizoto *et al.*, 2013; Rubio-Meléndez *et al.*, 2019).

RESULTADOS

Períodos de desarrollo y longevidad

Se encontraron diferencias significativas en todos los períodos de desarrollo y la longevidad de *Rhopalosiphum padi* criado sobre los doce cultivares de trigo ($P < 0,0001$) (Tablas 5 y 6). Los áfidos alimentados sobre SY 200 y ACA 320 tuvieron periodos ninfales más cortos mientras que sobre KLEIN GLADIADOR y NOGAL se registraron los más largos (Kruskal-Wallis $H = 73,095$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 5). En casi todos los cultivares el período pre-reproductivo fue menor a 1 día, excepto en AGP 127 y SY 200 que fueron iguales o superiores a dos días, respectivamente (Kruskal-Wallis $H = 31,561$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 5). El hecho de que en la mayoría de los cultivares el período pre-reproductivo fue menor a 1 día se debe a que en numerosos casos se encontró la exuvia, el adulto y algunas ninfas (hijas de ese adulto) en el lapso de 24 horas. Cuando esto sucede el período pre-reproductivo se computa con valor cero.

Tabla 5. Duración media en días (E.E.M.) del período Ninfal y Pre-reproductivo de *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	Ninfal	Pre-reproductivo
ACA 320	7,17 (0,09) a	0,23 (0,06) ab
ACA 356	7,74 (0,17) bc	0,52 (0,13) bc
AGP 127	8,22 (0,18) de	2,00 (0,84) cd
BAGUETTE 601	7,96 (0,17) bcd	0,23 (0,08) ab
BIOINTA 3005	7,54 (0,10) bc	0,29 (0,09) abc
BIOINTA 3006	7,29 (0,12) ab	0,12 (0,06) a
CIPRES	8,20 (0,15) cde	0,57 (0,12) bcd
KLEIN GLADIADOR	8,40 (0,13) e	0,20 (0,07) ab
LYON	7,77 (0,12) cde	0,26 (0,07) abc
NOGAL	8,34 (0,15) e	0,54 (0,12) bc
SY 110	7,50 (0,13) bc	0,35 (0,08) abc
SY 200	7,08 (0,10) a	3,58 (1,14) d

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Los distintos cultivares tuvieron un marcado efecto sobre el período reproductivo de *R. padi* (Kruskal-Wallis H = 78,058; gl =11; P <0,0001) (Tabla 6). Los individuos criados sobre ACA 356, AGP 127 y NOGAL tuvieron un período reproductivo significativamente más corto que el resto de los cultivares, aunque no se encontraron diferencias al compararlos con KLEIN GLADIADOR y BAGUETTE 601. En cuanto al período post-reproductivo, los valores fueron muy variados desde los que fueron inferiores a 1 día en ACA 356 y NOGAL, a los que superaron los 7 días en SY 110 y SY 200, encontrándose diferencias significativas entre estos dos grupos de cultivares (Kruskal-Wallis H = 72,442; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 6). En la longevidad también se encontraron diferencias significativas entre cultivares (Kruskal-Wallis H = 87,149; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 6). La longevidad media más baja se registró sobre el cultivar ACA 356, le siguen en orden ascendente NOGAL, AGP 127, BAGUETTE 601 y KLEIN GLADIADOR, mientras que sobre CIPRES, LYON, BIOINTA 3006, BIOINTA 3005, SY 110 Y SY 200 se observaron valores más altos.

Tabla 6. Duración media en días (E.E.M.) del período Reproductivo, Post-reproductivo y la Longevidad de *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	Reproductivo	Post-reproductivo	Longevidad
ACA 320	13,35 (1,04) bc	1,29 (0,37) ab	22,00 (1,20) b
ACA 356	7,85 (0,95) a	0,33 (0,16) a	16,30 (0,94) a
AGP 127	8,19 (0,96) a	2,22 (0,84) bc	19,00 (1,01) ab
BAGUETTE 601	12,08 (1,72) ab	1,31 (0,38) ab	21,58 (1,94) ab
BIOINTA 3005	18,32 (1,44) e	4,21 (0,94) cd	30,32 (2,06) c
BIOINTA 3006	17,85 (1,24) de	1,24 (0,34) ab	26,50 (1,35) c
CIPRES	15,90 (1,42) cde	1,17 (0,49) ab	25,83 (1,76) c
KLEIN GLADIADOR	12,07 (1,99) ab	1,20 (0,52) ab	21,87 (2,41) ab
LYON	16,54 (1,27) cde	1,54 (0,64) b	26,11 (1,65) c
NOGAL	9,37 (1,24) a	0,60 (0,20) ab	18,77 (1,40) ab
SY 110	15,97 (1,33) cde	7,38 (1,15) d	31,21 (2,32) c
SY 200	14,32 (1,64) bcd	9,26 (1,21) d	31,18 (1,97) c

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Parámetros demográficos

En las Tablas 7, 8 y 9 se muestran los parámetros demográficos calculados para *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo. Al comparar la tasa intrínseca de crecimiento (r_m)

se encontraron diferencias significativas entre cultivares (Kruskal-Wallis $H = 166,658$; $gl = 11$; $P < 0,0001$), donde se pueden distinguir claramente tres grupos (Tabla 7). El primero formado por áfidos con una r_m comparativamente baja, criados sobre NOGAL, AGP 127, KLEIN GLADIADOR, CIPRES y ACA 356 ($0,186 - 0,215$ hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), aunque en este último cultivar no se encontraron diferencias significativas con el segundo grupo, formado por los áfidos criados sobre BAGUETTE 601 que arrojó valores intermedios. En el tercer grupo se observaron las r_m relativamente más altas sobre los cultivares LYON, SY 200, SY 110, ACA 320, BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006 ($0,263 - 0,282$ hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). La tasa neta de reproducción (R_0) también mostró diferencias significativas entre cohortes sobre distintos cultivares (Kruskal-Wallis $H = 134,359$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 7). Los cultivares AGP 127, ACA 356, NOGAL, KLEIN GLADIADOR, CIPRES y BAGUETTE 601 tuvieron un fuerte efecto sobre la R_0 de los áfidos resultando en valores relativamente más bajos ($16,18 - 25,78$ hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹). Si bien el cultivar BAGUETTE 601 estuvo entre los valores más bajos no mostró diferencias con los valores intermedios obtenidos sobre ACA 320, SY 200 y SY 110. El valor más alto de R_0 se halló sobre BIOINTA 3005 seguido de BIOINTA 3006 y LYON sin diferencias significativas entre sí ($54,31 - 43,84$ hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹).

Tabla 7. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) y tasa neta de reproducción (R_0) (hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (E.E.M.) de *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	r_m	R_0
ACA 320	0,273 (0,006) c	34,66 (2,85) bc
ACA 356	0,215 (0,010) ab	16,20 (2,30) a
AGP 127	0,201 (0,009) a	16,18 (1,92) a
BAGUETTE 601	0,231 (0,011) b	25,78 (4,38) ab
BIOINTA 3005	0,278 (0,005) c	54,31 (3,63) e
BIOINTA 3006	0,282 (0,005) c	48,82 (3,27) de
CIPRES	0,205 (0,006) a	24,38 (2,27) a
KLEIN GLADIADOR	0,203 (0,008) a	19,02 (2,79) a
LYON	0,263 (0,005) c	43,84 (3,01) cde
NOGAL	0,186 (0,008) a	16,70 (2,40) a
SY110	0,266 (0,007) c	38,32 (3,08) cd
SY200	0,265 (0,008) c	36,25 (3,72) c

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

El tiempo generacional medio (T) de *R. padi* presentó diferencias de acuerdo con el cultivar en el que fue criado (Kruskal-Wallis $H = 53,237$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 8). Se encontraron diferencias significativas entre los valores más altos hallados en CIPRES, NOGAL, KLEIN GLADIADOR y LYON (15,61 - 14,40 días) y los más bajos hallados sobre ACA 356 y ACA 320 cercano a los 13 días. La tasa finita de incremento (λ) siguió la misma tendencia que la r_m , resultando los valores más bajos y más altos en los mismos cultivares (Kruskal-Wallis $H = 168,865$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 8). Al examinar los valores del tiempo de duplicación (D), se puede observar que las cohortes criadas sobre NOGAL, AGP 127, y KLEIN GLADIADOR tardaron más tiempo (3 días o más) en duplicar el número de individuos que en el resto de los cultivares (Kruskal-Wallis $H = 128,727$, $gl = 11$; $P < 0,0001$). Si bien en estos tres cultivares el valor de D fue más alto que en el resto, al compararlos con los cultivares CIPRES y ACA 356, no se encontraron diferencias significativas (Tabla 8).

Al aplicar la ecuación N° 14 a partir de una hembra partenogénica de cualquier edad, se obtuvieron las curvas de crecimiento teóricas de *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo (Figura 11). En las curvas obtenidas sobre los cultivares NOGAL, AGP 127, KLEIN GLADIADOR, CIPRES, ACA 356 y BAGUETTE 601 se puede observar que las poblaciones esperadas no superan los 100 individuos en 20 días, mientras que, sobre LYON, SY 200 y SY 110 podrían acercarse a los 200 individuos o superarlos ampliamente sobre ACA 320, BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006.

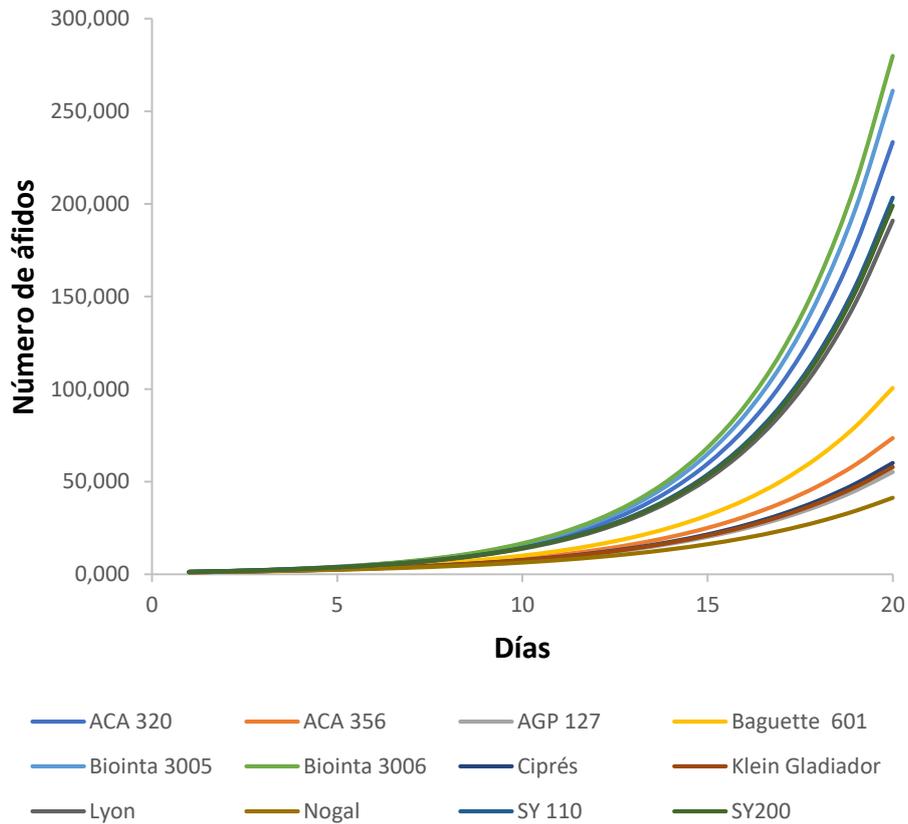


Figura 11. Curvas de crecimiento teóricas de *Rhopalosiphum padi* sobre doce cultivares de trigo a partir de una hembra partenogenética.

Tabla 8. Tiempo generacional medio (T) (días), tasa finita de incremento (λ) (hembras.hembras⁻¹) y tiempo de duplicación (D) (días) (E.E.M.) de *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	T	λ	D
ACA320	13,01 (0,19) a	1,313 (0,008) c	2,54 (0,06) a
ACA356	13,00 (0,24) a	1,240 (0,012) ab	3,22 (0,15) cd
AGP127	13,90 (0,34) bc	1,222 (0,010) a	3,45 (0,15) d
BAGUETTE 601	14,15 (0,43) bc	1,259 (0,014) b	3,00 (0,14) bc
BIOINTA 3005	14,36 (0,24) bcd	1,321 (0,007) c	2,49 (0,04) a
BIOINTA 3006	13,81 (0,26) bc	1,325 (0,007) c	2,46 (0,05) a
CIPRES	15,61 (0,43) d	1,227 (0,007) a	3,38 (0,09) cd
KLEIN GLADIADOR	14,57 (0,61) bc	1,225 (0,009) a	3,41 (0,13) d
LYON	14,40 (0,26) bcd	1,300 (0,006) c	2,64 (0,05) ab
NOGAL	15,18 (0,48) cd	1,205 (0,009) a	3,72 (0,16) d
SY110	13,73 (0,27) b	1,304 (0,009) c	2,61 (0,07) a
SY200	13,58 (0,30) ab	1,303 (0,010) c	2,62 (0,08) ab

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

La esperanza de vida al nacimiento (e_0) de *R. padi* mostró diferencias significativas según el cultivar (Kruskal-Wallis = 89,411; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 9). Los valores más altos

de e_0 variaron entre 31,68 y 26,06 días sobre los cultivares SY 110, SY 200, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES y LYON que fueron significativamente diferentes al resto de los cultivares. La esperanza de vida más baja se registró sobre ACA 356 que fue diferente de ACA 320, pero no se diferenció de NOGAL, AGP 127, BAGUETTE 601 y KLEIN GLADIADOR (15,57 - 21,14 días).

La entropía (H) difirió entre los distintos cultivares (Kruskal-Wallis = 59,379; gl = 11; $P < 0,0001$) (Tabla 9). Los valores de H en casi todos los cultivares indican que la curva de supervivencia de *R. padi* tiene una forma convexa ($H < 0,5$) excepto en el cultivar KLEIN GLADIADOR que es levemente cóncava ($H > 0,5$) lo cual se comprueba en la Figura 12. La mortalidad media diaria ($\bar{\mu}$), inversamente de lo que sucede con la esperanza de vida, fue significativamente menor en los cultivares SY 110, SY 200, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, LYON y CIPRES ($0,0314 - 0,0382 \text{ días}^{-1}$) que en el resto ($0,0468 - 0,0639 \text{ días}^{-1}$) (Kruskal-Wallis = 88,748; gl = 11; $P < 0,0001$) (Tabla 9). Tanto LYON como CIPRES no tuvieron diferencias con ACA 320 que tuvo un valor intermedio.

Tabla 9. Entropía (H), mortalidad media diaria ($\bar{\mu}$) y esperanza de vida al nacimiento (e_0) de *R. padi* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	e_0	H	$\bar{\mu}$
ACA320	21,36 (1,24) b	0,41 (0,04) cd	0,0467 (0,0027) bc
ACA356	15,57 (1,07) a	0,34 (0,05) bc	0,0639 (0,0044) d
AGP127	18,00 (1,07) ab	0,35 (0,04) bcd	0,0554 (0,0033) cd
BAGUETTE 601	19,70 (1,84) ab	0,48 (0,05) de	0,0503 (0,0046) cd
BIOINTA 3005	30,75 (2,04) c	0,32 (0,04) abc	0,0324 (0,0021) a
BIOINTA 3006	26,53 (1,38) c	0,26 (0,03) a	0,0376 (0,0019) a
CIPRES	26,10 (1,66) c	0,34 (0,03) abc	0,0382 (0,0024) ab
KLEIN GLADIADOR	21,14 (2,28) ab	0,57 (0,03) e	0,0468 (0,0052) cd
LYON	26,06 (1,70) c	0,37 (0,04) bcd	0,0382 (0,0025) ab
NOGAL	17,99 (1,34) ab	0,46 (0,03) de	0,0553 (0,0041) cd
SY110	31,68 (2,31) c	0,33 (0,04) abc	0,0314 (0,0023) a
SY200	30,88 (1,95) c	0,31 (0,04) ab	0,0323 (0,0020) a

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Supervivencia y Fecundidad

La prueba de Log-rank mostró diferencias significativas entre las curvas de supervivencia específica por edad de *R. padi* sobre los doce cultivares ($\chi^2= 108,81$; gl = 11, $P < 0,0001$) (Tabla 10) (Figura 12). Si bien, las curvas l_x de las cohortes criadas sobre AGP 127, ACA

356 y NOGAL resultaron diferentes a las que fueron criadas sobre SY 110, SY 200 y BIOINTA 3005, no se encontraron diferencias significativas con el resto de los cultivares.

Tabla 10. Comparación múltiple con la prueba de Log-rank de la curva de supervivencia de *R. padi* sobre 12 cultivares de trigo.

Cultivar	Estadístico Log-rank
ACA 320	13,454 ab*
ACA 356	17,823 a
AGP 127	18,167 a
BAGUETTE 601	8,35 ab
BIOINTA 3005	-15,739 bc
BIOINTA 3006	-2,191 abc
CIPRES	-4,006 abc
KLEIN GLADIADOR	1,679 abc
LYON	-4,638 abc
SRM NOGAL	17,29 a
SY 110	-25,265 c
SY 200	-24,925 c

Letras distintas indican diferencias significativas entre curvas de supervivencia (Ajuste para comparaciones múltiples con la prueba de Log-rank, corrección de Tukey- Kramer, $\alpha=0,05$).

La forma de las curvas de la fecundidad diaria (m_x) sobre los doce cultivares fue mejor descrita por una regresión polinomial de cuarto orden, no resultando una función lineal de la edad (Tabla 11) (Figura 12). El análisis de regresión mostró un fuerte efecto del cultivar sobre la fecundidad media diaria de *R. padi*, incluso cuando la variación debida a la edad fue removida ($F = 17,16$; $gl = 11, 361$; $P < 0,0001$). La mayor fecundidad media diaria fue registrada entre los 10 y 25 días luego del nacimiento, con valores de 3,53, 2,67, 2,20, 3,15, 4,32, 3,86, 2,00, 2,40, 3,45, 2,33, 3,77 y de 3,71 ninfas.día⁻¹ en los cultivares ACA320, ACA356, AGP127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, KLEIN GLADIADOR, LYON, NOGAL, SY110 y SY200, respectivamente.

Tabla 11. Análisis de regresión polinomial del efecto del cultivar y la edad sobre la fecundidad diaria de *R. padi*.

Fuente de regresión	gl	Cuadrado medio	F	P	R ²
Modelo	26	12,9739873	55,68	<0,0001	0,800394
Media (Edad)	1	111,5558172	478,72	<0,0001	
Media ²	1	73,3992859	314,98	<0,0001	
Media ³	1	61,3049560	263,08	<0,0001	
Media ⁴	1	21,8392644	93,72	<0,0001	
Cultivar	11	39,983569	17,16	<0,0001	
Edad x Cultivar	11	2,2947656	9,85	<0,0001	
Error	361	0,2330281			

Mínimos cuadrados medios de la fecundidad diaria		
Cultivar	M.C.M.	± E.E.M.
ACA 320	1,74513666	± 0,09228045 ab
ACA 356	1,31744139	± 0,16529234 bcd
AGP 127	1,04182200	± 0,09269104 d
BAGUETTE 601	1,68523544	± 0,08567716 abc
BIOINTA 3005	2,01063791	± 0,08148032 a
BIOINTA 3006	1,97425701	± 0,08675525 a
CIPRES	1,13327301	± 0,08305747 d
KLEIN GLADIADOR	1,29959757	± 0,08246489 cd
LYON	1,91149025	± 0,08305747 a
NOGAL	1,41409356	± 0,08983560 bcd
SY 110	1,44989715	± 0,08472151 bcd
SY 200	1,36738789	± 0,08216357 bcd

Mínimos cuadrados medios (M.C.M.) seguidos de letras distintas indican diferencias significativas (Tukey- Kramer, $\alpha=0,05$).

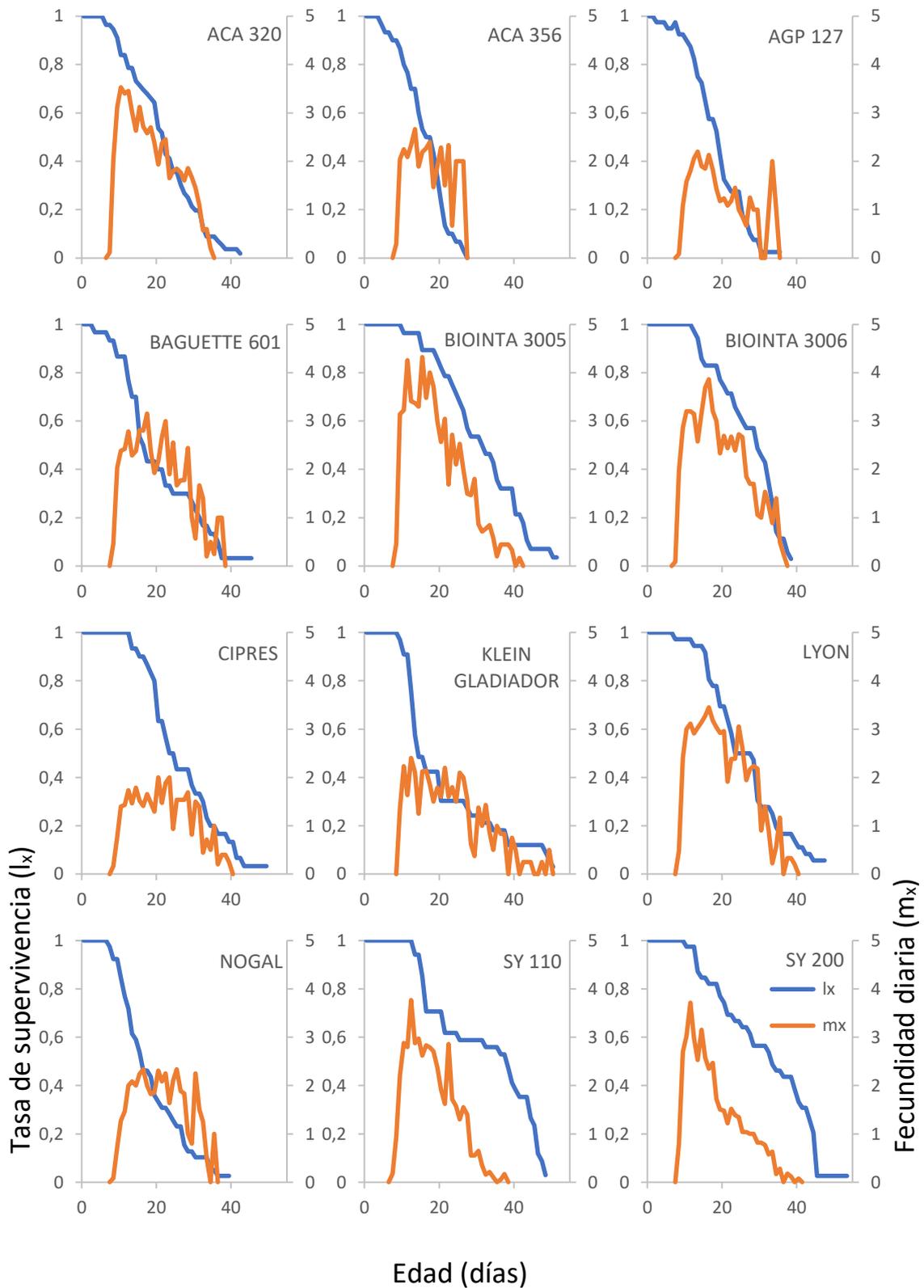


Figura 12. Tasa de supervivencia específica por edades (l_x) y fecundidad (m_x) de *Rhopalosiphum padi* criado sobre diferentes cultivares de trigo.

Modelos de mortalidad

Los modelos de Gompertz y de Weibull tuvieron un ajuste significativo ($P < 0,0001$) en el análisis de regresión no lineal entre las tasas de supervivencia y la edad de *R. padi* sobre distintos cultivares de trigo (Tabla 12). Debido a que el coeficiente de regresión fue alto en todos los casos ($R^2 > 0,9$) los datos provenientes de las cohortes criadas en distintos cultivares poseen un buen ajuste a los modelos.

Tabla 12. Estimación de los parámetros (\pm E.E.M.) de la regresión no lineal entre la tasa de supervivencia y la edad d *R. padi* sobre doce cultivares de trigo ajustada para los modelos de Gompertz y de Weibull.

Cultivar	Gompertz		
	a	b	R ²
ACA 320	8,62E-03 (5,85E-04)	9,94E-02 (3,90E-03)	0,9932
ACA 356	6,75E-03 (6,31E-04)	1,77E-01 (7,04E-03)	0,9938
AGP 127	6,68E-03 (7,37E-04)	1,47E-01 (7,31E-03)	0,9905
BAGUETTE 601	1,76E-02 (1,84E-03)	6,44E-02 (6,58E-03)	0,9695
BIOINTA 3005	3,49E-03 (2,85E-04)	9,21E-02 (3,19E-03)	0,9909
BIOINTA 3006	2,39E-03 (3,27E-04)	1,29E-01 (6,04E-03)	0,9972
CIPRES	4,85E-03 (7,19E-04)	1,02E-01 (6,95E-03)	0,9754
KLEIN GLADIADOR	2,53E-02 (3,42E-03)	3,72E-02 (8,34E-03)	0,9162
LYON	5,60E-03 (6,89E-04)	9,60E-02 (5,85E-03)	0,9788
NOGAL	1,44E-02 (1,84E-03)	9,56E-02 (8,95E-03)	0,9730
SY 110	7,36E-03 (1,09E-03)	5,29E-02 (6,21E-03)	0,9234
SY 200	5,03E-03 (5,25E-04)	7,33E-02 (4,05E-03)	0,9769
Cultivar	Weibull		
	b	c	R ²
ACA 320	24,7885 (0,1458)	2,4741 (0,0507)	0,9963
ACA 356	18,3309 (0,1775)	3,0244 (0,1234)	0,9908
AGP 127	20,9301 (0,1401)	2,9503 (0,0797)	0,9956
BAGUETTE 601	22,9728 (0,3484)	1,9030 (0,0804)	0,9814
BIOINTA 3005	35,2515 (0,1814)	3,0393 (0,0661)	0,9949
BIOINTA 3006	30,7948 (0,3300)	3,4710 (0,1819)	0,9758
CIPRES	29,5724 (0,2759)	2,8983 (0,1076)	0,9883
KLEIN GLADIADOR	23,3232 (0,6670)	1,6150 (0,1123)	0,9399
LYON	29,5635 (0,2423)	2,7343 (0,0855)	0,9907
NOGAL	20,5770 (0,2524)	2,1919 (0,0839)	0,9885
SY 110	39,5917 (0,9885)	1,9340 (0,1445)	0,9224
SY 200	36,5770 (0,4908)	2,5406 (0,1261)	0,9689

Ranking de resistencia

En la Tabla 13 se muestran los intervalos confeccionados en base a los períodos ninfales, reproductivos, las longevidades y los parámetros demográficos de *R. padi*, excepto λ y H, sobre los doce cultivares.

Tabla 13. Intervalos utilizados como base para la creación del ranking de resistencia a *R. padi*.

Ninfal	7,08 - 7,41	T	13,00 - 13,65
	7,42 - 7,74		13,66 - 14,31
	7,75 - 8,07		14,32 - 14,96
	8,08 - 8,40		14,97 - 15,61
Reproductivo	7,85 - 10,47	D	2,46 - 2,77
	10,48 - 13,09		2,78 - 3,09
	13,10 - 15,70		3,10 - 3,4
	15,71 - 18,32		3,41 - 3,72
Longevidad	16,30 - 20,03	μ	0,0314 - 0,0395
	20,04 - 23,76		0,0396 - 0,0477
	23,77 - 27,48		0,0478 - 0,0558
	27,49 - 31,21		0,0559 - 0,0639
r_m	0,186 - 0,210	e_0	15,57 - 19,59
	0,211 - 0,234		19,60 - 23,62
	0,235 - 0,258		23,63 - 27,65
	0,259 - 0,282		27,66 - 31,68
R_0	16,18 - 25,71		
	25,72 - 35,24		
	35,25 - 44,77		
	44,78 - 54,31		

Las duraciones de los períodos ninfales, reproductivos y las longevidades, así como los parámetros demográficos fueron incluidos en los intervalos de acuerdo a sus valores. De esta manera, se obtuvieron los niveles de resistencia o susceptibilidad de cada uno de estos parámetros por cultivar (Tablas 14 y 15). La sumatoria de los niveles de resistencia de los distintos parámetros en cada cultivar dio como resultado un ranking de resistencia-susceptibilidad (Tabla 16). Los cultivares con un mayor puntaje de resistencia fueron NOGAL, AGP 127, KLEIN GLADIADOR y ACA 356, mientras que los más susceptibles fueron BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, SY 110 y SY 200. BAGUETTE 601 y CIPRES resultaron parcialmente resistentes, en tanto que ACA 320 y LYON se consideraron parcialmente susceptibles.

Tabla 14. Niveles de resistencia para el período ninfal, reproductivo y longevidad de *R. padi*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

Ninfal	Reproductivo	Longevidad
ACA 320	ACA 320	ACA 320
ACA 356	ACA 356	ACA 356
AGP 127	AGP 127	AGP 127
BAG. 601	BAG. 601	BAG. 601
BIO. 05	BIO. 05	BIO. 05
BIO. 06	BIO. 06	BIO. 06
CIPRES	CIPRES	CIPRES
KLEIN G.	KLEIN G.	KLEIN G.
LYON	LYON	LYON
NOGAL	NOGAL	NOGAL
SY 110	SY 110	SY 110
SY 200	SY 200	SY 200

Tabla 15. Niveles de resistencia para cada cultivar en los parámetros demográficos r_m , R_0 , T, D, μ y e_0 de *R. padi*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

r_m	R_0	T	D	μ	e_0
ACA 320					
ACA 356					
AGP 127					
BAG. 601					
BIO. 05					
BIO. 06					
CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES
KLEIN G.					
LYON	LYON	LYON	LYON	LYON	LYON
NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL
SY 110					
SY 200					

Tabla 16. Ranking de resistencia a *R. padi*.

Posición	Cultivar	Puntaje resistencia
1.	NOGAL	26
2.	AGP 127	24
3.	KLEIN GLADIADOR	21
4.	ACA 356	20
5.	BAGUETTE 601	16
6.	CIPRES	16
7.	ACA 320	8
8.	LYON	7
9.	BIOINTA 3005	3
10.	BIOINTA 3006	3
11.	SY 110	3
12.	SY 200	2

En la (Tabla 17) puede observarse que la inercia obtenida en las componentes principales 1 y 2 resultantes del ACP de *R. padi* fue alta. Asimismo, los cosenos² de las componentes principales 1 y 2 para cada variable muestran una representatividad alta (Tabla 17). En el plano principal (Figura 13) obtenido del ACP de *R. padi*, se muestran los cultivares agrupados según su nivel de resistencia. Los cultivares que se encuentran más a la izquierda son los más resistentes, en tanto que, los cultivares que se ubican más a la derecha son los más susceptibles. Los cultivares que fueron considerados parcialmente resistentes o parcialmente susceptibles están más cerca del cero en la componente 1.

Tabla 17. Inercia (%) y cosenos² de las variables de las componentes principales resultantes del ACP de *R. padi*. C.P.= Componentes Principales.

	C.P. 1	C. P. 2	Total
Inercia (%)	69,62	19,24	88,86
Variable	Coseno ²	Coseno ²	suma
Ninfal	0,622	0,311	0,934
Reproductivo	0,765	0,114	0,879
Post-reproductivo	0,454	0,001	0,455
Longevidad	0,861	0,102	0,963
r _m	0,845	0,110	0,955
R ₀	0,850	0,000	0,850
T	0,048	0,898	0,947
D	0,833	0,123	0,956
μ	0,828	0,155	0,982
e ₀	0,855	0,111	0,965

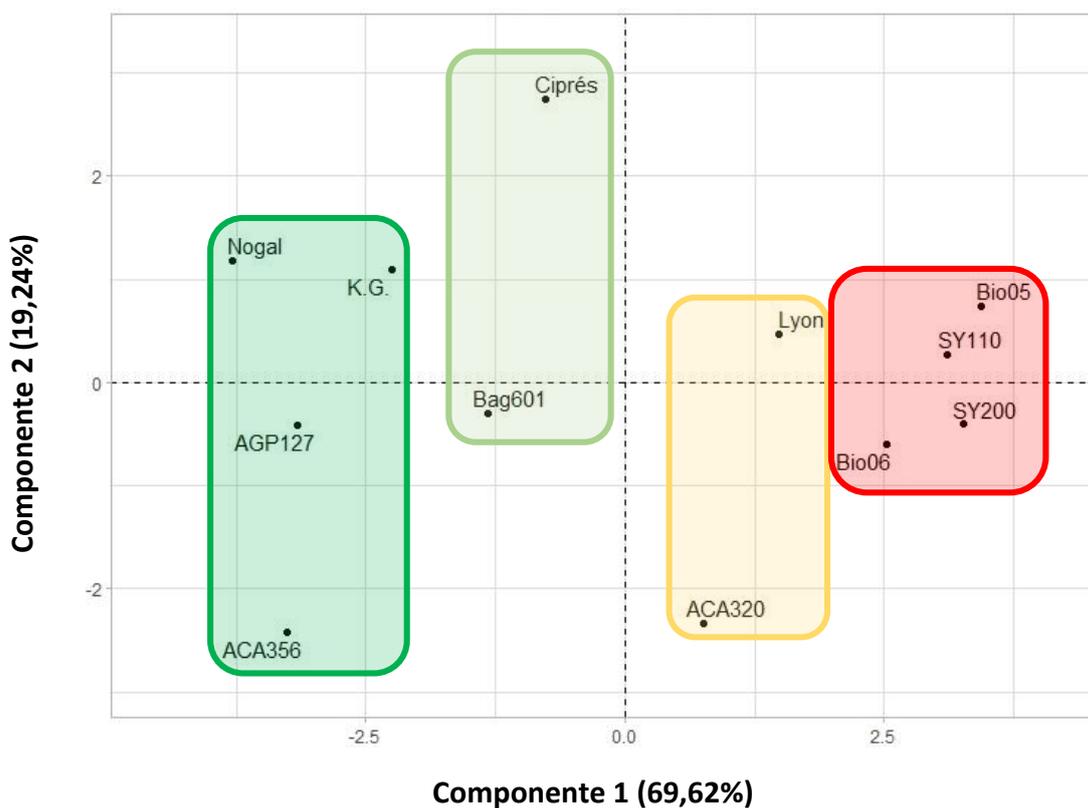


Figura 13. Plano principal del Análisis de Componentes Principales de *R. padi*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; K.G.= KLEIN GLADIADOR.

Discusión

Los atributos biológicos y los parámetros demográficos de *R. padi* hallados en el presente estudio mostraron el efecto significativo que tuvieron los doce cultivares de trigo sobre la biología de esta especie. Seguidamente, se discuten reportes de otros autores que estudiaron el desempeño biológico de *R. padi* criado sobre otros cultivares de trigo, así como cultivares de otras especies. Hay que tener en cuenta al comparar los resultados obtenidos en el presente estudio con los de otros autores que los cultivares son diferentes y que en algunos casos utilizaron temperaturas de cría superiores, provocando hasta cierto punto, que las distintas etapas de la vida se acorten (Asin & Pons, 2001; Park *et al.*, 2017). Por otro lado, también hay que tener en cuenta que las poblaciones de áfidos utilizadas son distintas, lo que tiene relación con el grado de resistencia o susceptibilidad que puedan tener los cultivares frente al áfido (Zhang *et al.*, 2016).

Al comparar los períodos ninfales obtenidos con los registrados por otros autores sobre otros cultivares de trigo, se advierte que fueron superiores a los obtenidos por Taheri *et al.* (2010) a 24 °C (4,37 – 5,53 días) y similares a los que encontraron Razmjou & Golizadeh (2013) pero a 25 °C (7,40 – 7,90 días). Por otro lado, los períodos ninfales obtenidos sobre BAGUETTE 601, CIPRES, AGP 127, NOGAL y KLEIN GLADIADOR fueron mayores a los obtenidos por Mohamadi *et al.* (2012), a 25 °C (7,1 – 7,7 días), mientras que sobre KLEIN GLADIADOR y NOGAL, los períodos ninfales fueron similares a los obtenidos por Auad *et al.* (2009) sobre *Brachiaria ruziziensis* a 20 °C (8,37 días); en el resto de los cultivares las duraciones fueron menores.

Los períodos pre-reproductivos obtenidos sobre ACA 356, NOGAL y CIPRES fueron similares a los hallados por Sanchez Chopa & Descamps (2013) sobre distintos cultivares de trigo a 20 °C (0,5 – 1,44 días), pero la duración de este período fue superior en AGP 127 y más del doble de tiempo sobre SY 200.

Los períodos reproductivos obtenidos sobre ACA 356, AGP 127 y NOGAL por un lado, y sobre CIPRES, LYON, SY 110, BIOINTA 3006 y BIOINTA 3005 por otro, fueron menores y mayores, respectivamente, de los que fueron registrados por Razmjou & Golizadeh (2013) (11,25 – 15,40 días); en los cultivares restantes los valores fueron similares. Sobre

ACA 356, AGP 127, y NOGAL se registraron períodos reproductivos similares a los reportados por Parchen & Auad (2016) al criar *R. padi* sobre las especies de Poáceas *Brachiaria decumbens* Stapf, *Pennisetum purpureum* (Schumacher), y *Cynodon dactylon* (L.) a 24 °C (7,96 a 10,46 días), pero las duraciones de este período en el resto de los cultivares fueron superiores.

Los períodos post-reproductivos obtenidos sobre ACA 356 y NOGAL, fueron menores a los que obtuvieron Auad *et al.* (2009) sobre *B. ruziziensis* (1,22 días) y similares las duraciones obtenidas por Sanchez Chopa & Descamps (2013) (0 – 0,88 días). Las longevidades de *R. padi* en la presente investigación, fueron superiores a las registradas por Sanchez Chopa & Descamps (2013) (8,44 – 15,55 días). La longevidad obtenida sobre ACA 356 fue similar a la observada por Asin & Pons (2001), que criaron *R. padi* a 22 °C sobre trigo duro y obtuvieron una longevidad de 15,4 días, no obstante, en el resto de los cultivares las duraciones fueron mayores.

La r_m obtenida sobre NOGAL fue menor a la hallada por Auad *et al.* (2009) sobre *B. ruziziensis* a 20 °C (0,202 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), mientras que sobre AGP 127 y KLEIN GLADIADOR resultaron similares. Las tasas r_m sobre los cultivares NOGAL, AGP 127, KLEIN GLADIADOR, CIPRES, ACA 356 y BAGUETTE 601 fueron similares a las calculadas por Sanchez Chopa & Descamps (2013), sobre otros cultivares de trigo (0,18 – 0,24 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) y menores a las reportadas por Mohamadi *et al.* (2012) (0,262 – 0,365 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). En los cultivares evaluados se obtuvieron tasas r_m similares a las halladas por La Rossa *et al.* (2017) sobre diferentes cultivares de trigo a 20 °C (0,204 – 0,273 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), aunque resultaron menores al compararlas con la que registraron en BIOINTA 1002 (0,327 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). En los 12 cultivares evaluados, las r_m observadas fueron superiores a las encontradas por Khan *et al.* (2017) quienes encontraron que el cultivar Serin-2010 posee resistencia por antibiosis frente al ataque de *R. padi* (0,04 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹).

Las tasas netas de reproducción obtenidas en la presente investigación son cercanas a las observadas por distintos autores sobre trigo y otras Poáceas; Mohamadi *et al.* (2012) (19,2 – 62,4 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹), Sanchez Chopa & Descamps (2013) (9,12 – 19,23 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹), Descamps & Sánchez Chopa (2011) (21,46 –

38,97 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹) y Parchen & Auad (2016) (17,93 – 39,60 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹). Las R_0 obtenidas en los cultivares evaluados fueron similares a las tasas netas de reproducción obtenidas por La Rossa *et al.* (2017) en la mayoría de los cultivares, pero resultaron menores al ser comparadas con la R_0 que observaron sobre BIOINTA 2004. Los parámetros T de *R. padi* sobre los doce cultivares evaluados resultaron mayores a los reportados por Mohamadi *et al.* (2012) (11,3 – 12,1 días). El tiempo de duplicación (D) y las tasas λ observadas en el presente estudio fueron similares a las calculadas por La Rossa *et al.* (2017) (2,12 – 3,40 días y 1,226 – 1,387 hembras.hembras⁻¹, respectivamente). Los parámetros T y D obtenidos sobre BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, ACA 320, SY 110, SY 200 y LYON fueron similares a los parámetros D más altos y a los valores de λ obtenidos sobre ERWYT 87-4, ERWYT 87-6, ERWYT 88-8 (2,4 – 2,6 días y 1,3 – 1,34 hembras.hembras⁻¹, respectivamente) por Mohamadi *et al.*, (2012). También, se observaron sobre KLEIN GLADIADOR, NOGAL y CIPRES valores de T mayores a los hallados por Sanchez Chopa & Descamps (2013) (11,83 – 14,22 días), mientras que sobre estos cultivares y sobre AGP 127, ACA 356 y BAGUETTE 601, los parámetros D y λ fueron cercanos a los encontrados por estos autores (2,85 – 3,82 días y 1,19 – 1,27 hembras.hembra⁻¹).

Las tasas de supervivencia de *R. padi* criado sobre los doce cultivares de trigo, mostraron distintas tendencias. La entropía provee una medida muy útil para caracterizar las diferencias en la forma de las curvas de supervivencia (Carey, 2001). Asimismo, los parámetros “c” del modelo de Weibull calculados para las curvas de supervivencia de *R. padi* sobre los doce cultivares de trigo, indican que las curvas son de tipo I, es decir, que tienen una forma convexa (Deevey, 1947), ya que el parámetro c resultó mayor a 1 en todos los casos (Pinder *et al.*, 1978). Sin embargo, la curva obtenida en el cultivar KLEIN GLADIADOR es cóncava, lo que puede comprobarse con el valor de la entropía (H). Debido a que el valor del parámetro c del modelo de Weibull obtenido para este cultivar es el más bajo y el más cercano a 1 comparado con el resto de los cultivares, no es detectado claramente por el modelo. Por un lado, el parámetro b del modelo de Weibull, que está inversamente relacionado con la tasa de mortalidad media diaria, fue relativamente bajo sobre KLEIN GLADIADOR, lo que concuerda con los valores de $\bar{\mu}$. Por otro lado, la tasa de mortalidad inicial (a) del modelo de Gompertz fue mayor sobre

KLEIN GLADIADOR, sin embargo, la tasa exponencial de incremento de la tasa de mortalidad (b) fue más alta sobre ACA 356, lo que sugiere que los áfidos de mayor edad tienen una mortalidad más alta comparada con los otros cultivares. Además, las menores longevidades junto a las esperanzas de vida al nacimiento (e_0) más bajas se observaron sobre ACA 356, NOGAL, AGP 127, BAGUETTE 601 y KLEIN GLADIADOR.

Distintos autores han señalado que la duración del período ninfal junto a la tasa de reproducción de los áfidos, guarda relación con el grado de resistencia o susceptibilidad de su hospedero. Largas duraciones de los períodos ninfales junto a bajas tasas de reproducción son indicativos de genotipos más resistentes que otros (Khan *et al.*, 2009; Razmjou *et al.*, 2011). En este sentido, los áfidos criados sobre AGP 127, CIPRES, KLEIN GLADIADOR y NOGAL tuvieron períodos ninfales largos y bajas R_0 , lo que indicaría que comparativamente poseen algún grado de resistencia frente a *R. padi*. Sin embargo, hay que tener en cuenta además otros parámetros de importancia antes de exponer conclusiones definitivas acerca de la resistencia o susceptibilidad de los cultivares evaluados. Los valores más altos de r_m calculados sobre LYON, SY 200, SY 110, ACA 320, BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006 indican que sobre estos cultivares, *R. padi* tuvo un mayor potencial de reproducción. En cambio, las menores r_m sobre NOGAL, AGP 127, KLEIN GLADIADOR, CIPRES, ACA 356 y BAGUETTE 601 mostraron que el áfido tuvo un menor desempeño biológico en estos cultivares, que además se vio reflejado en menores tasas netas de reproducción. Asimismo, al observar otros aspectos referidos a la demografía, como el Tiempo generacional medio (T) y el tiempo de duplicación (D) de *R. padi*, se puede ratificar lo que muestran los valores de la r_m . Los áfidos criados sobre CIPRES, KLEIN GLADIADOR y NOGAL tuvieron comparativamente altos valores de T y D , que muestran un crecimiento poblacional más lento. En el resto de los cultivares que tuvieron una baja r_m , como AGP 127 y BAGUETTE 601, los áfidos mostraron valores de T y D no tan altos, o incluso en ACA 356 en el que se observó el valor T más bajo.

En resumen, entre los cultivares evaluados que pueden considerarse más resistentes frente a *R. padi* serían NOGAL, AGP 127, KLEIN GLADIADOR y ACA 356, debido a que mostraron un mayor grado de resistencia por antibiosis, al menos para la población que se estudió en este trabajo. El cultivar BAGUETTE 601 y CIPRES podrían considerarse parcialmente resistentes ya que los parámetros, en general, indicaron un potencial de

crecimiento poblacional mayor que sobre los cultivares resistentes. Por otro lado, ACA 320 y LYON fueron considerados parcialmente susceptibles, debido a que los áfidos mostraron altos valores de r_m y bajos de D entre otros parámetros. Los áfidos mostraron un mayor potencial de crecimiento sobre BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, SY 110 y SY 200 los que podrían considerarse susceptibles.

Capítulo III

EFFECTOS DE DOCE CULTIVARES DE TRIGO (*TRITICUM AESTIVUM* L.) SOBRE PARÁMETROS BIOLÓGICOS Y DEMOGRÁFICOS DE *SCHIZAPHIS GRAMINUM* (ROND.) (HEMIPTERA: APHIDIDAE)

Introducción

Entre los áfidos presentes en nuestro país *Schizaphis graminum* (Rondani) (Subfamilia: Aphidinae, Tribu: Aphidini, Subtribu: Rhopalosiphina), “el pulgón verde de los cereales”, (Ortego *et al.*, 2004; Remaudière & Remaudière, 1997) es una especie considerada plaga de numerosas Poáceas cultivadas en Argentina y el resto del mundo (Akhtar & Mujahid, 2006; SINAVIMO, 2020b; Tofangsazi *et al.*, 2012). Originaria, posiblemente, de Asia Central, actualmente cuenta con una vasta distribución mundial (Blackman & Eastop, 2007) y se encuentra presente en el sur de Europa, Asia, África, América del Norte y América del Sur (Blackman & Eastop, 2007). En América del Norte fue introducida en el año 1882 (Blackman & Eastop, 2007). En la Argentina fue registrada en la década de 1930 sobre avena y trigo como *Toxoptera graminum* (Blanchard, 1939). A lo largo de los años se ha encontrado sobre otras Poáceas cultivadas como cebada, festuca, sorgo y alpiste entre otras (Nieto Nafría *et al.*, 1994).

En relación a su aspecto en vida, los ápteros son de tamaño pequeño a mediano, miden entre 1,3 a 2,1 mm, son de forma oval y alargados, con la cabeza y el protórax amarillento o verde pálido. El resto del tórax y el abdomen presentan variaciones de color entre el verde amarillento y el verde azulado con una raya dorsal verde oscura (Figura 14). Los alados presentan la cabeza y el protórax amarillo parduzco, con los lóbulos torácicos negros y el abdomen con una coloración que va del verde amarillento al verde oscuro. Los sifones de ambos morfos son pálidos con los ápices generalmente oscuros (Blackman & Eastop, 1985). El género *Schizaphis* es muy cercano a *Rhopalosiphum* en sus características morfológicas y pertenece a la misma subtribu, pero se diferencia de *Rhopalosiphum* porque los sifones no presentan una pestaña apical muy desarrollada, tampoco exhibe el característico patrón poligonal en el abdomen y los morfos alados tienen la nervadura medial de las alas anteriores bifurcada una sola vez (Eastop, 1966).



Figura 14. Imagen de adulto y ninfas de *Schizaphis graminum* (Rond.) (Original).

Es una especie monoica sobre Poáceas, que puede ser holocíclica o anholocíclica. En climas templados con inviernos fríos, como los que ocurren en el norte de los Estados Unidos en latitudes superiores al paralelo 35°N, se comporta como una especie holocíclica y pasa el invierno como huevo sobre Poáceas, principalmente sobre *Poa pratensis* L. (Anstead *et al.*, 2003; Blackman & Eastop, 1985). Sin embargo, puede comportarse como una especie anholocíclica en los lugares donde la temperatura invernal no es tan baja (Blackman & Eastop, 1985). Las Poáceas que crecen de manera espontánea son importantes en la dinámica poblacional de *S. graminum* porque actúan de reservorio para esta especie tanto en el invierno como en el verano (Anstead *et al.*, 2003). En la fase sexual del pulgón verde, en aquellas regiones donde se comporta como una especie holocíclica, las hembras depositan los huevos en las Poáceas no cultivadas antes de que el trigo sembrado en otoño comience la emergencia. Transcurrido el invierno, las fundatrices nacen en estas Poáceas espontáneas (Anstead *et al.*, 2003). Asimismo, sirven de reservorio para el verano (Daniels, 1960) debido a que el trigo madura y es cosechado mucho antes de que el ciclo sexual del áfido se inicie (Anstead *et al.*, 2003). Además, son un reservorio para aquellas poblaciones anholocíclicas que durante el verano se mantienen en praderas naturales para luego dispersarse a través de las formas aladas (Lopes-da-Silva *et al.*, 2004; Santa María & Quintana, 1952).

S. graminum es considerada una de las plagas más importantes del trigo (Blackman & Eastop, 2007). El impacto económico que genera esta especie en distintos países de

América del Sur como Brasil, Chile o Argentina motivó el estudio de distintos aspectos de su biología para contar con información local (Chidichimo & Almaráz, 2008; Clua *et al.*, 2004; Lopes-da-Silva & Vieira, 2010). En las regiones donde el áfido no recibe del ambiente los estímulos necesarios para inducir la aparición de formas sexuales, se reproduce partenogenéticamente durante todo el año (Shufran *et al.*, 1997). En nuestro país, se encuentra distribuido ampliamente entre 24°40' - 43°28' S (Clua *et al.*, 2004). Según las condiciones ambientales, se pueden encontrar formas sexuales (Chidichimo & Almaráz, 2008) y formas que se mantienen de manera partenogenética durante todo el año (Clua *et al.*, 2004; Dughetti, 2012). Durante el otoño se lo puede observar sobre verdeos que sirven de puente de ingreso al cultivo de trigo durante el invierno pasando luego a los hospederos regulares de verano como sorgo o maíz (Dughetti, 2012). Este áfido ataca el cultivo de trigo desde la emergencia hasta el estado de encañazón, aunque los mayores daños los causa en las primeras semanas desde la emergencia de las plántulas (La Rossa *et al.*, 2014).

Resultados

Períodos de desarrollo y longevidad

Los períodos de desarrollo y la longevidad de *S. graminum* resultaron significativamente diferentes de acuerdo al cultivar en el que fueron criados (Tablas 18 y 19). Las cohortes criadas sobre los cultivares CIPRES, BIOINTA 3006, KLEIN GLADIADOR y BAGUETTE 601 tardaron menos en alcanzar el estado adulto que el resto de los cultivares (Kruskal-Wallis $H = 102,720$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 18). Si bien los áfidos criados sobre el cultivar NOGAL fueron los únicos en superar las 24 horas entre la cuarta muda y la puesta de la primera ninfa, no se encontraron diferencias con el resto de los cultivares en que el período pre-reproductivo fue inferior a un día, excepto al compararlo con los valores observados sobre BAGUETTE 601 y SY 200 (Kruskal-Wallis $H = 14,054$; $gl = 11$; $P = 0,0455$) (Tabla 18).

Tabla 18. Duración media en días (E.E.M.) del período Ninfal y Pre-reproductivo de *S. graminum* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	Ninfal	Pre-reproductivo
ACA 320	8,57 (0,09) bc	0,93 (0,08) bc
ACA 356	8,50 (0,10) bc	0,83 (0,09) abc
AGP 127	8,89 (0,16) c	0,77 (0,08) abc
BAGUETTE 601	7,69 (0,09) a	0,69 (0,09) a
BIOINTA 3005	8,51 (0,13) bc	0,83 (0,09) abc
BIOINTA 3006	7,50 (0,09) a	0,81 (0,07) abc
CIPRES	7,38 (0,09) a	0,93 (0,11) bc
KLEIN GLADIADOR	7,53 (0,10) a	0,91 (0,05) abc
LYON	8,58 (0,12) bc	0,83 (0,08) abc
NOGAL	7,96 (0,10) b	1,07 (0,10) c
SY 110	8,26 (0,10) bc	0,79 (0,09) abc
SY 200	8,62 (0,30) bc	0,76 (0,09) ab

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

El período reproductivo de los áfidos fue diferente según el cultivar en el que fueron criados (Kruskal-Wallis $H = 196,856$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 19). El período reproductivo fue significativamente menor en los cultivares NOGAL y AGP 127 que en el resto, mientras que en el cultivar ACA 320 se registró el valor más alto, aunque no se encontraron diferencias significativas con el cultivar KLEIN GLADIADOR. El período post-reproductivo en la mayoría de los cultivares varió entre 0,23 y 1,74 días (Kruskal-Wallis $H = 87,585$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 19). En el cultivar KLEIN GLADIADOR se observó un valor alto, aunque sin diferencias comparado con SY 200, SY 110 y BIOINTA 3005. Sin embargo, en el cultivar ACA 320 se registró el período post-reproductivo más largo entre todos los cultivares, que superó los 13 días. La longevidad también difirió significativamente entre cultivares (Kruskal-Wallis $H = 206,193$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 19). Los áfidos vivieron más días en el cultivar ACA 320. La longevidad más corta se observó en los cultivares NOGAL y AGP 127, mientras que la duración de la vida de los áfidos en el resto de los cultivares fue intermedia.

Tabla 19. Duración media en días (E.E.M.) del período Reproductivo, Post-reproductivo y la Longevidad de *S. graminum* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	Reproductivo	Post-reproductivo	Longevidad
ACA 320	21,40 (0,92) f	13,6 (1,50) c	44,5 (1,94) g
ACA 356	12,02 (0,96) cd	0,43 (0,17) a	21,79 (0,99) bcd
AGP 127	5,50 (0,70) a	0,34 (0,09) a	15,30 (0,63) a
BAGUETTE 601	9,77 (0,74) bc	0,23 (0,07) a	18,37 (0,76) bc
BIOINTA 3005	15,29 (1,62) de	1,74 (0,63) ab	26,37 (1,91) ef
BIOINTA 3006	13,17 (1,01) cd	1,17 (0,43) a	22,62 (1,25) bcde
CIPRES	14,02 (1,02) d	0,43 (0,13) a	22,75 (1,08) cde
KLEIN GLADIADOR	18,84 (1,34) ef	2,59 (0,64) b	29,84 (1,66) f
LYON	8,25 (0,80) b	0,5 (0,18) a	18,14 (0,85) b
NOGAL	3,71 (0,85) a	0,71 (0,15) a	13,21 (0,90) a
SY 110	13,07 (1,29) cd	1,57 (0,49) ab	23,69 (1,58) de
SY 200	14,68 (1,21) d	1,32 (0,42) ab	25,35 (1,43) def

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Parámetros demográficos

Los parámetros demográficos de *S. graminum* sobre doce cultivares de trigo se muestran en las Tablas 20 y 21. Los distintos cultivares de trigo tuvieron un marcado efecto sobre la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) de los áfidos (Kruskal-Wallis $H = 147,965$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 20). El valor más bajo se registró en las cohortes criadas sobre el cultivar NOGAL, que resultó significativamente distinto al resto, excepto al ser comparado con AGP 127 ($0,133 - 0,168$ hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Sobre KLEIN GLADIADOR, CIPRES, BIOINTA 3006 y BAGUETTE 601 mostraron las r_m significativamente más altas, aunque en este último cultivar no se observaron diferencias significativas con SY 200 ($0,264 - 0,235$ hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Al igual que en la tasa intrínseca de crecimiento, los valores más bajos de la tasa neta de reproducción (R_0) se registraron en los áfidos alimentados sobre NOGAL y AGP 127, que resultaron significativamente inferiores al resto de los cultivares, seguidos del cultivar LYON, que también fue diferente a todos los cultivares ($5,85 - 17,86$ hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (Kruskal-Wallis $H = 186,021$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 20). Los valores más altos de R_0 , observados sobre KLEIN GLADIADOR y ACA 320, se encontraron levemente por encima de las 50 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹.

Tabla 20. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) y tasa neta de reproducción (R_0) (hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (E.E.M.) de *S. graminum* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	r_m	R_0
ACA320	0,230 (0,004) cd	50,47 (1,48) e
ACA356	0,226 (0,005) cd	31,72 (1,80) cd
AGP127	0,168 (0,012) ab	10,58 (2,33) a
BAGUETTE 601	0,253 (0,005) ef	30,47 (3,06) cd
BIOINTA 3005	0,216 (0,006) bcd	30,68 (2,48) cd
BIOINTA 3006	0,256 (0,005) f	36,02 (3,52) cd
CIPRES	0,263 (0,003) f	38,42 (2,94) d
KLEIN GLADIADOR	0,264 (0,004) f	50,05 (3,13) e
LYON	0,202 (0,008) bc	17,86 (3,39) b
NOGAL	0,133 (0,019) a	5,85 (2,36) a
SY110	0,222 (0,006) cd	28,64 (3,19) c
SY200	0,235 (0,006) de	37,33 (2,91) cd

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Al comparar el tiempo generacional medio (T) entre las cohortes criadas en los distintos cultivares se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis $H = 163,979$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 21). El tiempo generacional medio obtenido sobre BAGUETTE 601, NOGAL y CIPRES (13,51 – 13,89 días) fue menor que sobre el resto de los cultivares, aunque no se encontraron diferencias significativas entre los dos últimos cultivares y BIOINTA 3006, AGP 127 y LYON (14,00 – 14,29 días). El tiempo generacional medio más largo se observó sobre ACA 320.

La tasa finita de incremento (λ) (Tabla 21), al igual que la r_m , fue menor en los áfidos criados sobre NOGAL y AGP 127 (1,142 – 1,183 hembras.hembras⁻¹), pero no se encontraron diferencias entre este último cultivar, LYON y BIOINTA 3005 (Kruskal-Wallis $H = 153,889$; $gl = 11$; $P < 0,0001$).

El tiempo de duplicación (D) de los áfidos, fue diferente de acuerdo al cultivar en el que fueron criados (Kruskal-Wallis $H = 112,682$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 21). Los valores de D resultaron menores en las cohortes criadas sobre KLEIN GLADIADOR, CIPRES, BIOINTA 3006 y BAGUETTE 601 (2,62 – 2,74 días). Con un valor levemente superior se ubicó, seguido de este grupo, el cultivar SY 200 pero sin diferencias con BAGUETTE 601. En el

cultivar NOGAL y AGP 127 (5,09 – 4,11 días) se encontraron los valores más altos, seguidos por los áfidos criados sobre el cultivar LYON.

A partir de una hembra partenogénica de *S. graminum* de cualquier edad, aplicando la ecuación N° 14, se obtuvieron las curvas de crecimiento teóricas en doce cultivares de trigo (Figura 15). Se puede observar que en los cultivares CIPRES y KLEIN GLADIADOR, la población podría superar los 190 individuos en 20 días, mientras que sobre NOGAL no alcanzaría los 15 individuos.

Tabla 21. Tiempo generacional medio (T) (días), tasa finita de incremento (λ) (hembras.hembras⁻¹) y tiempo de duplicación (D) (días) (E.E.M.) de *S. graminum* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	T	λ	D
ACA320	17,05 (0,15) d	1,259 (0,005) cd	3,01 (0,05) cd
ACA356	15,32 (0,28) c	1,253 (0,006) cd	3,07 (0,07) cd
AGP127	14,15 (0,30) b	1,183 (0,014) ab	4,11 (0,29) de
BAGUETTE 601	13,51 (0,21) a	1,288 (0,006) ef	2,74 (0,05) ab
BIOINTA 3005	15,87 (0,23) c	1,241 (0,008) bcd	3,20 (0,09) cd
BIOINTA 3006	14,00 (0,17) b	1,292 (0,007) f	2,70 (0,06) a
CIPRES	13,89 (0,19) ab	1,301 (0,003) f	2,64 (0,03) a
KLEIN GLADIADOR	14,85 (0,14) c	1,302 (0,006) f	2,63 (0,04) a
LYON	14,29 (0,27) b	1,224 (0,010) bc	3,42 (0,14) cd
NOGAL	13,63 (0,64) ab	1,142 (0,021) a	5,09 (0,80) e
SY110	15,16 (0,23) c	1,248 (0,008) cd	3,12 (0,09) cd
SY200	15,44 (0,32) c	1,264 (0,007) de	2,95 (0,07) bc

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

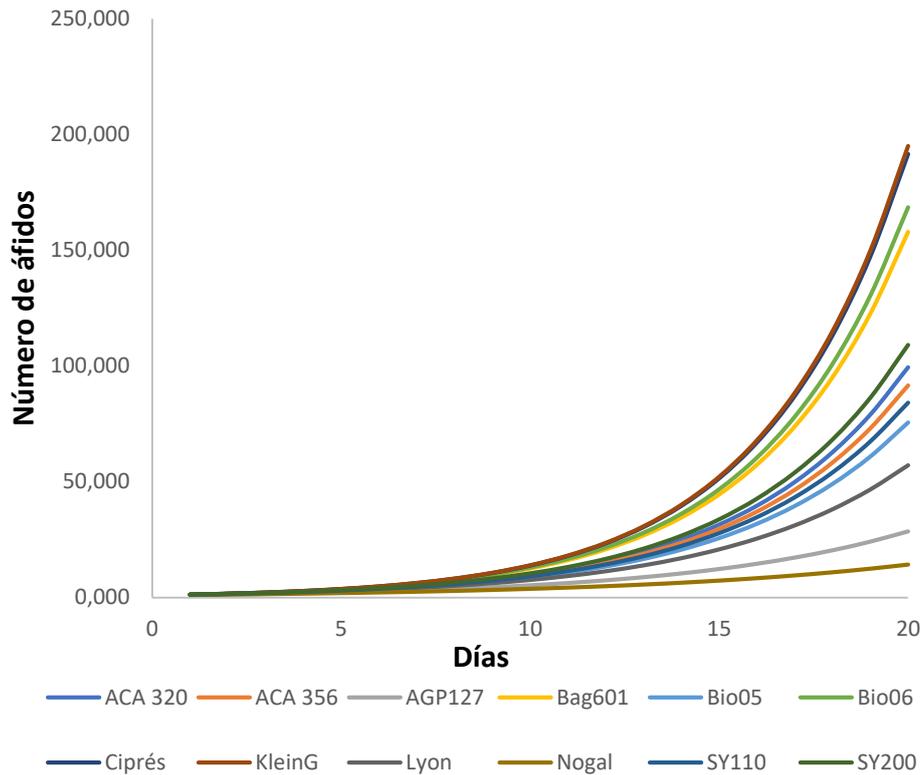


Figura 15. Curvas de crecimiento teóricas de *Schizaphis graminum* sobre doce cultivares de trigo a partir de una hembra partenogenética.

En la esperanza de vida al nacimiento (e_0) de los áfidos también se observaron diferencias significativas entre cultivares (Kruskal-Wallis $H = 206,125$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 22). Los valores más bajos se obtuvieron sobre NOGAL y AGP 127 (11,39 – 14,33 días) mientras que el más alto se obtuvo sobre ACA 320 (43,82 días). Los valores en el resto de los cultivares se ubicaron entre los 18,01 y los 30,22 días.

Al comparar la entropía (H) de *S. graminum* criado en doce cultivares de trigo se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis $H = 61,999$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 22). A pesar de las diferencias, el valor de la entropía de *S. graminum* en todos los cultivares indica que la forma de las curvas de supervivencia es convexa ($H < 0,5$) lo cual se comprueba en la Figura 16 (Tabla 22). La mortalidad media diaria ($\bar{\mu}$) fue menor en los cultivares ACA 320 y KLEIN GLADIADOR (Kruskal-Wallis $H = 190,320$; $gl = 11$; $P < 0,0001$), seguido en orden ascendente por BIOINTA 3005 (0,0228 – 0,0377 días⁻¹), no hallándose diferencias significativas entre estos dos últimos cultivares. Los valores más altos, observados en las cohortes criadas sobre AGP 127 y NOGAL, fueron diferentes al resto (0,0697 – 0,0875 días⁻¹).

Tabla 22. Entropía (H), mortalidad media diaria ($\bar{\mu}$) y esperanza de vida al nacimiento (e_0) de *S. graminum* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	e_0	H	$\bar{\mu}$
ACA320	43,82 (2,22) g	0,21 (0,04) a	0,0228 (0,0011) a
ACA356	21,55 (1,08) bcde	0,30 (0,03) bcd	0,0463 (0,0023) cde
AGP127	14,33 (0,57) a	0,31 (0,02) cde	0,0697 (0,0028) f
BAGUETTE 601	18,50 (0,78) bc	0,24 (0,03) ab	0,0540 (0,0023) e
BIOINTA 3005	26,42 (1,90) ef	0,42 (0,04) f	0,0377 (0,0027) bc
BIOINTA 3006	21,44 (1,31) bcd	0,43 (0,04) f	0,0465 (0,0028) de
CIPRES	23,18 (1,04) cde	0,29 (0,03) bc	0,0431 (0,0019) cd
KLEIN GLADIADOR	30,22 (1,63) f	0,27 (0,04) abc	0,0330 (0,0018) ab
LYON	18,01 (0,83) b	0,28 (0,04) abc	0,0554 (0,0025) e
NOGAL	11,39 (0,63) a	0,40 (0,04) def	0,0875 (0,0047) f
SY110	23,71 (1,55) de	0,42 (0,04) ef	0,0420 (0,0028) cd
SY200	25,74 (1,38) def	0,30 (0,03) bcd	0,0387 (0,0021) bc

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Supervivencia y Fecundidad

La prueba de Log-rank utilizada para comparar las curvas de supervivencia de los áfidos criados en distintos cultivares de trigo mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 337,67$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 23). La curva de supervivencia (l_x) de los áfidos criados sobre ACA 320 fue la única que difirió de todas las demás (Tabla 23, Figura 16). Comparando el resto entre sí, las curvas de supervivencia de las cohortes que fueron criadas sobre AGP 127 y NOGAL fueron diferentes al resto. Sobre KLEIN GLADIADOR, la curva de supervivencia fue diferente a la observada en los áfidos criados sobre LYON y BAGUETTE 601, pero no se encontraron diferencias significativas con ACA 356, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, SY 110 y SY 200 (Tabla 23, Figura 16).

Tabla 23. Comparación múltiple con la prueba de Log-rank de la curva de supervivencia de *S. graminum* sobre 12 cultivares de trigo.

Cultivar	Estadístico Log-rank
ACA 320	-65,056 d
ACA 356	4,691b c
AGP 127	38,427 a
BAGUETTE 601	12,095 b
BIOINTA 3005	-11,977 bc
BIOINTA 3006	3,561 bc
CIPRES	-0,098 bc
KLEIN GLADIADOR	-19,619 c
LYON	14,844 b
NOGAL	35,065 a
SY 110	-4,351 bc
SY 200	-7,582 bc

Estadísticos Log-rank seguidos de letras distintas indican diferencias significativas entre curvas de supervivencia (Ajuste para comparaciones múltiples con la prueba de Log-rank, corrección de Tukey- Kramer, $\alpha=0,05$).

La forma de las curvas de fecundidad diaria (m_x) de *S. graminum* sobre doce cultivares de trigo fueron descritas de mejor manera por una regresión polinomial de cuarto orden y no resultaron una función lineal de la edad (Tabla 24), formando patrones más corridos a la derecha o a la izquierda (Figura 16). En los resultados del análisis de regresión se observó un fuerte efecto del cultivar sobre la fecundidad diaria, incluso cuando el efecto de la edad fue removido ($F = 10,57$; $gl = 11, 317$; $P < 0,0001$). Entre los 10 y los 23 días se observaron los valores de fecundidad diaria más altos que fueron de 3,6, 3,8, 3,8, 3,7, 2,7, 3,9, 3,6, 3,7, 3,3, 4,0 y 3,1 ninfas.día⁻¹ en los cultivares ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, KLEIN GLADIADOR, LYON, NOGAL, SY 110 y SY200, respectivamente.

Tabla 24. Análisis de regresión polinomial del efecto del cultivar y la edad sobre la fecundidad diaria de *S. graminum*.

Fuente de regresión	gl	Cuadrado medio	F	P	R ²
Modelo	26	13,6037665	45,85	<0,0001	0,789927
Media (Edad)	1	84,2043854	283,78	<0,0001	
Media ²	1	116,9667280	394,19	<0,0001	
Media ³	1	80,8333951	272,42	<0,0001	
Media ⁴	1	10,4147574	35,10	<0,0001	
Cultivar	11	2,434582	8,20	<0,0001	
Edad x Cultivar	11	3,1362051	10,57	<0,0001	
Error	317	0,2967268			

Mínimos cuadrados medios de la fecundidad diaria		
Cultivar	M.C.M.	± E.E.M.
ACA 320	1,82257309	± 0,09996080 abc
ACA 356	1,95664656	± 0,10942627 ab
AGP 127	1,86619754	± 0,18809159 abc
BAGUETTE 601	2,01647384	± 0,12557462 ab
BIOINTA 3005	1,58721280	± 0,09679060 abcd
BIOINTA 3006	1,98286682	± 0,10218802 ab
CIPRES	2,00064997	± 0,09559671 ab
KLEIN GLADIADOR	2,03654627	± 0,09679060 a
LYON	1,38013522	± 0,11364767 cd
NOGAL	1,17953287	± 0,13389806 d
SY 110	1,57429789	± 0,09658000 bcd
SY 200	1,74420219	± 0,09559671 abc

Mínimos cuadrados medios (M.C.M.) seguidos de letras distintas indican diferencias significativas (Tukey- Kramer, $\alpha=0,05$).

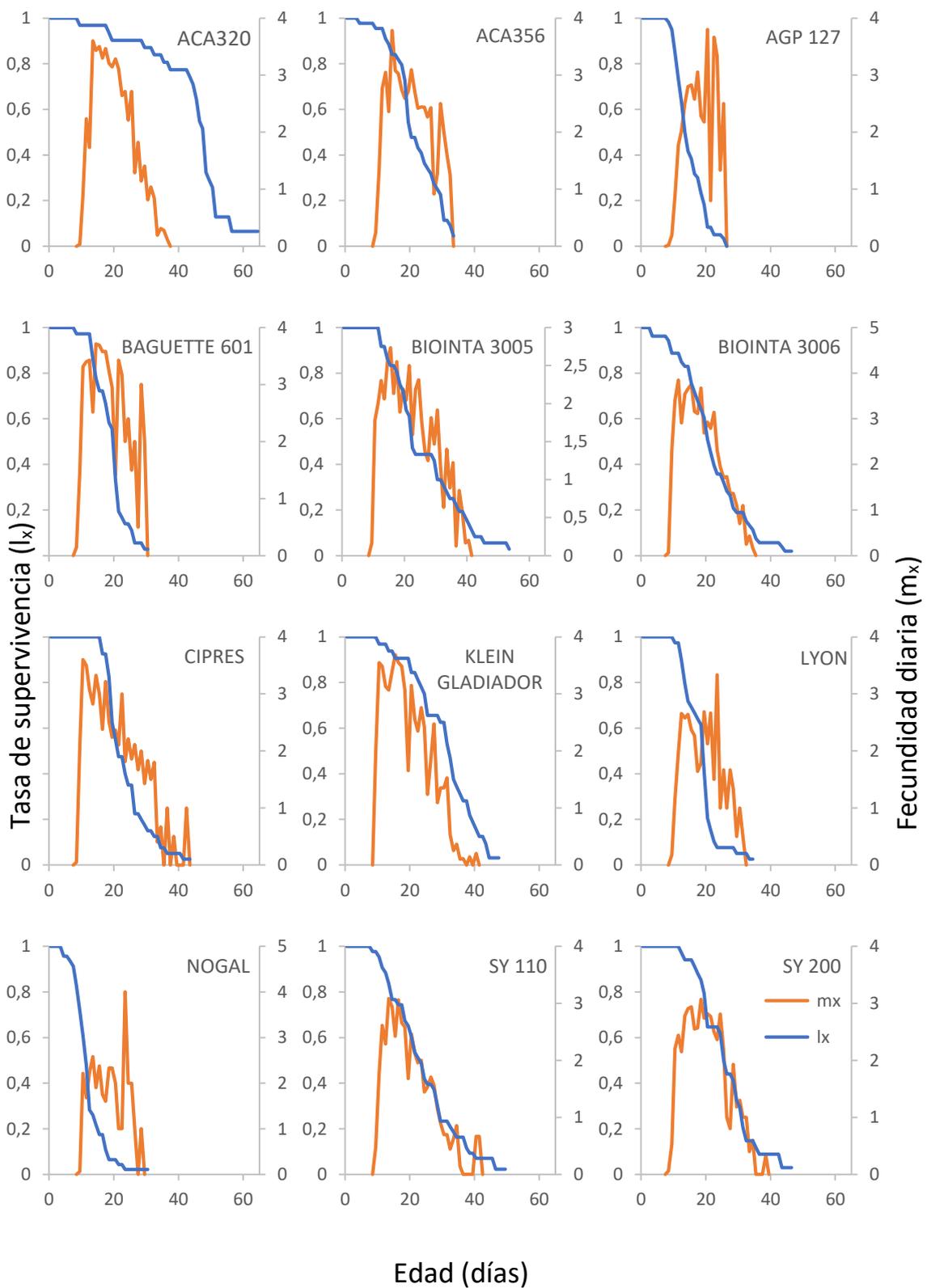


Figura 16. Tasa de supervivencia específica por edades (l_x) y fecundidad (m_x) de *Schizaphis graminum* criado sobre diferentes cultivares de trigo.

Modelos de mortalidad

Se observó un ajuste significativo ($P < 0,0001$) en los modelos de Gompertz y de Weibull entre las tasas de supervivencia y la edad de *S. graminum* sobre doce cultivares de trigo (Tabla 25). Las tasas de supervivencia de los áfidos criados en los distintos cultivares poseen un buen ajuste de ambos modelos, debido al alto coeficiente de regresión (R^2) obtenido en todos los casos.

Tabla 25. Estimación de los parámetros (E.E.M.) de la regresión no lineal entre la tasa de supervivencia y la edad de *S. graminum* sobre doce cultivares de trigo ajustada para los modelos de Gompertz y de Weibull.

Cultivar	Gompertz		
	a	b	R ²
ACA 320	2,14E-04 (5,70E-05)	1,30E-01 (6,63E-03)	0,9758
ACA 356	4,15E-03 (6,60E-04)	1,42E-01 (8,80E-03)	0,9780
AGP 127	4,59E-03 (1,28E-03)	2,46E-01 (2,32E-02)	0,9751
BAGUETTE 601	1,07E-03 (2,86E-04)	2,68E-01 (1,64E-02)	0,9877
BIOINTA 3005	7,81E-03 (9,25E-04)	7,78E-02 (5,66E-03)	0,9734
BIOINTA 3006	8,11E-03 (7,61E-04)	1,05E-01 (5,42E-03)	0,9884
CIPRES	1,40E-03 (4,88E-04)	1,96E-01 (1,75E-02)	0,9692
KLEIN GLADIADOR	1,92E-03 (1,57E-04)	1,18E-01 (3,14E-03)	0,9945
LYON	9,39E-04 (3,10E-04)	2,90E-01 (2,10E-02)	0,9856
NOGAL	6,59E-03 (1,66E-03)	2,96E-01 (2,65E-02)	0,9829
SY 110	7,99E-03 (7,76E-04)	9,08E-02 (5,12E-03)	0,9852
SY 200	2,25E-03 (3,66E-04)	1,44E-01 (7,53E-03)	0,9858
Cultivar	Weibull		
	b	c	R ²
ACA 320	49,1204 (0,3753)	6,0421 (0,3566)	0,9684
ACA 356	24,7146 (0,2244)	3,2591 (0,1347)	0,9876
AGP 127	16,0693 (0,1995)	3,5748 (0,2123)	0,9874
BAGUETTE 601	20,5832 (0,1700)	4,8082 (0,2482)	0,9904
BIOINTA 3005	29,8926 (0,3091)	2,4005 (0,0840)	0,9871
BIOINTA 3006	24,6111 (0,1587)	2,5521 (0,0584)	0,9957
CIPRES	25,0417 (0,3025)	4,1846 (0,2785)	0,9799
KLEIN GLADIADOR	34,5226 (0,1727)	3,7350 (0,0943)	0,9942
LYON	19,6997 (0,2087)	4,9109 (0,3318)	0,9862
NOGAL	12,8550 (0,1642)	3,3438 (0,1923)	0,9904
SY 110	27,0312 (0,1664)	2,4596 (0,0521)	0,9958
SY 200	28,7296 (0,2009)	3,6139 (0,1220)	0,9924

Ranking de resistencia

Los intervalos en los que fueron incluidos los períodos ninfales, reproductivos, las longevidades y los parámetros demográficos de *S. graminum*, excepto λ y H, sobre los doce cultivares se muestran en la Tabla 26.

Tabla 26. Intervalos utilizados como base para la creación del ranking de resistencia a *S. graminum*.

Ninfal	7,38 - 7,76	T	13,51 - 14,4
	7,77 - 8,14		14,41 - 15,28
	8,15 - 8,51		15,29 - 16,17
	8,52 - 8,89		16,18 - 17,05
Reproductivo	3,71 - 8,13	D	2,63 - 3,24
	8,14 - 12,56		3,25 - 3,86
	12,57 - 16,98		3,87 - 4,48
	16,99 - 21,40		4,49 - 5,09
Longevidad	13,21 - 21,03	μ	0,0228 - 0,039
	21,04 - 28,86		0,0391 - 0,0552
	28,87 - 36,68		0,0553 - 0,0713
	36,69 - 44,50		0,0714 - 0,0875
r_m	0,133 - 0,166	e_0	11,390 - 19,500
	0,167 - 0,198		19,51 - 27,61
	0,199 - 0,231		27,62 - 35,71
	0,232 - 0,264		35,72 - 43,82
R_0	5,85 - 17,01		
	17,02 - 28,16		
	28,17 - 39,32		
	39,33 - 50,47		

Los valores de los períodos ninfales, reproductivos y las longevidades, así como los parámetros demográficos de *S. graminum*, excepto λ y H, obtenidos en cada cultivar fueron incluidos en alguno de los cuatro intervalos. De esta manera, se categorizaron los resultados en niveles de resistencia o susceptibilidad por parámetro (Tablas 27 y 28). La sumatoria de niveles de resistencia por cultivar y parámetro dio como resultado un ranking de resistencia-susceptibilidad (Tabla 29). El mayor puntaje de resistencia fue alcanzado por NOGAL y AGP127 mientras que el puntaje de resistencia más bajo se observó sobre KLEIN GLADIADOR. LYON, ACA 356, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, SY 110, y SY 200 fueron considerados parcialmente resistentes, en tanto que, ACA 320, BIOINTA 3006, y CIPRES fueron considerados parcialmente susceptibles.

Tabla 27. Niveles de resistencia para el período ninfal, reproductivo y a longevidad de de *S. graminum*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

Ninfal	Reproductivo	Longevidad
ACA 320	ACA 320	ACA 320
ACA 356	ACA 356	ACA 356
AGP 127	AGP 127	AGP 127
BAG. 601	BAG. 601	BAG. 601
BIO. 05	BIO. 05	BIO. 05
BIO. 06	BIO. 06	BIO. 06
CIPRES	CIPRES	CIPRES
KLEIN G.	KLEIN G.	KLEIN G.
LYON	LYON	LYON
NOGAL	NOGAL	NOGAL
SY 110	SY 110	SY 110
SY 200	SY 200	SY 200

Tabla 28. Niveles de resistencia para cada cultivar en los parámetros demográficos r_m , R_0 , T, D, μ y e_0 de *S. graminum*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

r_m	R_0	T	D	μ	e_0
ACA 320					
ACA 356					
AGP 127					
BAG. 601					
BIO. 05					
BIO. 06					
CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES
KLEIN G.					
LYON	LYON	LYON	LYON	LYON	LYON
NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL
SY 110					
SY 200					

Tabla 29. Ranking de resistencia a *S. graminum*.

Posición	Cultivar	Sum. Total
1.	NOGAL	22
2.	AGP127	21
3.	LYON	15
4.	ACA356	13
5.	BAGUETTE 601	11
6.	BIOINTA 3005	11
7.	SY110	11
8.	SY200	11
9.	ACA320	7
10.	BIOINTA 3006	7
11.	CIPRES	7
12.	KLEIN G.	3

La inercia obtenida en las componentes principales 1 y 2 como resultado del ACP de *S. graminum* fue alta (Tabla 30). Las variables incluidas en el ACP tuvieron una alta representatividad que puede observarse a través de la suma de los cosenos² (Tabla 30). A pesar de que en el plano principal del ACP de *S. graminum* (Figura 17) no pudieron formarse claramente los grupos parcialmente resistentes, parcialmente susceptibles y susceptibles, se destaca el grupo de los cultivares resistentes, formado por NOGAL y AGP 127 ubicado a la izquierda de la coordenada 0 de la componente 1.

Tabla 30. Inercia (%) y cosenos² de las variables de las componentes principales resultantes del ACP de *S. graminum*. C.P.= Componentes Principales.

	C.P. 1	C. P. 2	Total
Inercia (%)	68,06	23,18	91,24
Variable	Coseno²	Coseno²	suma
Ninfal	0,006	0,689	0,695
Reproductivo	0,974	0,001	0,975
Post-reproductivo	0,500	0,291	0,791
Longevidad	0,894	0,078	0,971
r_m	0,527	0,439	0,966
R_0	0,907	0,069	0,976
T	0,558	0,371	0,930
D	0,572	0,318	0,891
μ	0,940	0,006	0,946
e_0	0,927	0,056	0,983

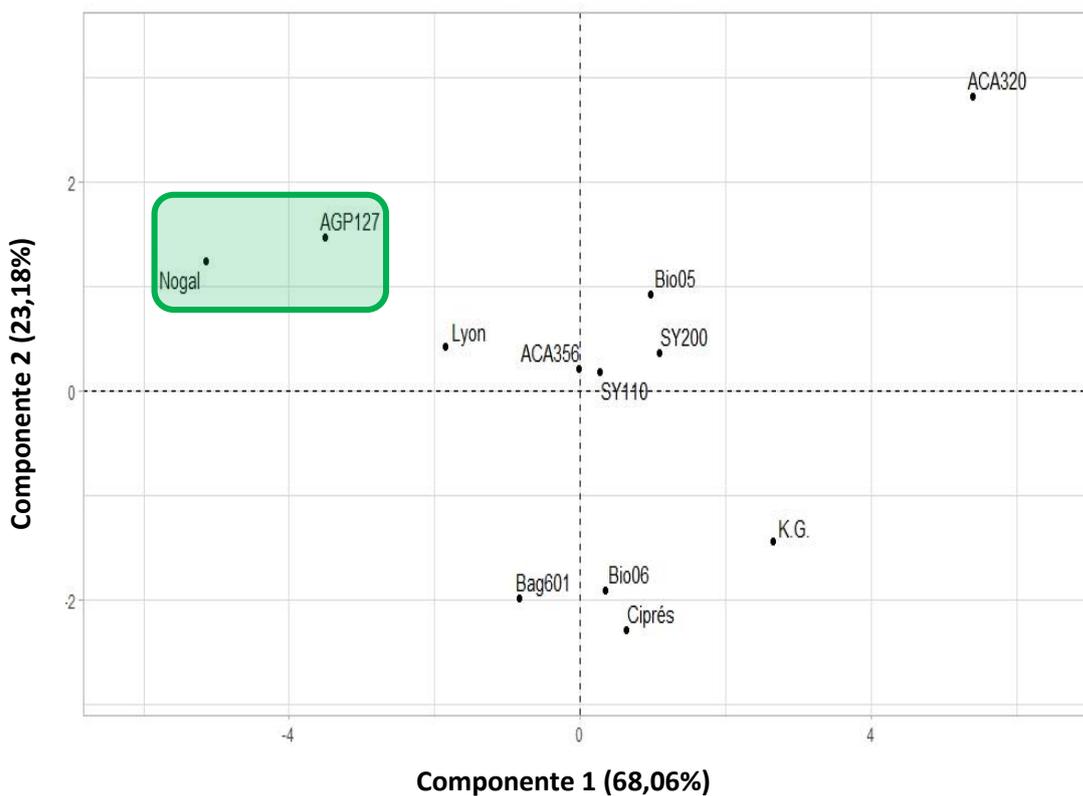


Figura 17. Plano principal del Análisis de Componentes Principales de *S. graminum*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; K.G.= KLEIN GLADIADOR.

Discusión

Los doce cultivares evaluados tuvieron un marcado efecto sobre los períodos de desarrollo y la demografía de *S. graminum*. A continuación, se discuten los resultados de los trabajos de otros autores que midieron el efecto de distintos materiales de plantas y/o diferentes temperaturas sobre los parámetros biológicos y demográficos de *S. graminum* obtenidos a través de la construcción de tablas de vida en condiciones controladas. No solamente los distintos hospedadores, ya sean especies o cultivares dentro de éstas, pueden tener efectos directos sobre la biología de *S. graminum* (Ahmadi & Safavi, 2014; Akhtar & Mujahid, 2006) sino también las diferentes temperaturas con las que se realizaron los ensayos cuya incidencia repercute sobre las tasas de desarrollo, supervivencia, etc. (Shehata *et al.*, 2018; Tofangrazi *et al.*, 2010). Al comparar los resultados del presente trabajo con aquellos obtenidos por otros autores, se debe considerar también que se trata de poblaciones que podrían tener características diferentes de acuerdo con su ubicación geográfica (Kerns *et al.*, 1989; Pendleton *et al.*, 2009).

Los áfidos criados en los cultivares evaluados en el presente trabajo tuvieron períodos ninfales menores a los encontrados por Barkhordar *et al.* (2011) a 22 °C sobre los cultivares de trigo Einkorn, Azadi y Ommid (9,5 – 10,7 días) y similares a los observados sobre Marvdasht, Pishtaz y Moghan 2 (7,5 – 8,5 días). Por otra parte, los períodos ninfales sobre los doce cultivares resultaron mayores al valor más bajo reportado por Goldasteh *et al.* (2012) a 22 °C en el cultivar de trigo Tajan (5,19 días), sin embargo, las duraciones sobre CIPRES, BIOINTA 3006, KLEIN GLADIADOR Y BAGUETTE 601 fueron cercanas a la duración más larga que observaron sobre el cultivar Zagros (7,03 días). Por otro lado, los períodos ninfales obtenidos en el presente trabajo fueron mayores a las que observaron Mohammadi *et al.* (2018) sobre distintos cultivares de trigo a 25 °C (5,57 – 6,60 días).

Los períodos pre-reproductivos de los áfidos criados en el presente estudio, fueron mayores a los observados por La Rossa *et al.* (2014) a 20 °C en los cultivares de trigo Biointa 1002, Biointa 2004, Buck Meteoro, Colibrí, Klein Yarará y LE 2330 (0,09 – 0,55 días) y menores a los observados por los mencionados autores sobre Baguette Pr. 11 y ACA 315 (1,18 – 1,36 días). Además, los doce cultivares estudiados tuvieron períodos pre-reproductivos mayores a los obtenidos por La Rossa *et al.* (2002) en varias cohortes sobre trigo cv. Dragón (1,60 – 1,90 días) en condiciones de cría similares a las utilizadas en este estudio.

Los períodos reproductivos registrados sobre los cultivares LYON y BAGUETTE 601 resultaron similares a las duraciones más cortas que obtuvieron Barkhordar *et al.* (2011) sobre los cultivares Einkorn y Azadi (8,56 – 9,04 días), mientras que en los cultivares NOGAL y AGP 127 fueron menores. Las duraciones de los períodos reproductivos en el resto de los cultivares fueron cercanas o mayores a las que obtuvieron los autores citados sobre los cultivares de trigo Omid, Marvdasht, Pishtaz y Moghan 2 (10,6 – 12,87 días). Es interesante destacar que los cultivares Omid y Pishtaz también fueron utilizados por Mohammadi *et al.* (2018) para evaluar la resistencia a *S. graminum*. Estos autores reportaron duraciones mayores a las que observaron Barkhordar *et al.* (2011) y al comparar los cultivares evaluados en el presente estudio con los usados por Mohammadi *et al.* (2018), resultaron ser de menor duración. Si se compara con los valores obtenidos por Miao *et al.* (2011) sobre trigo transgénico y no transgénico a 23

°C (16,00 – 19,8 días), los cultivares NOGAL, AGP 127, LYON, BAGUETTE 601, ACA 356, SY 110, BIOINTA 3006, CIPRES y SY 200 mostraron períodos reproductivos menores, no obstante, sobre BIOINTA 3005 y KLEIN GLADIADOR se observaron duraciones cercanas a esos valores y sobre ACA 320 la duración fue mayor. Los períodos reproductivos observados en el presente estudio fueron de menor duración que los observados por La Rossa *et al.* (2014) sobre los cultivares ACA 315, Biointa 1002 y Baguette Pr. 11 (28,2 – 40,3 días); sobre los cultivares KLEIN GLADIADOR y ACA 320 se observaron duraciones mayores a las encontradas por estos autores sobre Biointa 2004, Buck Meteoro, KLEIN Yarará y LE 2330 (4,70 – 15,31 días), aunque sobre NOGAL la duración fue menor.

Los períodos post-reproductivos hallados sobre BAGUETTE 601 y AGP 127 fueron de menor duración a los reportados por Shehata *et al.* (2018) sobre un cultivar desconocido de trigo criando *S. graminum* a 18 °C y 22 °C (0,47 – 1,51 días). Por otra parte, sobre los cultivares BAGUETTE 601, AGP 127, ACA 356, CIPRES, LYON, NOGAL, BIOINTA 3006, SY 200, SY 110 y BIOINTA 3005 los áfidos tuvieron períodos post-reproductivos menores a los observados por Barkhordar *et al.* (2011) (2,12 – 5,00 días), mientras que sobre KLEIN GLADIADOR la duración fue similar a las duraciones más cortas que observaron estos autores. El período post-reproductivo obtenido sobre ACA 320 fue ampliamente superior a la reportada por los autores citados.

La longevidad hallada sobre el cultivar ACA 320 fue notablemente superior a las longevidades obtenidas por Mohammadi *et al.* (2018) (12,75 – 29,50 días), sin embargo, en el resto de los cultivares evaluados fueron similares. Las longevidades obtenidas en los doce cultivares fueron menores a las reportadas por La Rossa *et al.* (2014) sobre ACA 315 y Biointa 1002 (51,07 – 55,52 días), y similares a las obtenidas en el resto de los cultivares (11,97 – 44,43 días). Sobre NOGAL la longevidad fue similar a la hallada por Shehata *et al.* (2018) a 18 y 22 °C (12,45 y 13,51), mientras que en el resto de los cultivares evaluados los áfidos tuvieron longevidades mayores.

Las r_m calculadas en los cultivares BIOINTA 3005, SY 110, ACA 356, ACA 320, SY 200, BAGUETTE 601, BIOINTA 3006, CIPRES Y KLEIN GLADIADOR resultaron similares a las obtenidas por Goldasteh *et al.* (2012) (0,222 – 0,276 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), pero en los cultivares NOGAL, AGP 127 y LYON los valores de este parámetro fueron más bajos. En estos tres últimos cultivares y también sobre BIOINTA 3005 y SY 110, las r_m fueron

similares a las reportadas por Vasicek *et al.* (2010) al criar *S. graminum* sobre distintos cultivares de avena a 20 °C (0,131 – 0,214 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). En el presente estudio las r_m fueron menores a las halladas por Khodabandeh *et al.* (2011) a 23 °C sobre el cultivar de trigo Niknezhad (0,310 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹); sobre ACA 320 y SY 200 las r_m fueron similares a la que obtuvieron estos autores sobre sorgo granífero (0,233 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), mientras que sobre BAGUETTE 601 y BIOINTA 3006 fueron similares a la registrada sobre sorgo bicolor (0,257 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Las r_m halladas en los cultivares CIPRES y KLEIN GLADIADOR resultaron similares a las observadas por Mohammadi *et al.* (2018) sobre el cultivar de trigo Yavaras (0,262 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), pero en el resto de los cultivares evaluados en el presente estudio, los áfidos tuvieron valores de r_m más bajos que los obtenidos por los autores citados en los cultivares restantes (0,276 – 0,346 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Las r_m en la presente investigación resultaron menores a las que reportaron Mojahed *et al.* (2013) sobre distintos cultivares de trigo a 25 °C (0,312 – 0,369 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Los doce cultivares evaluados, en general tuvieron tasas r_m inferiores a las reportadas por Najafi *et al.* (2013) a 25 °C sobre los cultivares de trigo N87-8, N87-9, N88-3, N88-14, N88-8, N88-11 (0,273 – 0,321 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) pero en los cultivares BAGUETTE 601, BIOINTA 3006, CIPRES y KLEIN GLADIADOR las r_m calculadas fueron similares a las que obtuvieron estos autores sobre los cultivares N88-19 y N87-11 (0,251 – 0,265 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹).

Las tasas R_0 obtenidas sobre los cultivares NOGAL, AGP 127, LYON, SY 110, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005 y ACA 356 resultaron inferiores a los valores que obtuvieron Goldasteh *et al.* (2012) sobre cuatro cultivares de trigo (38,23 – 82,21 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹). Sin embargo, en los cultivares ACA 320 y KLEIN GLADIADOR los áfidos presentaron tasas R_0 cercanas a las que observaron los autores mencionados sobre los cultivares Kohdasht y Pastor (45,96 – 50,17 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹) y en los cultivares CIPRES, SY 200 y BIOINTA 3006 los valores de R_0 fueron cercanos al valor más bajo que obtuvieron sobre el cultivar Zagros (38,23 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹). Sobre NOGAL y AGP 127 *S. graminum* tuvo tasas R_0 más bajas que las obtenidas por Mohammadi *et al.* (2018) (17,35 – 54,66 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹) y por Najafi *et al.* (2013) (16,3 – 52,4 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹). Cabe destacar que la R_0

obtenida sobre AGP 127, fue similar a la que hallaron Shehata *et al.* (2018) sobre un cultivar de trigo desconocido criando los áfidos a 18 °C (10,96 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹), sobre SY 200 y CIPRES las tasas R_0 fueron semejantes a la hallada por estos autores a 22 °C (40,33 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹) y sobre BIOINTA 3005 y ACA 356 fueron similares a las que observaron al criarlos a 26 °C (31,64 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹). Los áfidos criados en los doce cultivares evaluados tuvieron valores de R_0 inferiores a los reportados por Vakhide & Safavi (2014) sobre el cultivar de trigo Pishgam de alto rendimiento a 25 °C (83,33 hembras.hembras⁻¹.generación⁻¹).

Los parámetros λ , T y D de los áfidos criados sobre los doce cultivares evaluados en el presente estudio en general tuvieron valores similares a los que reportaron Goldasteh *et al.* (2012) (1,25 – 1,32 hembras.hembra⁻¹; 14,18 – 16,92 días; y 2,51 – 3,12 días, respectivamente), excepto en los cultivares BAGUETTE 601, NOGAL y CIPRES, en que se obtuvieron valores de T menores, y en los cultivares LYON, AGP 127 y NOGAL, en que se observaron valores de λ menores y de D mayores. Los parámetros T obtenidos en los doce cultivares evaluados en el presente estudio fueron inferiores a los reportados por Mohammadi *et al.* (2018) sobre distintos cultivares de trigo (10,42 – 12,55 días). Los valores de λ y D en los cultivares BIOINTA 3006, CIPRES y KLEIN GLADIADOR fueron similares al valor más bajo y más alto, respectivamente, que obtuvieron estos autores sobre el cultivar Yavaras (1,299 hembras.hembra⁻¹ y 2,62 días, respectivamente); en el resto de los cultivares que se evaluaron en esta investigación, los valores de λ fueron más bajos y de D más altos. Los parámetros λ y D en los cultivares BAGUETTE 601, BIOINTA 3006, CIPRES y KLEIN GLADIADOR fueron similares a los reportados por Najafi *et al.* (2013) sobre los cultivares N88-19 y N87-11 (1,286 – 1,303 hembras.hembra⁻¹ y 2,6 – 2,8 días, respectivamente), aunque los parámetros T de todos los cultivares en el presente estudio fueron mayores a los valores registrados por estos autores (11,1 – 12,7 días).

A partir de los parámetros H por un lado (menor a 0,5 en todos los cultivares) y los parámetros c del modelo de Weibull por otro (mayor a 1 en todos los casos), se observó que las curvas de supervivencia tuvieron una forma convexa, es decir, que siguieron el tipo I de las curvas de Deevey. Esto indica que las muertes se concentran en los

individuos de mayor edad. Por otro lado, el parámetro b del modelo de Weibull está inversamente relacionado con la tasa de mortalidad. Este parámetro fue más bajo sobre AGP 127 y NOGAL, lo que concuerda con los valores del parámetro $\bar{\mu}$. La tasa de mortalidad inicial (a) del modelo de Gompertz fue mayor en los cultivares BIOINTA 3006 y SY 110, pero la tasa exponencial de incremento de la tasa de mortalidad (b) fue mayor en los cultivares AGP 127, BAGUETTE 601, LYON y NOGAL, lo que concuerda con los valores relativamente bajos de la esperanza de vida al nacimiento (e_0) y de la longevidad en esos cultivares.

Los efectos de la alimentación de los insectos sobre un determinado genotipo vegetal que posea resistencia por antibiosis, pueden expresarse de distintas maneras, como por ejemplo, en las tasas de crecimiento, en las tasas de desarrollo y en los parámetros demográficos (Hu *et al.*, 2015). Con respecto a las tasas de desarrollo, períodos ninfales más largos junto a períodos reproductivos cortos son rasgos característicos de genotipos que poseen algún nivel de resistencia frente al ataque de áfidos (Vasicek *et al.*, 2010a). Por otro lado, el grado de resistencia puede observarse a través de los parámetros demográficos, como la r_m (Barkhordar *et al.*, 2011). En los cultivares NOGAL y AGP 127 se registraron valores bajos de r_m , R_0 , λ y D comparados al resto de los cultivares, lo que es un indicador de que el crecimiento poblacional de los áfidos en esos genotipos es menor. Junto a los valores de estos parámetros, los períodos reproductivos y las longevidades más cortas se registraron también sobre AGP 127 y NOGAL. El período ninfal más largo observado en AGP 127 fue seguido de duraciones no tan largas de este período sobre los cultivares SY 200, LYON, ACA320, BIOINTA 3005, ACA 356, SY 110 y NOGAL en los que también se observaron altos valores de T , excepto sobre AGP 127, LYON y NOGAL que tuvieron valores de intermedios a bajos. A pesar de que en el cultivar KLEIN GLADIADOR no se obtuvo un valor de T muy bajo, en este cultivar la r_m fue la más alta y el período ninfal se encontró entre los más cortos.

Finalmente, podría decirse que, de los cultivares evaluados, NOGAL Y AGP 127 son los que presentarían mayor resistencia frente a la población estudiada de *S. graminum* en condiciones controladas, a pesar de los relativamente bajos valores de T . Los cultivares LYON, ACA 356, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, SY 110 y SY 200 podrían considerarse parcialmente resistentes debido a que en general, mostraron períodos ninfales un poco

más largos que los cultivares parcialmente susceptibles, y períodos reproductivos y longevidades algo más cortas lo que les otorgó un puntaje de resistencia mayor. Los cultivares que fueron considerados parcialmente susceptibles son ACA 320, BIOINTA 3006 y CIPRES. El mayor crecimiento poblacional de los áfidos se observó en sobre KLEIN GLADIADOR por lo que podría ser calificado como susceptible.

Capítulo IV

EFFECTOS DE DOCE CULTIVARES DE TRIGO (*TRITICUM
AESTIVUM* L.) SOBRE PARÁMETROS BIOLÓGICOS Y
DEMOGRÁFICOS DE *SIPHA MAYDIS* (PASS.)
(HEMIPTERA: APHIDIDAE)

Introducción

Sipha maydis (Pass.) (Subfamilia: Chaitophorinae, Tribu: Siphini), “el pulgón negro de los cereales”, es una especie que se encuentra sobre Poáceas en diversas regiones con diferentes climas (Blackman & Eastop, 2006). Entre sus posibles hospedadores se incluyen todos los cultivos de cereales de importancia económica (Blackman & Eastop, 1985). Su amplia distribución se extiende por numerosos países de Europa, Asia, África (Blackman & Eastop, 1985) y desde hace algunos años en América (Ortego *et al.*, 2004; Sorensen, 2007). La introducción de *S. maydis* en el territorio nacional es reciente y su dispersión pronto alcanzó distintos ambientes (latitud: 32°52′ - 42°03′ S; longitud: 57°41′ - 71°24′ O) (Avila *et al.*, 2014; Corrales *et al.*, 2007).

Respecto de la apariencia de los individuos adultos ápteros en vida, son algo pequeños, miden de 1,0 a 2,0 mm de largo, de aspecto globoso o piriforme, moderadamente aplanados (Figura 18). El dorso, completamente esclerosado, es de color pardo oscuro a negro (Blackman & Eastop, 1985). El cuerpo se encuentra cubierto con pelos largos, los sifones son de forma tronco-cónica, la cauda es semicircular y las antenas son cortas, formadas por 5 antenitos (Dughetti, 2012; Halbert *et al.*, 2013). Las hembras aladas miden de 1,3 a 2,0 mm de largo; presentan una placa dorsal sólida que se extiende desde el segmento abdominal número IV al VII con bandas transversales separadas en los segmentos abdominales 1 a 3 (Blackman & Eastop, 1985). Las ninfas presentan la cabeza y tórax oscuros, los ojos rojos y el abdomen amarillento (Dughetti, 2012).



Figura 18. Imagen de adulto y ninfa de *Sipha maydis* (Pass.) (Original).

En cuanto a su biología, es una especie monoica sobre Poáceas que, probablemente, se comporte como una especie anholocíclica en la mayoría de los países, aunque puede ser holocíclica (Blackman & Eastop, 1985; Wiczorek, 2010). En la Argentina sólo se reproduce por partenogénesis, y debido a su amplio rango de hospedadores dentro de las Poáceas, probablemente sobrevive al invierno sobre pasturas (Corrales *et al.*, 2007; Dughetti, 2012).

S. maydis es considerada una de las plagas más importantes del trigo y otros cereales en la Argentina y el resto del mundo (Puterka *et al.*, 2019; Saldúa & Castro, 2011; SINAVIMO, 2020a). Habita numerosas Poáceas silvestres y cultivadas como el trigo, avena, cebada y sorgo, entre otras (Corrales *et al.*, 2007). Suele encontrarse en la cara adaxial de las hojas, tanto en los estadios tempranos del cultivo de trigo sobre todo en aquellos que fueron sembrados temprano en el otoño y en los avanzados como en la hoja bandera, cerca de la inserción con el tallo, aunque en grandes infestaciones se lo observa en ambas caras (Corrales *et al.*, 2007; Dughetti, 2012).

Resultados

Períodos de desarrollo y longevidad

Se observaron diferencias significativas en casi todos los períodos de desarrollo y la longevidad de *S. maydis* criado sobre los doce cultivares de trigo (Tablas 31 y 32). Los períodos ninfales más cortos se observaron en los áfidos criados sobre los cultivares SY 200, SY 110 y ACA 356 que resultaron diferentes a los de mayor duración registrados sobre CIPRES, NOGAL, BAGUETTE 601 y AGP 127 (Kruskal-Wallis $H = 25,771$; $gl = 11$; $P = 0,0047$) (Tabla 31). Los períodos pre-reproductivos, en todos los casos, fueron superiores o igual a 1 día, excepto sobre el cultivar SY 110 que fue levemente inferior (Tabla 31). Los períodos pre-reproductivos fueron significativamente más cortos sobre SY 110, NOGAL y BIOINTA 3005, mientras que los más largos se registraron en las cohortes criadas sobre AGP 127, KLEIN GLADIADOR, ACA 320 y SY 200 (Kruskal-Wallis $H = 40,830$; $gl = 11$; $P < 0,0001$).

Tabla 31. Duración media en días (E.E.M.) del período Ninfal y Pre-reproductivo de *S. maydis* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	Ninfal	Pre-reproductivo
ACA 320	10,94 (0,14) abcd	1,62 (0,13) e
ACA 356	10,50 (0,25) a	1,56 (0,13) cde
AGP 127	11,62 (0,21) e	1,57 (0,15) de
BAGUETTE 601	11,60 (0,30) de	1,40 (0,11) abcd
BIOINTA 3005	10,54 (0,17) ab	1,21 (0,07) abc
BIOINTA 3006	10,79 (0,18) abcd	1,43 (0,14) bcd
CIPRES	11,42 (0,20) bcde	1,32 (0,11) abcd
KLEIN GLADIADOR	11,40 (0,32) abcde	1,60 (0,23) de
LYON	10,67 (0,11) abc	1,44 (0,12) cde
NOGAL	11,50 (0,26) cde	1,00 (0,13) ab
SY 110	10,46 (0,21) a	0,94 (0,07) a
SY 200	10,14 (0,15) a	1,74 (0,22) e

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Los períodos reproductivos de *S. maydis* sobre los distintos cultivares de trigo difirieron significativamente (Kruskal-Wallis $H = 76,628$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 32). La duración de los períodos reproductivos observados sobre CIPRES, NOGAL, SY 200 y LYON fue

significativamente menor que sobre ACA 356, AGP 127, BIOINTA 3005, BAGUETTE 601 y BIOINTA 3006. Al comparar la duración de los períodos post-reproductivos de las cohortes sobre los distintos cultivares, no se hallaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis H = 10,805; gl = 11; P = 0,0652) (Tabla 32). La longevidad de *S. maydis* difirió en forma significativa de acuerdo al cultivar en el que fue criado (Kruskal-Wallis H =67,427; gl = 11; P <0,0001). El menor tiempo vivido por los áfidos ocurrió sobre los cultivares CIPRES y NOGAL, pero no se encontraron diferencias significativas entre estos cultivares y la longevidad obtenida sobre SY 200, LYON y SY 110.

Tabla 32. Duración media en días (E.E.M.) del período Reproductivo, Post-reproductivo y la Longevidad de *S. maydis* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	Reproductivo	Post-reproductivo	Longevidad
ACA 320	9,41 (0,97) cde	0,25 (0,09) a	22,16 (0,93) cd
ACA 356	10,28 (1,34) de	0,34 (0,10) a	22,66 (1,29) cde
AGP 127	10,95 (2,05) de	0,81 (0,35) a	24,86 (2,27) e
BAGUETTE 601	11,40 (1,93) de	0,15 (0,08) a	24,55 (2,08) de
BIOINTA 3005	10,95 (0,76) de	0,32 (0,07) a	22,96 (0,86) cde
BIOINTA 3006	12,04 (1,33) e	0,39 (0,09) a	24,57 (1,32) de
CIPRES	3,10 (0,63) a	0,71 (0,14) a	16,13 (0,68) a
KLEIN GLADIADOR	7,50 (1,05) cd	0,30 (0,16) a	20,65 (1,22) bcd
LYON	6,72 (1,01) abc	0,22 (0,10) a	18,94 (1,02) ab
NOGAL	4,38 (0,67) ab	0,33 (0,10) a	17,12 (0,78) a
SY 110	7,31 (0,74) bc	0,46 (0,11) a	19,06 (0,72) abc
SY 200	5,46 (0,84) ab	0,97 (0,35) a	17,86 (0,79) ab

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Parámetros demográficos

En las Tablas 33 y 34 se muestran los parámetros demográficos de *S. maydis* criado sobre los doce cultivares de trigo. Se encontraron diferencias significativas al comparar los valores de la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (Kruskal-Wallis H = 96,160; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 33). La r_m más baja se obtuvo al criar los áfidos sobre el cultivar CIPRES, seguido en orden ascendente por los cultivares NOGAL y KLEIN GLADIADOR (0,080-0,111 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Las cohortes que alcanzaron los valores de r_m más altos, fueron

criadas sobre los cultivares BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006 seguidos por ACA 320, ACA 356 y SY 110 (0,149 – 0,180 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). También se encontraron diferencias significativas en la tasa neta de reproducción (R₀) de los áfidos criados en los distintos cultivares (Kruskal-Wallis H= 81,090; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 33). Las R₀ de las cohortes criadas sobre los cultivares CIPRES, NOGAL y KLEIN GLADIADOR resultaron significativamente inferiores que el resto de los cultivares, excepto al ser comparadas con el cultivar LYON, con el que no se encontraron diferencias (3,85 – 9,57 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹). La R₀ más alta se observó sobre el cultivar BIOINTA 3006, seguido en orden descendente por BIOINTA 3005 y ACA 356 (28,72 – 20,11 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹).

Tabla 33. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) (hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) y tasa neta de reproducción (R₀) (hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (E.E.M.) de *Sipha maydis* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	r _m	R ₀
ACA 320	0,160 (0,007) cde	19,36 (2,62) c
ACA 356	0,165 (0,008) cde	20,11 (2,98) cd
AGP 127	0,139 (0,008) bc	16,28 (3,26) bc
BAGUETTE 601	0,144 (0,007) bcd	19,26 (2,89) c
BIOINTA 3005	0,173 (0,005) e	21,87 (2,04) cd
BIOINTA 3006	0,180 (0,006) e	28,72 (3,43) d
CIPRES	0,080 (0,013) a	3,85 (0,80) a
KLEIN GLADIADOR	0,111 (0,011) ab	7,90 (1,76) a
LYON	0,135 (0,013) bc	9,57 (2,07) ab
NOGAL	0,106 (0,011) ab	5,98 (1,17) a
SY 110	0,170 (0,007) de	15,90 (1,91) bc
SY 200	0,149 (0,009) cd	13,08 (2,18) bc

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

El tiempo generacional medio (T) de los áfidos difirió significativamente según el cultivar sobre el que fueron criados (Kruskal-Wallis H = 80,862; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 34). Los valores de T más bajos se observaron en los cultivares SY 110, LYON y CIPRES (16,31 – 17,08 días), que fueron significativamente diferentes al resto, aunque no se encontraron diferencias al compararlos con NOGAL y SY 200 (16,31 y 17,4 días). Los mayores valores de T se hallaron en los cultivares BAGUETTE 601, AGP 127 y KLEIN

GLADIADOR (18,92 – 20,67 días). Al comparar los valores de la tasa finita de incremento (λ), se obtuvo una tendencia similar a la observada al comparar los valores de r_m (Kruskal-Wallis H = 99,689; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 34). La tasa finita de incremento más baja se observó sobre CIPRES, seguido por NOGAL y KLEIN GLADIADOR (1,084 – 1,117 hembras.hembras⁻¹), mientras que las tasas más altas se registraron sobre BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006, seguido por SY 110, ACA 320 y ACA 356 (1,173 – 1,198 hembras.hembras⁻¹). También se encontraron diferencias significativas entre los cultivares al comparar los tiempos de duplicación (D) (Kruskal-Wallis H = 55,695; gl = 11; P <0,0001) (Tabla 34). Las cohortes criadas sobre CIPRES tardaron más en duplicarse que en el resto de los cultivares, aunque no se encontraron diferencias con los tiempos de duplicación sobre NOGAL y KLEIN GLADIADOR (6,20 – 8,34 días).

Aplicando la ecuación N° 14, a partir de una hembra partenogenética de *S. maydis* de cualquier edad, se obtuvieron las curvas de crecimiento teóricas en los doce cultivares de trigo (Figura 19). Se podría esperar que a los 20 días, en los cultivares CIPRES, NOGAL y KLEIN GLADIADOR, las poblaciones no alcancen los 10 individuos, mientras que sobre BIOINTA 3006 y BIOINTA 3005 se podría esperar que superen los 30 individuos.

Tabla 34. Tiempo generacional medio (T) (días), tasa finita de incremento (λ) (hembras.hembras⁻¹) y tiempo de duplicación (D) (días) (E.E.M.) de *S. maydis* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	T	λ	D
ACA 320	18,62 (0,35) cd	1,173 (0,008) cdef	4,33 (0,18) abcd
ACA 356	18,25 (0,36) cd	1,179 (0,009) def	4,19 (0,19) abc
AGP 127	20,19 (0,78) d	1,149 (0,010) bcd	4,96 (0,31) cde
BAGUETTE 601	20,67 (0,96) d	1,155 (0,008) bcde	4,80 (0,24) cde
BIOINTA 3005	17,83 (0,38) bc	1,189 (0,006) f	4,00 (0,11) ab
BIOINTA 3006	18,65 (0,30) cd	1,198 (0,007) f	3,84 (0,13) a
CIPRES	17,08 (0,37) a	1,084 (0,014) a	8,34 (1,57) f
KLEIN GLADIADOR	18,92 (0,83) d	1,117 (0,012) ab	6,20 (0,64) def
LYON	16,86 (0,33) a	1,145 (0,014) bc	5,07 (0,49) cde
NOGAL	17,22 (0,61) ab	1,111 (0,013) ab	6,49 (0,74) ef
SY 110	16,31 (0,31) a	1,185 (0,008) ef	4,07 (0,16) abc
SY 200	17,43 (0,73) ab	1,161 (0,010) cde	4,63 (0,27) bcde

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

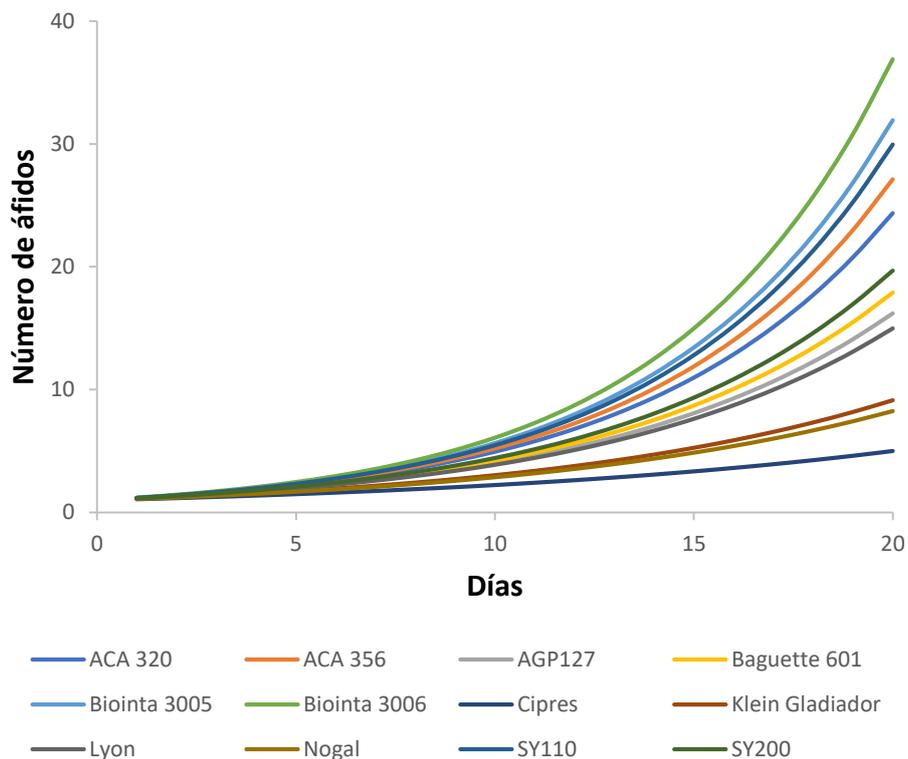


Figura 19. Curvas de crecimiento teóricas de *Siphia maydis* sobre doce cultivares de trigo a partir de una hembra partenogenética.

La esperanza de vida al nacimiento (e_0) de *S. maydis* fue diferente según el cultivar en el que fue criado (Kruskal-Wallis $H = 69,528$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 35). La e_0 sobre NOGAL y CIPRES fue significativamente más baja, excepto al compararla con las obtenidas sobre LYON, KLEIN GLADIADOR y SY 200 (14,32 – 17,32 días). La mayor e_0 se registró sobre BIOINTA 3006, seguido de BAGUETTE 601, AGP 127, ACA 356 y ACA 320 (24,10 – 21,33 días), sin encontrar diferencias entre sí. Sobre SY 110 y BIOINTA 3005 se obtuvieron valores intermedios (18,63 - 20,51 días).

La entropía (H) de *S. maydis* sobre los doce cultivares de trigo, también mostró diferencias significativas (Kruskal-Wallis $H = 43,620$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 35). Los valores de entropía de *S. maydis* sugieren que la forma de las curvas de supervivencia es convexa en todos los cultivares ($H < 0,5$), lo cual se comprueba en la Figura 20. La mortalidad media ($\bar{\mu}$) diaria fue mayor sobre NOGAL, CIPRES, LYON y KLEIN GLADIADOR y menor sobre BIOINTA 3006, BAGUETTE 601, AGP 127, ACA 356, ACA 320 y BIOINTA

3005. Sobre los cultivares SY 110 y SY 200 se encontraron valores intermedios (Kruskal-Wallis $H = 72,695$; $gl = 11$; $P < 0,0001$).

Tabla 35. Esperanza de vida al nacimiento (e_0), entropía (H) y mortalidad media diaria ($\bar{\mu}$) (E.E.M.) de *S. maydis* criado sobre doce cultivares de trigo.

Cultivar	e_0	H	$\bar{\mu}$
ACA 320	21,33 (0,97) cde	0,25 (0,03) a	0,0468 (0,0021) ab
ACA 356	21,45 (1,32) cde	0,35 (0,04) bcde	0,0465 (0,0029) ab
AGP 127	21,91 (1,83) de	0,46 (0,05) e	0,0453 (0,0037) ab
BAGUETTE 601	22,72 (1,75) de	0,39 (0,04) de	0,0437 (0,0032) ab
BIOINTA 3005	20,51 (0,95) cd	0,36 (0,03) cde	0,0486 (0,0023) ab
BIOINTA 3006	24,10 (1,40) e	0,28 (0,04) abc	0,0414 (0,0024) a
CIPRES	14,99 (0,63) a	0,27 (0,02) abc	0,0666 (0,0028) de
KLEIN GLADIADOR	16,75 (1,08) ab	0,38 (0,03) de	0,0595 (0,0039) cde
LYON	16,29 (1,07) ab	0,33 (0,03) bcd	0,0611 (0,0041) cde
NOGAL	14,32 (0,81) a	0,34 (0,03) bcd	0,0696 (0,0039) e
SY 110	18,63 (0,76) bcd	0,23 (0,02) a	0,0536 (0,0022) bc
SY 200	17,32 (0,72) abc	0,26 (0,03) ab	0,0576 (0,0024) cd

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Supervivencia y Fecundidad

La prueba de Log-rank utilizada para comparar las curvas de supervivencia específica por edad de *S. maydis* mostró diferencias entre las cohortes criadas sobre los doce cultivares de trigo ($\chi^2 = 96,10$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Tabla 36). Las curvas l_x de los áfidos criados sobre CIPRES y NOGAL, fueron significativamente diferentes a la obtenida sobre el cultivar BIOINTA 3006; las curvas obtenidas en el resto de los cultivares no fueron diferentes entre sí.

Tabla 36. Comparación múltiple con la prueba de Log-rank de la curva de supervivencia de *S. maydis* sobre 12 cultivares de trigo.

Cultivar	Estadístico Log-rank
ACA 320	-6,955 bc
ACA 356	-10,543 bc
AGP 127	-11,049 bc
BAGUETTE 601	-12,219 bc
BIOINTA 3005	-15,621 bc
BIOINTA 3006	-19,393 c
CIPRES	21,443 a
KLEIN GLADIADOR	9,866 ab
LYON	9,394 ab
NOGAL	18,804 a
SY 110	5,965 abc
SY 200	10,309 ab

Letras distintas indican diferencias significativas entre curvas de supervivencia (Ajuste para comparaciones múltiples con la prueba de Log-rank, corrección de Tukey- Kramer, $\alpha=0,05$).

El análisis de regresión polinomial de cuarto orden utilizado para comparar las curvas de fecundidad diaria (m_x) de *S. maydis* criado sobre los doce cultivares de trigo mostró diferencias significativas y un fuerte efecto del cultivar ($F = 5,18$; $gl = 11, 275$; $P < 0,0001$) (Tabla 37) (Figura 20). Es preciso señalar que la edad a la primera potencia no mostró un aporte significativo al modelo ($P > 0,05$). Si bien el modelo no tuvo un R^2 elevado, logró explicar el 51 % de las curvas de fecundidad. Las curvas de fecundidad diaria obtenidas sobre los cultivares ACA 320, SY 200, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006 y ACA 356 resultaron significativamente diferentes a la curva obtenida sobre el cultivar CIPRES. En el resto de los cultivares no se encontraron diferencias significativas con la curva m_x obtenida sobre CIPRES. Las m_x más altas se registraron entre el día 22 y el 32 después del nacimiento, con valores de 5,00, 3,00, 2,50, 2,46, 3,12, 3,80, 2,50, 3,00, 3,40, 4,00, 3,25 y 5,00 ninfas.día⁻¹ en los cultivares ACA 320, ACA 356, AGP 127, BAGUETTE 601, BIOINTA 3005, BIOINTA 3006, CIPRES, KLEIN GLADIADOR, LYON, NOGAL, SY 110 y SY200, respectivamente.

Tabla 37. Análisis de regresión polinomial del efecto del cultivar y la edad sobre la fecundidad diaria de *S. maydis*.

Fuente de regresión	gl	Cuadrado medio	F	P	R2
Modelo	26	4,9496465	11,19	<0,0001	0,514002
Media (Edad)	1	1,1595225	2,62	0,1066	
Media ²	1	4,0278360	91,03	<0,0001	
Media ³	1	20,5901467	46,53	<0,0001	
Media ⁴	1	11,1782044	25,26	<0,0001	
Cultivar	11	2,293896	5,18	<0,0001	
Edad x Cultivar	11	2,7501562	6,22	<0,0001	
Error	275	0,4424710			

Mínimos cuadrados medios de la fecundidad diaria

Cultivar	M.C.M.	± E.E.M.
ACA 320	2,02763806	± 0,14197177 a
ACA 356	1,80640350	± 0,12504301 a
AGP 127	1,46518886	± 0,12539639 ab
BAGUETTE 601	1,45102460	± 0,11662984 ab
BIOINTA 3005	1,91789563	± 0,12472293 a
BIOINTA 3006	1,86956994	± 0,13561245 a
CIPRES	0,81562885	± 0,26940013 b
KLEIN GLADIADOR	1,76426834	± 0,16759822 ab
LYON	1,33517152	± 0,30564080 ab
NOGAL	1,75538069	± 0,23996237 ab
SY 110	1,74402021	± 0,21516571 ab
SY 200	1,97907890	± 0,14128842 a

Mínimos cuadrados medios (M.C.M.) seguidos de letras distintas indican diferencias significativas (Tukey- Kramer, $\alpha=0,05$).

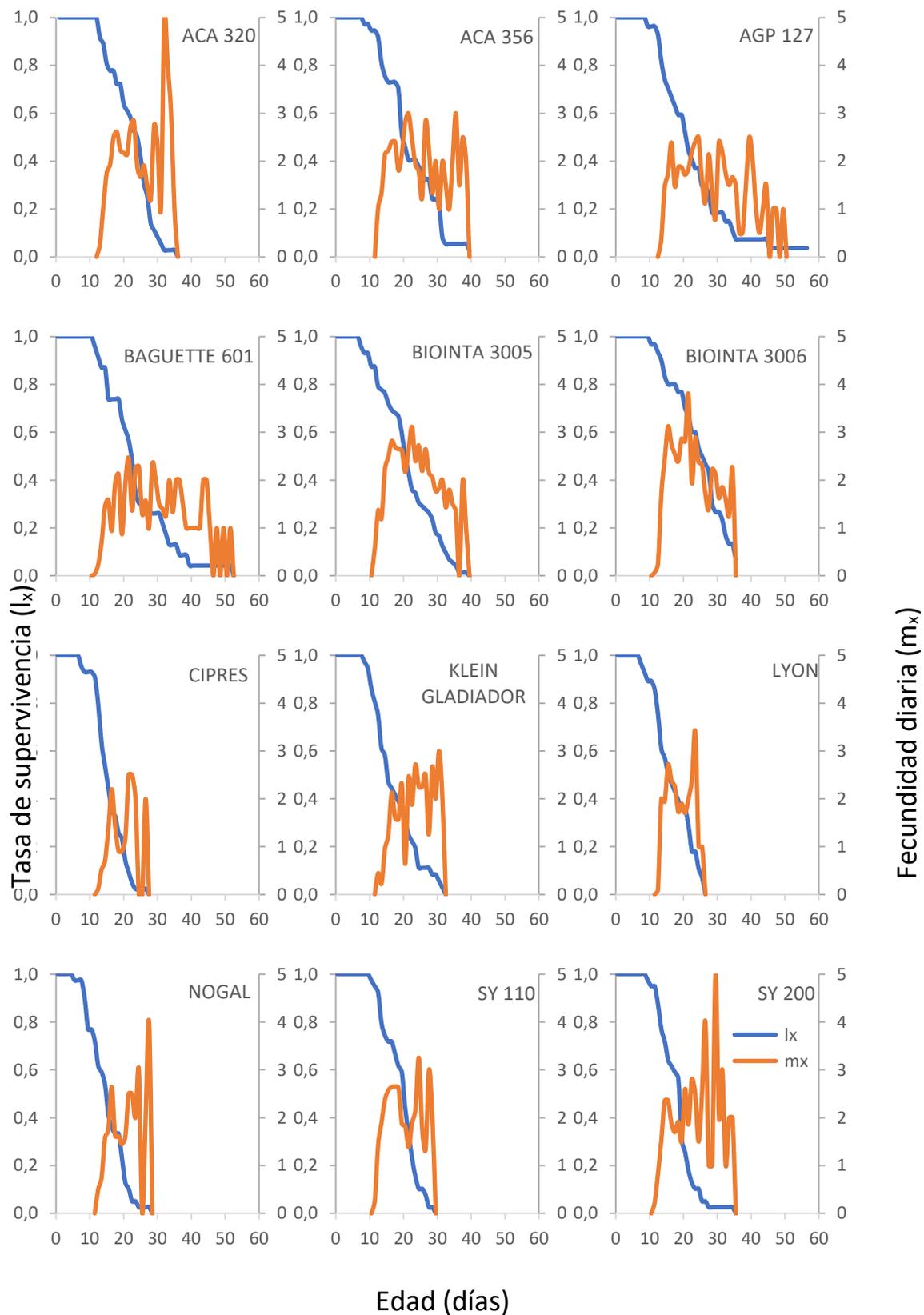


Figura 20. Tasa de supervivencia específica por edades (l_x) y fecundidad (m_x) de *Sipha maydis* criado sobre diferentes cultivares de trigo.

Modelos de mortalidad

La regresión no lineal entre las tasas de supervivencia y la edad de *S. maydis* sobre los doce cultivares de trigo (Tabla 38) mostró un ajuste significativo de los modelos de Gompertz y de Weibull ($P < 0,0001$). Debido a que el coeficiente de regresión (R^2) fue alto para todos los cultivares los modelos poseen un buen ajuste a los datos.

Tabla 38. Estimación de los parámetros (E.E.M.) de la regresión no lineal entre la tasa de supervivencia y la edad de *Sipha maydis* sobre doce cultivares de trigo ajustada para los modelos de Gompertz y de Weibull.

Cultivar	Gompertz		
	a	b	R ²
ACA 320	2,06E-03 (2,84E-04)	1,83E-01 (7,41E-03)	0,9922
ACA 356	6,30E-03 (9,24E-04)	1,19E-01 (8,34E-03)	0,9778
AGP 127	7,70E-03 (1,04E-03)	1,08E-01 (7,81E-03)	0,9784
BAGUETTE 601	5,87E-03 (9,08E-04)	1,15E-01 (8,38E-03)	0,9766
BIOINTA 3005	7,46E-03 (6,93E-04)	1,15E-01 (5,50E-03)	0,9898
BIOINTA 3006	3,13E-03 (2,94E-04)	1,34E-01 (4,61E-03)	0,9918
CIPRES	2,94E-03 (7,34E-04)	2,62E-01 (1,92E-02)	0,9848
KLEIN GLADIADOR	8,63E-03 (1,60E-03)	1,50E-01 (1,36E-02)	0,9717
LYON	7,35E-03 (1,34E-03)	1,63E-01 (1,35E-02)	0,9718
NOGAL	7,74E-03 (1,09E-03)	1,91E-01 (1,17E-02)	0,9889
SY 110	1,57E-03 (2,97E-04)	2,36E-01 (1,15E-02)	0,9903
SY 200	1,76E-03 (3,74E-04)	2,54E-01 (1,41E-02)	0,9911
Cultivar	Weibull		
	b	c	R ²
ACA 320	24,3369 (0,1814)	3,9910 (0,1578)	0,9914
ACA 356	24,4940 (0,2638)	2,8167 (0,1184)	0,9870
AGP 127	24,5716 (0,2503)	2,5313 (0,0907)	0,9898
BAGUETTE 601	25,8096 (0,2682)	2,8005 (0,1119)	0,9882
BIOINTA 3005	23,7652 (0,1611)	2,6898 (0,0685)	0,9950
BIOINTA 3006	27,8531 (0,1703)	3,3298 (0,0959)	0,9931
CIPRES	16,9639 (0,1555)	4,0544 (0,1990)	0,9921
KLEIN GLADIADOR	19,0098 (0,2327)	2,7372 (2,4774)	0,9875
LYON	18,9055 (0,2279)	2,8893 (0,1446)	0,9854
NOGAL	16,6506 (0,1472)	2,9966 (0,1085)	0,9941
SY 110	21,0776 (0,1640)	4,4428 (0,2022)	0,9908
SY 200	19,4741 (0,1517)	4,3496 (0,1933)	0,9935

Ranking de resistencia

Los períodos ninfales, reproductivos, las longevidades y los parámetros demográficos de *S. maydis*, excepto λ y H, sobre los doce cultivares fueron incluidos en los intervalos de la Tabla 39 para determinar los niveles de resistencia o susceptibilidad.

Tabla 39. Intervalos utilizados como base para la creación del ranking de resistencia a *S. maydis*.

Ninfal	10,14 - 10,51	T	16,31 - 17,40
	10,52 - 10,88		17,41 - 18,49
	10,89 - 11,25		18,50 - 19,58
	11,26 - 11,62		19,59 - 20,67
Reproductivo	3,10 - 5,34	D	3,84 - 4,96
	5,35 - 7,57		4,97 - 6,09
	7,58 - 9,81		6,10 - 7,21
	9,82 - 12,04		7,22 - 8,34
Longevidad	16,13 - 18,31	μ	0,0414 - 0,0485
	18,32 - 20,50		0,0486 - 0,0555
	20,51 - 22,68		0,0556 - 0,0626
	22,69 - 24,86		0,0627 - 0,0696
r_m	0,080 - 0,105	e_0	14,32 - 16,77
	0,106 - 0,130		16,78 - 19,21
	0,131 - 0,155		19,22 - 21,66
	0,156 - 0,180		21,67 - 24,10
R₀	3,85 - 10,07		
	10,08 - 16,29		
	16,30 - 22,50		
	22,51 - 28,72		

Los períodos ninfales, reproductivos, y las longevidades como también los parámetros demográficos de *S. maydis* obtenidos en cada cultivar se incluyeron en alguno de los cuatro intervalos según su valor. De esta forma, los parámetros fueron categorizados en niveles de resistencia o susceptibilidad (Tabla 41). La sumatoria de los niveles de resistencia por parámetro y cultivar, dio como resultado un ranking de resistencia-susceptibilidad (Tabla 42). Los cultivares CIPRES, NOGAL, y KLEIN GLADIADOR, alcanzaron los puntajes de resistencia más altos. Los cultivares con los puntajes más bajos fueron BIOINTA 3005, ACA 356 y BIOINTA 3006.

Tabla 40. Niveles de resistencia para el período ninfal, reproductivo y longevidad de *S. maydis*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

Ninfal	Reproductivo	Longevidad
ACA 320	ACA 320	ACA 320
ACA 356	ACA 356	ACA 356
AGP 127	AGP 127	AGP 127
BAG. 601	BAG. 601	BAG. 601
BIO. 05	BIO. 05	BIO. 05
BIO. 06	BIO. 06	BIO. 06
CIPRES	CIPRES	CIPRES
Klein G.	Klein G.	Klein G.
LYON	LYON	LYON
NOGAL	NOGAL	NOGAL
SY 110	SY 110	SY 110
SY200	SY200	SY200

Tabla 41. Niveles de resistencia para cada cultivar en los parámetros demográficos r_m , R_0 , T, D, μ y e_0 de *S. maydis*. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

r_m	R_0	T	D	μ	e_0
ACA 320					
ACA 356					
AG127	AG127	AG127	AG127	AG127	AG127
BAG. 601					
BIO. 05					
BIO. 06					
CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES	CIPRES
KLEIN G.					
LYON	LYON	LYON	LYON	LYON	LYON
NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL	NOGAL
SY 110					
SY200	SY200	SY200	SY200	SY200	SY200

Tabla 42. Ranking de resistencia a *S. maydis*.

Posición	Cultivar	Sum. Total
1.	CIPRES	24
2.	NOGAL	22
3.	KLEIN GLADIADOR	20
4.	LYON	15
5.	SY 200	13
6.	AGP 127	9
7.	SY 110	9
8.	ACA 320	8
9.	BAGUETTE 601	8
10.	BIOINTA 3005	5
11.	ACA 356	4
12.	BIOINTA 3006	3

En el ACP de *S. maydis* se obtuvo una inercia alta en las componentes 1 y 2 (Tabla 43). La suma de los cosenos² también fue alta en todas las variables exhibiendo la buena representatividad que tuvieron en las componentes 1 y 2, excepto en el período post-reproductivo que superó levemente el valor 0,1 (Tabla 43). En el plano principal resultante del ACP de *S. maydis* se ubican los cultivares de acuerdo a su nivel de resistencia y se muestran a la izquierda los más resistentes y a la derecha los más susceptibles (Figura 21). En general, la agrupación de los cultivares resistentes, parcialmente resistentes y susceptibles fue evidente, aunque los cultivares que resultaron parcialmente susceptibles no pudieron agruparse de una manera tan clara. El cultivar parcialmente susceptible BAGUETTE 601, se superpone con los cultivares susceptibles al observar la componente 1.

Tabla 43. Inercia (%) y cosenos² de las variables de las componentes principales resultantes del ACP de *S. maydis*. C.P.= Componentes Principales.

	C.P. 1	C. P. 2	Total
Inercia (%)	65,31	21,63	86,94
Variable	Coseno ²	Coseno ²	suma
Ninfal	0,042	0,905	0,947
Reproductivo	0,944	0,033	0,977
Post-reproductivo	0,076	0,033	0,109
Longevidad	0,862	0,117	0,979
r _m	0,733	0,253	0,987
R ₀	0,915	0,030	0,945
T	0,335	0,567	0,902
D	0,726	0,204	0,929
μ	0,956	0,006	0,961
e ₀	0,941	0,017	0,957

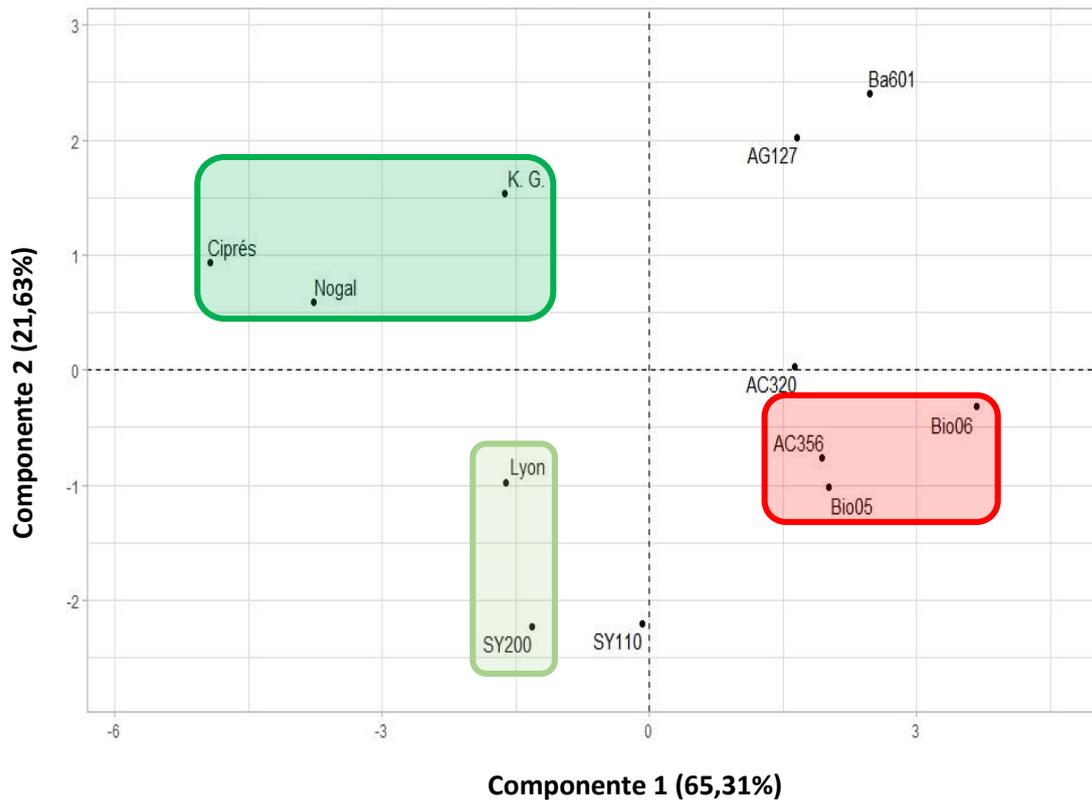


Figura 21. Plano principal del Análisis de Componentes Principales de *S. maydis*. AC320= ACA 320; AC356= ACA 356; AG127= AGP 127; BA601= BAGUETTE 601; BIO05= BIOINTA 3005; BIO06= BIOINTA 3006; K.G.= KLEIN GLADIADOR.

Discusión

Los doce cultivares evaluados tuvieron un marcado efecto en la biología de *S. maydis*. Seguidamente, se discutirán los resultados de otros autores que han estudiado *S. maydis* u otras especies del género *Sipha* sobre distintas especies de Poáceas a través de la construcción de tablas de vida y la obtención de atributos y parámetros biológicos. Es necesario tener en cuenta que han utilizado distintas temperaturas de cría, distintas técnicas y poblaciones de áfidos (Caillaud *et al.*, 1994; Conti *et al.*, 2010; Davis *et al.*, 2007; De Souza *et al.*, 2019; Diaz & Fereres, 2005; Dreyer & Baumgärtner, 1996; Hutchison & Hogg, 1984). Todos estos factores, repercuten en mayor o menor medida sobre la supervivencia, las tasas de desarrollo y los parámetros demográficos.

Los períodos ninfales de *S. maydis* sobre los cultivares evaluados en el presente trabajo resultaron mayores a los que obtuvieron Ricci & Khan (2005) sobre el cultivar de cebada Pampa criando los áfidos a 20 °C (9,4 días) y menores a los observados por Tazerouni & Talebi (2014) sobre el cultivar de trigo Pishtaz a 20 °C (12,15 días). Asimismo, fueron superiores a los encontrados por La Rossa *et al.* (2017) a 20 °C sobre los cultivares de trigo ACA 315, Biointa 1002, Buck Meteoro y LE 2330 (7,89 – 9,63 días), menores al reportado para *S. maydis* sobre el cultivar Baguette 11 Pr. (12,12 días) y cercanos a los que obtuvieron sobre los cultivares Klein yarará y Biointa 2004 (10,2 – 11,18 días). Vasicek *et al.* (2010) estudiaron la respuesta de *S. maydis* sobre distintos cultivares de avena a 20 °C. Los períodos pre-imaginales en el presente estudio fueron menores a los que reportaron estos autores sobre el cultivar de avena Bonaerense INTA Maja (12,43 días), pero sobre los cultivares BIOINTA 3006, ACA 320, KLEIN GLADIADOR, CIPRES, NOGAL, BAGUETTE 601 Y AGP 127 fueron similares a los que observaron sobre los cultivares de avena Bonaerense Payé, Bonaerense INTA Canai y Bonaerense INTA Calén (11,00 – 11,76 días).

En cuanto a las duraciones de los períodos pre-reproductivos sobre los doce cultivares, resultaron más prolongadas que las registradas sobre el cultivar de trigo Pishtaz a 20 °C (0,55 días) (Tazerouni & Talebi, 2014). También fueron superiores a las registradas por La Rossa *et al.* (2017) sobre los cultivares Klein Yarará, Buck Meteoro y Baguette 11 Pr (0,31 – 0,53 días) y cercanas a las que registraron los mismos autores sobre los cultivares Biointa 1002, LE 2330, Biointa 2004 y ACA 315 (0,82 – 1,79 días).

Los períodos reproductivos de los áfidos en la presente investigación, por un lado, tuvieron valores menores a los reportados por Tazerouni & Talebi (2014) en un rango de temperaturas desde 15 a 25 °C (15,76 – 30,62 días), también fueron menores a los reportados por Vasicek *et al.* (2010) (19,23 – 25,74 días) y por Ricci & Khan (2005) (37,04 días). Por otro lado, al compararlos con los reportados por La Rossa *et al.* (2017) se encontró que fueron menores que los que obtuvieron sobre ACA 315, Baguette Pr. 11 y Biointa 2004 (32,55 – 38,72 días), pero sobre LYON, SY 110, KLEIN GLADIADOR y ACA320 las duraciones fueron similares a las que registraron sobre los cultivares Biointa 1002, Buck Meteoro, Klein Yarará y LE 2330 (6,73 – 9,54 días).

Los períodos post-reproductivos hallados en el presente estudio fueron menores a los reportados por La Rossa *et al.* (2017) sobre los cultivares Baguette 11 Pr., Biointa 2004 y ACA 315 (4,76 – 6,13 días) y mayores a los que observaron sobre Buck Meteoro (0,07 días); en cambio, los cultivares BAGUETTE 601, LYON, ACA 320, KLEIN GLADIADOR, BIOINTA 3005, NOGAL, ACA 356 y BIOINTA 3006 resultaron cercanos a los cultivares Biointa 1002, Klein Yarará y LE 2330 (0,13 – 0,33 días). La cantidad de días transcurridos entre la puesta de la última ninfa y la muerte de los individuos registradas sobre los doce cultivares, resultaron menores a los observados por Tazerouni & Talebi (2014) sobre el cultivar Pishtaz a 15 °C y a 25 °C (2,32 – 2,46 días), pero en el cultivar CIPRES la cantidad de días fue similar a la que obtuvieron a 20 °C (0,6 días). Respecto a las longevidades de *S. maydis* en el presente estudio, al comprarlas con las observadas en cebada (52,68 días) (Ricci & Khan, 2005), en distintos cultivares de avena (Vasicek *et al.*, 2010) (33,45 – 40,13 días) o el cultivar Pishtaz a 15, 20 y 25 °C (27,92 – 45,74 días) (Tazerouni & Talebi, 2014) resultaron menores en todos los casos. Sin embargo, los áfidos fueron más longevos en los doce cultivares evaluados que sobre Klein Yarará, LE 2330 y Biointa 1002 (7,92 – 14,11 días) y menos longevos que sobre ACA 315, Baguette 11 Pr. y Biointa 2004 (50,43 – 52,90 días), aunque en los cultivares CIPRES, NOGAL y SY 200 las duraciones de la vida de los áfidos fueron similares a las obtenidas sobre Buck Meteoro (16,90 días) (La Rossa *et al.*, 2017).

Las tasas intrínsecas de crecimiento (r_m) halladas en el presente trabajo fueron inferiores a las expresadas por *S. maydis* sobre cebada cultivar Pampa (0,198 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) (Ricci & Khan, 2005); también resultaron menores a las calculadas por Vasicek *et*

al. (2010) sobre avena cultivar Bonaerense INTA Calén (0,192 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). En cambio, las r_m sobre SY 200, ACA 320, ACA 356, SY 110, BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006 fueron similares a las que obtuvieron Vasicek *et al.* (2010) sobre los cultivares de avena Bonaerense INTA Canai, Bonaerense INTA Maja y Bonaerense Payé (0,154 – 0,175 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Al comparar los valores de este parámetro registrados sobre los cultivares aquí estudiados resultaron menores que los reportados por Moghadam *et al.* (2013) sobre el cultivar de trigo Pishtaz (0,187 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), aunque sobre ACA 356, SY 110, BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006 fueron similares a los cultivares Falat y Ghuds (0,170 – 0,179 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹). Saldúa & Castro (2011) estudiaron la resistencia de 47 cultivares de trigo frente a *S. maydis* y encontraron un rango de valores de tasas r_m que variaron entre 0,21 a 0,29 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹. Los áfidos en la presente investigación tuvieron r_m menores que las reportadas en ese estudio. Sin embargo, esos autores consideraron resistentes a 4 de los cultivares que estudiaron (Biointa 2000, Biointa 3000, Baguette 10 y Baguette 11) debido a que las ninfas no sobrevivieron más de 5 días. Por otra parte, las r_m calculadas en los doce cultivares evaluados fueron más bajas que las obtenidas por La Rossa *et al.* (2017) sobre los cultivares de trigo Biointa 2004 y ACA 315 (0,195 – 0,199 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) y similares a las observadas sobre Baguette 11 Pr., Biointa 1002, Buck Meteoro, Klein Yarará y LE 2330 (0,09 – 0,174 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), aunque sobre CIPRES el valor de la r_m fue aún menor. Sobre NOGAL y KLEIN GLADIADOR, las r_m fueron cercanas a las halladas sobre el cultivar Pishtaz (Tazerouni & Talebi, 2014) a 15°C (0,109 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹), sobre BAGUETTE 601 y SY 200 fueron más parecidas a las halladas a 25 °C (0,155 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹) y sobre SY 110 y BIOINTA 3005 resultaron similares a las que obtuvieron a 20 °C (0,173 hembras.hembra⁻¹.día⁻¹).

Las tasas netas de reproducción (R_0) del presente trabajo, en general, fueron inferiores a las que observaron Vasicek *et al.* (2010) (25,784 – 47,352 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) sobre distintos cultivares de avena, excepto la R_0 obtenida sobre BIOINTA 3006. También resultaron menores a las que otros autores reportaron sobre cebada (74,76 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (Ricci & Khan, 2005) o sobre el cultivar Pishtaz a 20 °C (35,04 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (Tazerouni & Talebi, 2014). Sin embargo, la R_0 sobre SY 200 fue similar a las R_0 sobre Pishtaz a 15 y 25 °C (12,52 – 13,24

hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹). Sobre CIPRES, NOGAL, KLEIN GLADIADOR, LYON y SY 200 se encontraron valores similares a los que expresaron los áfidos sobre los cultivares Biointa 1002, Buck Meteoro, Klein Yarará y LE 2330 (4,19 – 10,56 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹) (La Rossa *et al.*, 2017), aunque los doce cultivares tuvieron valores de R_0 menores que las que observaron los autores citados sobre ACA 315, Baguette 11 Pr. y Biointa 2004 (49,38 – 59,80 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹). Las R_0 calculadas sobre LYON y SY 200 resultaron similares a las de *Sipha flava* sobre *Pennisetum purpureum* (Schumach) a distintas temperaturas (16, 20 y 24 °C; 10,92, 14,65 y 9,71 hembras.hembra⁻¹.generación⁻¹, respectivamente) (Oliveira *et al.*, 2009).

Los valores de T encontrados sobre BAGUETTE 601 y AGP 127 fueron similares a los T sobre los cultivares de avena Bonaerense INTA Calén, Canai y Maja (Vasicek *et al.*, 2010b), pero en el resto de los cultivares fueron menores (20,124 – 21,166 días). Los parámetros λ y D sobre BAGUETTE 601, AGP 127, LYON, KLEIN GLADIADOR, NOGAL y CIPRES fueron menores y mayores, respectivamente, a los reportados sobre avena por Vasicek *et al.* (2010) (1,166 – 1,211 hembras.hembra⁻¹ y 3,614 – 4,506 días, respectivamente).

Al comparar los valores de T del presente trabajo con los obtenidos por La Rossa *et al.* (2017), se encontraron diferencias y similitudes. Los doce cultivares, por un lado, resultaron inferiores a los calculados sobre el cultivar Baguette Pr. 11 (22,82 días); por otro lado, resultaron mayores a los transcurridos sobre Klein Yarará y Biointa 1002 (15,09 y 15,67 días), y similares al resto de los cultivares (16,13 – 20,59 días). Al comparar los parámetros λ y D con los reportados por los mismos autores, se encontró que λ sobre CIPRES resultó algo menor y D fue mayor (1,097 – 1,22 hembras.hembra⁻¹ y 3,49 – 6,39, respectivamente). En el resto de los cultivares aquí evaluados, estos parámetros resultaron similares. Tazerouni & Talebi (2014) obtuvieron valores de T sobre Pishtaz a 15 y 20 °C de 23,21 y 21,95 días, respectivamente. Los doce cultivares tuvieron valores de T menores, y sobre SY 110 y LYON resultaron similares al compararlos con los valores alcanzados sobre Pishtaz a 25 °C (16,32 días). Los parámetros λ y D sobre CIPRES fueron menores y mayores, respectivamente, comparados con los observados por esos autores sobre Pishtaz entre 15 y 25 °C (1,12 – 1,19 hembras.hembra⁻¹ y 3,99 – 6,35 días, respectivamente).

Las tasas de supervivencia de *S. maydis* que pueden observarse en las curvas de supervivencia, fueron diferentes según el cultivar en que el áfido fue criado. A pesar de que fueron diferentes, las curvas tuvieron una forma convexa en todos los cultivares. Esto puede comprobarse con los valores de H siempre menores a 0,5 y los valores del parámetro c del modelo de Weibull mayores a 1, es decir que siguieron el tipo I de las curvas de Deevey, en otras palabras, las muertes se concentraron principalmente en los individuos de mayor edad. Si bien en todos los cultivares las curvas siguieron la forma mencionada, el parámetro H sobre el cultivar AGP 127 fue cercano a 0,5, por lo que se aproximó al tipo II de las curvas de Deevey, es decir que la tasa de mortalidad se mantuvo más o menos constante a medida que avanzó la edad de los individuos. Por otra parte, el parámetro b del modelo de Weibull está inversamente relacionado con la tasa de mortalidad. En este sentido, sobre AGP 127, se encontró entre los valores más altos que se relaciona con los valores relativamente bajos de $\bar{\mu}$. Por otra parte, la tasa de mortalidad inicial (a) del modelo de Gompertz fue mayor sobre AGP 127, BIOINTA 3005, NOGAL y LYON; en cambio, la tasa exponencial de incremento de la tasa de mortalidad (b) del modelo de Gompertz fue mayor en los cultivares CIPRES, SY 110 y SY 200 junto a bajas e_0 y altas $\bar{\mu}$.

Distintos valores de los atributos biológicos y de los parámetros poblacionales de las plagas han sido utilizados como indicadores de la resistencia que pueda poseer una determinada planta (Birch & Wratten, 1984; Li *et al.*, 2004; Obopile & Ositile, 2010; Van Lenteren & Noldus, 1990). En el presente estudio, los períodos ninfales más largos se registraron sobre CIPRES, NOGAL, BAGUETTE 601 y AGP 127. Además, tanto CIPRES como NOGAL, tuvieron períodos reproductivos y longevidades comparativamente cortos, lo que en principio indicaría algún grado de resistencia. Otros cultivares tuvieron efectos negativos en la vida de *S. maydis* como, por ejemplo, SY 200 y LYON, en que los áfidos tuvieron períodos reproductivos y longevidades también cortos, aunque no tanto como sobre CIPRES y NOGAL. Como ya se dijo previamente, adicionalmente a los atributos biológicos, una herramienta clave en el estudio de la resistencia a plagas es la estimación de la r_m y de otros parámetros demográficos (Birch & Wratten, 1984; Le Roux *et al.*, 2008). Las bajas tasas intrínsecas de crecimiento que se observaron sobre CIPRES y las levemente superiores sobre NOGAL Y KLEIN GLADIADOR fueron acompañadas por

bajas R_0 , bajas tasas λ y altos valores del parámetro D. Además, sobre KLEIN GLADIADOR se observó un valor alto del parámetro T, aunque no sucedió lo mismo en los otros dos cultivares, incluso, los tiempos transcurridos entre dos generaciones fueron cortos sobre SY 110, LYON y CIPRES y algo superiores sobre NOGAL y SY 200.

Considerando lo anterior, se puede advertir que los cultivares CIPRES, NOGAL y KLEIN GLADIADOR poseerían mayor resistencia a *S. maydis*, debido al efecto negativo que tuvieron sobre distintos aspectos de la biología del áfido. Las bajas r_m obtenidas sobre estos cultivares, combinadas con bajas R_0 , cortas e_0 , altas $\bar{\mu}$ y largos períodos ninfales respaldan esta afirmación, a pesar de que sobre CIPRES y NOGAL no se obtuvieron altos valores de T. Asimismo, LYON y SY 200 fueron considerados parcialmente resistentes porque a pesar de que las r_m no resultaron las más bajas y de que los valores de T fueron bajos, los períodos reproductivos, las longevidades y las e_0 resultaron cortas. Los cultivares AGP 127, SY 110, ACA 320 Y BAGUETTE 601 se consideraron parcialmente susceptibles. La combinación de los parámetros obtenidos sobre BIOINTA 3005, ACA 356 y BIOINTA 3006 indican que el crecimiento poblacional de los áfidos podría ser mayor que en el resto de los cultivares evaluados por lo que fueron considerados susceptibles a *S. maydis*.

Capítulo V

CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL FOLIAR DE DOCE

CULTIVARES DE TRIGO

INTRODUCCIÓN

La epidermis de las plantas es un tejido vivo que recubre todos los órganos vegetales, excepto la caliptra (Font Quer, 2009; Valla, 1979). Tiene la función de otorgar protección, principalmente contra la desecación, permitiendo, sin embargo, cierto intercambio con el exterior (Dimitri & Orfila, 2008) y al formar una capa compacta, también contribuye al sostén (Eames & MacDaniels, 1925; Valla, 1979).

La epidermis de los órganos fotosintetizantes está formada básicamente por una capa de células sin espacios intercelulares, las células pavimentosas (Dimitri & Orfila, 2008), solamente interrumpida por los ostíolos, aberturas formadas por otro tipo de células llamadas oclusivas que componen el aparato estomático (Font Quer, 2009; Valla, 1979).

Las células epidérmicas tienen su pared tangencial externa engrosada e impregnada con cutina, sustancia constituida por polimerización de ácidos grasos, que forma una capa continua, la cutícula (Dimitri & Orfila, 2008; Valla, 1979). La cutícula restringe la transpiración (Eames & MacDaniels, 1925; Valla, 1979) y sobre ella se pueden depositar **ceras** (Fahn, 1985), compuestas por polímeros lipídicos y una mezcla de lípidos extraíbles (Dimitri & Orfila, 2008; Eigenbrode & Espelie, 1995). Las ceras no sólo cumplen funciones fisiológicas en la planta (protección contra la desecación y ataques fúngicos) (Valla, 1979), sino también ecológicas, como en la interacción con insectos (Eigenbrode & Espelie, 1995).

Las ceras pueden promover o repeler la oviposición, movimiento y alimentación de los insectos fitófagos que entran en contacto con la superficie de las plantas según el grado de detectabilidad y/o atractividad e interacción de sus características estructurales con las de los insectos (y su comportamiento) (Eigenbrode & Jetter, 2002). La composición de las ceras puede variar entre especies, dentro de la misma especie e incluso en la misma planta; esta variación parece tener implicancias en la resistencia de las plantas (Eigenbrode & Espelie, 1995). Las diferencias en los genotipos y, consecuentemente, fenotipos, con distintos tipos y cantidad de ceras suelen estar asociadas con diferente susceptibilidad (Eigenbrode & Espelie, 1995).

Otro de los componentes de la epidermis son los **tricomas**, excrecencias de origen epidérmico, constituidos por una o varias células, glandulares o no, que a su madurez

pueden encontrarse vivos o muertos (Font Quer, 2009; Valla, 1979). Los tricomas tienen formas diversas y sus funciones incluyen protección contra la pérdida de humedad, el frío o la radiación, secreción de determinadas sustancias (Dimitri & Orfila, 2008; Valla, 1979), y defensa física (Aytasheva *et al.*, 2006; Coley, 1983).

Los **aguijones** también están presentes en la epidermis, pero al tener un origen con aporte subepidérmico constituyen emergencias y no se consideran tricomas (Font Quer, 2009). Los aguijones son rígidos, cortos, con ápice agudo, en forma de gancho, frecuentemente dispuestos en forma relativamente masiva (Payne, 1978).

El primer punto de contacto de los fitófagos es la superficie de las plantas por lo que, el conjunto de excrecencias y emergencias que recubren los órganos que constituyen el **indumento** (Font Quer, 2009), pueden estar involucrados en los mecanismos de defensa o resistencia (Johnson, 1975). En particular, los tricomas no glandulares pueden constituir barreras que forman parte de la resistencia por antixenosis frente a numerosos insectos pequeños, como los áfidos (Van Emden, 2007).

El tejido epidérmico de las Liliópsidas, en vista superficial, generalmente está formado por células largas que pueden ser romboidales o rectangulares (Kraus *et al.*, 2004) pero en la familia Poaceae son siempre rectangulares (Dimitri & Orfila, 2008; Kraus *et al.*, 2004).

La existencia de distintos tipos de tricomas (macropelos, micropelos) y de aguijones es común entre las Poaceae (Kraus *et al.*, 2004; Lizarazu *et al.*, 2013) pudiendo variar su presencia y/o densidad entre las caras adaxial y abaxial de las hojas (Lizarazu *et al.*, 2013). Los aguijones pueden encontrarse sobre las costillas y en los márgenes de la lámina mientras que los tricomas se ubican principalmente en las áreas intercostales (Kraus *et al.*, 2004). En esta familia es usual encontrar tipos de células adicionales en la epidermis, como las buliformes, suberosas y silíceas (Kraus *et al.*, 2004).

Las ceras están también presentes en las superficies foliares de las Poaceae (Baum *et al.*, 1989) y otras Liliópsidas, pudiendo presentar muchas variaciones en espesor, estructura, cantidad, tipo y disposición (Kraus *et al.*, 2004). Existen numerosos genotipos de especies cultivadas, tanto de Magnoliópsidas como el repollo o de Liliópsidas como el maíz, el sorgo, el mijo o el trigo con menores cantidades de ceras en sus hojas que les

brinda un aspecto más brillante (Lowe *et al.*, 1985; Maiti *et al.*, 1994; Stoner, 1990; Traore *et al.*, 1989). En un estudio realizado por Stoner (1990) se compararon genotipos silvestres y mutantes de aspecto brillante de *Brassica oleracea* frente a *Brevicoryne brassicae* y se encontró que las poblaciones del áfido fueron diez veces más numerosas en las plantas con cantidades normales de cera que en las mutantes brillantes. Contrariamente, en *Hordeum vulgare* las poblaciones de pulgones fueron de dos a diez veces mayores en los genotipos brillantes (Tsumuki *et al.*, 1989). También variantes normales y brillantes dentro de cultivares de trigo y sorgo difieren en susceptibilidad a plagas clave (Eigenbrode & Espelie, 1995).

La mayoría de las variedades resistentes de las plantas cultivadas, así como muchos de sus parientes silvestres poseen tricomas que dificultan los movimientos de los áfidos y la inserción de los estiletes. Las variaciones en la densidad de tricomas pueden afectar en forma diferente el desarrollo de las plagas (Guerrieri & Digilio, 2008). En cuanto al trigo, los cultivares con una densa pubescencia en sus hojas tienen un efecto negativo en la preferencia, el establecimiento y la fecundidad de *R. padi* (Roberts & Foster, 1983) y *Sipha flava* (Forbes) (Webster, 2012).

RESULTADOS

Caracterización de las hojas de los cultivares

Epidermis

La epidermis foliar adaxial y abaxial de los cultivares de trigo evaluados posee las características típicas de la familia Poaceae: es uniestratificada (Figura 22.A), presenta células buliformes (Figura 22.A), tricomas tectores simples unicelulares (Figura 22.A), estomas con células oclusivas halteriformes (Figura 22.B) dispuestos en filas paralelas, células silíceas (Figura 22.C) y células largas rectangulares (Figura 22.D).

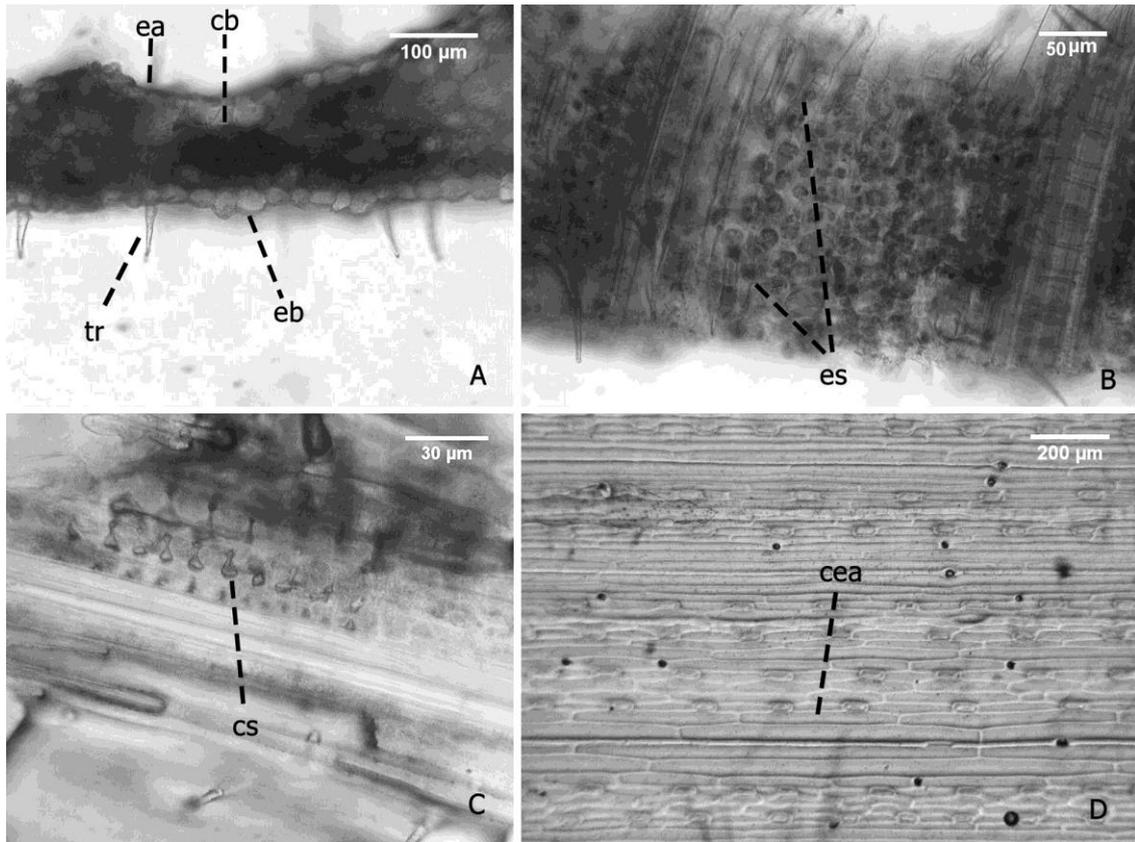


Figura 22. Hoja de trigo. A, corte transversal de hoja, cultivar ACA 320; B, vista superficial, cultivar NOGAL; C, vista superficial, cultivar ACA 356; D, impronta de la epidermis foliar, cultivar BAGUETTE 601. ea: epidermis adaxial; eb: epidermis abaxial; cb: células buliformes; tr: tricoma tector simple unicelular; es: estoma; cs: células silíceas; cea, células epidérmicas alargadas.

Indumento

Morfología de los tricomas

Los tricomas, de tipo subulado o curvado, se hallan en la lámina (Figura 23.A, B, y C), mientras que en los márgenes se hallan aguijones falcados (Figura 23.D). Los tricomas subulados se hallaron tanto en la cara adaxial (Figura 23.A) como en la abaxial (Figura 23.B), con distinta longitud y densidad aparentes (cuya medición y cuantificación se analiza en las secciones siguientes). En todos los cultivares se observaron tricomas subulados en las nervaduras y las áreas intercostales (Figura 23, A y B), excepto en BAGUETTE 601 que no presentó tricomas en las áreas intercostales.

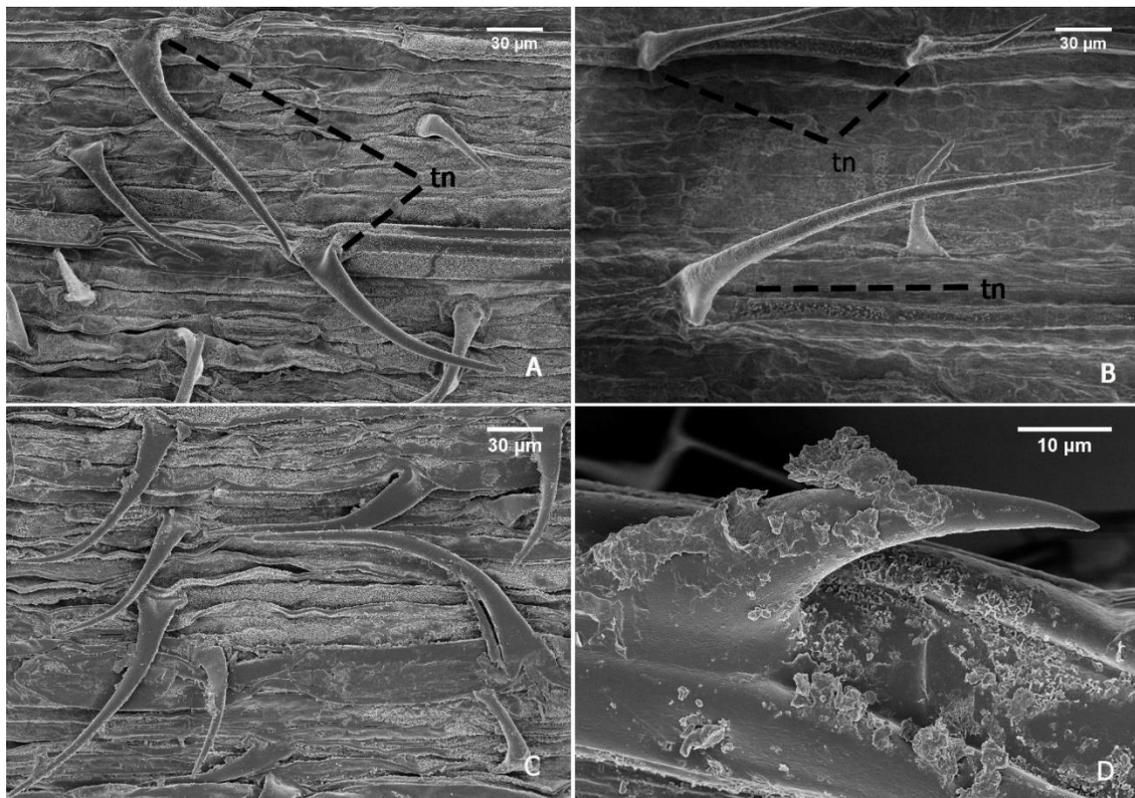


Figura 23. Indumento de la superficie foliar de trigo. A, AGP 127 cara adaxial; B, SY 200 cara abaxial; C, tricomas curvos, ACA 320 cara adaxial; D, aguijón del margen de ACA 320. tn: tricomas sobre nervaduras, el resto sobre las áreas intercostales.

Orientación de los tricomas

La disposición de los tricomas sobre la superficie foliar fue variable. Se hallaron tricomas perpendiculares y otros inclinados respecto a la superficie de la hoja (Figura 24). Los

tricomas inclinados, en general estaban orientados hacia el mismo lado con excepción de algunos casos.

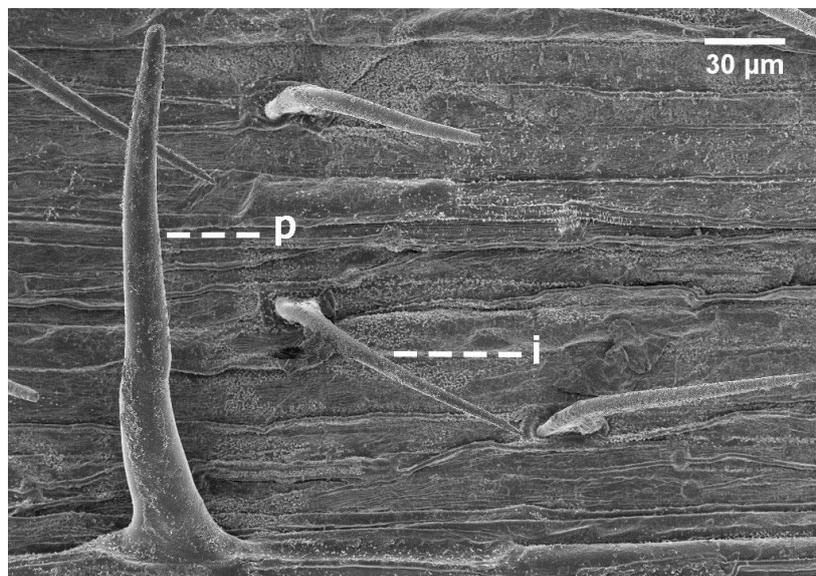


Figura 24. Orientación de los tricomas respecto de la superficie foliar adaxial de BIOINTA 3006. p: tricoma perpendicular; i: tricoma inclinado.

Longitud de los tricomas

Al comparar la longitud media de los tricomas de las hojas de los doce cultivares de trigo se observaron diferencias significativas tanto en la cara adaxial como en la abaxial (Tabla 44) (Figuras 25 y 26). La menor longitud de los tricomas en la cara adaxial se observó en el cultivar ACA 356, que resultó significativamente diferente al resto, excepto al ser comparada con BIOINTA 3005 (Kruskal-Wallis $H=180,007$; $gl = 11$; $P < 0,0001$). Las longitudes en los cultivares BIOINTA 3006 y SY 110 resultaron significativamente mayores que las del resto de los cultivares; a estos cultivares les siguieron en orden descendente las longitudes de los tricomas de SY 200 y ACA 320, seguido de NOGAL, LYON, AGP 127 y CIPRES. Los tricomas de BAGUETTE 601 y KLEIN GLADIADOR tuvieron longitudes intermedias. Por otro lado, al comparar las longitudes de los tricomas en la cara abaxial, el valor más bajo también se observó en ACA 356, seguido por ACA 320 (Kruskal-Wallis $H = 99,292$; $gl = 11$; $P < 0,0001$). Las longitudes más altas se observaron en los cultivares CIPRES, BIOINTA 3006 y SY 110, seguidos por LYON. En los cultivares KLEIN GLADIADOR, BIOINTA 3005, SY 200, AGP 127, NOGAL y BAGUETTE 601 las longitudes fueron intermedias.

Al realizar los análisis de correlación con el coeficiente de Spearman entre el ranking de resistencia de los cultivares y la longitud de los tricomas de la cara adaxial, se hallaron correlaciones no significativas ($P > 0,05$) (Tabla 45).

Tabla 44. Longitud media en μm (E.E.M.) de los tricomas de los 12 cultivares de trigo y ranking de resistencia. BAG. 601= BAGUETTE 601; BIO. 05= BIOINTA 3005; BIO. 06= BIOINTA 3006; KLEIN G.= KLEIN GLADIADOR.

Cultivar	Cara adaxial		Cara abaxial		Ranking de resistencia		
	Longitud (μm)	n	Longitud (μm)	n	<i>R. padi</i>	<i>S. graminum</i>	<i>S. maydis</i>
ACA 320	85,3 (2,54) e	81	73,0 (5,48) ab	44	8	7	8
ACA 356	48,9 (5,00) a	36	50,2 (2,47) a	27	20	13	4
AGP127	79,1 (3,12) de	81	84,8 (4,07) bcd	66	24	21	9
BAG. 601	65,4 (3,49) bc	36	111,2 (38,67) cd	8	16	11	8
BIO. 3005	54,8 (3,56) ab	26	79,8 (16,11) abc	21	3	11	5
BIO. 3006	108,2 (3,37) f	76	132,1 (10,72) e	42	3	7	3
CIPRES	78,8 (4,81) de	36	140,6 (16,40) e	27	16	7	24
K. G.	71,8 (6,75) cd	27	74,3 (10,05) abc	16	21	3	20
LYON	81,9 (2,97) de	68	122,6 (11,51) de	29	7	15	15
NOGAL	84,0 (4,00) de	54	94,6 (10,48) cd	27	26	22	22
SY 110	102,3 (2,74) f	85	126,0 (9,58) e	35	3	11	9
SY 200	85,4 (2,26) e	81	83,9 (7,40) bcd	34	2	11	13

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW. K. G.= KLEIN GLADIADOR.

Tabla 45. Correlaciones entre el ranking de resistencia a *R. padi*, *S. graminum* y *S. maydis* y la longitud de tricomas de las hojas de los 12 cultivares.

	Coefficiente Spearman	P
<i>R. padi</i>	-0,44	0,1550
<i>S. graminum</i>	-0,11	0,7393
<i>S. maydis</i>	0,06	0,8539

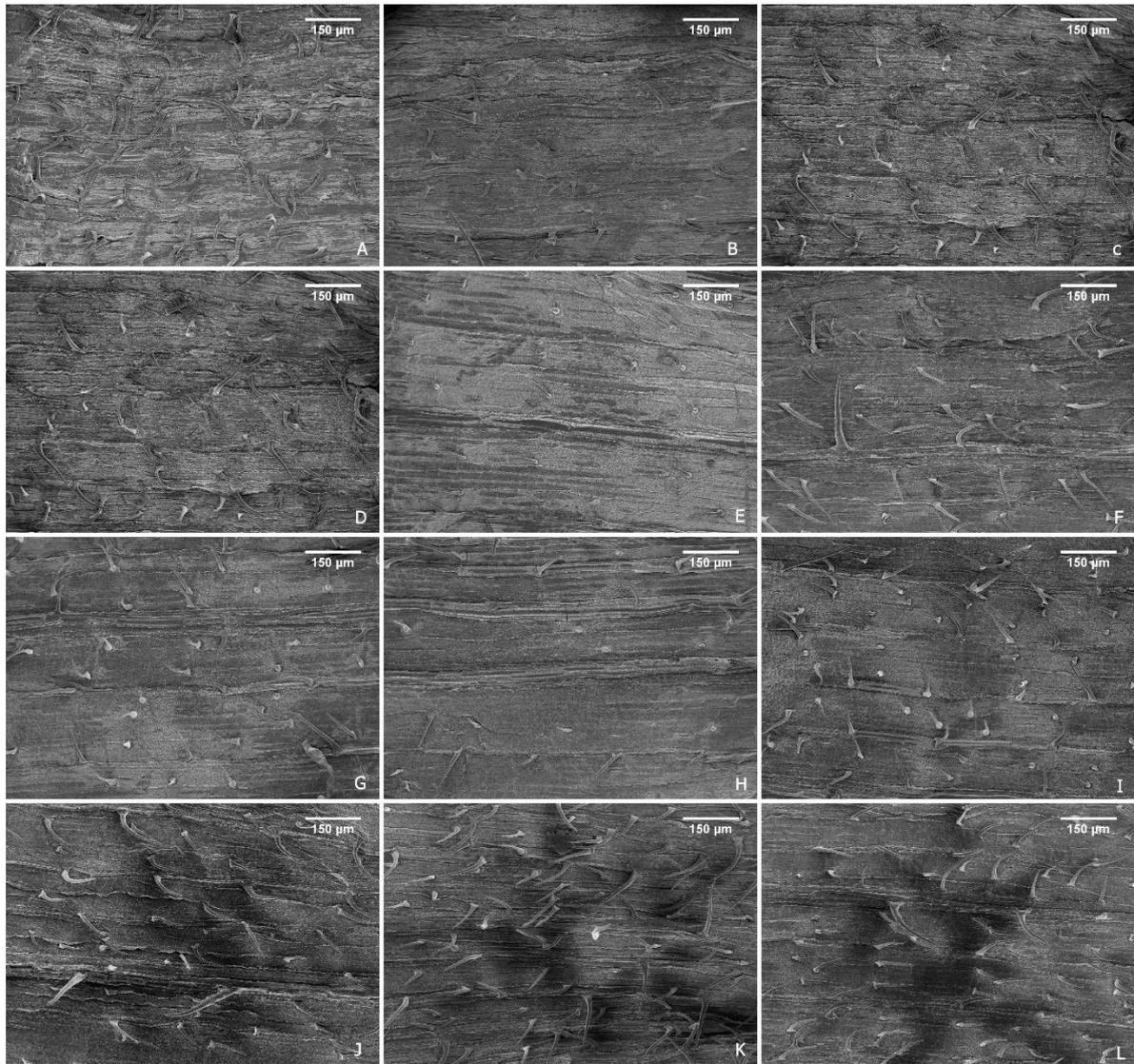


Figura 25. Tricomas en la superficie foliar adaxial de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

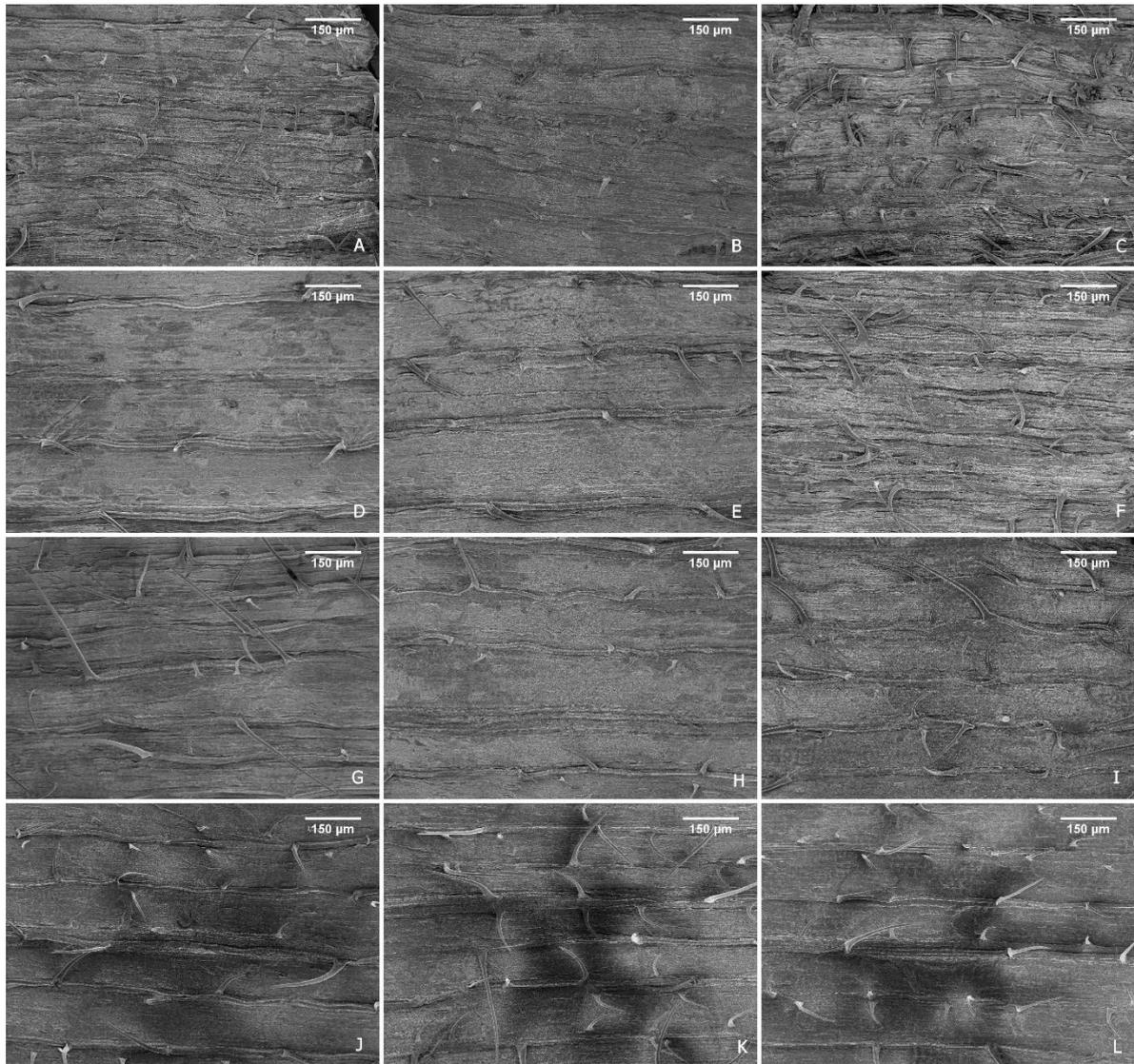
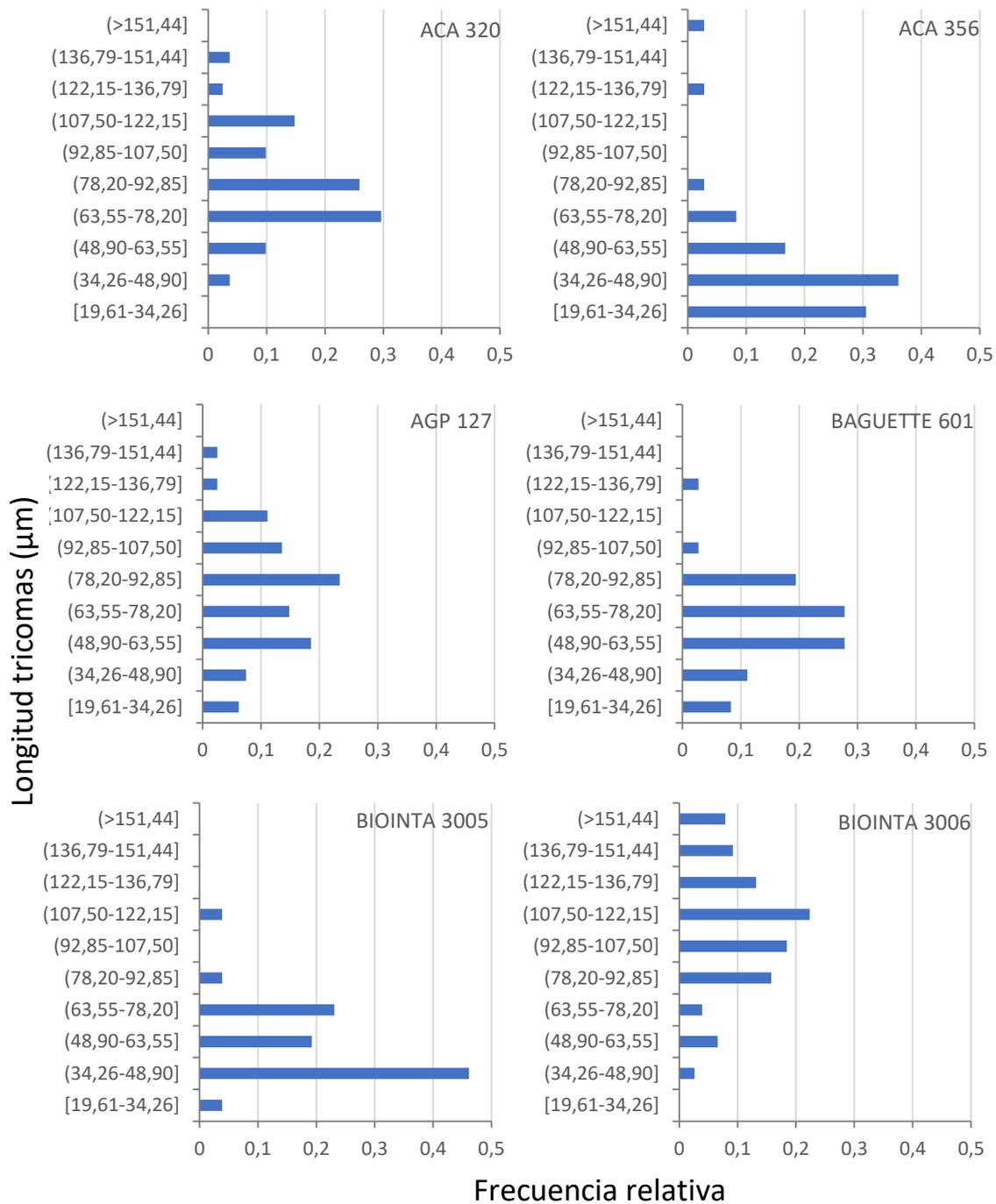


Figura 26. Tricomas en la superficie foliar abaxial de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

Al observar la distribución de frecuencias de la longitud de tricomas (Figuras 27 y 28) se advierte que en algunos cultivares el valor medio no se encontró en los intervalos de mayor frecuencia. Respecto a la cara adaxial, en BIOINTA 3005 el intervalo de mayor frecuencia fue el segundo mientras que la media se encontró en el tercero. En SY 200 el intervalo de mayor frecuencia fue el cuarto y la media se encontró en el quinto. En CIPRES y LYON se observó que las longitudes de los tricomas estuvieron más distribuidas entre los intervalos 2 y 7, y entre 3 y 6, respectivamente. Por otra parte, la cara abaxial de BAGUETTE 601 mostró una alta frecuencia en el primer intervalo, en tanto que la media se encontró en el intervalo 3 que al mismo tiempo fue muy similar al 4, 5 y 9. El hecho de que la media no coincidiera en todos los cultivares con los valores más frecuentes se debió a dos motivos. En primer lugar, en algunos casos el intervalo en el que se encontró la media es próximo al de mayor frecuencia y la amplitud del propio intervalo no incluyó ese valor. En segundo lugar, influyó la sensibilidad de la media hacia los valores extremos.

En líneas generales, los tricomas de la cara adaxial tuvieron longitudes algo menores y más distribuidas que en la cara abaxial. En la cara adaxial, a excepción de ACA 356, en el que se obtuvo una frecuencia relativa de aproximadamente el 30% en el primer intervalo y de más del 35% en el segundo, o BIOINTA 3005, con una frecuencia relativa de más del 45% en el segundo intervalo, en el resto de los cultivares se observaron longitudes distribuidas en más intervalos con frecuencias menores (Figura 27). En la cara abaxial en cambio, fueron más frecuentes las longitudes de tricomas en los primeros tres intervalos que incluyó a tricomas de hasta 123,28 μm teniendo en cuenta que en esta cara la distribución de longitudes y, por lo tanto, de intervalos, fue diferente a la de la cara adaxial (Figura 28).



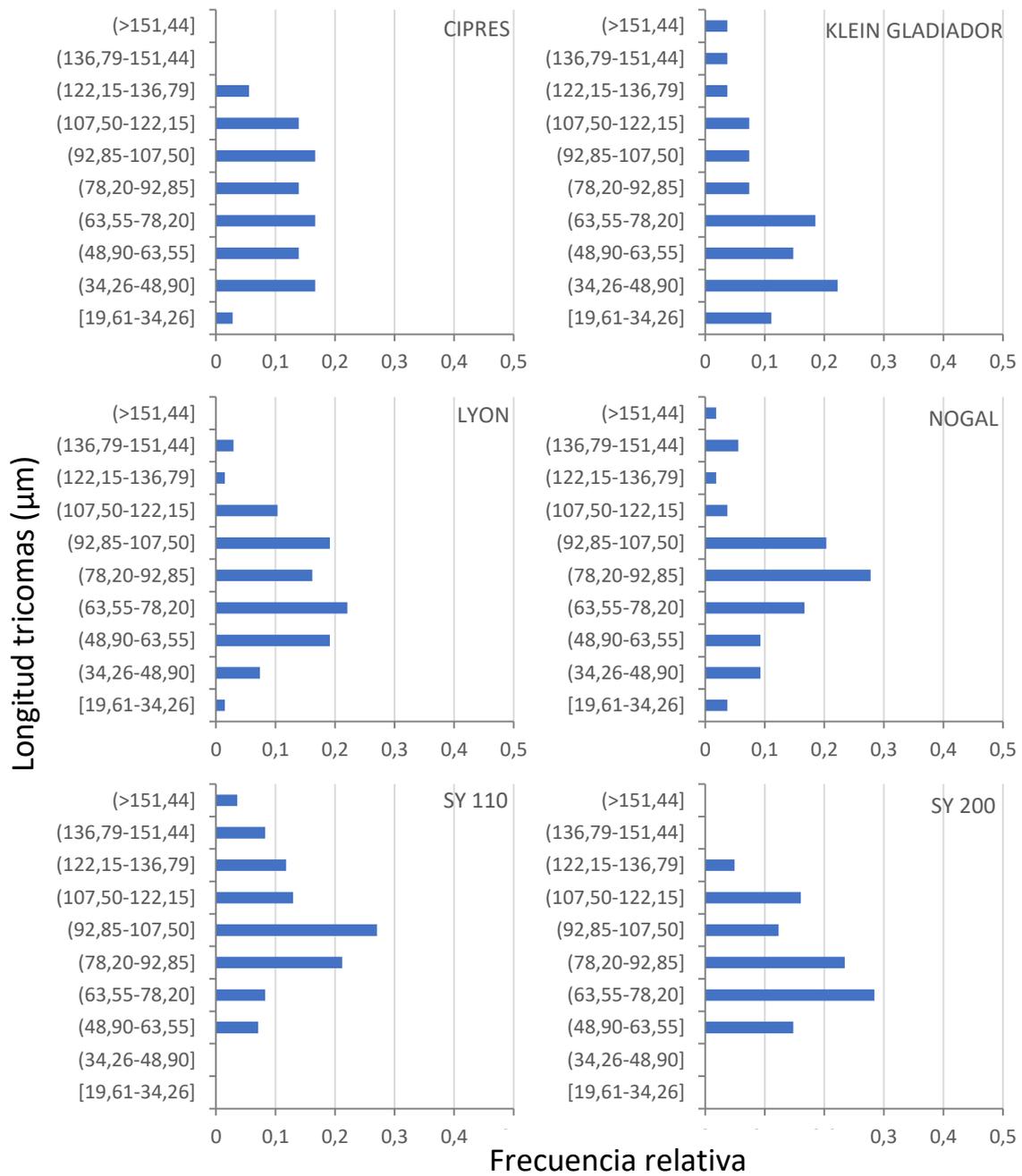
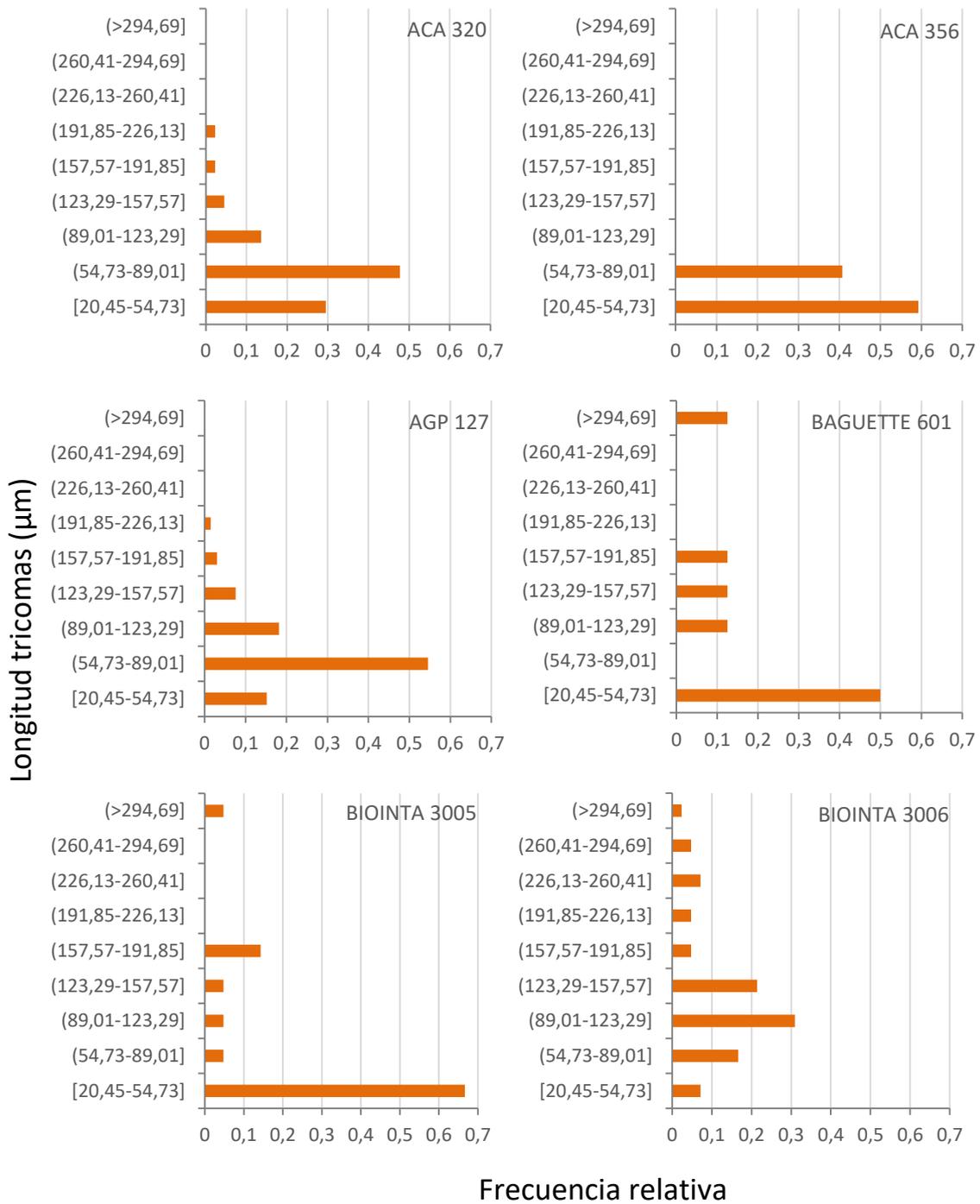


Figura 27. Frecuencias relativas de la longitud de los tricomas en la cara adaxial en hojas de 12 cultivares de trigo.



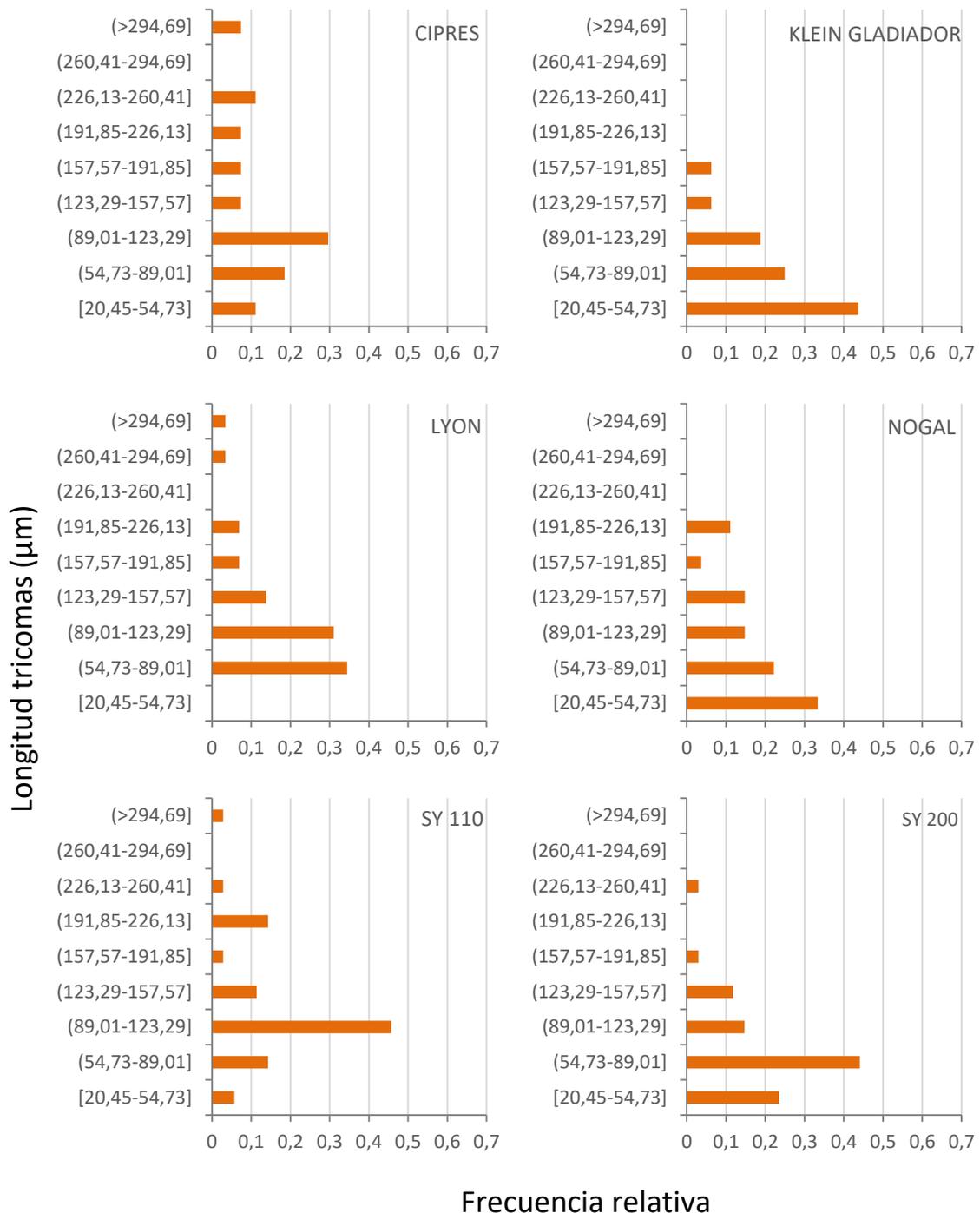


Figura 28. Frecuencia relativa de la longitud de los tricomas en la cara abaxial en hojas de 12 cultivares de trigo.

Densidad de los tricomas en la superficie foliar

Al comparar la densidad de tricomas en la epidermis foliar de las caras adaxiales y abaxiales (Figuras 29 y 30) en los doce cultivares, en ambos casos se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis $H = 41,58$; $gl = 11$; $P < 0,0001$; Kruskal-Wallis $H = 33,95$; $gl = 11$; $P = 0,0003$, respectivamente) (Tabla 46). Las correlaciones entre las densidades de tricomas de la cara adaxial y el ranking de resistencia de los 12 cultivares resultaron no significativas para las 3 especies (Tabla 47).

La densidad de tricomas en la cara adaxial fue mayor en el cultivar CIPRES, seguido por los cultivares SY 110 y AGP 127, mientras que la densidad de tricomas fue menor en el cultivar KLEIN GLADIADOR, seguido de BAGUETTE 601; el resto de los cultivares mostraron valores intermedios. Al igual que en la cara adaxial, la cantidad de tricomas por mm^2 en la cara abaxial también fue menor en el cultivar KLEIN GLADIADOR, seguido de BAGUETTE 601. Por otro lado, la densidad de tricomas fue mayor en el cultivar SY 110, seguido de CIPRES y SY 200; en el resto de los cultivares se encontraron valores intermedios.

Las correlaciones entre las densidades de tricomas de la cara adaxial y el ranking de resistencia de los 12 cultivares resultaron no significativas para las 3 especies (Tabla 47).

Tabla 46. Densidad media de tricomas (tricomas/mm²) (E.E.M.) en la superficie foliar de los 12 cultivares de trigo.

Cultivar	Cara adaxial	Cara abaxial	Ranking de resistencia		
			<i>R. padi</i>	<i>S. graminum</i>	<i>S. maydis</i>
ACA 320	23,0 (4,2) cd	31,7 (3,6) abcd	8	7	8
ACA 356	23,0 (3,1) cd	25,0 (6,9) abc	20	13	4
AGP 127	31,7 (4,2) de	36,8 (2,8) cde	24	21	9
BAGUETTE 601	10,7 (1,6) ab	18,5 (4,4) ab	16	11	8
BIOINTA 3005	15,0 (1,8) abc	23,8 (5,8) abc	3	11	5
BIOINTA 3006	22,3 (4,6) bcd	35,7 (8,7) cde	3	7	3
CIPRES	42,2 (3,2) e	47,7 (5,0) de	16	7	24
KLEIN GLADIADOR	8,0 (1,4) a	14,5 (4,8) a	21	3	20
LYON	23,7 (1,8) cd	36,0 (3,7) bcde	7	15	15
NOGAL	19,5 (3,7) abcd	35,7 (4,9) bcde	26	22	22
SY 110	32,8 (3,8) de	57,8 (6,4) e	3	11	9
SY 200	26,2 (4,1) cd	43,2 (3,9) de	2	11	13

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW.

Tabla 47. Correlaciones entre el ranking de resistencia a *R. padi*, *S. graminum* y *S. maydis* y la densidad de tricomas de la cara adaxial de las hojas de los 12 cultivares.

	Coeficiente Spearman		<i>P</i>
<i>R. padi</i>	-0,22	0,5011	
<i>S. graminum</i>	0,17	0,6000	
<i>S. maydis</i>	0,26	0,4175	

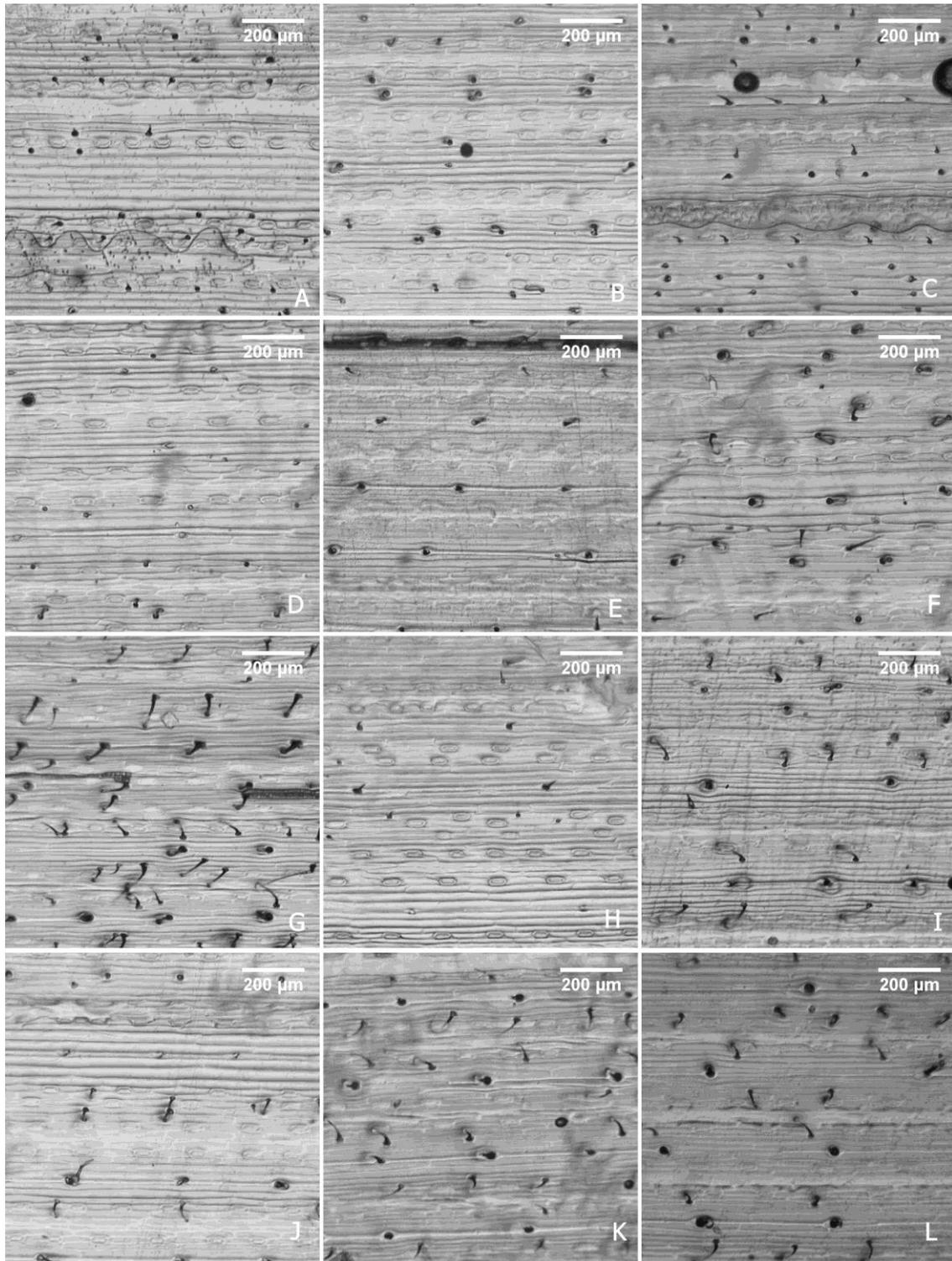


Figura 29. Improntas de 1 mm² de la cara adaxial de la porción media de las hojas de los 12 cultivares (MO). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

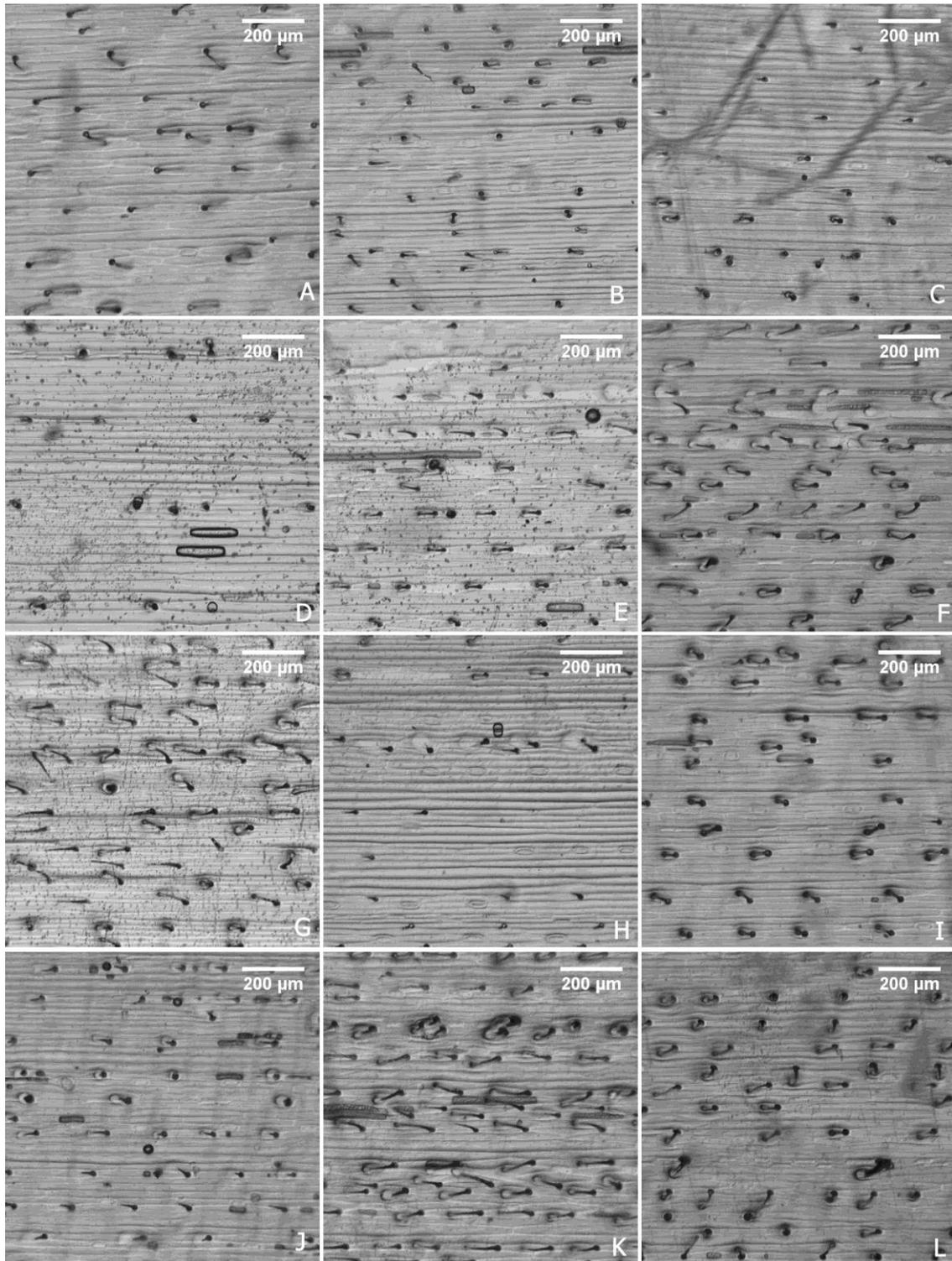


Figura 30. Improntas de 1 mm² de la cara abaxial de la porción media de las hojas de los 12 cultivares (MO). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

Distancia entre agujones en el margen foliar

Los agujones presentes en el margen foliar se hallan orientados hacia el mismo lado (Figura 31). En algunos casos fue posible observar que se ubican de a pares, con sendos miembros del par divergentes entre sí (Figura 31, G, flecha).

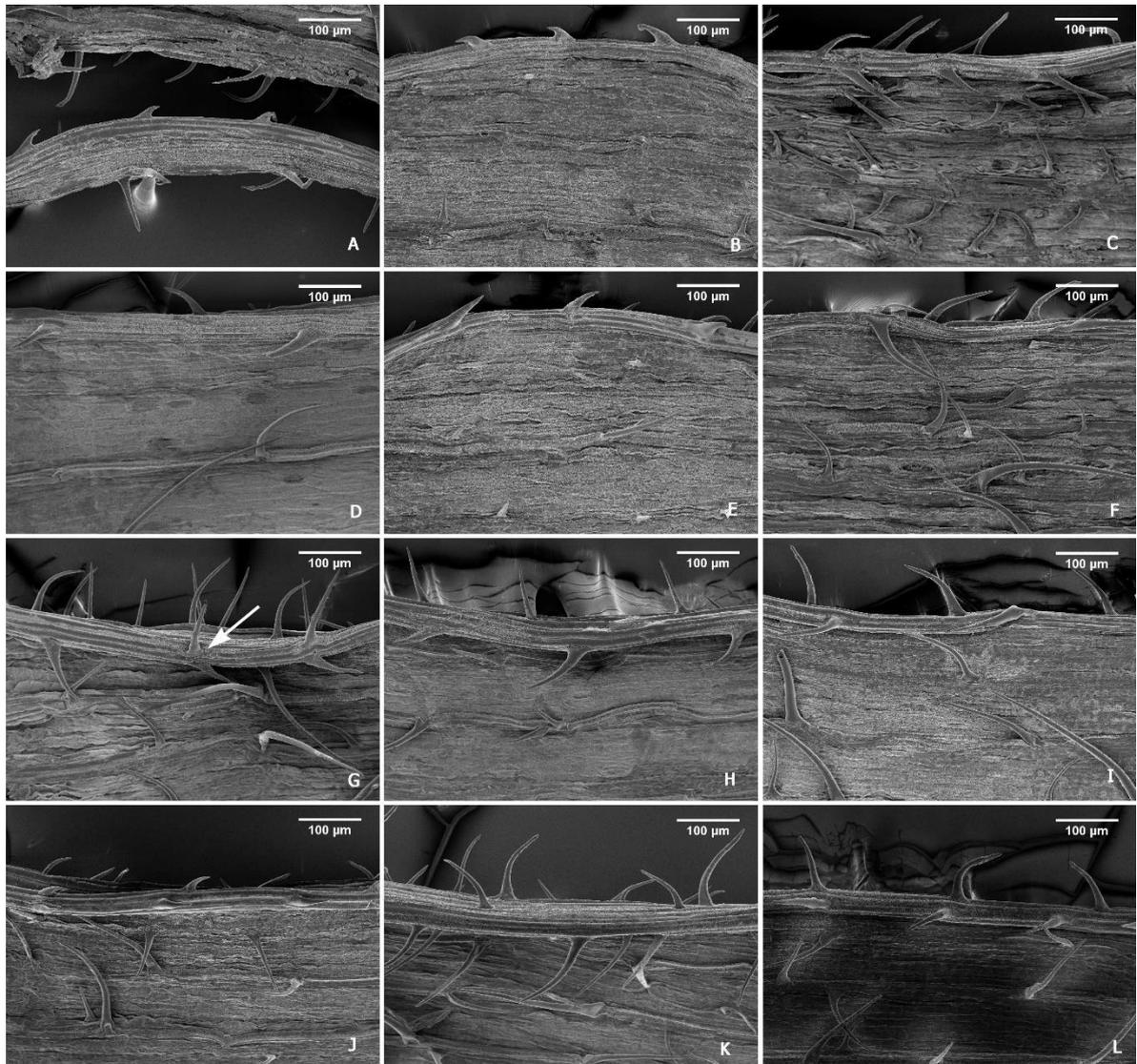


Figura 31. Agujones en el margen foliar de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200. Flechas: agujones dispuestos de a pares.

En la Tabla 48 se muestran las distancias entre agujones consecutivos del margen de las hojas de los cultivares de trigo evaluados. La mayor distancia fue registrada en el cultivar BAGUETTE 601, mientras que las distancias menores se encontraron en los cultivares BIOINTA 3005 y AGP 127.

Las correlaciones entre la distancia entre agujones del margen y el ranking de resistencia de *R. padi* y *S. maydis* resultaron no significativos ($P > 0,05$) (Tabla 49). Sin embargo, la correlación entre esta variable y el ranking de resistencia de *S. graminum* fue significativa y el coeficiente de Spearman mostró una asociación moderada.

Tabla 48. Distancia media (μm) (D.E.) entre agujones consecutivos del margen de la hoja de los doce cultivares de trigo.

Cultivar	Distancia entre agujones consecutivos (μm)	n	Ranking de resistencia		
			<i>R. padi</i>	<i>S. graminum</i>	<i>S. maydis</i>
ACA 320	168,5 (10,1)	6	8	7	8
ACA 356	156,4 (42,0)	6	20	13	4
AGP 127	152,8 (29,6)	6	24	21	9
BAGUETTE 601	318,9 (84,7)	2	16	11	8
BIOINTA 3005	152,6 (18,1)	8	3	11	5
BIOINTA 3006	229,1 (70,9)	2	3	7	3
CIPRES	230,2 (107,8)	3	16	7	24
KLEIN GLADIADOR	236,0 (70,8)	3	21	3	20
LYON	179,6 (58,4)	6	7	15	15
NOGAL	167,8 (41,7)	12	26	22	22
SY 110	216,0 (45,0)	7	3	11	9
SY 200	214,5 (93,2)	14	2	11	13

Tabla 49. Correlaciones entre el ranking de resistencia a *R. padi*, *S. graminum* y *S. maydis* y la distancia media entre agujones consecutivos del margen de las hojas de los 12 cultivares.

	Coeficiente	
	Spearman	P
<i>R. padi</i>	-0,10	0,7601
<i>S. graminum</i>	-0,61	0,0354
<i>S. maydis</i>	0,26	0,4216

Ceras

Se observaron ceras sobre la superficie de la lámina en todos los cultivares, tanto en la cara adaxial (Figura 32) como la abaxial (Figura 33) y sobre los pelos de ambas caras (Figuras 34 y 35). La forma de las ceras de la superficie foliar correspondieron principalmente a plaquetas irregulares dispuestas más o menos verticalmente (Figuras 32 y 33), aunque en el cultivar AGP 127 se encontraron depósitos de forma globular (Figura 36. D). En tanto, las halladas sobre los tricomas son crustosas (Figuras 34 y 35). Esporádicamente, se encontraron cristaloides poligonales de 6 a 12 caras en la cara adaxial de los cultivares AGP 127 y BAGUETTE 601 (Figura 36. E y G) y sobre los agujijones de ACA 356 (Figura 36. A, B y C).

Las placas de cera variaron en tamaño y densidad. Las más pequeñas se disponen en forma más densa, en cambio, las placas más grandes dejan más espacios entre sí (ej., Figura 32, D vs. H).

Al comparar las ceras de la cara adaxial entre cultivares (Figura 32) se puede observar que son más densas en AGP 127, BIOINTA 3005 y CIPRES, y menos densas en NOGAL, SY 110 y SY 200 respecto del resto de los cultivares, en que presentan una densidad intermedia. En la cara abaxial (Figura 33), se pueden distinguir 4 niveles de densidad, de mayor a menor: nivel 1, CIPRES, BIOINTA 3005 y KLEIN GLADIADOR; nivel 2, LYON, BIOINTA 3006, BAGUETTE 601 y ACA 320; nivel 3, ACA 356 y AGP 127; nivel 4, NOGAL, SY 110 y SY 200.

Al comparar las ceras de la cara adaxial con la abaxial de un mismo cultivar (Figura 32 vs. Figura 33), se encontraron algunas diferencias. En AGP 127, las ceras de la cara adaxial resultaron más densas (Figura 32) mientras que en BAGUETTE 601 y SY 200 se disponen más densamente en la cara abaxial (Figura 33). Además, en algunas regiones de la cara adaxial de LYON, se encontraron zonas con ceras en forma de costra (Figura 36. H).

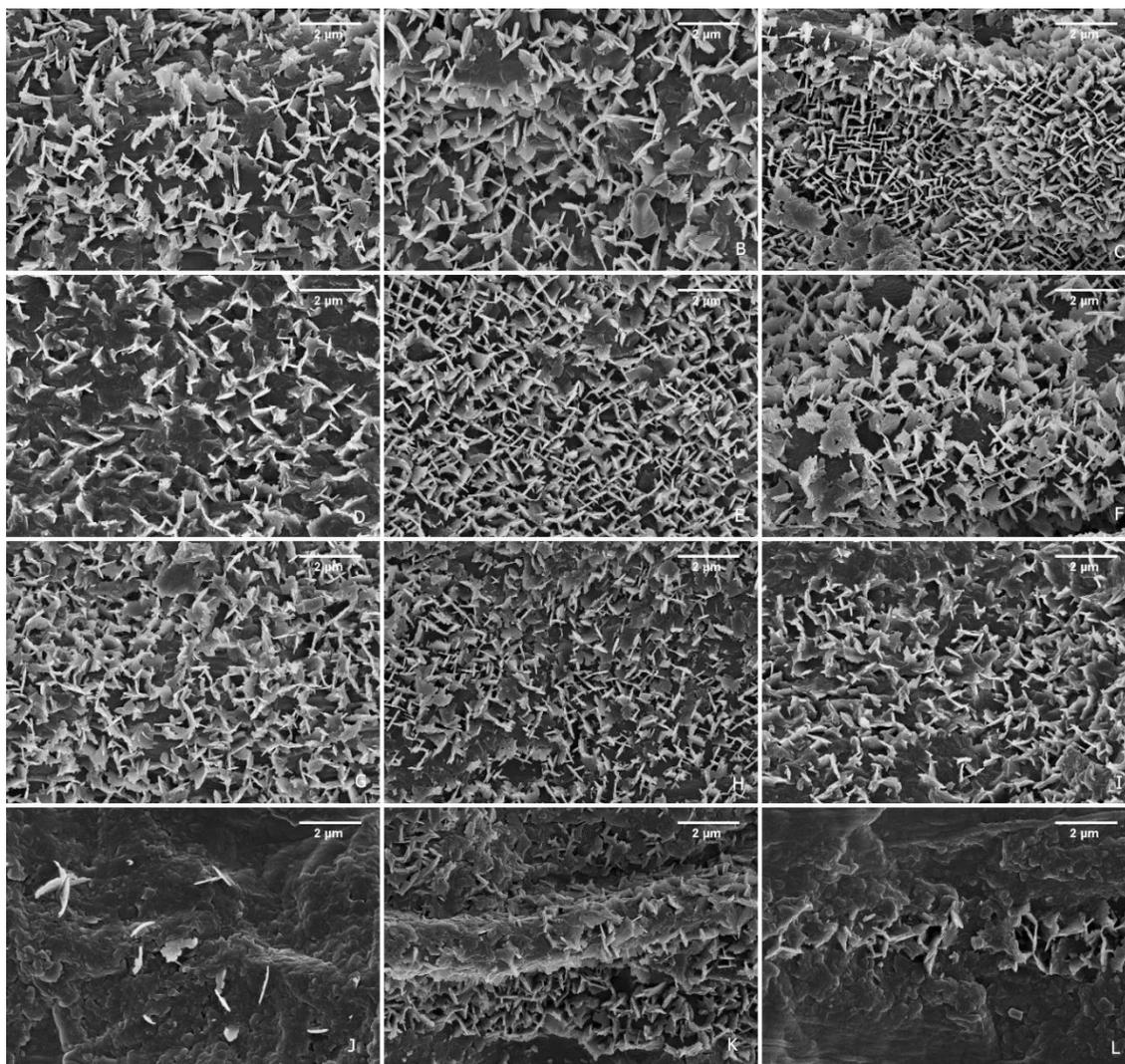


Figura 32. Ceras en la superficie foliar adaxial de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

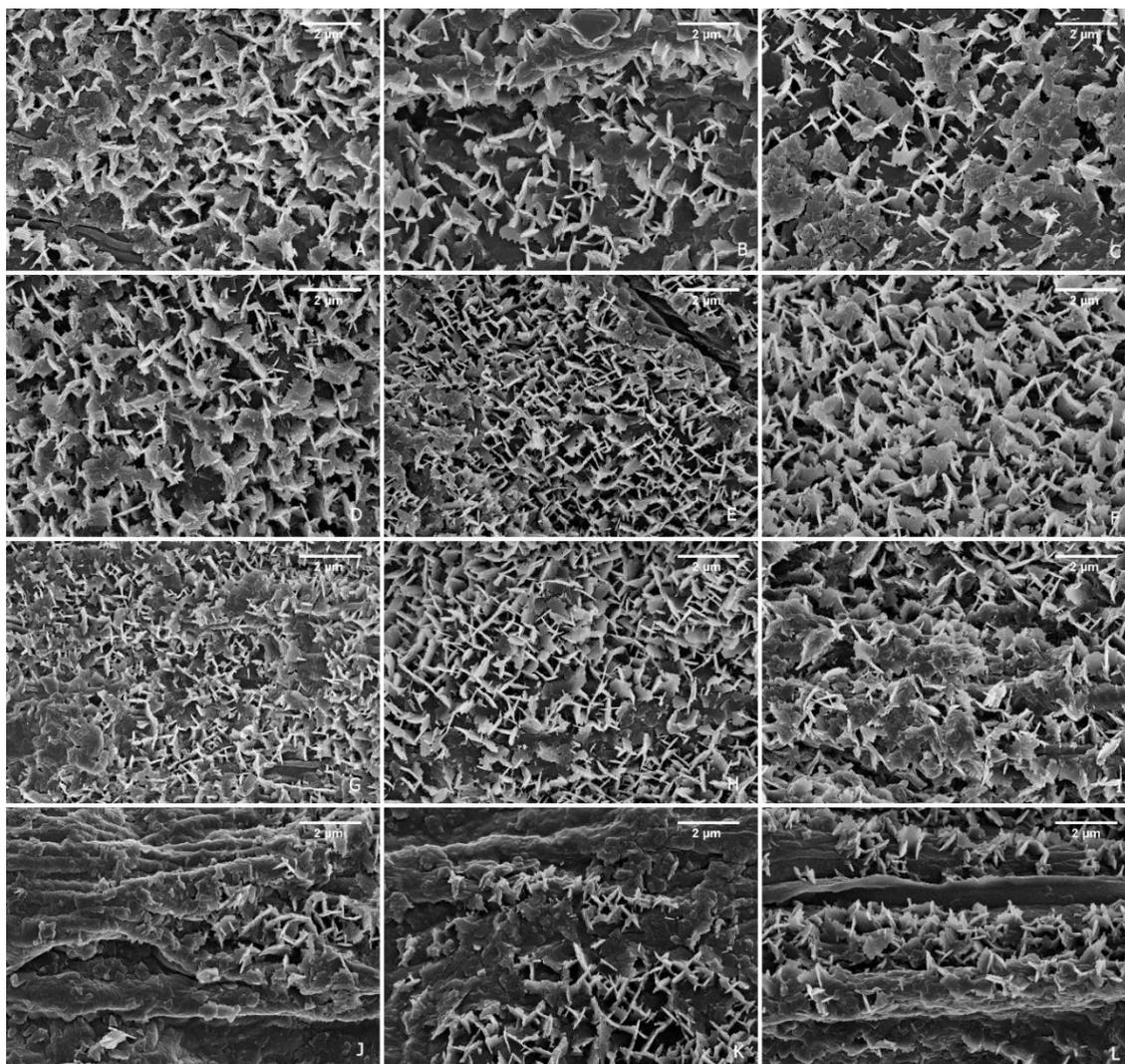


Figura 33. Ceras en la superficie foliar abaxial de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

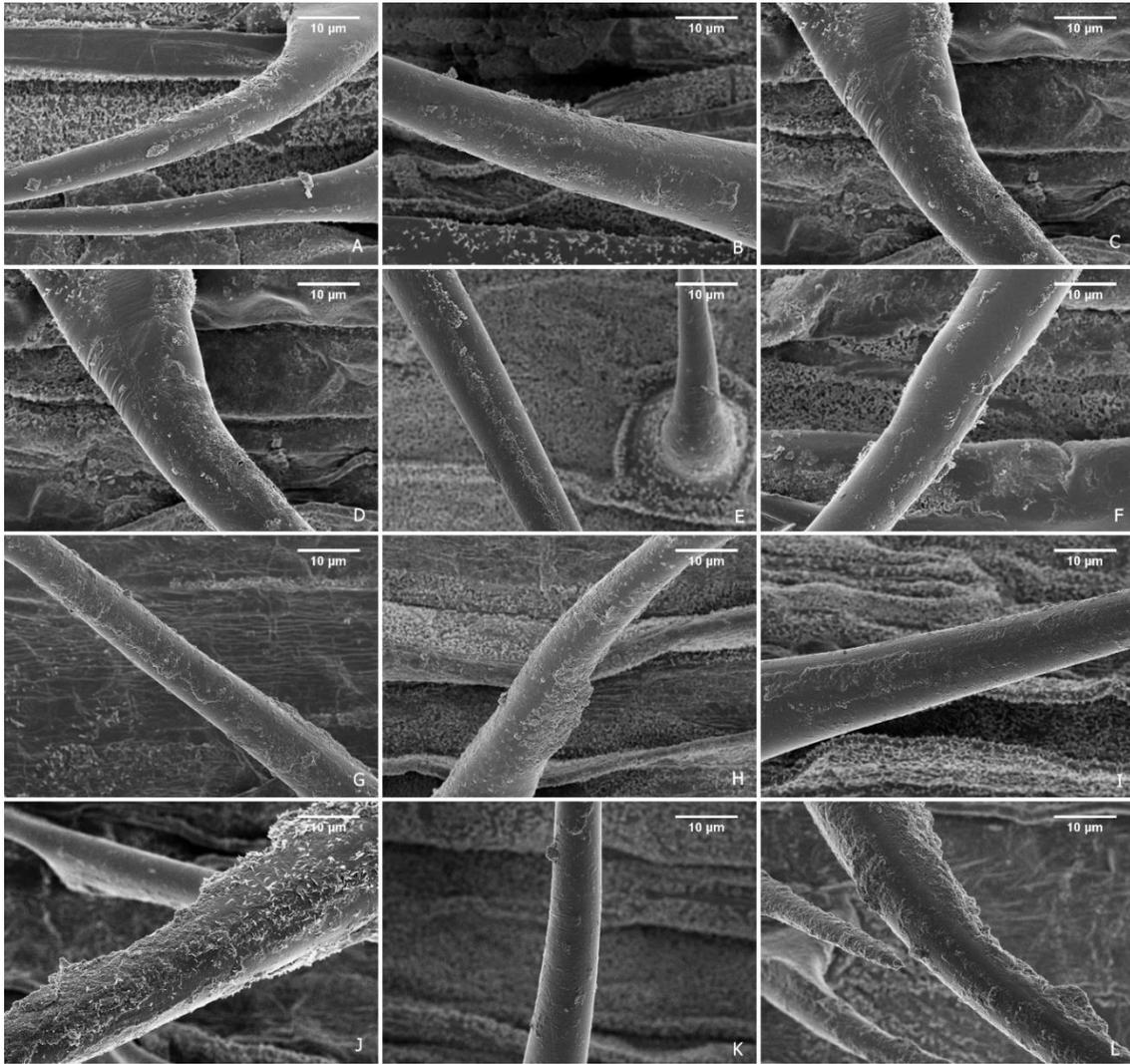


Figura 34. Ceras sobre la superficie de los tricomas presentes en la cara adaxial de las hojas de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

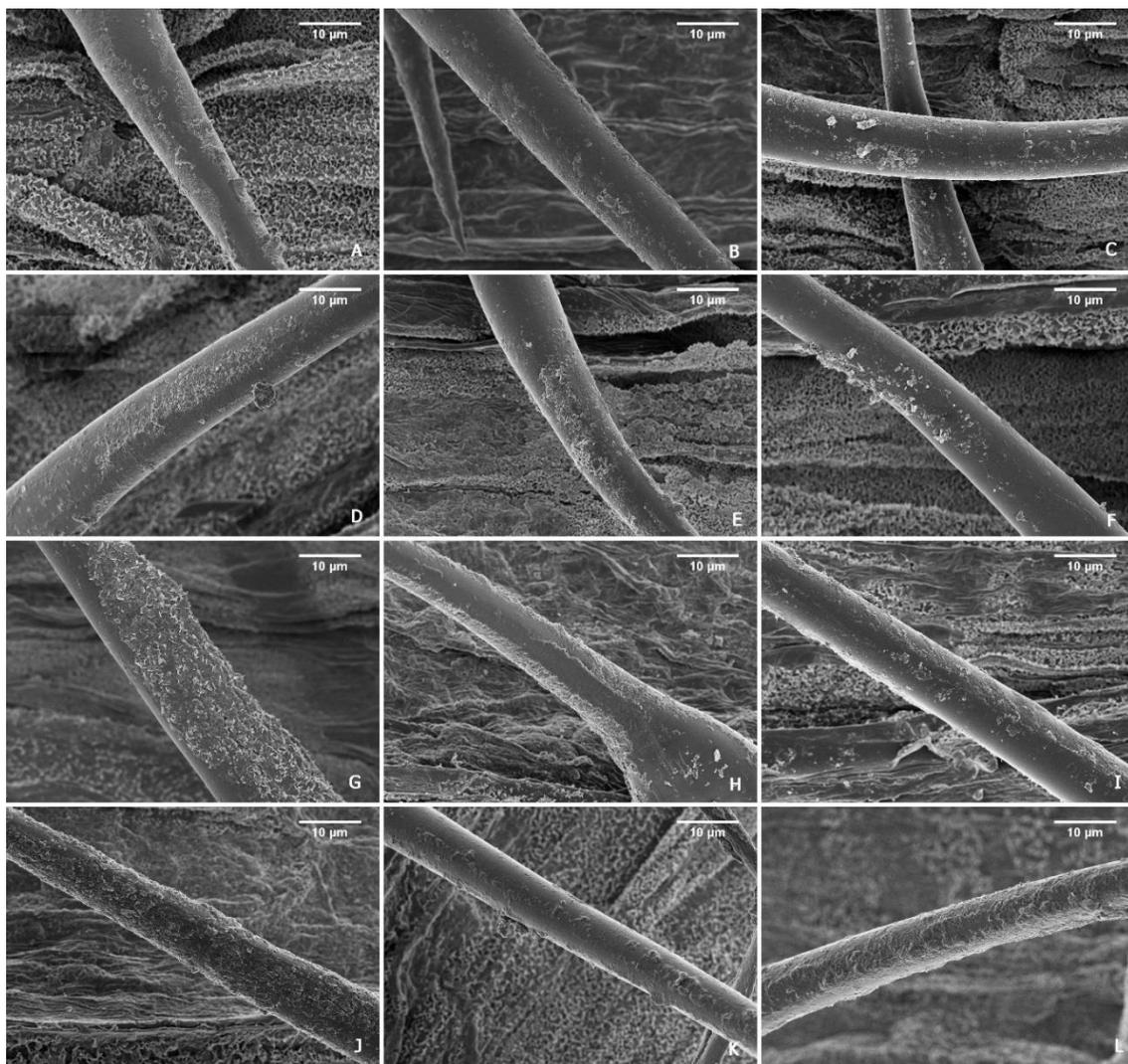


Figura 35. Ceras sobre sobre la superficie de los tricomas presentes en la cara abaxial de las hojas de los 12 cultivares (MEB). A, ACA 320; B, ACA 356; C, AGP 127; D, BAGUETTE 601; E, BIOINTA 3005; F, BIOINTA 3006; G, CIPRES; H, KLEIN GLADIADOR; I, LYON; J, NOGAL; K, SY 110; L, SY 200.

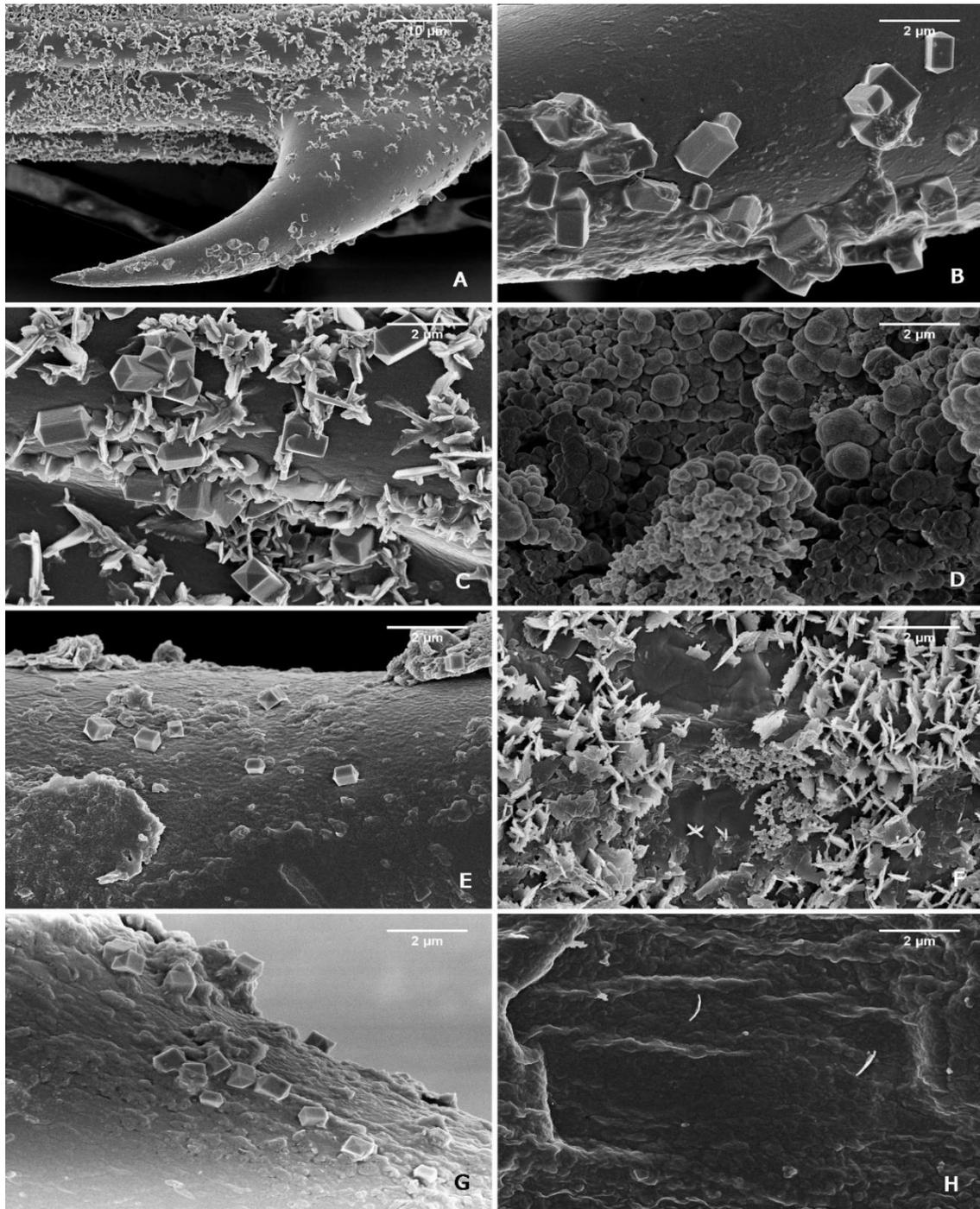


Figura 36. Detalle de cristaloides y estructura de las ceras sobre la superficie foliar de algunos cultivares (MEB). A, ceras sobre aguijón del margen (ACA 356); B, detalle de A: ceras sobre la superficie del tercio apical de un aguijón (ACA 356); C, detalle de A: ceras sobre la superficie basal de un aguijón (ACA 356); D, ceras globulares sobre la superficie foliar abaxial (AGP 127); E, superficie de un tricoma en la cara adaxial (AGP 127); F, cera en la superficie foliar abaxial (BAGUETTE 601); G, superficie de un tricoma en la cara adaxial (BAGUETTE 601); H, superficie foliar adaxial (LYON).

Dureza de las hojas

La dureza, en todos los cultivares, fue mayor en la nervadura media que en el resto del limbo (Tabla 50). Además, difirió entre cultivares, tanto en la nervadura media como en áreas intercostales que incluían nervaduras menores (Tabla 50).

La fuerza ejercida a través del dinamómetro para atravesar la nervadura media fue mayor en los cultivares BIOINTA 3005, KLEIN GLADIADOR y AGP 127, seguidos por BIOINTA 3006, NOGAL y SY 200, mientras que fue menor en CIPRES y BAGUETTE 601, seguidos en orden ascendente por ACA 320, ACA 356, SY 110 y LYON (Kruskal-Wallis $H = 37,053$; $gl = 11$; $P < 0,0001$). La dureza medida en SY 200 fue considerada intermedia según los intervalos establecidos arbitrariamente a pesar de que no se encontró una diferencia significativa con los cultivares de dureza baja.

La fuerza ejercida en el dinamómetro para atravesar el resto del limbo fue mayor en el cultivar KLEIN GLADIADOR, seguido en orden descendente por SY 110, SY 200, NOGAL, AGP127, BIOINTA 3005 y BIOINTA 3006 (Kruskal-Wallis $H = 21,323$; $gl = 11$; $P = 0,029$); la menor dureza fue registrada en el cultivar CIPRES, seguido por ACA 356 y ACA 320. Sobre LYON y BAGUETTE 601 se midió una dureza intermedia.

Las correlaciones entre la dureza de las hojas de los cultivares medidas en la nervadura media y el resto del limbo, y el ranking de resistencia de los 12 cultivares resultaron no significativas para las 3 especies (Tabla 51).

Tabla 50. Dureza (g/mm²) (D.E.) de las hojas de trigo de doce cultivares, medida en la nervadura media y en el resto del limbo.

Cultivar	Nervadura media	Resto del limbo	Ranking de resistencia		
	Dureza (g/mm ²)	Dureza (g/mm ²)	<i>R. padi</i>	<i>S. graminum</i>	<i>S. maydis</i>
ACA 320	53,6 (1,68) ab	40,1 (1,89) abc	8	7	8
ACA 356	54,3 (3,08) ab	38,4 (2,10) ab	20	13	4
AGP 127	65,1 (3,14) c	44,3 (2,84) cd	24	21	9
BAGUETTE 601	53,2 (2,10) a	42,0 (1,92) abcd	16	11	8
BIOINTA 3005	65,8 (2,73) c	43,8 (2,08) bcd	3	11	5
BIOINTA 3006	60,3 (2,29) bc	43,8 (1,86) bcd	3	7	3
CIPRES	52,0 (2,57) a	37,8 (1,52) a	16	7	24
KLEIN GLADIADOR	64,0 (2,09) c	46,1 (2,38) d	21	3	20
LYON	55,7 (2,18) ab	41,3 (1,46) abcd	7	15	15
NOGAL	58,6 (3,58) abc	44,6 (1,78) cd	26	22	22
SY 110	55,7 (1,79) ab	44,7 (1,47) cd	3	11	9
SY 200	57,0 (2,29) ab	44,5 (1,79) cd	2	11	13

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) en la prueba de CM-KW. ■ = dureza alta; ■ = dureza intermedia; ■ = dureza baja.

Tabla 51. Correlaciones entre el ranking de resistencia a *R. padi*, *S. graminum* y *S. maydis* y la dureza de las hojas medida en la nervadura media y el resto del limbo de los 12 cultivares.

	Nervadura media		Resto del limbo		
	Coefficiente Spearman	P	Coefficiente Spearman	P	
<i>R. padi</i>	0,01	0,9740	<i>R. padi</i>	0,02	0,9479
<i>S. graminum</i>	0,17	0,5928	<i>S. graminum</i>	0,05	0,8723
<i>S. maydis</i>	-0,12	0,7038	<i>S. maydis</i>	0,23	0,4751

Contenido de agua

El contenido de agua de 10 hojas de cada uno de los 12 cultivares de trigo se muestran en la Tabla 52. El menor contenido de agua se registró en NOGAL y el mayor en SY 110. Al ordenar los cultivares en forma ascendente de acuerdo a su contenido de agua, las diferencias entre un cultivar y el siguiente variaron entre 0,02 y 0,18 g, excepto entre LYON y SY 110 en que la diferencia fue de 0,55 g. La correlación entre el contenido de agua de las hojas y el ranking de resistencia de *R. padi* resultó significativo y el coeficiente de Spearman mostró una asociación moderada (Tabla 53) pero de signo negativo. Esto sugiere una relación inversa entre contenido de agua y la resistencia

relativa. Por otra parte, las correlaciones con *S. graminum* y *S. maydis* resultaron no significativos. Además, para estas especies de pulgones, esta variable no afectaría su desempeño.

Tabla 52. Contenido de agua de los 12 cultivares de trigo.

Cultivar	Peso fresco (g)	Peso seco (g)	H (g)	H (%)	Ranking de resistencia		
					<i>R. padi</i>	<i>S. graminum</i>	<i>S. maydis</i>
ACA 320	1,60	0,19	1,41	88,1	8	7	8
ACA 356	1,80	0,21	1,59	88,4	20	13	4
AGP 127	1,60	0,22	1,38	86,4	24	21	9
BAGUETTE 601	1,75	0,22	1,53	87,6	16	11	8
BIOINTA 3005	2,00	0,23	1,77	88,6	3	11	5
BIOINTA 3006	2,10	0,26	1,84	87,5	3	7	3
CIPRES	1,50	0,18	1,32	87,9	16	7	24
KLEIN GLADIADOR	2,10	0,24	1,86	88,4	21	3	20
LYON	2,30	0,28	2,02	88,0	7	15	15
NOGAL	1,40	0,17	1,23	88,1	26	22	22
SY 110	2,90	0,33	2,57	88,7	3	11	9
SY 200	2,20	0,27	1,93	87,6	2	11	13

H= contenido de agua de las hojas

Tabla 53. Correlaciones entre el ranking de resistencia a *R. padi*, *S. graminum* y *S. maydis* y el contenido de agua de las hojas de los 12 cultivares.

	Coficiente Spearman	P
<i>R. padi</i>	-0,67	0,0163
<i>S. graminum</i>	-0,19	0,5618
<i>S. maydis</i>	-0,17	0,6008

DISCUSIÓN

El tejido epidérmico de las plantas, como ya se mencionó, además de intervenir en el intercambio de gases y evitar la deshidratación (Dimitri & Orfila, 2008), cumple funciones de defensa frente a las plagas a través de la producción de estructuras como los tricomas y las ceras (Hoxie *et al.*, 1975; Wójcicka, 2015). Distintos autores han señalado la importancia de la pubescencia de distintas entidades de trigo frente al ataque de plagas (Hoxie *et al.*, 1975; Roberts & Foster, 1983), entre ellas, los áfidos

(Bahlmann *et al.*, 2003; Guerrieri & Digilio, 2008; Ni & Quisenberry, 1997; Van Emden, 2007).

La longitud de los tricomas ha sido señalada como un carácter importante de resistencia frente a *O. melanopus* (Hoxie *et al.*, 1975) y frente a *D. noxia* (Ni & Quisenberry, 1997). Tanto la densidad como la longitud de los tricomas (especialmente esto último) de distintos cultivares de trigo fue un importante mecanismo de resistencia frente a *S. flava* aunque de cuestionable valor frente a *S. graminum* (Webster *et al.*, 1994). La pubescencia de las hojas también puede actuar como un efectivo mecanismo de resistencia frente a insectos fitófagos. La densa pubescencia de distintos cultivares de trigo resultó ser un factor de resistencia frente al coleóptero *Oulema melanopus* (Gallun *et al.*, 1966; Schillinger & Gallun, 1968) y al díptero *Mayetiola destructor* (Roberts *et al.*, 1979). La densa pubescencia del cultivar de trigo Vel es un importante mecanismo de resistencia frente a *R. padi* (Roberts & Foster, 1983) y la mayor densidad de tricomas, sobre todo en las nervaduras, del cultivar de trigo Tugela DN constituyó un importante impedimento físico para la alimentación de *Diuraphis noxia* (Bahlmann *et al.*, 2003).

Considerando la longitud de los tricomas de las Poáceas, algunos autores los diferencian en macropelos y micropelos (Kraus *et al.*, 2004; Valla, 1979), mientras otros, entre ellos los que tratan con trigo, los caracterizan por sus longitudes medias (Hoxie *et al.*, 1975; Webster *et al.*, 1994; Wellso & Hoxie, 1982). Si bien la existencia de macro y micropelos son usuales en esta familia, su ocurrencia puede variar entre las distintas caras foliares; por ejemplo, en *Guadua variegata* no existen macropelos en la cara abaxial (Lizarazu *et al.*, 2013). En el presente trabajo no se halló una distribución bimodal de esta variable al realizar los gráficos de frecuencias, por lo tanto, se optó por no aludir a estas categorías.

Si bien los áfidos, en los cultivos, se hallan con mayor frecuencia sobre la cara abaxial, pueden encontrarse en ambas caras de las hojas, por eso se analizó el indumento en cada una de las caras.

Al comparar la longitud de los tricomas de la cara adaxial de los 12 cultivares con los resultados reportados por otros autores se encontró que fueron similares a los hallados en los cultivares de trigo Genesee, PI 94444, PI 132864 y Chris, e inferiores a los encontrados en los cultivares PI 182750, Hope, CI 8519, CI 8616 y CI 3775 (Hoxie *et al.*,

1975). En cambio, fueron menores a los reportados por Wellso & Hoxie (1982) en la segunda y tercera hoja del cultivar Downy y a los que computaron Bahlmann *et al.* (2003) en los cultivares Tugela DN, Tugela y Palmiet. Además, fueron muy inferiores a los valores hallados por Ni & Quisenberry (1997) sobre la segunda y tercera hoja de los cultivares de trigo PI 262660, PI 225245 y PI 137739, pero la longitud de los tricomas de BAGUETTE 601 y de BIOINTA 3006 fueron similares a las longitudes halladas por esos autores sobre los cultivares Halt y Arapahoe, respectivamente.

Por otra parte, al comparar la longitud de los tricomas de la cara abaxial de los 12 cultivares, con las longitudes registradas por Webster *et al.* (1994) en la cara abaxial de la segunda y tercera hoja se encontró que las longitudes de los tricomas de BAGUETTE 601 fueron similares a las longitudes más bajas reportadas en los cultivares Abe y Fletcher; sin embargo, la longitud de los tricomas de LYON, SY110, BIOINTA 3006 y CIPRES resultaron algo mayores a las de esos cultivares, pero todos los cultivares de esta tesis tuvieron longitudes inferiores a las reportadas por los autores citados sobre los cultivares PI 452264, PI 452262, CI 9321, PI452265, PI 452263 y Downy.

El efecto de la longitud de los tricomas en la biología de algunos insectos fitófagos podría ser mayor que el efecto de la densidad. Por un lado, la longitud de los tricomas de las hojas de trigo tuvieron un efecto mayor que la densidad en la biología de *Oulema melanopus* (Hoxie *et al.*, 1975; Wellso & Hoxie, 1982). Por otro lado, según Bahlmann *et al.* (2003) la longitud de los tricomas de los trigos que estudiaron no tendrían un efecto en la alimentación de *D. noxia*. Sin embargo, la resistencia por antixenosis del cultivar PI 137739 frente a *D. noxia* se debe principalmente a la mayor longitud de sus tricomas (Ni & Quisenberry, 1997). Los cultivares de trigo con longitudes medias de tricomas mayores o iguales a 390 μm tuvieron un efecto antibiótico y de antixenosis frente a *S. flava*, presentando una gran variabilidad en la densidad de sus tricomas, aunque ese efecto no fue tan evidente sobre *S. graminum* (Webster *et al.*, 1994).

En el presente estudio la mayor longitud de tricomas se registró sobre BIOINTA 3006 y, contrariamente a lo esperado, resultó parcialmente susceptible a *S. graminum* y susceptible a las otras especies de áfido. Por otro lado, sobre BIOINTA 3005, se registró una de las menores longitudes de tricomas, resultando parcialmente resistente a *S. graminum* y susceptible a *R. padi* y *S. maydis*. Asimismo, NOGAL y AGP 127 presentaron

longitudes de tricomas intermedias, pero al mismo tiempo mostraron un alto grado de resistencia a las tres especies de áfidos, excepto AGP 127 que tuvo una resistencia comparativamente menor a *S. maydis*. Pese a que los cultivares KLEIN GLADIADOR y CIPRES también presentaron longitudes intermedias y fueron resistentes a *R. padi* y *S. maydis*, los efectos en la biología de *S. graminum* resultaron completamente opuestos. La susceptibilidad de KLEIN GLADIADOR y CIPRES frente a *S. graminum* fue evidente debido al gran crecimiento demográfico del áfido en estos cultivares. **Aún en los cultivares de tricomas cortos como ACA 356 y BAGUETTE 601 no pudo establecerse una asociación directa entre esta variable y el grado de resistencia o susceptibilidad.** En efecto, ACA 356 resultó resistente y BAGUETTE 601 resultó parcialmente resistente a *R. padi* pero con un grado de susceptibilidad mayor a los otros áfidos. Por su parte, LYON presentó una longitud intermedia, resultando parcialmente resistente a *S. graminum* y a *S. maydis*, aunque fue parcialmente susceptible a *R. padi*. **Por lo tanto la longitud de los tricomas de los distintos cultivares no tuvo un efecto sobre la biología de los áfidos.**

El análisis de la densidad de tricomas mostró la variabilidad que existe entre los 12 cultivares, tanto en la cara adaxial como en la abaxial. Hoxie *et al.* (1975) señalaron diferencias en la densidad, longitud y distribución de los tricomas entre ambas caras de las hojas de trigo de los 9 cultivares que estudiaron.

Las densidades de tricomas en las caras adaxiales en los 12 cultivares, fueron similares a los valores obtenidos por Mohamadi *et al.* (2012) en la segunda hoja de 3 cultivares de trigo, aunque en los cultivares BAGUETTE 601 y KLEIN GLADIADOR, resultaron algo inferiores. También fueron similares a los valores hallados por Hoxie *et al.* (1975) en la cara adaxial de las hojas de 9 cultivares de trigo, excepto el cultivar CIPRES, en que resultó mayor. Por otra parte, la cantidad de tricomas por mm² registrados en los cultivares KLEIN GLADIADOR, BAGUETTE 601 y BIOINTA 3005 fueron inferiores a las densidades halladas por Bahlmann *et al.* (2003) sobre los cultivares de trigo Tugela, Palmiet y Tugela DN en la segunda y tercera hoja de la cara adaxial. Asimismo, en NOGAL, BIOINTA 3006, ACA 320, ACA356, LYON, y SY 200 las densidades fueron similares a las obtenidas por estos autores, aunque en AGP 127, SY 110 y CIPRES, las densidades fueron mayores. La densidad de tricomas en la cara adaxial de los cultivares BAGUETTE

601, BIOINTA 3005, NOGAL y BIOINTA 3006 fue similar a las halladas por Ni & Quisenberry (1997) en 5 cultivares de trigo sobre la cara adaxial de la segunda hoja, sin embargo, la densidad en KLEIN GLADIADOR fue algo menor a la del cultivar PI 225245, que tuvo el valor más bajo reportado por estos autores. La cara adaxial del resto de los cultivares aquí examinados, tuvo densidades mayores.

En relación a la densidad de tricomas de la cara abaxial, en los 12 cultivares evaluados el rango de valores fue muy similar al computado por Webster *et al.* (1994) en la cara abaxial de la segunda y tercera hoja de 8 cultivares de trigo. Sharma & Waines (1994) informaron que la superficie adaxial de las hojas de *Triticum monococcum* ssp. *monococcum* y ssp. *boeoticum* es más pubescente que la abaxial; en el presente trabajo, en cambio, se comprobó que la cara abaxial es más pubescente, resultado que concuerda con lo observado por Hoxie *et al.* (1975) en otros cultivares de trigo. Si bien, de acuerdo con algunos de los autores mencionados, es esperable que una mayor pubescencia afecte la alimentación y movilidad de los pulgones y por ende tenga relación directa con el nivel de resistencia relativa, esto no ocurrió en el presente estudio.

En los cultivares aquí analizados, las diferencias estadísticas encontradas en la densidad de tricomas entre cultivares no se correspondieron en todos los casos con las encontradas en la longitud de tricomas. El cultivar SY 110 no solo fue uno de los cultivares más pubescentes, sino que la longitud de sus tricomas también estuvo entre las mayores. Por otro lado, sobre BAGUETTE 601 y BIOINTA 3005 se observaron las menores densidades y longitudes de tricomas mientras que KLEIN GLADIADOR fue el cultivar de menor densidad de tricomas, pero de longitud intermedia. Al igual que lo reportado por Webster *et al.* (1994), quienes midieron en el cultivar de trigo Fletcher una densidad de tricomas intermedia pero la menor longitud de tricomas, **en los cultivares aquí analizados no parece haber una relación directa entre estas dos variables.**

La pubescencia puede ser la principal fuente de resistencia en algunos casos según sostienen distintos autores. Roberts & Foster (1983) postularon que la pubescencia de los cultivares de trigo Vel y Downy podría funcionar como un importante mecanismo de resistencia frente a *R. padi*, aunque únicamente tuvieron en cuenta la densidad de

tricomas y no su longitud. Lage *et al.* (2004) sugirieron que parte de la resistencia de seis trigos hexaploides sintéticos hacia *D. noxia* podría deberse a la presencia de una densa cobertura de cortos tricomas. Del mismo modo, el cultivar de trigo Tugela DN poseería resistencia frente a *D. noxia* debido a su densa pubescencia (Bahlmann *et al.*, 2003). En el presente estudio, NOGAL y AGP 127 estuvieron entre los más pubescentes y fue donde se observaron menores crecimientos poblacionales de las tres especies de áfidos, aunque el efecto de este último cultivar sobre la demografía de *S. maydis* fue algo menor. Sin embargo, KLEIN GLADIADOR con una baja cantidad de tricomas por mm² tuvo un efecto similar sobre la demografía de *R. padi* y *S. maydis*. Por otro lado, el desempeño biológico de *S. graminum* sobre KLEIN GLADIADOR fue mayor. Ni & Quisenberry (1997) encontraron que el cultivar de trigo PI 137739, con una moderada densidad de tricomas, poseía resistencia por antixenosis frente a *D. noxia*; sin embargo, gran parte de su resistencia se debió a la longitud de sus tricomas. **Debido a que se observaron efectos similares en la biología de las distintas especies de áfidos sobre cultivares con densidades de tricomas muy diferentes, la densidad de tricomas no parece contribuir significativamente en los mecanismos de resistencia en el sistema aquí analizado.**

Respecto de la distancia entre agujones del margen, en el cultivar BAGUETTE 601 se registró la mayor distancia entre agujones, que coincidió con la menor densidad de tricomas en la cara adaxial y la menor densidad de tricomas en la abaxial, después de KLEIN GLADIADOR. Por el contrario, en los cultivares CIPRES y SY 110, si bien las distancias entre agujones del margen fueron grandes, no coincidieron con las menores densidades de tricomas, siendo éstas, por el contrario, también grandes. El resultado de la correlación entre la distancia entre agujones del margen y el ranking de resistencia de *S. graminum*, sugiere una relación inversa entre estas dos variables. Sin embargo, las correlaciones entre la distancia entre agujones del margen y el ranking de resistencia de *R. padi* y *S. maydis*, no pusieron en evidencia ningún tipo de asociación.

La composición química de los lípidos que forman las ceras sobre la cutícula de la epidermis de las plantas poseen gran variabilidad entre especies, dentro de la misma especie e incluso entre partes de una misma planta; esta variabilidad puede tener implicancias ecológicas, como la interacción con insectos fitófagos (Eigenbrode &

Espelie, 1995), entre ellos los áfidos (Powell *et al.*, 1999). A menudo, las especies cultivadas presentan distintos genotipos y, en consecuencia, fenotipos con mayores o menores cantidades de ceras. Los genotipos que tienen gran cantidad de ceras en la superficie de sus hojas presentan una apariencia opaca, mientras que los que tienen menor cantidad de ceras son de apariencia brillante (Eigenbrode & Espelie, 1995; Maiti *et al.*, 1994; Traore *et al.*, 1989). El grado de resistencia respecto a la cantidad de ceras no está claro aún o al menos varía entre las entidades involucradas en la interacción. En algunas especies, los genotipos con mayor densidad de ceras son más resistentes a ciertas especies plaga (Tsumuki *et al.*, 1989; Wójcicka, 2015) pero en otras, los genotipos con menor densidad de ceras son los que presentan algún grado de resistencia (Lowe *et al.*, 1985; White & Eigenbrode, 2000); incluso determinados genotipos de aspecto más brillante, pueden tener efectos distintos en distintas especies de insectos fitófagos (Stoner, 1990).

Los trabajos acerca de las ceras de las Poáceas no son abundantes, aunque existen algunos autores que estudiaron la cantidad y/o apariencia y densidad de las deposiciones de lípidos en las superficies foliares (De La Rosa-Ibarra & Maiti, 1995; Yang *et al.*, 1993). En el presente estudio se encontraron algunas diferencias entre la densidad de ceras en la cara adaxial y la abaxial de las hojas de algunos de los cultivares de trigo evaluados. La mayor densidad en AGP 127 sobre la cara adaxial concuerda con lo observado por Ni *et al.* (1998) sobre el cultivar de avena Border, no así en los cultivares BAGUETTE 601 y SY 200 donde la cara abaxial fue la que mostró una densidad mayor. En el resto de los cultivares, sin embargo, no se encontraron diferencias entre ambas caras, al igual que lo reportado en los cultivares de trigo Arapahoe y Halt por Ni *et al.* (1998) y sobre los cultivares de trigo Palmiet, Tugela y Tugela DN por Bahlmann *et al.* (2003).

Al comparar la densidad de las ceras de la misma cara entre los 12 cultivares, también se encontraron diferencias entre ellos. Esto concuerda con las observaciones realizadas en distintos cultivares de trigo sólo en la cara adaxial por Ni & Quisenberry (1997) y en ambas caras por Troughton & Hall (1967), aunque no coincide con lo reportado por Bahlmann *et al.* (2003), quienes no encontraron diferencias.

En relación a las formas de las ceras, al compararlas con las descritas en otros cultivares de trigo, las plaquetas irregulares fotografiadas en el presente estudio fueron similares a las observadas por Troughton & Hall (1967); sin embargo, Bahlmann *et al.* (2003) documentaron varillas curvadas festoneadas. Asimismo, Troughton & Hall (1967) encontraron, además de plaquetas, algunas protrusiones digitiformes o lobuladas en la cara adaxial, y ocasionalmente, varillas en la abaxial. Por otra parte, Ni *et al.* (1998) observaron varillas sobre ambas superficies de las hojas. Baum *et al.* (1989) encontraron, en distintos cultivares de cebada, varillas (que llamaron “filamentos”) y, además, ceras en forma de placas muy similares a las plaquetas encontradas en el presente trabajo. Otros autores observaron en la estructura de las ceras entre ambas caras de las hojas de cultivares de cebada algunas diferencias (Tsumuki *et al.*, 1989) o similitudes en las hojas de trigo (Ni & Quisenberry, 1997) pero no detallaron la forma ni vieron si esto cumplía un rol biológico.

Las ceras de las hojas pueden tener efectos positivos, negativos o neutros sobre la biología de los áfidos (Ni *et al.*, 1998). Frecuentemente, se ha asociado a los cultivares de apariencia brillante o con menor cantidad de ceras (Clarke *et al.*, 1993; Traore *et al.*, 1989) con la resistencia hacia los áfidos (Van Emden, 2007). Las variantes de trigo con una menor cantidad de ceras resultaron resistentes en el campo a *S. avenae* (Lowe *et al.*, 1985). Asimismo, distintos genotipos de *Brassica oleracea* de apariencia brillante resultaron más resistentes a *Brevicorine brassicae* que los genotipos con mayor cantidad de ceras (Stoner, 1990). White & Eigenbrode, (2000) reportaron menores densidades del áfido *Acyrtosiphon pisum* en variedades de pera con una baja densidad de ceras en sus hojas, mientras que en estas variedades el daño del curculiónido *Sitona lineatus* fue mayor.

Sin embargo, otros autores encontraron que la presencia de grandes cantidades de ceras en las hojas de algunos genotipos de cebada podrían contribuir de manera significativa a la resistencia frente a *R. padi* (Tsumuki *et al.*, 1989). Wójcicka (2015) encontró que las ceras de un genotipo de triticale tuvo efectos disuasivos en la alimentación de *S. avenae*. Por otro lado, las ceras de distintos cultivares de trigo, uno de avena y otro de cebada no tuvieron aparentemente un papel relevante en la

resistencia frente a *D. noxia* (Bahlmann *et al.*, 2003; Ni *et al.*, 1998; Ni & Quisenberry, 1997).

Los componentes lipídicos de las ceras pueden tanto estimular como desalentar la oviposición, el movimiento y la alimentación de los insectos fitófagos (Eigenbrode & Espelie, 1995; Powell *et al.*, 1999). Se han identificado mayor cantidad de ésteres en las ceras de las hojas de plantas de alfalfa resistentes a *Therioaphis maculata* (Bergman *et al.*, 1991). Por otro lado, se encontró evidencia de que la resistencia a *S. avenae* de cultivares de trigo con una menor cantidad de cera presentaron menor cantidad de diquetonas (Lowe *et al.*, 1985). Las diquetonas absorben longitudes de onda del espectro ultravioleta y su ausencia podría ser un disuasivo para los individuos alados (Lowe *et al.*, 1985). Las cantidades de triterpenoles en las ceras de *Sorghum bicolor* fueron mayores en las variedades resistentes a áfidos (Heupel, 1985). Los lípidos de las ceras de avena “compuestos principalmente por 1-hexacosanol” inhibieron la inserción de los estiletes de *Aphis fabae*, sugiriendo que es probable que los lípidos de una planta no hospedera tengan un efecto en el comportamiento del áfido (Powell *et al.*, 1999). Además de los efectos como aleloquímicos, las ceras, a través de las distintas formas de sus cristaloides o su composición química, pueden tener efectos en la adhesión de los insectos a la superficie de las plantas (Eigenbrode & Jetter, 2002).

En el presente estudio, la respuesta biológica de los áfidos fue muy variable ante los cultivares que presentaron menores o mayores densidades de ceras. El cultivar NOGAL presentó una baja densidad de ceras y un alto nivel de antibiosis frente a las tres especies de áfidos. Por el contrario, AGP 127 presentó una alta densidad de ceras y un alto nivel de antibiosis frente a *R. padi* y *S. graminum* y susceptibilidad parcial frente a *S. maydis*. Otro cultivar que presentó una alta densidad de ceras fue BIOINTA 3005, pero resultó susceptible a *S. maydis*, *R. padi* y parcialmente resistente a *S. graminum*. Asimismo, CIPRES tuvo una alta densidad de ceras y tuvo efectos negativos en la biología de *S. maydis* y *R. padi* aunque resultó parcialmente susceptible a *S. graminum*. La cantidad de cera en gran proporción no parece ser suficiente como mecanismo de resistencia frente a los áfidos (Tsumuki *et al.*, 1989).

Por lo tanto, en base a los resultados contrastantes, tanto de la bibliografía como de este trabajo, parecería que el efecto de las ceras sobre los fitófagos no depende

aisladamente de su cantidad, composición química y conformación espacial, sino probablemente de esos tres factores en conjunto, por lo que sería necesario analizarlos conjuntamente.

La dureza de los tejidos foliares puede constituir un mecanismo de resistencia frente a distintos fitófagos (Agrawal, 2004; Agrawal *et al.*, 2012; Choong, 1996); en particular, puede afectar, la eficiencia de los áfidos en la búsqueda del floema (Bale *et al.*, 2007). El áfido *Uroleucon pieloui* (Richards), al alimentarse con hojas de dureza variable según la latitud de *Solidago sempervirens* L., alcanzó mayor tamaño con las más blandas (Ho & Pennings, 2013). Asimismo, la dureza de las hojas de *Solidago altissima* L. tuvo una correlación positiva con la resistencia frente a insectos masticadores (Hakes & Cronin, 2011). En cambio, la dureza de las hojas de *Abelmoschus sp.* no tuvo un efecto significativo frente a *A. gossypii* (Abang *et al.*, 2014), ni la de las hojas de distintas Poáceas frente a *S. avenae* (Fraser & Grime, 2000). Paradójicamente, otros autores encontraron que el tamaño de la colonia del áfido *Hyalopterus pruni* (Geoffroy) aumentaba junto con la dureza de las hojas de la Poácea *Phragmites australis* (Cronin *et al.*, 2015).

Existe evidencia de la mayor dureza de la nervadura media respecto del resto de la lámina en hojas de *Castanopsis fissa* (Fagaceae) (Choong, 1996). Esto es causado principalmente por la presencia de esclerénquima (Choong, 1996; Choong *et al.*, 1992). Se ha probado que las hojas de algunas Poáceas se vuelven más rígidas, aunque también más frágiles, por la presencia de mayores contenidos de esclerénquima (Vincent, 1991).

La mayor dureza de las hojas de los cultivares aquí evaluados fue registrada en la nervadura media en comparación con el resto de la lámina. La alta dureza registrada en las hojas de AGP 127 en la zona de la nervadura media coincidió con el alto grado de resistencia de este cultivar hacia *R. padi* y *S. graminum*. Asimismo, la alta dureza encontrada en las nervaduras de KLEIN GLADIADOR coincidió con un alto grado de antibiosis frente a *S. maydis* y a *R. padi* pero con una alta susceptibilidad a *S. graminum*. Del mismo modo, sobre BIOINTA 3005, donde se observó la mayor dureza en la nervadura y una dureza alta en el resto del limbo, se registró una resistencia parcial hacia *S. graminum* y una alta susceptibilidad a *S. maydis* y *R. padi*. Por el contrario, a pesar de que la dureza de CIPRES fue la más baja, tanto en la nervadura como en el resto

del limbo, fue el cultivar más resistente a *S. maydis*, pero mostró resistencia parcial a *R. padi* y susceptibilidad parcial a *S. graminum*. Por su parte, BIOINTA 3006, con una dureza intermedia en la nervadura y alta en el resto del limbo, resultó susceptible a *R. padi* y *S. maydis* y parcialmente susceptible a *S. graminum*. El cultivar LYON, que mostró una dureza baja en la nervadura media e intermedia en el resto del limbo, resultó parcialmente resistente a *S. graminum* y a *S. maydis*, en tanto que ACA 356, con una dureza baja fue resistente a *R. padi*. Igualmente, BAGUETTE 601, con una baja dureza en la nervadura media fue parcialmente resistente a *R. padi*. **Debido a que para una misma especie de áfido algunos cultivares con una dureza similar tuvieron niveles de resistencia muy diferentes, la dureza de las hojas no parece, al menos por sí sola, estar implicada en los mecanismos de resistencia en los estadios fenológicos evaluados.** En general, en la mayoría de las plantas, la dureza suele ser mayor en hojas maduras frente a hojas jóvenes (Calixto et al., 2015; Coley, 1983). Los estadios evaluados en el presente estudio correspondieron al estadio plántula, por lo que quizás la dureza juega un papel mayor y con un patrón más claro en estadios posteriores.

Según la correlación entre el contenido de agua de las hojas y el ranking de resistencia hacia *S. graminum* y *S. maydis*, esta variable no afectaría su desempeño. Sin embargo, la asociación moderada de signo negativo encontrada entre el contenido de agua de las hojas y el ranking de resistencia hacia *R. padi*, sugiere una relación inversa. *R. padi* parece ser más sensible al contenido de agua de las hojas de los distintos cultivares que las otras especies de áfidos estudiadas, al menos en el estadio de plántula y en las condiciones evaluadas. Este factor suele variar durante la fenología de las plantas hasta un orden de magnitud (Abrahamson, 1989) y tener efecto significativo sobre el desarrollo de las poblaciones de fitófagos, i.e., prosperan más cuando el contenido de agua es mayor (Pereyra, 1994), lo que no sucedió en la presente tesis.

SÍNTESIS DE RESULTADOS

- El método de cría individual alternativo, arrojó resultados similares a los obtenidos con las jaulas de aplique, pero con ventajas operativas.
- El cultivar NOGAL mostró un alto nivel de antibiosis frente a *S. graminum*, *R. padi* y *S. maydis*.
- AGP 127, KLEIN GLADIADOR, ACA 356 y NOGAL, mostraron resistencia por antibiosis frente a *R. padi*.
- AGP 127 y NOGAL exhibieron resistencia por antibiosis frente a *S. graminum*.
- CIPRES, KLEIN GLADIADOR y NOGAL resultaron comparativamente resistentes a *S. maydis*.
- La longitud de los tricomas de la cara adaxial fue mayor en BIOINTA 3006 y SY 110
- La densidad de tricomas de la cara adaxial fue mayor en CIPRES, SY 110 y AGP 127.
- La distancia entre aguijones del margen fue menor en BIOINTA 3005 y AGP 127.
- AGP 127, BIOINTA 3005 y CIPRES tuvieron las mayores densidades de ceras en la cara adaxial respecto al resto de los cultivares.
- La dureza en la nervadura central fue mayor en BIOINTA 3005, KLEIN GLADIADOR y AGP 127, mientras que la dureza en el resto del limbo fue mayor en KLEIN GLADIADOR.
- El mayor contenido de agua de las hojas fue registrado en SY 110.

DISCUSIÓN GENERAL

En la presente tesis se han examinado los efectos de 12 cultivares de trigo sobre la biología de los áfidos *R. padi*, *S. graminum* y *S. maydis*. Cabe mencionar que para la obtención de los datos que posteriormente se usan para la estimación de la r_m , existe una metodología desarrollada por Wyatt & White (1977) y utilizada por diversos autores (Kordan *et al.*, 2020; Paudyal *et al.*, 2019; Tocho *et al.*, 2012; entre otros). Básicamente consiste en el seguimiento diario de pulgones criados individualmente hasta un tiempo igual al doble del período ninfal y luego se calcula solamente la r_m mediante una ecuación con un coeficiente común para cualquier especie de pulgón. Si bien resulta algo menos laboriosa respecto de la metodología tradicional empleada en el presente estudio, es también menos precisa, además de estimar un solo parámetro. En el método de Wyatt & White (1977) no se tiene en cuenta el período post-reproductivo pues el seguimiento finaliza antes de que los áfidos lleguen a esa instancia. No existen antecedentes del impacto de la duración de este período en la determinación de la resistencia relativa pero, tal como se observó en el ACP, el período post-reproductivo de *S. maydis* tuvo un bajo valor de coseno², en cambio fue más alto en *S. graminum* y *R. padi*. Esto último, evidencia una mayor participación de ese atributo biológico en la separación o agrupación de cultivares mediante ese análisis lo que sugiere que la r_m por sí sola no alcanza para determinar la resistencia o susceptibilidad relativa dentro de un grupo de cultivares y menos aún estimada de una forma tan generalizada como surge de la aplicación del método de Wyatt & White (1977). Por otro lado, se investigaron distintos caracteres estructurales de los cultivares de trigo (densidad, longitud y disposición de los tricomas, distancia entre aguijones, ceras epicuticulares, dureza y contenido de agua en las hojas) que pudiesen guardar relación con la resistencia a los áfidos, como encontraron otros autores ya citados (Bahlmann *et al.*, 2003; Ni & Quisenberry, 1997; Webster *et al.*, 1994; Wójcicka, 2015).

Respecto de la metodología de crianza individual de áfidos sobre plántulas de trigo alternativa a la jaula de aplique, resultó ser una opción viable para la cría individual de áfidos sobre plántulas de trigo. En general, los resultados indicaron que los dispositivos fueron similares, aunque se encontraron diferencias a favor de la caja de Petri. Es importante señalar que en este tipo de ensayos pesa mucho la habilidad del operador para manipular los dispositivos. Trabajar con jaulas de aplique es laborioso y se corren

más riesgos de ocasionar muertes por aplastamiento, lo que se minimiza con las cajas de Petri. El dispositivo alternativo es de fácil manipulación, permite una rápida observación, evita escapes de ninfas mediante un cierre eficiente y su preparación es sencilla con materiales comunes de laboratorio.

Las características de un genotipo de planta que le confieren resistencia frente a una especie de áfido pueden tener efectos similares o diferentes en otra especie. Por ejemplo, el áfido *Metopolophium dirhodum* no fue afectado por distintos cultivares de avena, mientras que *R. padi*, *S. maydis*, *S. graminum* y *D. noxia* mostraron diferencias en su biología según el cultivar de avena en el que fueron criados (Vasicek *et al.*, 2010).

Los áfidos han experimentado procesos de adaptación y asociación a distintos hospederos a pesar de las numerosas estrategias que poseen las plantas para defenderse de los insectos fitófagos (Fürstenberg-Hägg *et al.*, 2013; Peccoud *et al.*, 2010). Así como se conoce la existencia de coevolución entre la mayoría de las especies de áfido del género *Uroleucon* y especies relacionadas de la familia Asteraceae o Campanulaceae, o entre los áfidos del género *Cryptomyzus* que alternan entre el género *Ribes* y numerosas especies de Lamiaceae, o el género de áfidos *Brachycaudus* cuyas especies monoicas son encontradas frecuentemente en especies cercanas a las utilizadas como hospederos secundarios por las especies heteroicas (Peccoud *et al.*, 2010), también se podría suponer que eso mismo ocurre entre los áfidos y las Poáceas. **En el caso de las Poáceas, ciertas especies de áfidos han logrado vencer las barreras físicas de las plantas** (Bahlmann *et al.*, 2003; Moghadam *et al.*, 2013; Webster *et al.*, 1994), **lo que puede sospecharse de la falta de relaciones claras entre el ranking de resistencia frente a las tres especies de áfidos y los caracteres estructurales de las plantas.**

En el sistema estudiado, otros aspectos de los cultivares podrían tener incidencia en la biología de los áfidos estudiados. Estos insectos, al perforar las células de las plantas y probar su contenido, ingieren también metabolitos secundarios que frecuentemente actúan como aleloquímicos (Guerrieri & Digilio, 2008; Pettersson *et al.*, 2007). Los ácidos hidroxámicos son uno de los metabolitos secundarios más importantes implicados en la resistencia del trigo frente a los áfidos como mecanismo de antibiosis (Lamb & Mackay, 1995) y antixenosis (Patil *et al.*, 2016). Los ácidos hidroxámicos de distintos cultivares de

trigo, entre otros compuestos, tuvieron un rol importante en la resistencia frente a *S. avenae* (Leszczynski *et al.*, 1989). Se han reportado correlaciones significativas entre las distintas concentraciones de ácidos hidroxámicos de un amplio rango de especies y cultivares de *Triticum* y la resistencia frente a *S. avenae* y *R. padi* (Thackray *et al.*, 1990). Además, se demostró su eficiencia como mecanismo de antixenosis frente a *S. avenae*, *R. padi* y *S. graminum*, entre otros (Givovich & Niemeyer, 1991; Givovich & Niemeyer, 1995; Nicol *et al.*, 1992). Los ácidos hidroxámicos podrían ser un recurso útil en el gran cultivo (Gianoli *et al.*, 1996); sin embargo, al menos en los cultivares de trigo estudiados por Elek *et al.* (2013), los niveles de estos ácidos fueron insuficientes para generar un efecto significativo en el comportamiento y reproducción de *R. padi*.

La antibiosis puede también deberse a otros compuestos tóxicos para los áfidos o a la ausencia o diferencia en las concentraciones de distintos componentes nutricionales. Altos niveles de antibiosis frente a *S. avenae* y *R. padi* fueron relacionados con altos niveles de fenoles (Leszczynski *et al.*, 1989; Niraz *et al.*, 1985). Por otro lado, se ha asociado el contenido total de aminoácidos libres o esenciales, o la concentración de sacarosa con una mayor reproducción y crecimiento de los áfidos (Dorschner *et al.*, 1987; Niraz *et al.*, 1985; Ponder *et al.*, 2000). Por el contrario, algunos aminoácidos causan efectos antibióticos, por ejemplo, la concentración de los aminoácidos libres L-DOPA y ornitina se correlacionó positivamente con las propiedades antibióticas de cultivares de trigo moderadamente resistentes a *S. avenae* (Ciepiela & Sempruch, 1999).

Si bien no se realizaron análisis químicos en los cultivares estudiados, se puede suponer que algunos de los metabolitos mencionados podrían estar asociados a los resultados obtenidos en el presente trabajo, lo cual restaría corroborar en el futuro. **De todos modos, los rankings de resistencia elaborados en la presente tesis son útiles para resumir en un solo valor numerosos aspectos de la biología de los áfidos sobre los que se construye el concepto de resistencia por antibiosis.**

CONCLUSIONES

- El método alternativo es similar al de la jaula de aplique, pero con ventajas operativas en la observación y manipulación de los ejemplares criados individualmente, por lo que no se rechaza la hipótesis 1.
- Se encontraron diferencias significativas en los estadísticos vitales, los atributos biológicos y los parámetros demográficos de *Schizaphis graminum* (Rond.), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Sipha maydis* (Pass.) de acuerdo al cultivar en el que fueron criados, por lo tanto, no se rechazó la hipótesis 2.
- Se encontraron diferencias en los caracteres estructurales foliares de los cultivares, por lo tanto no se rechaza la hipótesis 3.
- No se encontraron correlaciones claras entre el ranking de resistencia a las 3 especies de áfido y los caracteres estructurales foliares de los cultivares estudiados, por lo tanto, se rechaza la hipótesis 4.
- Debido a que se han observado efectos similares en la biología de las distintas especies de áfidos sobre cultivares con densidades de tricomas muy diferentes, es que la densidad de tricomas no parece haber contribuido significativamente en los mecanismos de resistencia.
- Aún en los cultivares de tricomas cortos como ACA 356 y BAGUETTE 601 no pudo establecerse una asociación directa entre esta variable y el grado de resistencia o susceptibilidad.
- Las correlaciones entre la dureza de las hojas de los cultivares medidas en la nervadura media y el resto del limbo, y el ranking de resistencia de los 12 cultivares resultaron no significativas para las 3 especies.
- La correlación entre el contenido de humedad de las hojas y el ranking de resistencia de *R. padi* resultó significativo y el coeficiente de Spearman mostró una asociación moderada. Por otro lado, las correlaciones con *S. graminum* y *S. maydis* resultaron no significativos.
- Los cultivares ACA 356, AGP 127, KLEIN GLADIADOR y NOGAL resultaron reativamente más resistentes frente a *R. padi*; AGP 127 y NOGAL resultaron relativamente más resistentes a *S. graminum*; CIPRES, KLEIN GLADIADOR y NOGAL resultaron relativamente más resistentes frente a *S. maydis*. El cultivar NOGAL se halló entre los más resistentes

frente a las 3 especies de áfidos, por tanto, se recomienda incluir estos cultivares, principalmente NOGAL, en los programas de mejoramiento genético o de Manejo Integrado de Plagas.



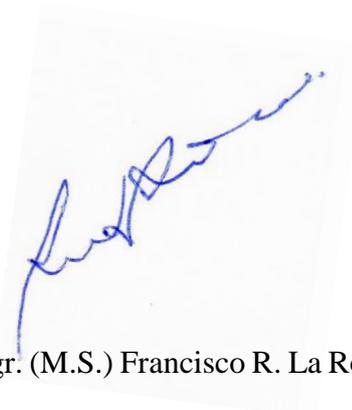
Ing. Agr. Albano C. Giudici

Tesista



Dra. María T. Amela García

Directora



Ing. Agr. (M.S.) Francisco R. La Rossa

Director adjunto

BIBLIOGRAFÍA

- Abang, A. F., Srinivasan, R., Kekeunou, S., Hanna, R., Chagomoka, T., Chang, J. C. y Bilong, C. B. (2014). Identification of okra (*Abelmoschus spp.*) accessions resistant to aphid (*Aphis gossypii* Glover) in Cameroon. *African Entomology*, 22(2), 273–284.
- Abotalebian, A., Haghani, M., Norbakhsh, H., Abbasipour, H. y Toorani, A. H. (2020). Selected Demographic Data of the Bird Cherry-Oat Aphid, *Rhopalosiphum padi* L. on Corn, *Zea mays* L. at Different Temperatures. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 22(1), 197–207.
- Acevedo, E., Silva, P. y Silva, H. (2002). Wheat Growth and Physiology. En B. C. Curtis, S. Rajaram y H. Gómez Macpherson (Eds.), *Bread Wheat: Improvement and Production*. FAO. <http://www.fao.org/3/y4011e/y4011e06.htm#bm06>
- Acreman, S. J. y Dixon, A. F. G. (1989). The effects of temperature and host quality on the rate of increase of the grain aphid (*Sitobion avenae*) on wheat. *Annals of Applied Biology*, 115(1), 3-9.
- Acreman, T. M. y Dixon, A. F. G. (1986). The role of awns in the resistance of cereals to the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Annals of applied biology*, 109(2), 375–381.
- Agrawal, A. A. (2004). Plant defense and density dependence in the population growth of herbivores. *The American Naturalist*, 164(1), 113–120.
- Agrawal, A. A., Kearney, E. E., Hastings, A. P. y Ramsey, T. E. (2012). Attenuation of the jasmonate burst, plant defensive traits, and resistance to specialist monarch caterpillars on shaded common milkweed (*Asclepias syriaca*). *Journal of chemical ecology*, 38(7), 893–901.
- Agrios, G. N. (2007). *Fitopatología*. (2ª). Limusa.
- Ahmadi, R. y Safavi, S. A. (2014). Demographic parameters of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae), on six Iranian genotypes of barley. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 47(12), 1415-1425.
- Akhtar, N. y Mujahid, M. Y. (2006). Patterns of resistance against *Schizaphis graminum* (Rondani) in rain fed wheat varieties. *Pakistan journal of Zoology*, 38(2), 153.

- Aktar, W., Sengupta, D. y Chowdhury, A. (2009). Impact of pesticides use in agriculture: Their benefits and hazards. *Interdisciplinary toxicology*, 2(1), 1–12.
- Alabi, O. Y., Odebiyi, J. A. y Tamo, M. (2004). Effect of host plant resistance in some cowpea (*Vigna unguiculata* Walp.) cultivars on growth and developmental parameters of the flower bud thrips, *Megalurothrips sjostedti* (Trybom). *Crop Protection*, 23(2), 83–88.
- Altieri, M. y Nicholls, C. I. (2000). *Teoría y práctica para una agricultura sustentable*. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, Red de Formación Ambiental para América Latina y el Caribe.
- Aly, M. F. (2018). Biological Performance, Development and Life Table of Bird Cherry-Oat Aphid *Rhopalosiphum padi* (L) (Hemiptera: Aphididae) on some Egyptian Wheat Cultivars. *Journal of Plant Protection and Pathology*, 9(8), 537–542.
- Anderson, M. y Bromley, A. K. (1987). Sensory System. En Minks, A. K. y Harrewijn, P. (Eds.), *Aphids. Their biology, natural enemies and control*. (Vol. 2A, p. 153-162). Elsevier.
- Anderson, W. K. y Garlinge, J. R. (2000). *The wheat book: Principles and practice*. Department of Agriculture and Food, Western Australia, Perth. Bulletin 4443. www.researchlibrary.agric.wa.gov.au
- Anstead, J. A., Burd, J. D. y Shufran, K. A. (2003). Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts. *Environmental Entomology*, 32(3), 662–667.
- Asin, L. y Pons, X. (2001). Effect of high temperature on the growth and reproduction of corn aphids (Homoptera: Aphididae) and implications for their population dynamics on the northeastern Iberian Peninsula. *Environmental Entomology*, 30(6), 1127–1134.
- Astier, S., Albouy, J., Maury, Y., Robaglia, C. y Lecoq, H. (2007). *Principles of plant virology*. Science Publishers.
- Auad, A. M., Alves, S. O., Carvalho, C. A., Silva, D. M., Resende, T. T. y Verissimo, B. A. (2009). The impact of temperature on biological aspects and life table of *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) fed with signal grass. *Florida Entomologist*, 92(4), 569–577.

- Avila, A. L., Vera, M. A., Ortego, J., Willink, E., Ploper, L. D. y Conci, V. C. (2014). Aphid species (Hemiptera: Aphididae) reported for the first time in Tucumán, Argentina. *Florida Entomologist*, 1277–1283.
- Awmack, C. S. y Leather, S. R. (2002). Host Plant Quality and Fecundity in Herbivorous Insects. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 817-844.
- Auad, A. M., S. O. Alves, C. A. Carvalho, D. M. Silva, T. T. Resende & B. A. Veríssimo. (2009). The impact of temperature on biological aspects and life table of *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) fed with signal grass. *Florida Entomologist*, 92(4):569-577.
- Aytasheva, Z. G., Bogdanova, E. D., Kalimagambetov, A. M., Chekalin, S. V. y Polimbetova, F. A. (2006). Isolation of trichomes from wheat and other species of flowering plants. *Turkish Journal of Botany*, 30(3), 217–222.
- Bahlmann, L., Botha, A. M. y Govender, P. (2003). Leaf epicuticular wax ultrastructure and trichome presence on Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistant and susceptible leaves. *African Entomology*, 11(1), 59–64.
- Bainotti, C., Frascina, J., Salines, J., Donaire, G., Alberione, E., Gómez, D., Salines, N., Conde, M. B., Cuniberti, M. B., Mir, L., Reartes, F., Paolini, H. y Arce, L. (2018). *Evaluación de cultivares de trigo pan en la EEA Marcos Juárez Actualización campaña 2018*. INTA. <https://inta.gob.ar/documentos/evaluacion-de-cultivares-de-trigo-pan-en-la-eea-marcos-juarez-actualizacion-campana-2018>
- Bainotti, C. T., Frascina, J., Salines, J., Alberione, E., Donaire, G., Gómez, D., Reartes, F., Paolini, H., Masiero, B., Conde, B., Cuniberti, M., Mir, L., Macagno, S. y Berra, O. (2012). *Evaluación de cultivares de trigo en la EEA Marcos Juárez, campaña 2011/2012*. INTA. <https://inta.gob.ar/documentos/evaluacion-de-cultivares-de-trigo-en-la-e.e.a.-marcos-juarez.-campana-2011-2012>
- Bale, J. S., Ponder, K. L. y Pritchard, J. (2007). Coping with Stress. En van Emden, H. F. y Harrington, R. (Eds.), *Aphids as Crop Pests* (pp. 287-309). CABI.
- Ban, L.-P., Sun, Y.-P., Wang, Y., Tu, X.-B., Zhang, S.-G., Zhang, Y.-T., Wu, Y.-S. y Zhang, Z.-H. (2015). Ultrastructure of antennal sensilla of the peach aphid *Myzus persicae* Sulzer, 1776. *Journal of Morphology*, 276(2), 219-227.

- Barkhordar, B., Khalghani, J., Jouzani, G. S., Ganbalani, G. N. y Shojai, M. (2011). Life table and population parameters of *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) on six wheat genotypes. *Entomological News*, 122(4), 336–347.
- Barthlott, W., Neinhuis, C., Cutler, D., Ditsch, F., Meusel, I., Theisen, I. y Wilhelmi, H. (1998). Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical journal of the Linnean society*, 126(3), 237–260.
- Baum, B. R., Tulloch, A. P. y Bailey, L. G. (1989). Epicuticular waxes of the genus *Hordeum*: A survey of their chemical composition and ultrastructure. *Canadian Journal of Botany*, 67(11), 3219–3226.
- Bayhan, E. (2009). Impact of certain corn cultivars on some ological parameters of *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) tera: Aphididae). *African Journal of Biotechnology*, 8(5), 785-788.
- Begon, M., Mortimer, M. y Thompson, D. J. (1988). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega S. A.
- Bergman, D. K., Dillwith, J. W., Zarrabi, A. A., Caddel, J. L. y Berberet, R. C. (1991). Epicuticular lipids of alfalfa relative to its susceptibility to spotted alfalfa aphids (Homoptera: Aphididae). *Environmental entomology*, 20(3), 781–785.
- Birch, L. C. (1948). The Intrinsic Rate of Natural Increase of an Insect Population. *The Journal of Animal Ecology*, 17(1), 15.
- Birch, N. y Wratten, S. D. (1984). Patterns of aphid resistance in the genus *Vicia*. *Annals of applied biology*, 104(2), 327–338.
- Blackman, R. L. y Eastop, V. F. (1985). *Aphids on the world's crops: An identification guide*. John Wiley & Sons.
- Blackman, R. L. y Eastop, V. F. (2006). *Aphids on the World's Herbaceous Plants and Shrubs*. Wiley.
- Blackman, R. L. y Eastop, V. F. (2007). Taxonomic Issues. En van Emden, H. F. y Harrington, R. (Eds.), *Aphids as crop pests* (pp. 1-29). CABI.
- Blanchard, E. E. (1939). Estudio sistemático de los Afidoideos argentinos. *PHYSIS*, 17, 857-1003.

Bolsa de Cereales de Buenos Aires. (2018). *Panorama Agrícola Semanal (PAS), estado y condición de cultivos. Informe de cierre de campaña: Maíz 2017/18.* <http://www.bolsadecereales.com/ver-cierre-de-campana-105>

Bolsa de Cereales de Buenos Aires. (2019a). *BOLSA DE CEREALES DE BUENOS AIRES. 2019 b. Panorama Agrícola Semanal (PAS), estado y condición de cultivos. Informe de cierre de campaña: Soja 2018/19. N°4.* <http://www.bolsadecereales.com/ver-cierre-de-campana-105>

Bolsa de Cereales de Buenos Aires. (2019b). *Panorama Agrícola Semanal (PAS), estado y condición de cultivos. Informe de cierre de campaña: Trigo 2018/19.* <http://www.bolsadecereales.com/ver-cierre-de-campana-105>

Bolsa de Cereales de Buenos Aires. (2020). *Panorama Agrícola Semanal (PAS).* <https://www.bolsadecereales.com/home>

Bradley, R. H. E. (1952). Studies on the Aphid Transmission of a Strain of Henbane Mosaic Virus. *Annals of Applied Biology*, 39(1), 78-97.

Braendle, C., Davis, G. K., Brisson, J. A. y Stern, D. L. (2006). Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, 97(3), 192–199.

Brisson, J. A. (2010). Aphid wing dimorphisms: Linking environmental and genetic control of trait variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1540), 605–616.

Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J. y Woodcock, C. M. (2005). Insect host location: A volatile situation. *Trends in Plant Science*, 10(6), 269-274.

Caillaud, C. M., Dedryver, C. A. y Simon, J. C. (1994). Development and reproductive potential of the cereal aphid *Sitobion avenae* on resistant wheat lines (*Triticum monococcum*). *Annals of Applied Biology*, 125(2), 219-232.

Calixto, E. S., Lange, D. y Del-Claro, K. 2015. Foliar anti-herbivore defenses in *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae): changing strategy according to leaf development. *Flora* 212, 19–23.

- Cardoso, M. Z. (2008). Herbivore handling of a plant's trichome: The case of *Heliconius charithonia* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) and *Passiflora lobata* (Killip) Hutch. (Passifloraceae). *Neotropical Entomology*, 37(3), 247–252.
- Carey, J. R. (1993). *Applied Demography for Biologists: With Special Emphasis on Insects*. Oxford University Press.
- Carey, J. R. (2001). Insect Biodemography. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 79-110.
- Chidichimo, H. O. y Almaráz, L. B. (2008). *Duración astronómica del día: efecto sobre la reproducción en distintos aislamientos de pulgón verde*. En: Resúmenes XII Reunión Argentina de Agrometeorología. 8 al 10 de octubre. San Salvador de Jujuy, Argentina.
- Chomnunti, P., Hongsanan, S., Aguirre-Hudson, B., Tian, Q., Peršoh, D., Dhimi, M. K., Alias, A. S., Xu, J., Liu, X., Stadler, M. y Hyde, K. D. (2014). The sooty moulds. *Fungal Diversity*, 66(1), 1-36.
- Choong, M. F. (1996). What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology*, 668–674.
- Choong, M. F., Lucas, P. W., Ong, J. S. Y., Pereira, B., Tan, H. T. W. y Turner, I. M. (1992). Leaf fracture toughness and sclerophylly: Their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, 121(4), 597–610.
- Christiansen-Weniger, P. y Hardie, J. (2000). The influence of parasitism on wing development in male and female pea aphids. *Journal of Insect Physiology*, 46(6), 861–867.
- Chujo, H. (1966). The effect of diurnal variation of temperature on vernalization in wheat. *Japanese Journal of Crop Science*, 35(3-4), 187–194.
- Ciepiela, A. P. y Sempruch, C. (1999). Effect of L-3, 4-dihydroxyphenylalanine, ornithine and γ -aminobutyric acid on winter wheat resistance to grain aphid. *Journal of Applied Entomology*, 123(5), 285–288.
- Clarke, J. M., McCaig, T. N. y DePauw, R. M. (1993). Relationship of glaucousness and epicuticular wax quantity of wheat. *Canadian journal of plant science*, 73(4), 961–967.
- Clua, A. A., Castro, A. M., Ramos, S. G., Giménez, D. O., Vasicek, A., Chidichimo, H. O. y Dixon, A. F. (2004). The biological characteristics and distribution of the greenbug,

Schizaphis graminum, and Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae), in Argentina and Chile. *European Journal of Entomology*, 101.

Coley, P. D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological monographs*, 53(2), 209–234.

Conover, W. J. (1999). *Practical nonparametric statistics*. (3rd edition). John Wiley & Sons.

Conti, B. F. D., Bueno, V. H. P., Sampaio, M. V. y Sidney, L. A. (2010). Reproduction and fertility life table of three aphid species (Macrosiphini) at different temperatures. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(4), 654–660.

Cook, S. M., Khan, Z. R. y Pickett, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual review of entomology*, 52.

Corcuera, L. J. (1990). Plant chemicals and resistance of cereals to aphids. *Ambio*, 365–367.

Corrales, C. E., Castro, A. M., Ricci, M. y Dixon, A. F. G. (2007). *Sipha maydis*: Distribution and host range of a new aphid pest of winter cereals in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 100(6), 1781–1788.

Cronin, J. T., Bhattarai, G. P., Allen, W. J. y Meyerson, L. A. (2015). Biogeography of a plant invasion: Plant–herbivore interactions. *Ecology*, 96(4), 1115–1127.

CSIRO. (1991). *The insects of Australia*. VI. Cornell Univ. Press. Ithaca.

Cuniberti, M. B. (2017). *Calidad del Trigo. Región Central del País. 30 Años*. INTA.

Curtis, B. C. (2002). Wheat in the world. En B. C. Curtis, S. Rajaram y H. Gómez Macpherson (Eds.), *Bread Wheat: Improvement and Production*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/3/y4011e/y4011e04.htm#bm04>

Damalas, C. A. (2009). Understanding benefits and risks of pesticide use. *Scientific Research and Essays*, 4(10), 945–949.

D'Ambrogio de Argüeso, A. (1986). *Manual de técnicas en histología vegetal*. Hemisferio Sur.

- Daniels, N. E. (1960). Evidence of the overwintering of the greenbug in the Texas panhandle. *Journal of Economic Entomology*, 53(3), 454–455.
- Davidson, J. (1923). Biological studies of *Aphis rumicis* Linn. The penetration of plant tissues and the source of the food supply of aphids 1. *Annals of Applied Biology*, 10(1), 35–54.
- Davis, J. A., Radcliffe, E. B. y Ragsdale, D. W. (2007). Resistance to green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), and potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), in potato cultivars. *American Journal of Potato Research*, 84(3), 259–269.
- De la Fuente, E. B. y Suárez, S. A. (2008). Problemas ambientales asociados a la actividad humana: La agricultura. *Ecología austral*, 18(2), 239–252.
- De La Rosa-Ibarra, M. y Maiti, R. K. (1995). Biochemical mechanism in glossy sorghum lines for resistance to salinity Stress. *J. Plan Physiol.*, 146, 515-519.
- De Souza, M. A., Armstrong, J. S., Hoback, W. W., Mulder, P. G., Paudyal, S., Foster, J. E., Payton, M. E. y Akosa, J. (2019). Temperature dependent development of sugarcane aphids *Melanaphis sacchari* (Hemiptera: Aphididae) on three different host plants with estimates of the lower and upper threshold for fecundity. *Current Trends in Entomology and Zoological Studies*, 2(1), 1-8.
- Dean, G. J. (1974). The overwintering and abundance of cereal aphids. *Annals of applied Biology*, 76(1), 1–7.
- Deevey, Edward S. (1947). Life Tables for Natural Populations of Animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22(4), 283-314.
- Delfino, M. A. (2002). *Dos especies de pulgones de interés fitosanitario nuevas para la afidofauna argentina (Hemiptera: Aphididae)*. En: Resúmenes XI Jornadas Fitosanitarias Argentinas. 26-28 de junio. Fac. de Agronomía y Veterinaria. UNRío Cuarto, Córdoba.
- Descamps, L. R. y Sánchez Chopa, C. (2011). Population growth of *Rhopalosiphum padi* L. (Homoptera: Aphididae) on different cereal crops from the semiarid pampas of Argentina under laboratory conditions. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 71(3), 390-394.

- Devine, G. J., Eza, D., Ogusuku, E. y Furlong, M. J. (2008). Uso de insecticidas: Contexto y consecuencias ecológicas. *Revista peruana de medicina experimental y Salud Pública*, 25(1), 74–100.
- Dhaliwal, G. S., Koul, O. y Arora, R. (2004). Integrated Pest Management: Retrospect and Prospect. En O. Koul, G. S. Dhaliwal y G. W. Cuperus (Eds.), *Integrated Pest Management: Potential, Constrains and Challenges* (p. 1-20). CABI.
- Dhawan, A. K. y Peshin, R. (2009). Integrated Pest Management: Concept, opportunities and challenges. En R. Peshin & A. K. Dhawan (Eds.), *Integrated Pest Management: Innovation-Development Process* (p. 51-81). Springer.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C. (2018). *InfoStat*. Grupo InfoStat, FCA.
- Diaz, B. M. y Fereres, A. (2005). Life table and population parameters of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) at different constant temperatures. *Environmental Entomology*, 34(3), 527–534.
- Dickison, W. C. (2000). *Integrative plant anatomy*. Academic press.
- Dimitri, M. J. y Orfila, E. N. (2008). *Tratado de morfología y sistemática vegetal*. Buenos Aires, Argentina: Acme Agency.
- Dixon, A. F. (1971). The role of aphids in wood formation. II. The effect of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* L. (Aphididae), on the growth of lime, *Tilia x vulgaris* Hayne. *Journal of Applied Ecology*, 393–399.
- Dixon, A. F. G. (1971a). The life-cycle and host preferences of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annals of Applied Biology*, 68(2), 135–147.
- Dixon, A. F. G. (1971b). The role of aphids in wood formation. I. The effect of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanooides* (Schr.) (Aphididae), on the growth of sycamore, *Acer pseudoplatanus* (L.). *Journal of Applied Ecology*, 165–179.
- Dixon, A. F. G. (1987a). Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids. En A. K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), *World Crop Pests. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. (Vol. A, pp. 269-288). Elsevier.

Dixon, A. F. G. (1987b). Seasonal development in aphids. En A. K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), *World Crop Pests. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. (Vol. A, pp. 315-320). Elsevier.

Dixon, A. F. G. (1998). *Aphid ecology: An optimization approach*. Springer.

Dixon, A. F. G. y Glen, D. M. (1971). Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Annals of Applied Biology*, 68(1), 11–21.

Dixon, A. F. G. y Wratten, S. D. (1971). Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bulletin of Entomological Research*, 61(1), 97–111.

Donaire, G. M., Reartes, F., Bainotti, C. T., Salines, J. H., Frascina, J. A., Alberione, E. J., Gomez, D. T. y Mir, L. R. (2018). *Evaluación de cultivares de trigo para doble propósito en la EEA Marcos Juárez durante la campaña agrícola 2017*. INTA. https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta-_evaluacin_de_cultivares_de_trigo_para_doble_pro.pdf

Döring, T. F. (2014). How aphids find their host plants, and how they don't. *Annals of Applied Biology*, 165(1), 3-26.

Döring, T. F. y Chittka, L. (2007). Visual ecology of aphids—A critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1), 3-16.

Dorschner, K. W., Ryan, J. D., Johnson, R. C. y Eikenbary, R. D. (1987). Modification of host nitrogen levels by the greenbug (Homoptera: Aphididae): its role in resistance of winter wheat to aphids. *Environmental Entomology*, 16(4), 1007–1011.

Doryanizadeh, N., Moharramipour, S., Hosseinaveh, V. y Mehrabadi, M. (2016). Effect of eight Cucumis Genotypes on life table and population growth parameters of melon aphid: An approach to assess antibiosis resistance. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 18(7), 1819–1832.

Doss, R. P., Shanks, C. H. y Chamberlain, J. D. (1988). The influence of leaf pubescence on the resistance of selected clones of beach strawberry (*Fragaria chiloensis* (L.) Duchesne) to adult black vine weevils (*Otiorhynchus sulcatus* F.). *Scientia horticultrae*, 34(1-2), 47–54.

- Dreyer, H. y Baumgärtner, J. (1996). Temperature influence on cohort parameters and demographic characteristics of the two cowpea coreids *Clavigralla tomentosicollis* and *C. shadabi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78(2), 201-213.
- Dubcovsky, J. y Dvorak, J. (2007). Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 316(5833), 1862–1866.
- Dughetti, C. (2012). *Pulgones. Clave para identificar las formas ápteras que atacan a los cereales*. INTA.
- Eames, A. J. y MacDaniels, L. H. (1925). *Introduction to plant anatomy*. McGraw-Hill Book Company.
- Eastop, V. F. (1966). A taxonomic study of Australian Aphidoidea (Homoptera). *Australian journal of zoology*, 14(3), 399–592.
- Eigenbrode, S. D. y Espelie, K. E. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual review of entomology*, 40(1), 171–194.
- Eigenbrode, S. D. y Jetter, R. (2002). Attachment to plant surface waxes by an insect predator. *Integrative and Comparative Biology*, 42(6), 1091–1099.
- Eleftherianos, I., Vamvatsikos, P., Ward, D. y Gravanis, F. (2006). Changes in the levels of plant total phenols and free amino acids induced by two cereal aphids and effects on aphid fecundity. *Journal of Applied Entomology*, 130(1), 15-19.
- Elek, H., Smart, L., Martin, J., Ahmad, S., Gordon-Weeks, R., Welham, S., Nádasy, M., Pickett, J. A. y Werner, C. P. (2013). The potential of hydroxamic acids in tetraploid and hexaploid wheat varieties as resistance factors against the bird-cherry oat aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Annals of applied biology*, 162(1), 100–109.
- Esau, K. y Betucci, L. (1966). *Plantas, virus e insectos*. Eudeba.
- Evenson, R. E. y Gollin, D. (2003). Assessing the impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. *Science*, 300, 758-762.
- Fabre, F., Dedryver, C. A., Leterrier, J. L. y Plantegenest, M. (2003). Aphid Abundance on Cereals in Autumn Predicts Yield Losses Caused by *Barley yellow dwarf virus*. *Phytopathology*, 93(10), 1217-1222. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.10.1217>

- Fahn, A. (1985). *Anatomía vegetal*. Pirámide.
- FAO. (1948). *El estado mundial de la agricultura y la alimentación. Las condiciones actuales y sus perspectivas*.
- FAO. (1967). *Informe de la Primera Reunión de Expertos de la FAO en Lucha Integrada Contra las Plagas*.
- FAO. (1996). *Enseñanzas de la revolución verde: Hacia una nueva revolución verde. Documentos técnicos de referencia*. Cumbre mundial sobre la alimentación. 13 -17 noviembre 1996 Roma, Italia. <http://www.fao.org/3/w2612s/w2612s06.htm>
- FAO. (2019). *Perspectivas de cosecha y situación alimentaria*. N°1. 44 p. <https://www.google.com/search?client=firefox-b-d&q=FAO.+2019.+Perspectivas+de+cosecha+y+situaci%C3%B3n+alimentaria.+N%C2%BA1.+44+p>.
- Feeny, P. (1975). Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. En P. M. Day & J. B. Harborne (Eds.), *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas.
- Feeny, Paul. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51(4), 565–581.
- Ferreya, L., Murgio, M., Luna, D. y Saire, J. (2018). *Cartilla digital Manfredi 2018_01. Evaluación de cultivares de trigo en Inta EEA Manfredi- Campaña 2017*. INTA. https://inta.gob.ar/documentos/cartilla-digital-manfredi-2018_01-evaluacion-de-cultivares-de-trigo-en-inta-eea-manfredi-campana-2017
- Fischer, R. A. (2011). Wheat physiology: A review of recent developments. *Crop and Pasture Science*, 62(2), 95–114.
- Flint, M. L. y Van Den Bosch, R. (1981). *Introduction to Integrated Pest Management* Plenum Press.
- Flood, R. G. y Halloran, G. M. (1986). Genetics and physiology of vernalization response in wheat. En *Advances in agronomy* (Vol. 39, pp. 87–125). Elsevier.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C. y Gibbs, H. K. (2005). Global consequences of land use. *science*, 309(5734), 570–574.

- Font Quer, P. (2009). *Diccionario de botánica* (4^o Edición). Península.
- Forrest, J. M. S. (1970). The effect of maternal and larval experience on morph determination in *Dysaphis devectora*. *Journal of Insect Physiology*, 16(12), 2281–2292.
- Fox, J. (2005). The R Commander: A Basic Statistic Graphical User Interface to R. *Journal of Statistical Software*, 14(9), 1-42.
- Fox, J. (2017). *Using R Commander: A point and Click Interface for R*. Chapman and Hall.
- Fox, J. y Bouchet-Valat, M. (2020). *Rcmdr: R Commander*. (2.7-0).
- Fox, J. & M. Bouchet-Valat. (2017). Rcmdr: R Commander. R package version 2.3-2.
- Fraschina, J. A., Salines, J. H., Bainotti, C. T., Gomez, D. T., Donaire, G. M. y Alberione, E. J. (2018). *Evaluación de cultivares de trigo en campo de productores durante el año 2017*. INTA. <https://inta.gob.ar/documentos/evaluacion-de-cultivares-de-trigo-en-campo-de-productores-durante-el-ano-2017>
- Fraser, L. H. y Grime, J. P. (2000). Aphid fitness on 13 grass species: A test of plant defence theory. *Canadian Journal of Botany*, 77(12), 1783–1789.
- Fürstenberg-Hägg, J., Zagrobelny, M. y Bak, S. (2013). Plant defense against insect herbivores. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 10242–10297.
- Gallego, M. F. (2017). *Evaluación de Cultivares de Trigo Campaña 2016-2017*. INTA. <https://inta.gob.ar/documentos/evaluacion-de-cultivares-de-trigo-campana-2016-2017>
- Gallego, M. F. (2018). *Información para la Campaña Triguera 2018—2019*. INTA. <https://inta.gob.ar/documentos/informacion-para-la-campana-triguera-2018-2019>
- Gallun, R. L., Ruppel, R. y Everson, E. H. (1966). Resistance of Small Grains to The Cereal Leaf Beetle. *Journal of Economic Entomology*, 59(4), 827-829.
- Gianoli, E., Papp, M. y Niemeyer, H. M. (1996a). Costs and benefits of hydroxamic acids-related resistance in winter wheat against the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Annals of applied biology*, 129(1), 83–90.

- Gianoli, E., Papp, M. y Niemeyer, H. M. (1996b). Costs and benefits of hydroxamic acids-related resistance in winter wheat against the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Annals of Applied Biology*, 129(1), 83-90.
- Gilbert, L. E. (1971). Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science*, 172(3983), 585–586.
- Gildow, F. E. (1983). Influence of barley yellow dwarf virus-infected oats and barley on morphology of aphid vectors. *Phytopathology*, 73(8), 1196–1199.
- Giudici, A. C., La Rossa, F. R. y Bainotti, C. T. (2017). Evaluación de una metodología de crianza individual de áfidos (Hemiptera: Aphididae) alternativa a la jaula de aplique. *Boletín de la SEA*, 61, 165–168.
- Givovich, A. y Niemeyer, H. M. (1991). Hydroxamic acids affecting barley yellow dwarf virus transmission by the aphid *Rhopalosiphum padi*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 59(1), 79–85.
- Givovich, A., Sandström, J., Niemeyer, H. M. y Pettersson, J. (1994). Presence of a hydroxamic acid glucoside in wheat phloem sap, and its consequences for performance of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae). *Journal of chemical ecology*, 20(8), 1923–1930.
- Givovich, Arturo y Niemeyer, H. M. (1995). Comparison of the effect of hydroxamic acids from wheat on five species of cereal aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74(2), 115–119.
- Goldasteh, S., Talebi, A. A., Rakhshani, E. y Goldasteh, S. (2012). Effect of four wheat cultivars on life table parameters of *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Crop Protection*, 1(2), 121–129.
- González, F. G., Slafer, G. A. y Miralles, D. J. (2002). Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crops Research*, 74(2-3), 183–195.
- Guerrieri, E. y Digilio, M. C. (2008). Aphid-plant interactions: A review. *Journal of Plant Interactions*, 3(4), 223–232.

- Gullan, P. J. y Cranston, P. S. (2005). *The insects, an outline of entomology*. (3ª ed.). Blackwell.
- Gunasinghe, U. B., Irwin, M. E. y Kampmeier, G. E. (1988). Soybean leaf pubescence affects aphid vector transmission and field spread of soybean mosaic virus. *Annals of applied biology*, 112(2), 259–272.
- Hafiz, N. A. (2006). Use of life tables to asses host plant resistance in cowpea to *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). *Assuit University Bulletin of environmental Research* 9(1), 1-6.
- Hakes, A. S. y Cronin, J. T. (2011). Resistance and tolerance to herbivory in *Solidago altissima* (Asteraceae): Genetic variability, costs, and selection for multiple traits. *American Journal of Botany*, 98(9), 1446–1455.
- Halbert, S. E., Miller, G. L. y Ames, L. M. (2013). The genus *Sipha* Passerini (Hemiptera: Aphididae) in North America. *Insecta Mundi*, 0326, 1-6.
- Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M. y Rafferty, C. M. (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4), 157–178.
- Harborne, J. B. (1997). Biochemical plant ecology. En *Plant biochemistry*. Academic Press.
- Harvey, T. L. y Hackerott, H. L. (1956). Apparent resistance to the spotted alfalfa aphid selected from seedlings of susceptible alfalfa varieties. *Journal of Economic Entomology*, 49(3), 289–291.
- Hassan, A. y Bakshi, K. (2005). Pest management, productivity and environment: A comparative study of IPM and conventional farmers of northern districts of Bangladesh. *Pakistan Journal of Social Sciences*, 3(8), 1007–1014.
- Hesler, L. S. (2005). Resistance to *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in three triticale accessions. *Journal of Economic Entomology*, 98(2), 603–610.
- Heun, M., Schäfer-Pregl, R., Klawan, D., Castagna, R., Accerbi, M., Borghi, B. y Salamini, F. (1997). Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science*, 278(5341), 1312–1314.

- Heupel, R. C. (1985). Varietal similarities and differences in the polycyclic isopentenoid composition of sorghum. *Phytochemistry*, 24(12), 2929–2937.
- Hidalgo Pérez, N., Mier, P. y Umaran, A. (2015). Orden HEMIPTERA: Subórdenes Cicadomorpha, Fulgoromorpha y Sternorrhyncha. *Revista Ibero Diversidad Entomológica*, 54, 1–18.
- Hille Ris Lambers, D. (1966). Polymorphism in aphididae. *Annual Review of Entomology*, 11(1), 47–78.
- Ho, C.-K. y Pennings, S. C. (2013). Preference and performance in plant–herbivore interactions across latitude—a study in US atlantic salt marshes. *PloS one*, 8(3) 1-11. <https://doi:10.1371/journal.pone.0059829>
- Hodgson, C. J. y Elbakhiet, I. B. (1985). Effect of colour and shape of ‘target’ hosts on the orientation of emigrating adult apterous *Myzus persicae* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(3), 267-272. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03529.x>
- Hopkins, W. G. y Hüner, N. P. A. (2009). *Introduction to Plant Physiology*. John Wiley & Sons.
- Horne, A. S. y Lefroy, H. M. (1915). Effects produced by sucking insects and red spider upon potato foliage. *Annals of Applied Biology*, 1, 370–386.
- Hossein, K. M. (2010). Field assessment of antibiosis resistance of different wheat cultivars to the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Hom.: Aphididae) at stem elongation growth stage. *Munis Entomology and Zoology*, 5, 1060–1065.
- Howe, H. F. y Westley, L. C. (1988). *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press.
- Hoxie, R. P., Wellso, S. G. y Webster, J. A. (1975). Cereal leaf beetle response to wheat trichome length and density. *Environmental Entomology*, 4(3), 365–370.
- Hu, X.-S., Liu, X.-F., Thieme, T., Zhang, G.-S., Liu, T.-X. y Zhao, H.-Y. (2015). Testing the fecundity advantage hypothesis with *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, and *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) feeding on ten wheat accessions. *Scientific reports*, 5, 18549.

- Hulting, F. L., Orr, D. B. y Obrycki, J. J. (1990). A computer program for calculation and statistical comparison of intrinsic rates of increase and associated life table parameters. *Florida Entomologist*, 601–612.
- Hutchison, W. D. y Hogg, D. B. (1984). Demographic statistics for the pea aphid (Homoptera: Aphididae) in Wisconsin and a comparison with other populations. *Environmental Entomology*, 13(5), 1173–1181.
- Hutchison, W. D. y Hogg, D. B. (1985). Time-specific life tables for the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris), on alfalfa. *Researches on Population Ecology*, 27(2), 231.
- Ibbotson, A. y Kennedy, J. S. (1959). Interaction between walking and probing in *Aphis fabae* Scop. *Journal of Experimental Biology* 36, 377–390 .
- Isaacs, R., Hardie, J., Hick, A. J., Pye, B. J., Smart, L. E., Wadhams, L. J. y Woodcock, C. M. (1993). Behavioural responses of *Aphis fabae* to isothiocyanates in the laboratory and field. *Pesticide Science*, 39(4), 349-355. <https://doi.org/10.1002/ps.2780390416>
- Johnson, H. B. (1975). Plant pubescence: An ecological perspective. *The Botanical Review*, 41(3), 233–258.
- Jolivet, P. (1998). *Interrelationship between insects and plants*. CRC press.
- Katis, N. I., Tsitsipis, J. A., Stevens, M. y Powell, G. (2007). Transmission of plant viruses. En H. F. van Emden & R. Harrington (Eds.), *Aphids as crop pests* (p. 717). CABI.
- Kawada, K. (1987). Polymorphism and Morph Determination. En A. K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), *World Crop Pests. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. (Vol. A, pp. 255-266). Elsevier.
- Kearsley, M. J. C., Whitham, T. G. (1989). Developmental changes in resistance to herbivory: implications for individuals and populations. *Ecology*, 70(2), 422-434.
- Kendall, D. A. y Chinn, N. E. (1990). A comparison of vector population indices for forecasting barley yellow dwarf virus in autumn sown cereal crops. *Annals of applied biology*, 116(1), 87–102.
- Kennedy, C. (1986). Tiptoeing through the trichomes. *Antenna*, 10, 75-78.

- Kennedy, J. S., Booth, C. O. y Kershaw, W. J. S. (1959a). Host finding by aphids in the field: *Aphis fabae* Scop. (gynoparae) and *Brevicoryne brassicae* L.; with a re-appraisal of the role of host-finding behaviour in virus spread. *Annals of Applied Biology*, 47(3), 424–444.
- Kennedy, J. S., Booth, C. O. y Kershaw, W. J. S. (1959b). Host finding by aphids in the field: Gynoparae of *Myzus persicae* (Sulzer). *Annals of Applied Biology*, 47(3), 410–423.
- Kennedy, J. S., Booth, C. O. y Kershaw, W. J. S. (1961). Host finding by aphids in the field: III. Visual attraction. *Annals of Applied Biology*, 49(1), 1–21.
- Kent, N. L. y Evers, A. D. (1994). *Technology of Cereals: An introduction for students of food science and agriculture*. Elsevier.
- Kerns, D. L., Puterka, G. J. y Peters, D. C. (1989). Intrinsic rate of increase for greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes E, F, G, and H on small grain and sorghum varieties. *Environmental Entomology*, 18(6), 1074–1078.
- Khan, S. A., Murugan, M., Starkey, S., Manley, A. y Smith, C. M. (2009). Inheritance and Categories of Resistance in Wheat to Russian Wheat Aphid (Hemiptera: Aphididae) Biotype 1 and Biotype 2. *Journal of Economic Entomology*, 102(4), 1654-1662. <https://doi.org/10.1603/029.102.0433>
- Khan, Z., Khan, S. A., Khan, H., Khan, N., Junaid, K. y Khan, I. (2017). Seven Local Commercial Wheat Cultivars Tested for Resistance against *Rhopalosiphum padi* L. in Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology*, 49(3).
- Khodabandeh, H., Shahrokhi, S., Ajalli, J. y Siami, K. (2011). Comparison of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) biology on broomcorn, grain sorghum and wheat. *International Conference on Biology, Environment and Chemistry IPCBEE*, 24, 273-276.
- Kindler, D., Hesler, L., Elliott, N., Shufran, K. y Springer, T. (2004). Cereal and grass hosts of the rice root aphid, *Rhopalosiphum rufiabdominalis* (Sasaki), and a description of an efficient greenhouse rearing technique. *J. Agric. Urban Entomol*, 21(1), 51–59.
- Kindlmann, P., Hullé, M. y Stadler, B. (2007). Timing of dispersal: Effect of ants on aphids. *Oecologia*, 152(4), 625–631.

- Klingauf, F. A. (1987). Host plant finding and acceptance. En A. K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), *Aphids. Their biology, Natural Enemies and Control*. (Vol. A, pp. 209-224). Elsevier.
- Kogan, M. (1975). Plant resistance in Pest Management. En R. L. Metcalf & W. H. Luckmann (Eds.), *Introduction to Insect Pest Management* (pp. 103-106).
- Kogan, Marcos y Ortman, E. F. (1978). Antixenosis—a new term proposed to define Painter’s “nonpreference” modality of resistance. *Bulletin of the ESA*, 24(2), 175–176.
- Kordan, B., Wróblewska-Kurdyk, A., Bocianowski, J., Stec, K., Jankowski, K., y Gabryś, B. (2020). Variation in susceptibility of rapeseed cultivars to the peach potato aphid. *Journal of Pest Science*, 1-15.
- Kraus, T. A., Vegetti, A. C. y Bianco, C. A. (2004). Morfología externa de la hoja. En C. A. Bianco, T. A. Kraus y A. C. Vegetti (Eds.), *La hoja: Morfología externa y anatomía* (1ª ed., pp. 11-35). Universidad Nac. del Litoral y Universidad Nacional de Río Cuarto.
- La Rossa, F. R. (2015). *Nuevo programa informático para la construcción de tablas de vida y la estimación de parámetros biológicos y poblacionales en insectos*. En: Libro de resúmenes IX Congreso Argentino de Entomología. Posadas, Misiones, Argentina, 19-22 mayo 2015. (p. 281).
- La Rossa, F., Giudici, A., Vasicek, A., López, M. y Bainotti, C. (2017). Effect of Host Plant on Biology and Life Table Parameters of *Sipha maydis* (Pass.) (Hemiptera: Aphididae). *American Journal of Entomology*, 1(1), 19-26.
- La Rossa, F. R., Vasicek, A., López, M., Bosco, N., Imperiale, P. y Bainotti, C. T. (2014). Respuesta biológica y poblacional de *Schizaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera: Aphididae) sobre ocho cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) en condiciones de laboratorio. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 40(3), 281-289.
- La Rossa, F. R., Vasicek, A., Paglioni, A. y Mendy, P. (2002). Caracterización biológica y demográfica del Pulgón verde de los cereales, *Schizaphis graminum* (Rond) (Homoptera: Aphididae), sobre trigo en condiciones de laboratorio. *Ceiba*, 43(2), 203-207.
- La Rossa, F., Vasicek, A., López, M., Mendy, M. y Paglioni, A. (2005). Biología y demografía de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) sobre cuatro

variedades de *Brassica oleracea* L. en condiciones de laboratorio. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 34(3), 105–114.

La Rossa, F. R., A. Vasicek, P. Mendy, A. Moreno Kiernan & A. Paglioni (2005). Biología y demografía de *Diuraphis noxia* (Mordv.), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) sobre trigo en condiciones de laboratorio (Homoptera: Aphididae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 36: 327–331.

La Rossa, F. R., Giudici, A. C., Vasicek, A., López, M. C. y Bainotti, C. T. (2017). Responses of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae) on different wheat cultivars under laboratory conditions. *Asian Journal of Advances in Agricultural Research*, 1(2), 1-11.

Laamari, M., Khelfa, L. y d'Acier, A. C. (2008). Resistance source to cowpea aphid (*Aphis craccivora* Koch) in broad bean (*Vicia faba* L.) Algerian landrace collection. *African Journal of Biotechnology*, 7(14).

Lage, J., Skovmand, B. y Andersen, S. B. (2004). Resistance categories of synthetic hexaploid wheats resistant to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*). *Euphytica*, 136(3), 291–296.

Lamb, R. J. y Mackay, P. A. (1995a). Tolerance of antibiotic and susceptible cereal seedlings to the aphids *Metopolophium dirhodum* and *Rhopalosiphum padi*. *Annals of applied Biology*, 127(3), 573–583. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1995.tb07613.x>

Larsson, H. (2005). A crop loss model and economic thresholds for the grain aphid, *Sitobion avenae* (F.), in winter wheat in southern Sweden. *Crop protection*, 24(5), 397–405.

Le Roux, V., Dugravot, S., Campan, E., Dubois, F., Vincent, C. y Giordanengo, P. (2008). Wild Solanum resistance to aphids: Antixenosis or antibiosis? *Journal of Economic Entomology*, 101(2), 584–591.

Le, S., Josse, J. y Husson, F. (2008). FactoMineR: An R package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18.

Leather, S. R. (1992). Aspects of aphid overwintering (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomologia Generalis*, 17(2), 101–113.

- Leather, S. R. (1993). Overwintering in six arable aphid pests: A review with particular relevance to pest management. *Journal of Applied Entomology*, 116(1-5), 217–233.
- Leclercq-Le Quilicq, F., Plantegenest, M., Riault, G. y Dedryver, C. A. (2000). Analyzing and modeling temporal disease progress of Barley yellow dwarf virus serotypes in barley fields. *Phytopathology*, 90(8), 860–866.
- Lecuona, R. E. y Frutos, E. (1983). Influencia de algunos factores climáticos sobre la población del pulgón amarillo de los cereales (*Metopolophium dirhodum* Walk). (E.E.A. Pergamino. Informe técnico N° 182. p. 19). INTA.
- Leff, B., Ramankutty, N. y Foley, J. A. (2004). Geographic distribution of major crops across the world. *Global biogeochemical cycles*, 18(1), 1-27, doi:10.1029/2003GB002108.
- Leszczynski, B., Wright, L. C. y Bakowski, T. (1989). Effect of secondary plant substances on winter wheat resistance to grain aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 52(2), 135-139. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1989.tb01259.x>
- Li, Y., Hill, C. B. y Hartman, G. L. (2004). Effect of three resistant soybean genotypes on the fecundity, mortality, and maturation of soybean aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of economic entomology*, 97(3), 1106–1111.
- Lizarazu, M. A., Rúgolo de Agrasar, Z. E. y Vega, A. S. (2013). A new species of *Guadua* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae) and synopsis of the genus in Argentina and neighboring regions. *Systematic Botany*, 38(4), 1062–1075.
- Lopes-da-Silva, M., Tonet, G. E. y Vieira, L. G. (2004). Characterization and genetic relationships among Brazilian biotypes of *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) using RAPD markers. *Neotropical Entomology*, 33(1), 43–49.
- Lopes-da-Silva, M. y Vieira, L. G. E. (2010). Temporal genotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Rondani 1852)(Hemiptera: Aphididae) in a black oats (*Avena strigosa*) field. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53(4), 911–916.
- Lowe, H. J. B., Murphy, G. J. P. y PARKER, M. L. (1985). Non-glaucousness, a probable aphid-resistance character of wheat. *Annals of Applied Biology*, 106(3), 555–560.

- Lucas, P. W. y Pereira, B. (1990). Estimation of the fracture toughness of leaves. *Functional Ecology*, 819–822.
- Luckmann, W. H. y Metcalf, R. L. (1975). *Introduction to Insect Pest Management* (R. L. Metcalf & W. H. Luckmann, Eds.). John Wiley & Sons.
- Luo, M.-C., Yang, Z.-L., You, F. M., Kawahara, T., Waines, J. G. y Dvorak, J. (2007). The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(6), 947–959.
- MacGillivray, M. E. & G. B. Anderson. (1957). Three useful insect cages. *The Canadian Entomologist*, 89: 43 – 46.
- Maiti, R. K., de la Rosa-Ibarra, M. y Sandoval, N. D. (1994). Genotypic variability in glossy sorghum lines for resistance to drought, salinity and temperature stress at the seedling stage. *Journal of Plant Physiology*, 143(2), 241–244.
- Major, D. J. (1980). Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Canadian Journal of Plant Science*, 60(3), 777–784.
- Maredia, M. K. y Eicher, C. K. (1995). The economics of wheat research in developing countries: The one hundred million dollar puzzle. *World development*, 23(3), 401–412.
- Marquis, R. J. (2012). Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros. En K. Del-Claro & H. M. Torezan-Silingardi (Eds.), *Ecologia das interações plantas-animais. Uma abordagem ecológico-evolutiva*. (pp. 55-66). Technical books.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G. y Swift, M. J. (1997). Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277(5325), 504–509.
- Matteson, P. C., Gallagher, K. D. y Kenmore, P. E. (1994). Extension of integrated pest management for planthoppers in Asian irrigated rice: Empowering the user. En R. F. Denno & T. J. Perfect (Eds.), *Planthoppers* (pp. 656–685). Springer.
- Messenger, P. S. (1964). Use of Life Tables in a Bioclimatic Study of an Experimental Aphid-Braconid Wasp Host-Parasite System. *Ecology*, 45(1), 119-131.
<https://doi.org/10.2307/1937113>

- Miao, J., Wu, Y., Xu, W., Hu, L., Yu, Z. y Xu, Q. (2011). The impact of transgenic wheat expressing GNA (snowdrop lectin) on the aphids *Sitobion avenae*, *Schizaphis graminum*, and *Rhopalosiphum padi*. *Environmental entomology*, 40(3), 743–748.
- Miralles, D. J., Windauer, L. B. y Gómez, N. V. (2006). Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de granos. En E. H. Satorre, R. L. Benech Arnold, G. A. Slafer, E. B. De la Fuente, D. J. Miralles, M. E. Otegui y R. Savin (Eds.), *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*. (Vol. 2, pp. 61–69). Editorial Facultad de Agronomía, UBA.
- Missouri Botanical Garden. (2019). <http://www.tropicos.org>
- Miyazaki, M. (1987). Forms and Morphs of Aphids. En A. K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), *World Crop Pests. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. (Vol. A, pp. 27-47). Elsevier.
- Moghadam, S. G., Hosseini, M. y Awal, M. M. (2013). Does leaf pubescence of wheat affect host selection and life table parameters of *Sipha maydis* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Crop Protection*, 2(1), 81-92.
- Mohamadi, P., Razmjou, J., Golizadeh, A., Hassanpour, M. y Naseri, B. (2012). Resistance and susceptibility of some wheat lines to bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Applied entomology and zoology*, 47(2), 111–118.
- Mohammadi Anaii, M., Pahlavan Yali, M. y Bozorg Amir-Kalaei, M. (2018). Resistance of Nine Wheat Cultivars and Lines to Greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) in Iran. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 20(6), 1173–1185.
- Mojahed, S., Razmjou, J., Golizadeh, A. y Naseri, B. (2013). Resistance of wheat cultivars and lines to *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) under laboratory conditions. *Applied entomology and zoology*, 48(1), 39–45.
- Montllor, C. B. y Gildow, F. E. (1986). Feeding responses of two grain aphids to barley yellow dwarf virus-infected oats. *Entomologia experimentalis et applicata*, 42(1), 63–69.
- Moran, N. A. (1992). The evolution of aphid life cycles. *Annual review of entomology*, 37(1), 321–348.

- Mottaghinia, L., Razmjou, J., Nouri-Ganbalani, G. y Rafiee-Dastjerdi, H. (2011). Antibiosis and antixenosis of six commonly produced potato cultivars to the green peach aphid, *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae). *Neotropical entomology*, 40(3), 380–386.
- Mowry, T. M. (1993). A Method for Confining Small Insects to Plant Surfaces. *Journal of Agricultural Entomology*, 10(3): 181-184.
- Müller, C. B., Williams, I. S. y Hardie, J. (2001). The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26(3), 330–340.
- Najafi, F., Golizadeh, A. y Asadi, A. (2013). Resistance of Wheat Lines to Greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani)(Hemiptera: Aphididae). *Journal of the Entomological Research Society*, 15(1), 7–15.
- NAS. (1969). *Principles of Plant and Animal Pest Control* (Vol. 3).
- Nault, L. R. y Gyrisco, G. G. (1966). Relation of the Feeding Process of the Pea Aphid to the Inoculation of Pea Enation Mosaic Virus¹. *Annals of the Entomological Society of America*, 59(6), 1185-1197. <https://doi.org/10.1093/aesa/59.6.1185>
- Ni, X. y Quisenberry, S. S. (1997). Effect of wheat leaf epicuticular structure on host selection and probing rhythm of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of economic entomology*, 90(5), 1400–1407.
- Ni, X., Quisenberry, S. S., Siegfried, B. D. y Lee, K. W. (1998). Influence of cereal leaf epicuticular wax on *Diuraphis noxia* probing behavior and nymphoposition. *Entomologia experimentalis et applicata*, 89(2), 111–118.
- Nicol, D., Copaja, S. V., Wratten, S. D. y Niemeyer, H. M. (1992). A screen of worldwide wheat cultivars for hydroxamic acid levels and aphid antixenosis. *Annals of Applied Biology*, 121(1), 11–18.
- Niemeyer, H. M. (1988). Hydroxamic acids (4-hydroxy-1, 4-benzoxazin-3-ones), defence chemicals in the Gramineae. *Phytochemistry*, 27(11), 3349–3358.
- Nieto Nafría, J. M., Delfino, M. A. y Mier Durante, M. P. (1994). *La afidofauna de la Argentina, su conocimiento en 1992*. Universidad de León.

- Niraz, S., Leszczyński, B., Ciepiela, A., Urbańska, A. y Warchoł, J. (1985). Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids. *International Journal of Tropical Insect Science*, 6(3), 253–257.
- Noble, M. D. (1958). A simplified cage for aphid investigations. *The Canadian Entomologist*, 90: 760.
- Nottingham, S. F., Hardie, J. y Tatchell, G. M. (1991). Flight behaviour of the bird cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Physiological Entomology*, 16(2), 223-229. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1991.tb00559.x>
- Obopile, M. y Ositile, B. (2010). Life table and population parameters of cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) on five cowpea *Vigna unguiculata* (L. Walp.) varieties. *Journal of pest science*, 83(1), 9–14.
- Ogawa, K. y Miura, T. (2014). Aphid polyphenisms: Trans-generational developmental regulation through viviparity. *Frontiers in physiology*, 5, 1.
- Ojeda, F. S., Amela García, M. T. y Hoc, P. S. (2017). *Characterization of the arthropod attack to Phaseolus vulgaris*. ambert Academic Publishing.
- Oliveira, S. A. de, Auad, A. M., Souza, B., Souza, L. S., Amaral, R. L. y Silva, D. M. (2009). Tabela de esperança de vida e de fertilidade de *Sipha flava* (Forbes)(Hemiptera, Aphididae) alimentado com capim-elefante em diferentes temperaturas. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(4), 614–619.
- Ortego, J. y Difabio, M. E. (2002). Primer registro de *Sipha* (*Rungsia*) *maydis* Passerini 1860 (Hemiptera: Aphididae) potencial plaga de cereales en Argentina. *XI Jornadas Fitosanitarias Argentinas. Fac. de Agronomía y Veterinaria. UNRío Cuarto, Córdoba*, 126.
- Ortego, Jaime, Difabio, M. E. y Durante, M. P. M. (2004). Nuevos registros y actualización de la lista faunística de los pulgones (Hemiptera: Aphididae) de la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 63(1-2), 19-30.
- Ortman, E. E. y Painter, R. H. (1960). Quantitative measurements of damage by the greenbug, *Toxoptera graminum*, to four wheat varieties. *Journal of Economic Entomology*, 53(5), 798–802.

- Ozkan, H., Brandolini, A., Pozzi, C., Effgen, S., Wunder, J. y Salamini, F. (2005). A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(6), 1052–1060.
- Painter, R. H. (1951). *Insect resistance in crop plants* (Vol. 72). LWW.
- Parchen, H. A. y Auad, A. M. (2016). Biological responses of aphids (Hemiptera: Aphididae) when fed three species of forage grasses. *Florida Entomologist*, 456–462.
- Parizoto, G., Rebonatto, A., Schons, J. y Lau, D. (2013). Barley yellow dwarf virus-PAV in Brazil: Seasonal fluctuation and biological characteristics. *Tropical Plant Pathology*, 38(1), 11–19.
- Park, C.-G., Choi, B.-R., Cho, J. R., Kim, J.-H. y Ahn, J. J. (2017). Thermal effects on the development, fecundity and life table parameters of *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) (Hemiptera: Aphididae) on barley. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20(3), 767–775.
- Patil, S. D., Padhye, A. P. y Katare, S. (2016). Resistance sources for wheat aphid: An update. *Int. J. Plant Prot*, 9(2), 628–631.
- Payne, W. W. (1978). A glossary of plant hair terminology. *Brittonia*, 30(2), 239–255.
- Paudyal, S., Armstrong, J. S., Giles, K. L., Payton, M. E., Opit, G. P., y Limaje, A. (2019). Categories of resistance to sugarcane aphid (Hemiptera: Aphididae) among sorghum genotypes. *Journal of economic entomology*, 112(4), 1932-1940.
- Peccoud, J., Simon, J.-C., von Dohlen, C., Coeur d'acier, A., Plantegenest, M., Vanlerberghe-Masutti, F. y Jouselin, E. (2010). Evolutionary history of aphid-plant associations and their role in aphid diversification. *Comptes Rendus Biologies*, 333(6-7), 474–487.
- Pedigo, L. P. y Price, M. E. (2006). *Entomology and Pest Management*. Pearson and Prentice Hall.
- Pendleton, B. B., Palousek Copeland, A. L. y Michels Jr, G. J. (2009). Effect of biotype and temperature on fitness of greenbug (Hemiptera: Aphididae) on sorghum. *Journal of economic entomology*, 102(4), 1624–1627.
- Pereyra, P. C. 1994. Efecto de la edad de las hojas de soja sobre el crecimiento y reproducción de *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ecología Austral*, 4, 41-47.

- Pettersson, J., Tjallingii, W. F. y Hardie, J. (2007). Host-plant selection and feeding. En H. F. van Emden & R. Harrington (Eds.), *Aphids as crop pests* (pp. 87-113). CABI.
- Pettersson, Jan, Tjallingii, W. F. y Hardie, J. (2007). Host-plant selection and feeding. *Aphids as crop pests*, 4, 87–113.
- Pimentel, D., McLaughlin, L., Zepp, A., Lakitan, B., Kraus, T., Kleinman, P., Vancini, F., Roach, W. J., Graap, E. y Keeton, W. S. (1993). Environmental and economic impacts of reducing US agricultural pesticide use. En D. Pimentel & H. Lehman (Eds.), *The Pesticide Question: Environment, economics and ethics*. (pp. 223–278). Springer.
- Pinder, J. E., Wiener, J. G. y Smith, M. H. (1978). The Weibull distribution: A new method of summarizing survivorship data. *Ecology*, 59(1), 175–179.
- Plumb, R. T. (1976). Barley yellow dwarf virus in aphids caught in suction traps, 1969-73. *Annals of Applied Biology*, 83(1), 53–59.
- Pollard, D. G. (1973). Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea): A review. *Bulletin of Entomological Research*, 62(4), 631-714.
- Ponder, K. L., Pritchard, J., Harrington, R. y Bale, J. S. (2000). Difficulties in location and acceptance of phloem sap combined with reduced concentration of phloem amino acids explain lowered performance of the aphid *Rhopalosiphum padi* on nitrogen deficient barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97(2), 203-210.
- Powell, G., Hardie, J. y Pickett, J. A. (1995). Behavioural evidence for detection of the repellent polygodial by aphid antennal tip sensilla. *Physiological Entomology*, 20(2), 141-146.
- Powell, Glen y Hardie, J. (2001). The chemical ecology of aphid host alternation: How do return migrants find the primary host plant? *Applied Entomology and Zoology*, 36(3), 259-267.
- Powell, Glen, Maniar, S. P., Pickett, J. A. y Hardie, J. (1999). *Aphid responses to non-host epicuticular lipids*. Entomologia Experimentalis et Applicata.
- Powell, Glen, Tosh, C. R. y Hardie, J. (2006). Host plant selection by aphids: Behavioral, Evolutionary, and Applied Perspectives. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 309-330.

- Prado, E. y Tjallingii, W. F. (1994). Aphid activities during sieve element punctures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 72(2), 157-165.
- Prescott, J. M., Burnett, P. A., Saari, E. E., Ransom, J., Bowman, J., de Milliano, W., Singh, R. P. y Bekele, G. (1986). *A guide for field identification*. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo.
- Puterka, G. J., Hammon, R. W., Franklin, M., Mornhinweg, D. W., Springer, T., Armstrong, S. y Brown, M. J. (2019). Distribution of a New Invasive Species, *Sipha maydis* (Heteroptera: Aphididae), on Cereals and Wild Grasses in the Southern Plains and Rocky Mountain States. *Journal of economic entomology*, 112(4), 1713–1721.
- Quisenberry, S. S. y Ni, X. (2007). Feeding Injury. En H. F. Van Emden, H. F. & R. Harrington (Eds.), *Aphids as Crop Pests*. (pp. 331-347).
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. (4.0.2) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rabinovich, J. E. (1980). *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología. Compañía Editorial, S.A., México.
- Razmjou, J. y Golizadeh, A. (2013). The effect of wheat cultivars on biological attributes of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Crop Protection*, 2(3), 331–341.
- Razmjou, J., Ramazani, S., Naseri, B., Ganbalani, G. N. y Dastjerdi, H. R. (2011). Resistance and susceptibility of various wheat varieties to *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) in Iran. *Applied Entomology and Zoology*, 46(4), 455.
- Remaudière, G. y Remaudière, M. (1997). *Catalogue of the world's Aphididae: Homoptera Aphidoidea*. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA).
- Ricci, E. M., La Rossa, F. R. y Vasicek, A. (1999). Estadísticos vitales de *Myzus persicae* (Sulzer)(Homoptera: Aphididae) en tres cultivares de lechuga. *Ceiba*, 40(1), 69–71.

- Ricci, M. y Khan, A. E. (2005). Aspectos biológicos y poblacionales de *Sipha maydis* (Passerini) y *Schizaphis graminum* (Rondani) en cebada. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Cuyo*, 27(2), 25-32.
- Richards, O. W. y Davies, R. G. (1984). Tratado de Entomología Imms. Clasificación y Biología. (Vol 2, pp. 439-1281). Omega.
- Roberts, J. J. y Foster, J. E. (1983). Effect of leaf pubescence in wheat on the bird cherry oat aphid (Homoptera: Aphidae). *Journal of Economic Entomology*, 76(6), 1320–1322.
- Roberts, J. J., Gallun, R. L., Patterson, F. L. y Foster, J. E. (1979). Effects of wheat leaf pubescence on the Hessian fly. *Journal of Economic Entomology*, 72(2), 211–214.
- Rockwood, L. L. (2006). *Introduction to Population Ecology*. Wiley-Blackwell.
- Rogerson, J. P. (1947). The oat bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and comparison with *R. crataegellum* Theo. (Hemiptera, Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 38(1), 157–176.
- Roza-Gomes, M. F., Salvadori, J. R. y Schons, J. (2008). Danos de *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) no trigo em função da duração e da densidade de infestação. *Neotropical entomology*, 37(5), 577–581.
- Rubio-Meléndez, M. E., Barrios-SanMartin, J., Pina-Castro, F. E., Figueroa, C. C. y Ramirez, C. C. (2019). Asexual reproduction of a few genotypes favored the invasion of the cereal aphid *Rhopalosiphum padi* in Chile. *PeerJ*, 7, e7366. <https://doi.org.10.7717/peerj.7366>
- Russell, G. E. (1978). *Plant breeding for pest and disease resistance: Studies in the agricultural and food sciences*. Butterworth-Heinemann.
- Salazar, A., Fürstenau, B., Quero, C., Pérez-Hidalgo, N., Carazo, P., Font, E. y Martínez-Torres, D. (2015). Aggressive mimicry coexists with mutualism in an aphid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(4), 1101–1106.
- Saldúa, V. L. y Castro, A. M. (2011). Expresión de la antibiosis y de la antixenosis contra el pulgón negro de los cereales (*Sipha maydis*) en cultivares comerciales de trigos. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 110(1), 1-11.
- Saluso, A. (2003). Nuevo pulgón en trigo. *Serie extensión. EEA Paraná*, 24.

- Saluso, A. (2004). Estado actual de la afidofauna y de sus controladores biológicos en el cultivo de trigo en Paraná [Entre Ríos]. *Congreso Nacional de Trigo. 6. Simposio Nacional de Cultivos de Siembra Otoño-Invernal. 4. 2004 10 20-22, 20 al 22 oct. 2004. Bahía Blanca, Buenos Aires. AR.*
- Sanchez Chopa, C. y Descamps, L. R. (2013). Reproduccion de *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) en cultivares de trigo en la region del sudoeste bonaerense de Argentina. Instituto de Entomologia. *Acta entomológica chilena*, **33**(1-2): 17-22.
- Sandrock, C., Razmjou, J. y Vorburger, C. (2011). Climate effects on life cycle variation and population genetic architecture of the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Molecular Ecology*, *20*(19), 4165–4181.
- Santa María, H. C. y Quintana, F. J. (1952). *Pulgón verde de los cereales* (Vol 1, N°11). Ministerio de Asuntos Agrarios, Provincia de Buenos Aires.
- SAS Institute, Inc. (2002). *Help and Documentation*.
- Sauge, M.-H., Kervella, J. y Pascal, T. (1998). Settling behaviour and reproductive potential of the green peach aphid *Myzus persicae* on peach varieties and a related wild Prunus. *Entomologia experimentalis et applicata*, *89*(3), 233–242.
- Savaris, M., Lampert, S., Salvadori, J. R., Lau, D., Pereira, P. da S. y Smaniotto, M. A. (2013). Population growth and damage caused by *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera, Aphididae) on different cultivars and phenological stages of wheat. *Neotropical entomology*, *42*(5), 539–543.
- Schillinger, J. A. y Gallun, R. L. (1968). Leaf Pubescence of Wheat as a Deterrent to the Cereal Leaf Beetle, *Oulema melanopus*. *Annals of the Entomological Society of America*, *61*(4), 900-903.
- Schneider, C., Rasband, W. y Eliceiri, K. (2012). *NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis | Nature Methods*.
- Schoener, T. W. (1987). Leaf pubescence in buttonwood: Community variation in a putative defense against defoliation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *84*(22), 7992–7995.

Schoener, T. W. (1988). Leaf damage in island buttonwood, *Conocarpus erectus*: Correlations with pubescence, island area, isolation and the distribution of major carnivores. *Oikos*, 253–266.

Scriber, J. M. (1977). Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia*, 28(3), 269–287.

Sharma, H. C. y Waines, J. G. (1994). Inheritance of Leaf Pubescence in Diploid Wheat. *Journal of Heredity*, 85(4), 286-288.

Shehata, H. F., Abdel-Rahman, M. A., Mahmoud, A. M. y Ali, A. M. (2018). Temperature effects on the development, survival and reproductive potential of the Greenbug aphid, *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 6(6), 211-215.

<https://www.entomoljournal.com/archives/2018/vol6issue6/PartD/6-5-276-310.pdf>

Shewry, P. R. (2009). Wheat. *Journal of experimental botany*, 60(6), 1537–1553.

Shufran, K. A., Peters, D. C. y Webster, J. A. (1997). Generation of clonal diversity by sexual reproduction in the greenbug, *Schizaphis graminum*. *Insect molecular biology*, 6(3), 203–209.

Shu-sheng, L. y Hughes, R. D. (1984). Effect of host age at parasitization by *Aphidius sonchi* on the development, survival, and reproduction of the sowthistle aphid, *Hyperomyzus lactucae*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 36(3), 239–246.

Simpson, S. J., Sword, G. A. y Lo, N. (2011). Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21(18), 738–749.

SINAVIMO. (2020a). *Sipha maydis* | Sistema Nacional Argentino de Vigilancia y Monitoreo de plagas. <https://www.sinavimo.gov.ar/plaga/sipha-maydis>

SINAVIMO. (2020b, marzo 4). *Rhopalosiphum padi*. Sistema Nacional Argentino de Vigilancia y Monitoreo de plagas. <https://www.sinavimo.gov.ar/plaga/rhopalosiphum-padi>

Slafer, G. A., Miralles, D. J., Savin, R., Whitechurch, E. M. y Gonzáles, F. G. (2004). Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo.

En E. H. Satorre, R. L. Benech Arnold, G. A. Slafer, E. B. De la Fuente, D. J. Miralles, M. E. Otegui y R. Savin (Eds.), *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*. (pp. 101-129). Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.

Slafer, Gustavo A. y Rawson, H. M. (1996). Responses to photoperiod change with phenophase and temperature during wheat development. *Field Crops Research*, 46(1-3), 1–13.

Smith, C. M. (1989). *Plant resistance to insect: A fundamental approach*. John Wiley & Sons.

Smith, C. M. (2004). Plant Resistance against Pests: Issues and Strategies. Cap. 7. En O. Koul, G. S. Dhaliwal y G. W. Cuperus (Eds.), *Integrated Pest Management: Potential, Constrains and Challenges* (p. 147). CABI.

Soffan, A. y Aldawood, A. S. (2014). Biology and demographic growth parameters of cowpea aphid (*Aphis craccivora*) on faba bean (*Vicia faba*) cultivars. *Journal of Insect Science*, 14(1), 120.

Sorensen, J. T. (2007). *Sipha maydis* Passerini: A new grass/cereal aphid in North America. *Plant Pest Diagnostic Center. California Department of Food and Agriculture*.

Sotherton, N. W. y Van Emden, H. F. (1982). Laboratory assessments of resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* in three *Triticum* species and two modern wheat cultivars. *Annals of Applied Biology*, 101(1), 99–107.

Southwood, T. y Henderson, P. (2000). *Ecological Methods 3rd edition*. Blackwell Science.

Spiller, N. J., Koenders, L. y Tjallingii, W. F. (1990). Xylem ingestion by aphids – a strategy for maintaining water balance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55(2), 101-104.

Stern, V. M., Smith, R. F., Van Den Bosch, R. y Hagen, K. S. (1959). The integrated control concept. *Hilgardia*, 29, 81-101.

Stoner, K. A. (1990). Glossy leaf wax and plant resistance to insects in *Brassica oleracea* under natural infestation. *Environmental Entomology*, 19(3), 730–739.

Sturges, H. A. (1926). The choice of a class interval. *Journal of the american statistical association*, 21(153), 65–66.

- Suárez, A., Figueruelo, A. y Belmonte, L. (2010). Insectos que afectan al cultivo de trigo: Descripción, bioecología, daño y control. En A. Bono, A. Quiroga y I. Fraiser (Eds.), *El cultivo de trigo en la región semiárida y subhúmeda pampeana*. (pp. 57-63). INTA.
- Taheri, S., Razmjou, J. y Rastegari, N. (2010). Fecundity and development rate of the Bird Cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hom.: Aphididae) on six wheat cultivars. *Plant Protection Science*, 46(2), 72–78.
- Tazerouni, Z., Talebi, A. A., Fathipour, Y. y Soufbaf, M. (2016). Bottom-up Effect of Two Host Plants on Life Table Parameters of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae). 12.
- Tazerouni, Z. y Talebi, A. S. (2014). Temperature-dependent life history of *Sipha maydis* (Hemiptera: Aphididae) on wheat. *Journal of Plant Protection Research*, 54(4), 374-382.
- Thackray, D. J., Wrattent, S. D., Edwards, P. J. y Niemeyer, H. M. (1990). Resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* in Gramineae in relation to hydroxamic acid levels. *Annals of Applied Biology*, 116(3), 573-582.
- Tjallingii, W. F. (1994). Sieve element acceptance by aphids. *European Journal of Entomology*, 91, 47-52.
- Tocho, E., Ricci, M., Tacaliti, M. S., Giménez, D. O., Acevedo, A., Lohwasser, U., Börner, A. y Castro, A. M. (2012). Mapping resistance genes conferring tolerance to RWA (*Diuraphis noxia*) in barley (*Hordeum vulgare*). *Euphytica*, 188(2), 239-251.
- Tofangsazi, N., Kheradmand, K., Shahrokhi, S. y Talebi, A. (2012). Effect of different constant temperatures on biology of *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) on barley, *Hordeum vulgare* L. (Poaceae) in Iran. *Journal of plant protection research*, 52(3), 319–323.
- Tofangsazi, N., Kheradmand, K., Shahrokhi, S. y Talebi, A. A. (2010). Temperature-dependent life history of *Schizaphis graminum* on barley. *Bulletin of Insectology*, 63(1), 79–84.
- Traore, M., Sullivan, C. Y., Rosowski, J. R. y Lee, K. W. (1989). Comparative leaf surface morphology and the glossy characteristic of sorghum, maize, and pearl millet. *Annals of botany*, 64(4), 447–453.

- 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.
- Trigo, J. R., Pareja, M. y Massuda, K. F. (2012). O papel das substâncias químicas nas interações entre plantas e insetos herbívoros. En K. Del-Claro & H. M. Torezan-Silingardi (Eds.), *Ecologia das interações plantas-animais: Uma abordagem ecológico-evolutiva*. Rio de Janeiro: Technical Books (pp. 67–88).
- Troughton, J. H. y Hall, D. M. (1967). Extracuticular wax and contact angle measurements on wheat (*Triticum vulgare* L.). *Australian Journal of Biological Sciences*, 20(3), 509–526.
- Tsumuki, H., Kanehisa, K. Y Kawada, K. (1989). Leaf surface wax as a possible resistance factor of barley to cereal aphids. *Applied Entomology and Zoology*, 24(3), 295–301.
- Vakhide, N. y Safavi, S. A. (2014). Biology and fertility life table of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) on the resistant winter wheat cultivar (Pishgam) in Iran. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 47(3), 355–365.
- Valla, J. (1979). Morfología de las plantas superiores. Ed. Hemisferio Sur.
- Van Emden, H. F. (1980). Insects and mites of legume crops. *Insects and mites of legume crops.*, 187–197.
- Van Emden, H. F., Eastop, V. F., Hughes, R. D. y Way, M. J. (1969). The ecology of *Myzus persicae*. *Annual review of entomology*, 14(1), 197–270.
- Van Emden, Helmut F. (2007). 17 Host-plant Resistance. *Aphids as crop pests*, 447.
- Van Lenteren, J. C. van y Noldus, L. (1990). Whitefly-plant relationships: Behavioural and ecological aspects. *Whiteflies: their bionomics, pest status and management*, 47, 49.
- Vasicek, A., La Rossa, F., Paglioni, A. y Mason, S. C. (2004). Comparación de los parámetros biológicos y demográficos de *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) y *Aulacorthum solani* Kaltentbach (Homoptera: Aphididae) en tres compositae hortícolas. *Bol San Veg Plagas*, 30, 155–161.
- Vasicek, Araceli, Paglioni, F. L. R. A. y López, M. C. (2010a). Estadísticos biológicos y demográficos de *Diuraphis noxia* (Mordv.), *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.), *Schizaphis graminum* (Rond.) y *Sipha maydis* (Pass.)

- (Hemiptera: Aphididae) sobre diferentes cultivares de Avena sativa L. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46, 591–596.
- Vereschagina, A. y Gandrabur, E. (2014). Polymorphism and damage of aphids (Homoptera: Aphidoidea). *International Journal of Biology*, 6(4), 124–137.
- Vincent, J. F. V. (1991). Strength and fracture of grasses. *Journal of materials science*, 26(7), 1947–1950.
- Visser, J. H. y Piron, P. G. M. (1995). Olfactory antennal responses to plant volatiles in apterous virginoparae of the vetch aphid *Megoura viciae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77(1), 37-46.
- Visser, J. H., Piron, P. G. M. y Hardie, J. (1996). The aphids' peripheral perception of plant volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80(1), 35-38.
- Voigt, D., Gorb, E. y Gorb, S. (2007). Plant surface–bug interactions: *Dicyphus errans* stalking along trichomes. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(4), 221–243.
- Voigt, D. y Gorb, S. (2010). Locomotion in a sticky terrain. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(2), 69–79.
- von Dohlen, C. D. y Moran, N. A. (1995). Molecular phylogeny of the Homoptera: A paraphyletic taxon. *Journal of Molecular Evolution*, 41(2), 211–223.
- Webster, B. (2012). The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology*, 37, 10-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2011.00791.x>
- Webster, J. A., Inayatullah, C., Hamissou, M. y Mirkes, K. A. (1994). Leaf pubescence effects in wheat on yellow sugarcane aphids and greenbugs (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 87(1), 231–240.
- Weibull, J. (1987). Seasonal changes in the free amino acids of oat and barley phloem sap in relation to plant growth stage and growth of *Rhopalosiphum padi*. *Annals of Applied Biology*, 111(3), 729–737.
- Weis, A. E. y Berenbaum, M. R. (1989). Herbivorous insects and green plants. *Plant-animal interactions*. McGraw Hill Company.

- Welch, R. M. y Graham, R. D. (1999). A new paradigm for world agriculture: Meeting human needs: productive, sustainable, nutritious. *Field crops research*, 60(1-2), 1–10.
- Wellings, P. W., Ward, S. A., Dixon, A. F. G. y Rabbinge, R. (1989). Crop Loss Assessment. En A. K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), : *World Crop Pests. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control.: Vol. C.* (pp. 49-63). Elsevier.
- Wellso, S. G. y Hoxie, R. P. (1982). The Influence of Environment on the Expression of Trichomes in Wheat 1. *Crop Science*, 22(4), 879–886.
- Wensler, R. J. D. (1974). Sensory innervation monitoring movement and position in the mandibular stylets of the aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Journal of Morphology*, 143(3), 349-363.
- Wensler, R. J. D. y Filshie, B. K. (1969). Gustatory sense organs in the food canal of aphids. *Journal of Morphology*, 129(4), 473-491.
- West, F. T. (1946). Ecological effects of an aphid population upon weight gains of tomato plants. *Journal of Economic Entomology*, 39(3), 338–343.
- White, C. y Eigenbrode, S. D. (2000). Effects of surface wax variation in *Pisum sativum* on herbivorous and entomophagous insects in the field. *Environmental Entomology*, 29(4), 773–780.
- Wieczorek, K. (2010). A monograph of *Siphini* Mordvilko, 1928 (Hemiptera, Aphidoidea: Chaitophorinae). Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego.
- Williams, I. S. y Dixon, A. F. G. (2007). Life Cycles and Polymorphism. En H. F. Van Emden & R. Harrington (Eds.), *Aphids as Crop Pests.* (pp. 69-86). CABI.
- Wójcicka, A. (2015). Surface waxes as a plant defense barrier towards grain aphid. *Acta Biologica Cracoviensia s. Botanica*.
- Wratten, S. D. (1977). Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. *Annals of Applied Biology*, 85(3), 319–331.
- Wyatt, I. J. y White, P. F. (1977). Simple estimation of intrinsic rates for aphids and tetranychid mites. *Journal of Applied Ecology*, 14, 757-766.

Yang, G., Wiseman, B. R., Isenhour, D. J. y Espelie, K. E. (1993). Chemical and ultrastructural analysis of corn cuticular lipids and their effect on feeding by fall armyworm larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 19(9), 2055-2074.

Yorobe, J. M., Rejesus, R. M. y Hammig, M. D. (2011). Insecticide use impacts of integrated pest management (IPM) farmer field schools: Evidence from onion farmers in the Philippines. *Agricultural systems*, 104(7), 580–587.

Zadoks, J. C., Chang, T. T. y Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research*, 14(6), 415–421.

Zhang, M., Qiao, X., Peng, X. y Chen, M. (2016). Variation of resistance and susceptibility in wheat cultivars to different populations of *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) in China. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(2), 307–311.

Zuluaga C., J. I. y Mesa C., N. C. (2000). *Manual de Manejo Integrado de Plagas Agrícolas*. CEDAF. <https://www.scribd.com/document/307394507/MIP1-PDF>