
Evaluación de la resistencia a *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) en cebada

TOCHO, Erica F.*, Ana M. MARINO de REMES LENICOV** y Ana M. CASTRO*

*Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE)-CONICET CC327, La Plata (1900), Buenos Aires, Argentina; ericatocho@yahoo.com.ar

**División Entomología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina

Assessment of resistance against *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) in barley

■ **ABSTRACT.** Greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) is one of the major pests of cereals around the world that is present in Argentina. Chemical control is the most widely used practice; however, the use of resistant varieties, one of the main components in IPM, is the most effective and environmentally sustainable strategy of control. Since plants have different types of insect resistance that allow them to defend against pests, the aim of the current study was to characterize the resistance to *Schizaphis graminum* in a population of recombinant inbred lines of barley and to identify lines with improved characteristics that enable the development of commercial cultivars. Antixenosis was studied by the host free choice test. Antibiosis was assessed by means of aphid life cycle and developmental traits. Tolerance mechanism was analyzed by plant growth parameters. At least eight lines carrying antibiosis were more tolerant than their controls, with similar dry weight, leaf area and chlorophyll contents, under infestation. These lines could provide resistance genes against this aphid pest and would be useful in plant breeding programs.

KEY WORDS. *Schizaphis graminum*. Aphid. Antixenosis. Antibiosis. Tolerance.

■ **RESUMEN.** El pulgón verde de los cereales, *Schizaphis graminum* (Rondani), es una de las principales plagas de estos cultivos en el mundo y también presente en Argentina. Si bien el control químico es la práctica más utilizada, el uso de variedades resistentes (uno de los componentes principales del MIP) es la estrategia más efectiva y ambientalmente más amigable para el control de plagas. Dado que las plantas presentan distintos mecanismos que les permiten defenderse de los insectos, el objetivo de este trabajo fue caracterizar la resistencia a *Schizaphis graminum* en una población de líneas recombinantes de cebada, e identificar aquellas con mejores características, portadoras de genes de resistencia a este insecto. La antixenosis fue analizada por la prueba de libre selección de hospederos. La antibiosis se evaluó por los parámetros del ciclo y el desarrollo del áfido y la tolerancia por características de crecimiento de las plantas bajo infestación. Al menos ocho líneas antibióticas fueron más tolerantes que sus testigos, presentando similares

pesos secos, área foliar y contenido de clorofila bajo infestación. Estas líneas portadoras de genes de resistencia pueden ser de utilidad en los planes de mejora de la cebada.

PALABRAS CLAVE. *Schizaphis graminum*. Áfidos. Antixenosis. Antibiosis. Tolerancia.

INTRODUCCIÓN

El pulgón verde de los cereales, *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Ahididae) es una de las plagas de mayor importancia que afecta estos cultivos, entre ellos la cebada. En la Argentina, la producción de cebada cervecera ha crecido notablemente en los últimos 20 años debido al aumento en el consumo de cerveza y al proceso de integración en el MERCOSUR, han sido los factores fundamentales al momento de la recuperación de su cultivo en Argentina (SAGPyA 2011).

El pulgón verde está adaptado a las condiciones ambientales de Sudamérica y, en nuestro país, se encuentra ampliamente distribuido en las regiones cerealeras (Noriega *et al.*, 2000) y ocasiona daños directos a sus hospedantes e indirectos a otros cultivos, dada su capacidad de transmisión de virosis (Pollard, 1973; Tatchell, 1990). El daño que provoca se caracteriza por lesiones cloróticas y necróticas alrededor de los sitios de alimentación de las hojas más viejas (Dorschner *et al.*, 1987). Cualquier daño en una planta hospedante, como el ocasionado por un insecto herbívoro, induce reacciones en las plantas que se manifiestan como cambios metabólicos y/o morfológicos (Prado, 1997), como una temprana senescencia y un aumento en la producción de etileno (Neese *et al.*, 1991; Castro *et al.*, 1996). Estos efectos se observan ante la infestación con *Schizaphis graminum*, y pueden llegar a provocar la muerte de la planta. El pulgón verde de los cereales daña las hojas, ocasionando una masiva clorosis a partir del quinto día de infestación, en los cultivares susceptibles (Al-Mousawi *et al.*, 1983). Además, esta plaga produce la inhibición en la diferenciación de nuevos primordios foliares (Castro y Rumi, 1987)

y de raíces nodales (Castro *et al.*, 1988), lo que afecta también el alargamiento de aquellas ya diferenciadas al momento de la infestación. Los cultivares tolerantes, en cambio, no presentaron merma en las tasas de crecimiento a pesar de la presencia del insecto (Castro *et al.*, 2001). En la cebada fue posible identificar genotipos que toleraron la infestación y presentaron incrementos aéreos similares o superiores a sus testigos (Castro *et al.*, 1987; Castro *et al.*, 2001).

El control químico es la práctica más utilizada, pero conlleva una serie de desventajas debido a que es costosa, contaminante y genera selección de los individuos más resistentes en las poblaciones del insecto. Por ello, en la actualidad, se busca utilizar otras herramientas que permitan manejar las plagas de un modo más sustentable, aprovechando las estrategias presentes en los hospedantes para defenderse de sus agresores (Castro *et al.*, 1999). Mediante el análisis de las interacciones insectos-plantas, se puede lograr un eficaz manejo integrado de plagas (MIP) con el fin de obtener efectos duraderos y más estables. El mejoramiento genético permite la obtención de variedades resistentes, que es uno de los componentes principales del MIP (Lage *et al.*, 2003).

Painter (1951) estudió los mecanismos de defensas de las plantas frente a los insectos y definió tres categorías de resistencia. La antixenosis es el mecanismo que hace que una planta sea menos preferida que otras por un insecto para su alimentación, reproducción o protección. La tolerancia es la capacidad de los hospedantes de superar el ataque de un insecto, sin que tenga una pérdida significativa de la calidad y cantidad de su producción. Por último, la antibiosis es el efecto adverso que ejerce una planta sobre el ciclo, fertilidad y longevidad del

insecto que se alimenta de ella. Una misma planta puede portar más de un mecanismo de resistencia. La combinación de distintas categorías de resistencia tiene efectos más benéficos que aquellos aportados por cada una en forma individual (Smith, 1989).

El empleo de líneas doble haploides, materiales homocigotas permanentes y totalmente puros, permite la rápida selección de genes útiles cuando provienen del cruzamiento de padres contrastantes para el carácter en cuestión, y estos doble haploides son saturados con marcadores moleculares, puede limitarse la variación a un pequeño segmento cromosómico (Tuvevsson *et al.*, 2007; Landjeva *et al.*, 2007).

En el trigo se han identificado nueve genes de resistencia a *S. graminum* (Zhu *et al.*, 2004). En tanto, en la cebada se ha reportado un gen de resistencia a este áfido en la región centromérica del cromosoma 7H (Gardenhire *et al.*, 1973) y otro gen dominante simple (Merkle *et al.*, 1987) no alélico al anterior. Estos dos genes de resistencia proveen protección contra varios biotipos de pulgón verde de los cereales (C, E, F, G y H) (Webster & Stark 1984; Puterka *et al.*, 1988) y son las únicas fuentes de resistencia identificadas en la cebada. En consecuencia, es imperioso encontrar nuevos genes de resistencia a esta plaga, para ampliar la base genética de defensa en ese cultivo.

El objetivo de este trabajo fue identificar y caracterizar la resistencia a *Schizaphis graminum* en líneas recombinantes doble haploides (LRD) de la cebada.

MATERIAL Y MÉTODOS

Áfidos. Los áfidos fueron colectados en campos de trigo y cebada en las zonas húmedas y subhúmedas de Argentina entre los años 2004 y 2010. Las poblaciones fueron criadas y mantenidas sobre cebada susceptible (Maltería Eda), en un insectario en condiciones de temperatura e iluminación controladas (20°C ± 2°C y 16:8 hs D: N).

Plantas. Para la realización de los

ensayos, se usó una población de líneas recombinantes doble haploides (LRD) de cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.), provenientes del cruzamiento entre los progenitores Rec y Dom (Costa *et al.*, 2001). Esta población compuesta por 83 LRD fue desarrollada y mantenida en el *Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research* (IPK) de Alemania, por el Dr. Andreas Börner.

Ensayo de antixenosis a áfidos. Para la determinación de la antixenosis, se siguió el método de libre elección de hospederos (Castro *et al.*, 2001). Se utilizaron viales de 1 cm de diámetro y 5 cm de largo, empleando vermiculita estéril como sustrato. En cada uno de los viales, se sembró, en forma individual, una semilla de las 83 LRD y ambos progenitores. Se contó con 8 a 10 repeticiones para cada LRD y para ambos padres (Dom y Rec). El ensayo fue llevado a cabo en un insectario en condiciones de temperatura e iluminación controladas (20°C ± 2°C y 16:8 hs D: N).

En el estado de 2^{da} hoja expandida, se ubicaron las plantas formando un círculo con la segunda hoja dirigida hacia el centro del mismo y, en el medio, se colocaron 850 áfidos adultos ápteros, equivalentes a 10 áfidos por planta (Figura 1). A las 24 hs, se registró el número de insectos en cada una de ellas. El ensayo fue realizado en oscuridad para evitar el estímulo de la luz en la selección de las plantas por los áfidos.

Ensayo de antibiosis a áfidos. La antibiosis a *S. graminum* fue evaluada mediante el registro de parámetros de crecimiento poblacional de los áfidos criados sobre los distintos genotipos de cebada. Se determinó la longevidad (L= período de tiempo entre el nacimiento y la muerte de una hembra), fecundidad (F= número total de ninfas nacidas por hembra) y se calculó la tasa intrínseca de incremento poblacional ($r_m = \ln Md \times 0,738/d$). La r_m es una estimación del incremento poblacional en un ambiente ilimitado (Birch, 1948), en donde d es el período que media entre el nacimiento de una hembra hasta el de su primera descendencia (también podríamos

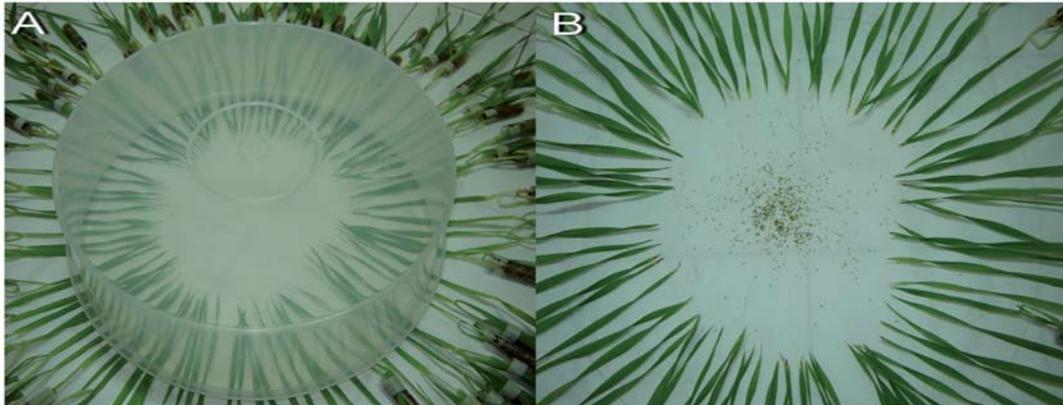


Fig. 1. Ensayo de antixenosis. A. Líneas recombinantes doble haploides y ambos progenitores ubicados en círculo B. Detalle de los pulgones en el centro del círculo.

llamarlo longitud del ciclo de vida inmadura del insecto) y M_d es el número de ninfas producidas por hembra en un tiempo igual a d . La constante 0,738 es la pendiente media de regresión de M_d sobre d para cuatro especies de áfidos (Wyatt & White, 1977).

El ensayo se realizó en un insectario bajo condiciones controladas de temperatura ($20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$) y fotoperíodo (16h:8h, D:N), sobre plántulas sembradas individualmente en macetas de 200 cm^3 perforadas en la base para lograr una buena irrigación, que contenían tierra estéril. Se contó con 8 a 10 repeticiones para cada LRD y ambos progenitores. Se probaron 75 de las 83 LRD debido a problemas en la germinación o la muerte de las plantas de algunos genotipos.

En el estado de primera hoja expandida, las plantas fueron infestadas con dos ninfas del primer estadio, las que se retiraron al momento de nacer su primera descendencia. Se continuó con esa única ninfa neonata y se registró diariamente su crecimiento y reproducción, hasta su muerte. Al inicio del estado reproductivo se contabilizó la descendencia, removiéndola en cada observación. Previo al inicio del ensayo, los áfidos fueron criados durante tres generaciones sobre una mezcla de todas las LRD a probar, con el objetivo de eliminar el efecto del hospedante previo.

Ensayo de tolerancia a áfidos. La tolerancia a *S. graminum* fue evaluada por parámetros de crecimiento aéreo de las

plantas. Se determinó el área foliar, el peso seco y el contenido de clorofila de las plantas infestadas y de sus controles (testigos, sin infestación) del mismo genotipo.

El ensayo fue llevado a cabo en un invernáculo bajo condiciones naturales no controladas de luz y temperatura, en La Plata, Argentina ($34^{\circ} 55' \text{ SL}$, $57^{\circ} 57' \text{ WL}$). Se usaron bandejas plásticas con parcelas de 10 plantas (repeticiones) por cada uno de los genotipos y ambos progenitores. Las bandejas se cubrieron con jaulas de tela fina (voile), para impedir la fuga y contaminación de insectos. En el estado de 2^{da} hoja expandida, se infestó la mitad de las bandejas con 10 pulgones adultos ápteros, ubicándolos en la base de cada una de las plantas. La otra mitad de las bandejas permaneció sin infestación como testigos. A los 10 días, se evaluaron el área foliar (AF, medida en cm^2), el peso seco (PS, medido en mg) y el contenido de clorofila apical (C^{apical}) y basal (C^{basal}) (medido en unidades SPAD); en las plantas infestadas y testigos. La clorofila fue cuantificada por un método simple, rápido y no destructivo mediante un medidor de clorofila o clorómetro, SPAD 502 (Minolta Cámara Co., Ltda., Japón). Markwell *et al.*, (1995) estableció la relación entre el contenido de clorofila foliar y los valores del SPAD.

Análisis estadístico. Se usó el programa StatSoft. Inc, (2005). El análisis de los datos se realizó mediante un ANOVA. Se aplicó la

prueba de Tukey para medias múltiples con el propósito de determinar diferencias entre los valores promedios. Se realizó el estudio de residuales para corroborar el cumplimiento de los supuestos del ANOVA. Según los resultados del test de Bartlett, se llevó a cabo una transformación de los datos de antixenosis, aplicando la raíz cuadrada a fin de homogeneizar la varianza del error. Luego del análisis, los datos fueron transformados nuevamente para la presentación de los resultados.

RESULTADOS

Antixenosis

Se determinaron diferencias significativas en la preferencia de *S. graminum* en la elección del hospedero, entre los genotipos de cebada ofrecidos ($F=1,87$; $g.l.=84$; $P=0,0001$). Entre las líneas parentales, no hubo diferencias significativas en el nivel de antixenosis al áfido (Tabla I). Sin embargo, hubo una amplia variabilidad entre las LRD con altos niveles de antixenosis en muchas de ellas. Treinta y siete LRD tuvieron un valor de no preferencia elevado, con un promedio de 4 áfidos por planta. Por otro lado, 13 líneas fueron altamente preferidas por *S. graminum* con un promedio de 11 insectos por planta.

Antibiosis

Ambos progenitores y la mayoría de las LRD mostraron distintos niveles de antibiosis al pulgón verde de los cereales. La fecundidad de los áfidos criados en los distintos genotipos presentó diferencias estadísticamente significativas ($F= 33,92$; $g.l.= 76$; $p=0,0001$), al mismo tiempo, la L se vio modificada en forma significativa ($F= 26,00$; $g.l.=76$; $p=0,0001$). En consecuencia, la tasa intrínseca de incremento poblacional (r_m) del insecto resultó estadísticamente distinta entre los genotipos evaluados ($F=25,30$; $g.l.=76$; $p=0,0001$).

Los áfidos confinados sobre el progenitor Dom tuvieron una menor fecundidad y tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_m), lo que evidencia un comportamiento más

antibiótico en comparación al padre Rec, del cual se diferenció significativamente en los parámetros mencionados (Tabla I; Fig. 2). La menor r_m se debió a una fertilidad (Md) más baja, en un período mayor sobre Dom ($d= 9$) que sobre Rec ($d=7,78$). Sin embargo, el ciclo de vida (L) de *S. graminum* fue significativamente más largo sobre Dom que sobre Rec (Tabla I), lo que indicaría que Rec tendría algún nivel de antibiosis al pulgón verde de los cereales (Fig. 2).

Las LRD exhibieron una amplia variabilidad en el nivel de antibiosis. Los insectos criados sobre muchas de las líneas superaron al progenitor más antibiótico (Dom) en los parámetros evaluados, presentando herencia transgresiva.

El número de ninfas totales promedio producido por hembra (F) fue significativamente inferior en los insectos criados sobre el padre Dom en, al menos, la mitad de las LRD. Incluso, dos de ellas condicionaron los valores de fertilidad del áfido, que resultó en promedios extremos de solo 17 ninfas por hembra (Fig. 2). Es interesante remarcar que la mayoría de estas líneas determinaron, a su vez, valores significativamente bajos de r_m y de longevidad, lo que evidencia de esta forma los elevados niveles de antibiosis de las mismas. En 14 líneas, la r_m del áfido fue estadísticamente inferior al padre más antibiótico Dom. En contraposición, al menos 9 líneas carecieron de este tipo de mecanismo de resistencia y los insectos criados en ellas presentaron valores de fecundidad y de r_m muy elevados (Fig. 2).

Tolerancia

En la población de LRD y en los progenitores Dom y Rec, se observaron diferentes niveles de tolerancia a *S. graminum*. Existieron diferencias altamente significativas entre los genotipos y entre los tratamientos, pero no así en la interacción entre ellos, en el área foliar y en el peso seco (Tabla II). Esto indicaría que no todos los genotipos responderían de igual manera ante la infestación con el áfido. En cambio, el contenido de clorofila presentó diferencias altamente significativas en ambas regiones

Tabla I. Valores promedio \pm Error estándar (ES) del número de *S. graminum* luego de 24 horas de infestación, fecundidad, longevidad y tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_m), evaluadas en los progenitores Dom y Rec. Promedios seguidos por la misma letra indica diferencias no significativa ($p < 0,05$).

Genotipo	Promedio \pm ES número de <i>S. graminum</i>	Promedio \pm ES Fecundidad	Promedio \pm ES Longevidad	Promedio \pm ES r_m
Dom	6,14 \pm 1,45 a	60,25 \pm 3,12 b	47,00 \pm 1,64 a	0,24 \pm 0,006 a
Rec	3,83 \pm 1,30 a	72,22 \pm 1,31 a	36,66 \pm 2,41 b	0,31 \pm 0,014 b
Mínimo	2 \pm 0,62	13,66 \pm 0,71	13,66 \pm 2,59	0,17 \pm 0,009
Máximo	21,80 \pm 2,67	93,00 \pm 2,57	55,00 \pm 0,83	0,38 \pm 0,013

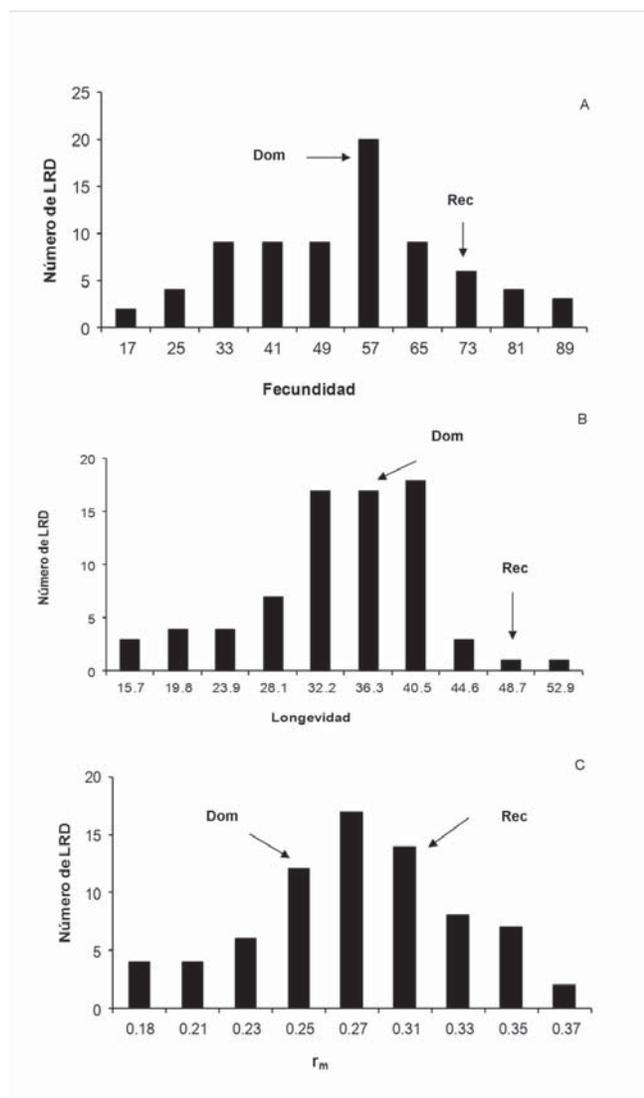


Fig. 2. Distribución de frecuencias de los valores promedio de: A) la fecundidad; B) la longevidad y C) la tasa intrínseca de incremento poblacional (r_m) de *Schizaphis graminum*, en las líneas recombinantes doble haploides (LRD) y los progenitores Dom y Rec.

Tabla II. ANOVA del área foliar (AF), del peso seco (PS) y del contenido de clorofila apical (Cl^{apical}) y basal (Cl^{basal}), en plantas de cebada.

Fuente de variación	AF			PS			Cl ^{apical}			Cl ^{basal}		
	g.l.	F	p	g.l.	F	P	g.l.	F	p	g.l.	F	p
Genotipo	76	7,94	0,001	75	7,436	0,001	79	2,59	0,001	79	5,21	0,001
Tratamiento	1	188,03	0,001	1	9,036	0,003	1	0,79	0,370	1	75,17	0,001
Gen*Trat	76	1,29	0,070	75	0,996	0,501	79	2,55	0,001	79	2,76	0,001
Error	287			125			324			324		

Tabla III. Valores promedios \pm Error estándar de los parámetros de tolerancia medidos en los progenitores Dom y Rec. AF: área foliar, PS: peso seco, Cl^{apical}: clorofila apical y Cl^{basal}: clorofila basal, Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas ($p < 0,05$).

Promedio \pm ES	Dom	Rec	Mínimo	Máximo
AF Testigo	40,42 \pm 2,42 a	39,15 \pm 4,44 a	21,11 \pm 2,89	62,20 \pm 5,64
AF <i>S. graminum</i>	32,25 \pm 0,40 b	35,79 \pm 0,98 a	18,46 \pm 0,90	54,64 \pm 5,58
PS Testigo	0,092 \pm 0,0025 a	0,089 \pm 0,0031 a	0,0397 \pm 0,0012	0,118 \pm 0,0110
PS <i>S. graminum</i>	0,067 \pm 0,0080 b	0,083 \pm 0,0037 a	0,040 \pm 0,0005	0,132 \pm 0,0033
Cl ^{apical} Testigo	31,87 \pm 0,55 a	34,87 \pm 0,90 a	23,93 \pm 0,35	36,83 \pm 0,92
Cl ^{apical} <i>S. graminum</i>	29,42 \pm 0,81 b	32,62 \pm 0,28 b	21,93 \pm 0,93	39,00 \pm 1,38
Cl ^{basal} Testigo	26,72 \pm 1,36 a	23,25 \pm 0,91 a	15,93 \pm 2,28	36,53 \pm 0,26
Cl ^{basal} <i>S. graminum</i>	25,30 \pm 0,31 a	26,07 \pm 2,25 a	17,76 \pm 2,24	35,70 \pm 0,50

foliares (apical y basal) para casi todas las fuentes de variación (Tabla II).

Las plantas infestadas del padre Dom presentaron una significativa pérdida de área foliar y del peso seco en relación a sus testigos (Tabla III). En cambio, estos parámetros no presentaron diferencias significativas en el padre Rec (Tabla III), se comportó como tolerante a *S. graminum*. Por otro lado, la infestación del pulgón verde ocasionó pérdidas significativas de clorofila en la región apical de la 2^{da} hoja pero no en su región basal en ambos padres (Tabla III).

Entre las líneas recombinantes doble haploides, hubo diferentes grados de tolerancia a *S. graminum*, que se correspondió con el comportamiento diferencial de uno u otro padre. El 75% de las LRD infestadas con el áfido sufrió una pérdida significativa del área foliar (Fig. 3). Sin embargo, es importante destacar que hubo otras 20 líneas que

mantuvieron un crecimiento foliar similar al de sus testigos, estas LRD presentarían un nivel de tolerancia superior al resto.

La gran mayoría de las líneas retuvieron clorofila durante la infestación y, en muchas de ellas, los contenidos fueron superiores al de sus propios testigos (Fig. 3). Un total de 29 líneas presentaron valores significativamente mayores que los de sus testigos en la parte basal de la hoja y, dentro de estas, 15 LRD también expresaron contenidos superiores en la región apical.

En resumen, 15 líneas presentaron los mejores niveles de tolerancia a *S. graminum*, en todos los parámetros estimados (AF, PS y Cl^{apical} y basal).

DISCUSIÓN

En la población estudiada de cebada, se determinaron diferentes grados de resistencia

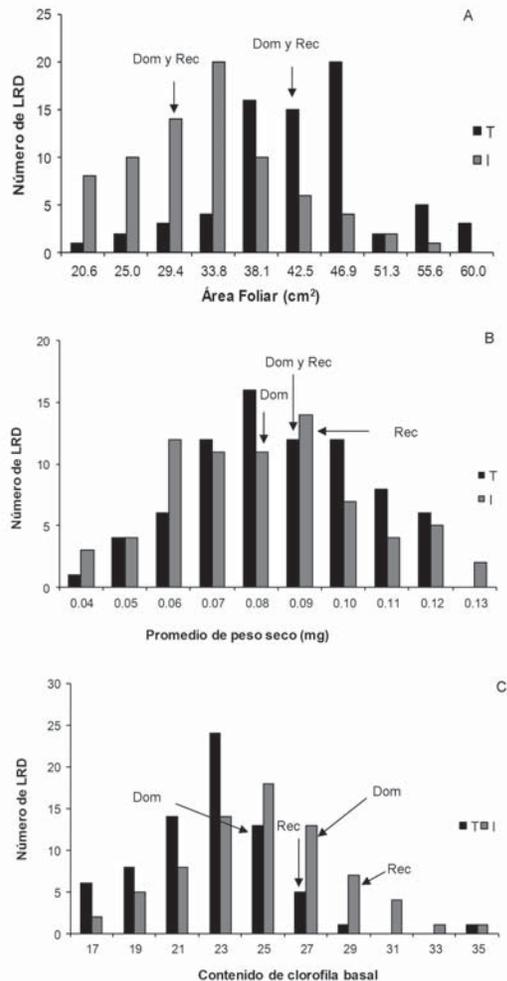


Fig. 3. Distribución de frecuencias de los valores promedio de: A) el área foliar; B) el peso seco y C) el contenido de clorofila de *Schizaphis graminum*, en las líneas recombinantes doble haploides (LRD) y los progenitores Dom y Rec.

al pulgón verde aportada por ambos progenitores. Si bien los padres presentaron distintos mecanismos de resistencia a *S. graminum*, ambos fueron menos elegidos por el insecto en comparación con muchas de las líneas descendientes.

Tanto Rec como Dom presentaron algún grado de antibiosis al áfido y, en consecuencia, las LRD tuvieron un comportamiento similar a alguno de los padres. Esto indica que esas líneas reunieron los mejores alelos de ambos progenitores, por ello, son las más antibióticas y adecuadas para seleccionar como fuente de genes de interés en la mejora

de cultivares de cebada.

En el presente estudio, se observó que existe un comportamiento diferencial del crecimiento aéreo bajo infestación con el pulgón verde de los cereales. Los genotipos susceptibles disminuyeron su área foliar y peso seco en coincidencia con lo reportado por Castro *et al.* (1990). En cambio, las líneas tolerantes mantuvieron sus tasas de crecimiento bajo infestación, en coincidencia con lo observado por otros autores (Burton *et al.*, 1986; Castro 1994)

Como consecuencia de la diferente tolerancia de ambos padres, las líneas

recombinantes doble haploides segregaron y mostraron comportamientos similares a uno u otro progenitor, y aun con crecimientos superiores al padre más tolerante o inferiores al más susceptible. Esta característica es común en la herencia de caracteres complejos (de base poligénica) en muchas especies vegetales. Se reconoce como herencia transgresiva (que excede el rango de ambos padres) y se debe a la reunión de los mejores alelos de cada poligen, para aportar al carácter en cuestión. Además, la expresión exacerbada del crecimiento frente al ataque de insectos, recibe el nombre de crecimiento compensatorio y es típico de los genotipos tolerantes (Castro *et al.*, 1988; Van Emden, 2007).

Durante su alimentación, el áfido inyecta pectinasas y otras enzimas presentes en su saliva, esto provoca clorosis y necrosis foliar en plantas susceptibles (Dorschner *et al.*, 1987; Ryan *et al.*, 1990). Si la pérdida de este pigmento no es excesiva, podrían considerarse esos genotipos como tolerantes (Lage *et al.*, 2003), dado que son capaces de contrarrestar las enzimas salivares del insecto, evitando grandes pérdidas de clorofila o sintetizando más pigmento (Reese *et al.*, 1994). En nuestros materiales, pudimos identificar varias líneas que sufrieron escasa pérdida de clorofila frente al ataque e incluso, muchas de ellas superaron a sus testigos en el contenido de este pigmento. De esta forma, mostraron una habilidad superior de sobrevivir al ataque de los áfidos y continuar su normal crecimiento.

El uso de plantas tolerantes otorga varias ventajas en un manejo integrado de plagas. Este mecanismo de defensa no tiene efectos adversos sobre las poblaciones del insecto, por lo tanto, no ejerce presión de selección sobre las mismas, lo que impide que se desarrollen nuevos biotipos. Además, la presencia de abundantes hospederos tolerantes permite la permanencia de enemigos naturales de los áfidos (Smith, 1989). Otros autores plantean que los elevados niveles de antibiosis en las plantas ocasionan una alta mortalidad de insectos y se reduce la presencia de biocontroladores, por ende, se perjudica el control integrado

(Flinn *et al.*, 2001) y ocasiona la aparición de nuevos biotipos (Panda & Khush, 1995).

En la población de cebada evaluada, hubo ocho LRD que resultaron más tolerantes que sus testigos y, a su vez, mostraron un comportamiento antibiótico con cierto nivel de antixenosis bajo la infestación. Los resultados presentados previamente indicarían la presencia de más de una categoría de resistencia en esas líneas, que las hace portadoras de defensas sustentables más beneficiosas para el medio ambiente que aquellas con sólo un mecanismo de las categorías de resistencia. Principalmente, porque la antibiosis y la antixenosis, en forma individual, incrementan la presión de selección sobre la plaga y aumenta la probabilidad de que estos áfidos superen la resistencia (Smith, 1989).

La caracterización de la resistencia a una plaga es una herramienta que permite identificar las plantas portadoras de resistencias más estables, para ser incorporadas como parte del manejo integrado de plagas (MIP).

CONCLUSIONES

En esta población de cebada, existen líneas recombinantes que portan genes de tolerancia y de antibiosis a *Schizaphis graminum*.

La determinación de las categorías de resistencia es relevante en la identificación de los genes apropiados para el control de *S. graminum*.

La inclusión de las líneas con resistencias de varios tipos podrá permitir el desarrollo de cultivares comerciales de cebada con defensas estables a esta plaga.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

1. AL-MOUSAWI, A. H., P. E. RICHARDSON & R. L. BURTON. 1983. Ultrastructural studies of greenbug (Hemiptera: Aphididae), feeding damage to susceptible and resistant wheat cultivars. *Annals of the Entomological Society of America* 76: 964-970.
2. BIRCH, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17: 15-26.

3. BURTON, R. L. 1986. Effect of greenbug (Homoptera: Aphididae) damage on roots and shoot biomass in wheat seedlings. *Journal of Economic Entomology* 79: 633-636.
4. CASTRO, A. M. 1994. La importancia de *Hordeum chilense* en la mejora de la resistencia a áfidos en cereales. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, España. 165 pp.
5. CASTRO, A. M. & C. P. RUMI. 1987. Greenbug damage on the aerial vegetative growth of two barley cultivars. *Environmental and Experimental Botany* 27 (3): 263-271.
6. CASTRO, A. M., A. MARTÍN & L. M. MARÍN. 1996. Location of genes controlling resistance against greenbug (*Schizaphis graminum*, Rond.) in *Hordeum chilense*. *Plant Breeding* 115: 335-338.
7. CASTRO, A. M., C. P. RUMI & H. O. ARRIAGA. 1987. Deterioro en la producción de avena susceptible a *Schizaphis graminum* (Rondan) sometidas a un período de infestación y su posterior recuperación. *Turrialba* 39: 97-105.
8. CASTRO, A. M., C. P. RUMI & H. O. ARRIAGA. 1988. Influence of greenbug on root growth of resistant and susceptible barley genotypes. *Environmental and Experimental Botany* 28: 61-72.
9. CASTRO, A. M., C. P. RUMI & H. O. ARRIAGA. 1990. Alteraciones en el crecimiento radical de cultivares de sorgo infestado con pulgón verde. *Turrialba* 41: 166-171.
10. CASTRO, A. M., S. RAMOS, A. VASICEK, A. WORLAND, D. GIMÉNEZ, A. CLÚA & E. SUÁREZ, 2001. Identification of wheat chromosomes involved with different types of resistance against greenbug and Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*, Mordvilko). *Euphytica* 118 (3): 321-330.
11. CASTRO, A. M., A. VASICEK, S. RAMOS, A. J. WORLAND, D. O. GIMÉNEZ, E. SUÁREZ, M. MUÑOZ, A. A. CLÚA & P. FRANGI. 1999. Different types of resistance against greenbug (*Schizaphis graminum*, Rond.) and the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*, Mordvilko) in wheat. *Plant Breeding* 118: 131-137.
12. COSTA, J. M., A. COREY, P. M. HAYES, C. JOBET, A. KLEIHOFS, A. KOPISCH-OBUSCH, S. F. KRAMER, D. KUDRNA, M. LI. O. RIERA-LIZARAZU, K. SATO, P. SZUCS, T. TOOJINDA, M. I. VLES & R. I. WOLFE. 2001. Molecular mapping of the Oregon Wolfe Barleys: a phenotypically polymorphic doubled-haploid population. *Theoretical and Applied Genetics* 103: 415-424.
13. DORSCHNER, D. W., J. D. RYAN, R. C. JOHNSON & R. D. EIKENBARY R. 1987. Modification of host nitrogen levels by the greenbug (Homoptera: Aphididae): its role in resistance of winter wheat to aphids. *Environmental Entomology* 16: 1007-1011.
14. FLINN, M., C. M. SMITH, J. C. REESE & B. GILL. 2001. Categories of resistance to greenbug biotype I in *Ae. tauschii* germplasm. *Journal of Economic Entomology* 94 (2): 558-563.
15. GARDENHIRE, J. H., N. A. TULEEN & D. W. STEWART. 1973. Trisomic analysis of greenbug resistance in barley, *Hordeum vulgare* L. *Crop Science* 13: 684-685.
16. Sistema Integrado de Información Agropecuaria. 2011. <http://www.siiia.gov.ar/index.php/series-por-tema/agricultura>. Secretaría de agricultura, Ganadería y Pesca (SAGPyA).
17. LAGE, J., B. SKOVMAND & S. B. ANDERSEN. 2003. Expression and suppression of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum dicoccum* x *Aegilops tauschii* crosses. *Journal of Economic Entomology* 96: 202-206.
18. LANDJEVA, S., V. KORZUN & A. BÖRNER. 2007. Molecular markers: actual and potential contributions to wheat genome characterization and breeding. *Euphytica* 156: 271-296.
19. NEESE, P. A., R. C. BERBERET, J. L. CADDEL & J. W. DILLWITH. 1991. Induction of ethylene production in alfalfa by aphid feeding. Miscellaneous publication Agricultural Experiment Station, Oklahoma State University 132: 296.
20. NORIEGA, A., H. CHIDICHIMO & A. M. CASTRO. 2000. Determinación de biotipos en tres poblaciones de pulgón verde colectados en tres localidades de importancia cerealera en Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía* 104 (2): 85-92.
21. MARKWELL, J., J. C. OSTERMAN & J. L. MITCHELL. 1995. Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthesis Research* 46: 467-472.
22. MERKLE, O. G., J. A. WEBSTER & G. H. MORGAN. 1987. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley. *Crop Science* 27: 241-243.
23. PAINTER, R. H. 1951. Insect Resistance in Crop Plants. The McMillan Co. New York., 151.
24. PANDA, N. & G. S. KUSH. 1995. *Host Plant Resistance to Insects*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
25. POLLARD, D. G. 1973. Plant penetration by aphids (Hemiptera: Aphidoidea): A review. *Bulletin of Entomological Research* 62: 631-714.
26. PRADO, E. 1997. Aphid-plant interaction at phloem level, a behavioral study. Thesis. Wageningen. The Netherlands.
27. PUTERKA, G. J., D. C. PETERS, D. L. KERNS, J. E. SLOSSER, L. BUSH, D. W. WORRALL & R.W. McNEW. 1988. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H. *Journal of Economic Entomology* 81: 1754-1759.
28. REESE, J. C., J. R. SCHWENKE, P. S. LAMONT & D. D. ZEHR. 1994. Importance and quantification of plant tolerance in crop pest management programs for aphids: greenbug resistance in sorghum. *Journal of Agricultural Entomology* 11: 255-270.
29. RYAN, J. D., A. T. MORGAM, P. E. RICHARDSON, R. C. JOHNSON, A. J. MORT & R. D. EIKENBARY. 1990. Greenbugs and wheat: a model system for the study of phytotoxic homoptera. In: R.K. Campbell and R.D. Eikenabary (eds), *Aphid-Plant Genotype Interactions*, Elsevier, Amsterdam, pp. 171-186.
30. SMITH, C. M. 1989. *Plant Resistance to Insects: A Fundamental Approach*, Wiley, New York.
31. StatSoft, Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.
32. TATCHELL, G. M. 1990. Monitoring and forecasting aphid problems. Proceedings of the Congress "Aphid-plant interactions: populations to molecules" held at Oklahoma (USA). USDA/Agricultural research service. Oklahoma State University, 215-278.
33. TUVESON, S., C. DAYTEG, P. HAGBERG, A. MANNINEN, et al., 2007. Molecular markers and doubled haploids in European plant breeding programmes. *Euphytica* 158 (3): 305-312.
34. VAN EMDEN, H. & R. HARRINGTON. 2007. *Aphids as Crop Pests*. CAB International.
35. ZHU, L. C., C. M. SMITH, A. FRITZ, E. V. BOYKO & M. B. FLINN. 2004. Genetic analysis and molecular mapping of a wheat gene conferring tolerance to the greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani). *Theoretical and Applied Genetics* 109: 289-293.
36. WEBSTER, J. A. & K. J. STARKS. 1984. Sources of resistance in barley to two biotypes of greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae). *Protection Ecology* 6: 51-55.
37. WYATT, I. J. & P. F. WHITE. 1977. Simple estimation of intrinsic increase rates for aphids and tetranychid mites. *Journal of Applied Ecology* 14: 757-766.