

IMPORTANCIA DE LOS PULGONES COMO PLAGAS DE PASTURAS

Leticia Bao¹

INTRODUCCIÓN

Los «pulgones de las plantas» también conocidos como áfidos, pertenecen a la familia Aphididae (Orden: Hemiptera). Son insectos pequeños de cuerpo blando y forma piriforme. Sus patas y antenas son largas y delgadas, y la mayoría de las especies presentan un par de cornículos (sifones) tubulares ubicados sobre la región dorsal del abdomen (Lamp *et al.*, 2007). Su aparato bucal es del tipo pico suctor, especializado en puncionar los tejidos vegetales para la succión de savia en grandes cantidades (Figura 1).

Se observan sobre hojas y brotes jóvenes de diversas plantas y son generalmente más abundantes en primavera y otoño. Presentan gran capacidad reproductiva, por lo que son unos de los insectos más prolíficos. A pesar de ello, las poblaciones son reducidas por enemigos naturales, y condiciones ambientales adversas, principalmente las lluvias (Bentancourt *et al.*, 2009).

Dentro de una misma especie se encuentran dos formas fundamentales, los ápteros y los alados. Los ápteros son la forma predominante cuando el hospedero y las condiciones ambientales son óptimas para su crecimiento y desarrollo. Cuando las condiciones promueven la migración (por ejemplo, deterioro de la planta hospedero o condiciones climáticas desfavorables), los pulgones pueden desarrollar formas aladas (Lamp *et al.*, 2007; Figura 2). La función de estas hembras aladas es la dispersión en busca de un nuevo hospedero apropiado, proceso durante el cual prueban gran número de plantas, introduciendo sus estiletes en cada una de ellas. Este comportamiento es muy relevante para la comprensión de la dinámica de la transmisión viral (Carballo, 2001).

Los áfidos presentan un diverso rango de ciclos biológicos, que son generalmente muy complejos (Van Emden y Harrington, 2007).

En ciertas condiciones ocurre alternancia de fases de reproducción sexuada con fases de reproducción partenogenética. En un

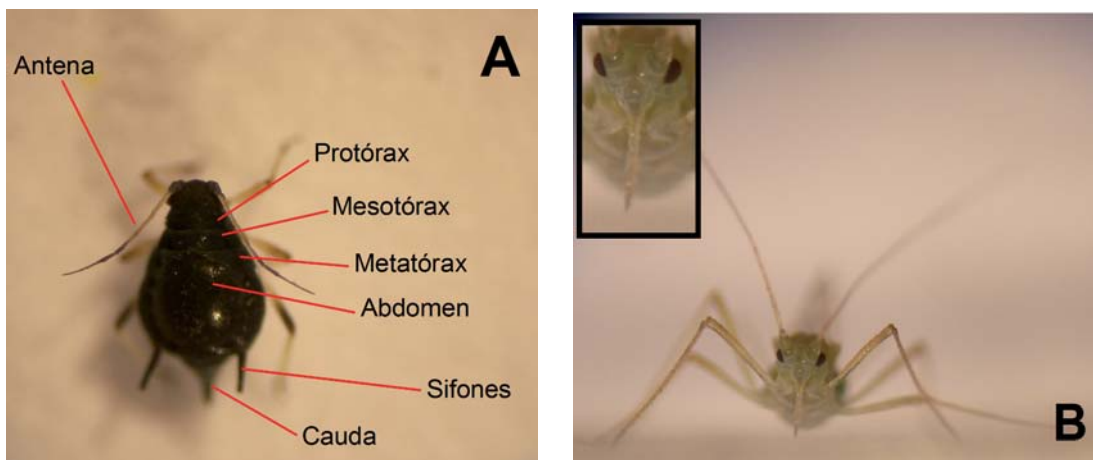


Figura 1. Morfología de un pulgón áptero (A), adulto alado de *Acyrtosiphon pisum*, se muestra en detalle el aparato bucal (B).

¹Protección Vegetal, Facultad de Agronomía.

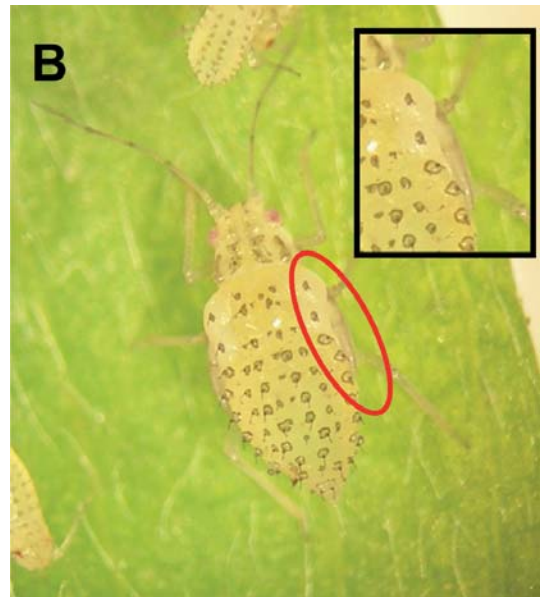
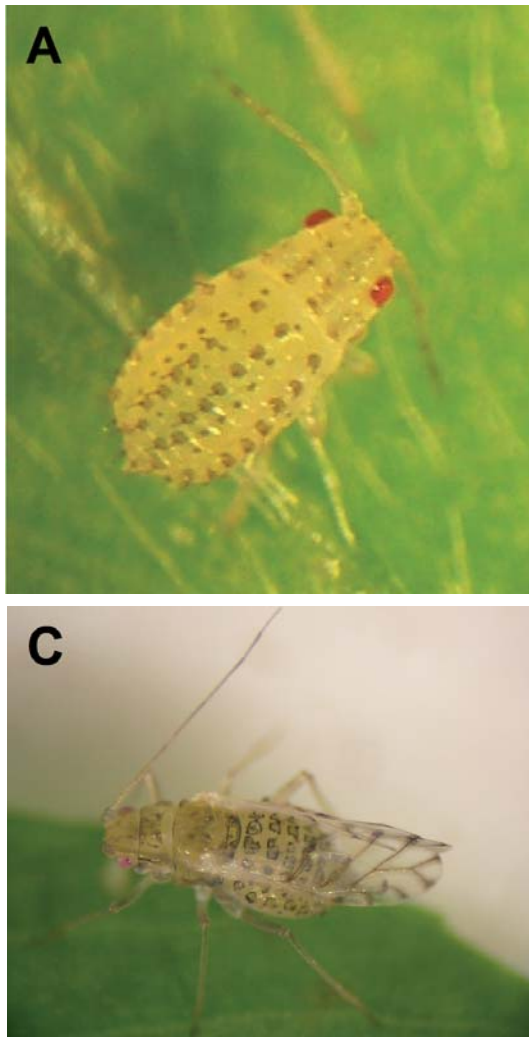


Figura 2. Individuos del pulgón manchado de la alfalfa *Therioaphis trifolii*, A: ninfa áptera, B: ninfa con esbozos alares (detalle a mayor aumento en recuadro), C: adulto alado.

les, que por apareamiento producen huevos que pasan el invierno, de los que nacen fundatrices en la primavera siguiente (Blackman y Eastop, 1985). Tanto las ninfas como las formas adultas tienen igual hábito alimenticio (Holman, 1974).

Los ciclos reproductivos completos ocurren en regiones con inviernos rigurosos, donde se da la alternancia de las fases sexual y partenogenética. En regiones donde los inviernos no presentan condiciones extremas, como en Uruguay, no se encuentran machos ni huevos como formas invernantes. El ciclo consiste en generaciones sucesivas de hembras fundatrices, que producen descendencia por partenogénesis (Bentancourt *et al.*, 2009).

En los áfidos, los hábitos alimenticios han evolucionado hacia un mecanismo muy especializado de alimentación a base de savia de las plantas (Holman, 1974). Luego de que un pulgón ubica una fuente de alimento y se posa sobre ella, evalúa su conveniencia a través de estímulos físicos y químicos. Secreta una gota de saliva sobre la cual inserta su aparato bucal. Si la información recibi-

ciclo completo los huevos producidos por una hembra ovípara pasan el invierno de esta forma, eclosionan en primavera para dar fundatrices, las que se reproducirán vía partenogénesis en forma vivípara. Hasta aquí el ciclo se desarrolla en el huésped primario donde bajo ciertas condiciones comienzan a originarse hembras aladas. Éstas se reproducen vivíparamente por partenogénesis pero tienen la capacidad de migrar grandes distancias. Una vez que llegan al huésped secundario, ya en el verano, producen tanto formas aladas como ápteras, dándose varias generaciones similares que se reproducen vivípara y asexualmente. En una etapa posterior aparecen hembras sexúparas aladas que se trasladan hacia el huésped primario nuevamente, generando formas sexua-

da es aceptable, el áfido penetra hasta los vasos cribosos del floema, por medio de sus partes bucales, principalmente los estiletes mandibulares y maxilares (Minks y Harrewijin, 1987). La mayoría penetran al tejido intercelularmente. En una planta turgente la savia está bajo presión y a causa de ello los áfidos no necesitan succionar para obtener su alimento (Holman, 1974). A su vez, los pulgones han desarrollado mecanismos que impiden la oclusión de sus sitios de alimentación, evitando que se interrumpa el flujo de savia. Mediante la inyección de saliva logran inhibir las proteínas de coagulación de la planta, sobrepasando así la defensa desencadenada por el hospedero (Tjallingii, 2006).

Los daños provocados por los pulgones pueden dividirse en directos e indirectos. Dentro de los primeros se consideran aquellos debidos a la presencia de muy altas poblaciones dentro de un cultivo, por lo que por sus hábitos alimenticios, la succión de savia sobre la planta es intensa, y esto puede conducir a la deformación de brotes y amarillamiento de hojas (Lamp *et al.*, 2007). El momento más crítico es durante la implantación de la pastura porque pueden producir muerte de plantas; esta situación se agrava más aún en otoños secos (Alzugaray, 1991).

Por otra parte, los daños indirectos corresponden a perjuicios que pueden ser provocados por un número bajo de insectos, como es la transmisión de enfermedades a virus. Dentro de los insectos los pulgones son el grupo más exitoso en lo que a transmisión de virus vegetales se refiere (Harris, 1981; Nault, 1997).

En el caso de las pasturas, las enfermedades causadas por estos patógenos son factores significativos en la reducción de la producción y persistencia de muchas leguminosas forrajeras; disminuyen el rendimiento del forraje y la calidad nutricional del alimento disponible, e interfieren en el proceso de fijación simbiótica del nitrógeno (Campbell, 1986). Esta situación conduce a un incremento en los costos de producción.

La baja persistencia de las leguminosas forrajeras se debe a diferentes estreses pro-

vocados por la interacción de factores climáticos, edáficos, de manejo, enfermedades y plagas (Altier, 1996).

TRANSMISIÓN DE VIRUS POR PULGONES

La gran capacidad de los pulgones como transmisores de virus los convierte en un tema de gran importancia en un plan de manejo sanitario de leguminosas forrajeras, si se quiere mejorar su persistencia.

De acuerdo al virus considerado la transmisión puede ser en forma persistente o no persistente. La mayoría de los virus transmitidos por áfidos son del tipo no persistente. Los géneros de virus que pertenecen a esta categoría son *Potyvirus*, *Caulimovirus*, *Carlavirus*, *Alfamovirus*, *Cucumovirus* y *Fabavirus* (Mathews, 1991). En Uruguay los virus son principalmente transmitidos en forma no persistente, lo que implica que los mismos se adquieren y transmiten rápidamente a la vez que se pierde la capacidad infectiva del pulgón en un muy breve período de tiempo (Berger *et al.*, 1987).

Al ubicarse sobre una hoja los pulgones realizan pruebas (generalmente menores a 30 segundos) para analizar la aptitud de la planta como fuente de alimento. Luego de la primer prueba, realizan dos o tres pruebas más antes de instalarse (Nault, 1997). Si bien no se conoce con precisión el mecanismo de transmisión de los virus no persistentes, es claro que los procesos que definen dicho proceso están vinculados al comportamiento de prueba (Collar *et al.*, 1997).

Los virus no persistentes son adquiridos y transmitidos muy rápidamente. Así mismo, se pierde la capacidad de transmitir el virus rápidamente. Sin embargo, el tiempo de retención puede ser mayor cuando los vectores no están en contacto con las plantas, por ejemplo cuando viajan en corrientes de aire a través de grandes distancias (Berger *et al.*, 1987; Zeyen y Berger, 1990).

Una herramienta particularmente útil para el estudio del comportamiento alimenticio de los pulgones es el uso de monitores electrónicos, mediante los cuales se logran distin-

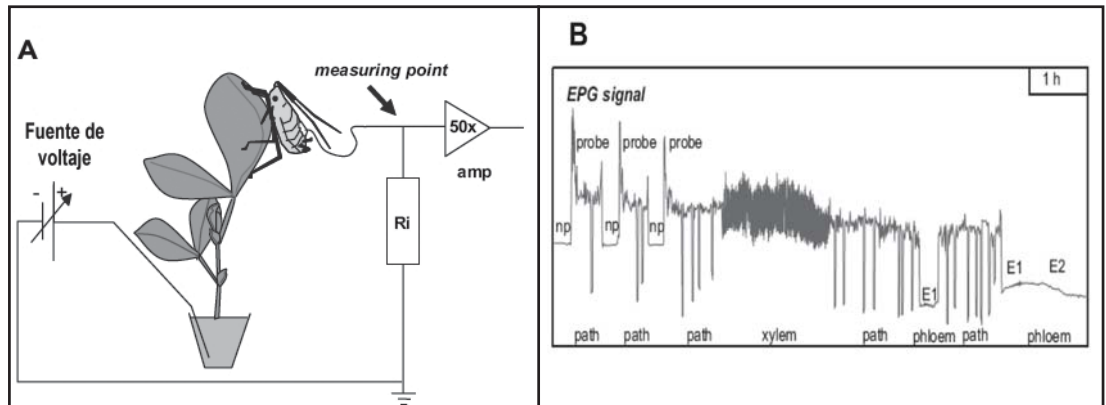


Figura 3. A): circuito EPG utilizado por Tjallingii para los estudios de alimentación y transmisión viral, B): ejemplo de una señal de una hora de registro; ver detalles en el texto (Fuente: Tjallingii, 2006).

guir numerosos patrones de onda, por la técnica de EPG. En un ejemplo de una señal de prueba de una hora se observan tres períodos de penetración (probe), separados por períodos de no prueba (np). La mayor parte de las señales tienen un voltaje positivo lo que indica actividades de prueba extracelular (Figura 3, Tjallingii, 1985; 2006).

Estos patrones indican en cada momento la acción que realiza el pulgón y el tipo de tejido en que se encuentra su estilete. Los estiletes actúan como un microelectrodo y la caída de potencial registrada representa la penetración de la membrana. Estas inserciones de los estiletes para sondear la «identidad» de la planta ocupada, medidas como una caída de potencial, han sido correlacionadas con los procesos de inocu-

lación del virus de la papa (*Potato Virus Y*) PVY y la adquisición de BMV (*Beet Mosaic Virus, Potyvirus*) por *M. persicae*. La asociación entre adquisición e inoculación del virus con estas caídas de potencial sugieren que éstos son eventos intracelulares. Los virus no persistentes pueden explotar a los áfidos como vectores por el hábito característico de «pinchar» las células epidérmicas y del mesófilo (Powel, 1991).

INFORMACIÓN GENERADA EN LOS ÚLTIMOS AÑOS

En Uruguay las especies de pulgones más frecuentes en praderas con leguminosas son *Acyrtosiphon pisum* (pulgón verde),

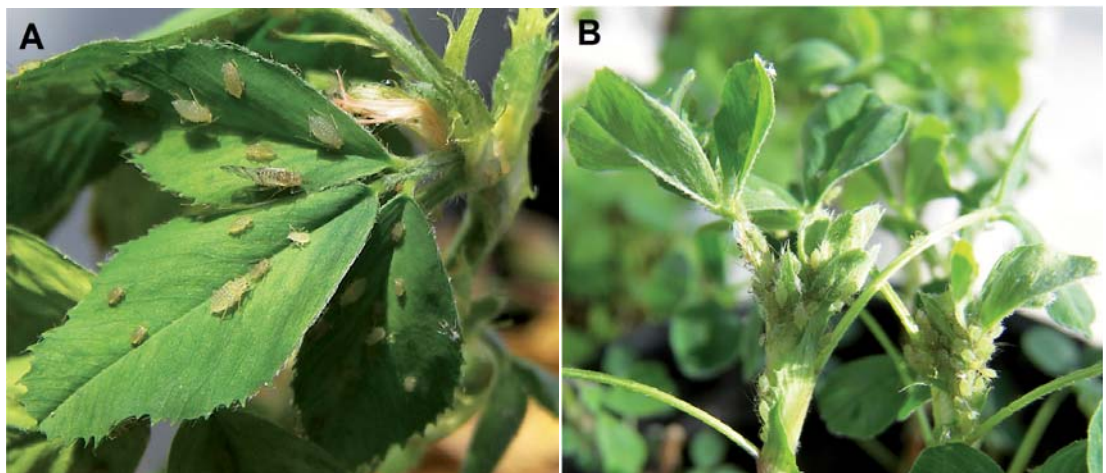


Figura 4. Colonias de A: *Therioaphis trifolii* y B: *Acyrtosiphon kondoi* sobre plantas de alfalfa.

Acyrtosiphon kondoi (pulgón azul), *Aphis craccivora* (pulgón negro) y *Therioaphis trifolii* (pulgón manchado) (Alzugaray y Ribeiro, 2000).

Therioaphis trifolii, *A. pisum* y *A. kondoi* han sido ampliamente reportados causando daños en cultivos de alfalfa (*Medicago sativa* L.) tanto por su daño directo como por ser vectores de virus (Figura 4, Van Emden y Harrington, 2007).

En trabajos realizados en Uruguay, las tres especies de pulgones están presentes en el campo en cultivos de alfalfa, trébol rojo y lotus durante todo el año, especialmente en condiciones de escasez de precipitaciones y temperatura elevada (primavera y verano y ciertos periodos del otoño) (Ribeiro, 2008). En el caso de *T. trifolii* su alimentación provoca reacciones tóxicas en las plantas que resultan en clorosis, caída de hojas y muerte de plantas con altas densidades poblacionales (Figura 5; Nickel y Sylvester, 1959; Lamp *et al.*, 2007).

Los estudios sobre pulgones en relación a la dispersión de virus en leguminosas forrajeras en campo se han realizado principalmente en cultivos de trébol rojo. En estudios de dispersión viral a partir de plantas foco con infección viral conocida, en cultivos de primer y segundo año, se observó una mayor incidencia viral hacia la dirección de los vientos predominantes. La dirección

del viento afecta la distribución de los áfidos vectores y por ende del virus dentro del cultivo. Hacia el final del segundo año se observó una distribución aleatoria debida a una diseminación secundaria a partir de las nuevas plantas infectadas (Bao *et al.*, 2005; Barnett y Diachun, 1986).

Mediante capturas con trampas de agua en trébol rojo en Estanzuela (Colonia), durante los períodos octubre 1999 - abril 2000 y mayo-junio 2000 se observó que el número de pulgones capturados fue notoriamente mayor en la primavera-verano (con condiciones de clima seco y cálido), que en otoño (excepcionalmente húmedo y con abundancia de precipitaciones en esa temporada). *Therioaphis trifolii* fue la especie predominante (45% de los individuos capturados entre octubre 1999 - enero 2000 y el 60% en el período enero-abril de 2000) (Bao, 2003). A su vez, esta misma especie fue la predominante en capturas realizadas sobre trébol rojo y alfalfa en el período setiembre 2002 a mayo 2003, en Las Brujas (Canelones).

Del análisis conjunto de la evolución de la dispersión viral en los focos estudiados a lo largo del tiempo y de la dinámica de vuelo de los pulgones se observó una relación con el aumento de la incidencia viral. Los incrementos más importantes en la incidencia viral coincidieron con máximos de capturas de pulgones. Los incrementos en los valores de



Figura 5. Síntomas de ataque por *Therioaphis trifolii* en folíolos de alfalfa A: haz y B: envés.

incidencia de *Potyvirus* y *Alfalfa Mosaic Virus* (AMV) registrados en primavera coincidieron con capturas de un importante número de individuos de *T. trifolii*.

El hecho de que *Potyvirus* y AMV se transmiten en forma no persistente lleva a que un cultivo de trébol rojo pueda infectarse rápidamente si se siembra cerca de cultivos viejos de tréboles o pasturas de leguminosas en su segundo o tercer año (Barnett y Gibson, 1975). Esta situación es la que ocurre en la región Oeste del país donde existe una continuidad geográfica de cultivos de leguminosas perennes, huéspedes comunes de las virosis y de sus insectos vectores (Veiga, 2001).

En los estudios de dispersión se observó una clara prevalencia de *Potyvirus* frente a AMV lo que podría sugerir una eficiencia diferencial en la transmisión viral por parte de las especies que componen la población de pulgones capturados (Bao *et al.*, 2005).

En un estudio sobre eficiencia de transmisión en condiciones controladas realizado con las especies *Therioaphis trifolii*, *Aphis craccivora* y *Acyrtosiphon pisum*, se observó una mayor eficiencia en la transmisión de *Potyvirus* cuando se trabajó con plantas con infección simple como fuente de virus (Carrión *et al.*, 2005).

CONSIDERACIONES DE MANEJO

Los principales daños directos se dan en la implantación o en los rebrotes, fundamentalmente en los períodos cálidos y secos. Si se detecta que la acción de los enemigos naturales no es efectiva, en caso de aplicar algún insecticida, se deben considerar productos selectivos. De esa forma será posible una rápida recuperación de las poblaciones de enemigos naturales que regularán las subsiguientes poblaciones de pulgones u otros fitófagos (Alzugaray y Ribeiro, 2000).

Si bien se pueden usar insecticidas aplicados a la semilla para proteger el cultivo de los pulgones durante la implantación, en el caso particular de las leguminosas estos productos pueden afectar la sobrevivencia

del rizobio presente en el inoculante que también se aplica sobre la semilla en el momento de la siembra (Fox *et al.*, 2007). Por lo tanto, el uso de curasemillas en leguminosas forrajeras perennes no es una práctica mayormente utilizada. A su vez, tampoco es recomendable la aplicación de insecticidas dada la utilización directa del cultivo para alimentar animales de pastoreo.

En cuanto a los daños indirectos, la aplicación de insecticidas es de escasa utilidad para disminuir la incidencia de virus en un cultivo, dado que la misma es dependiente de la intensidad de vuelos. Esto se explica por el hecho de que el tiempo necesario para la transmisión de un virus no persistente, es más breve que el tiempo necesario para que cualquier insecticida sistémico o de contacto provoque la muerte del pulgón transmisor (Carballo, 2001).

Entre los factores involucrados en la epidemiología de un virus vegetal, se encuentran el espaciamiento entre plantas, la fecha de siembra y ubicación del cultivo, la presencia de otros cultivos y los enemigos naturales (Katis *et al.*, 2007).

Estudios sobre la dispersión de *Beet yellow virus* (BYV), mostraron que su incidencia se redujo cuando las plantas se ubicaron más próximas. De esta forma una menor distancia, que no implique la competencia entre plantas podría disminuir la incidencia viral.

Por otra parte la fecha de siembra puede ser definida de manera de evitar las poblaciones de pulgones más altas, en las etapas iniciales del cultivo, cuando el cultivo puede ser más susceptible al virus (Knight y Thackray, 2007).

También la ubicación del cultivo puede ser importante en el posterior proceso de dispersión de virus dentro del mismo. La localización del cultivo en zonas con condiciones desfavorables para el desarrollo y/o sobrevivencia de los pulgones, así como en zonas distantes a los lugares de mayor abundancia del insecto es una práctica muy útil, particularmente en la ubicación de cultivos para producción de semilla (Altier y Maeso, 2005).

La presencia de otros cultivos en el entorno empleados como «barrera» puede disminuir la incidencia de los virus no persistentes. Si bien las tasas de aterrizaje de los pulgones no varían entre las parcelas protegidas y las no protegidas, la reducción de la tasa de infección en las parcelas protegidas se atribuye a que una proporción de los vectores pierden su carga infectiva en el cultivo barrera (no susceptible al virus y de gran porte) antes de llegar a las plantas susceptibles (Avilla *et al.*, 1996).

Por otra parte, un método efectivo y ambientalmente amigable para combatir las enfermedades virales ha sido la generación de cultivares resistentes particularmente para los virus no resistentes. La resistencia de las plantas a los pulgones, como a otros insectos, se alcanza mediante mecanismos que evitan la colonización (antixenosis), que impiden el crecimiento y reproducción de los mismos (antibiosis), o que estimulan características de la planta de forma que no se vea afectada por la alimentación del insecto (tolerancia). Estos mecanismos pueden presentarse por separado o juntos, en diferentes proporciones (Holtkamp y Clift, 1993).

De esta forma no solo se lograría que las plantas tengan una mejor respuesta frente al ataque de los pulgones, si no que al ser menos visitadas por éstos, disminuya el número de eventos de transmisión de virus y por ende que el avance de virus en el cultivo se vea enlentecido. Igualmente se deben considerar a los cultivares resistentes como una herramienta útil dentro de un plan de manejo integrado de plagas de forma de asegurar la durabilidad de esta medida de control frente a la posibilidad de que surjan biotipos de pulgones resistentes al cultivar obtenido por mejoramiento (Sunnucks *et al.*, 1997; Van Emden, 2007; Dogimont *et al.*, 2010).

BIBLIOGRAFÍA

- ALTIER, N.A.** 1996. Enfermedades de leguminosas forrajeras, diagnóstico epidemiología y control. En: Díaz, M. (ed). Manejo de enfermedades en cereales de invierno y pasturas. La Estanzuela. INIA. Serie técnica N° 74, pp 87-104.
- ALTIER, N.A.; MAESO, D.** 2005. La problemática de las enfermedades virales de trébol rojo en Uruguay. En: Bao, L.; Maeso, D.; Altier, N. (Eds) Enfermedades virales de trébol rojo en Uruguay: Avances de la investigación en el período 1994-2004. Montevideo, INIA. Serie Técnica N° 150, p. 1-10.
- ALZUGARAY, R.** 1991. Guía para el reconocimiento y manejo de insectos en pasturas. INIA, Uruguay. Boletín de Divulgación, N° 10. 19p.
- ALZUGARAY, R.; RIBEIRO, A.** 2000. Insectos en pasturas. En: Zerbino, M. S. y Ribeiro, A. (eds). Manejo de plagas en pasturas y cultivos. La Estanzuela. INIA. Serie Técnica N° 112, p. 13-30.
- AVILLA, C.; COLLAR, J.L.; DUQUE, M.; HERNÁIZ, P.; MARTÍN, B.; FERERES, A.** 1996. Cultivos barrera como método de control de virus no persistentes en pimiento. Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas 22: 301-307.
- BAO, L.** 2003. Monitoreo de poblaciones de áfidos en trébol rojo (*Trifolium pratense* L.) y su relación con la dispersión de enfermedades a virus. Trabajo Especial II. Universidad de la República. Trabajo para la obtención del título de la Licenciatura en Bioquímica. 48 p.
- BAO, L.; ARIAS, M.; CARBALLO, R.; MAESO, D.; ALTIER, N.** 2005. Dispersión de AMV y *Potyvirus* en cultivos de trébol rojo y su relación con áfidos capturados en trampas de agua. En: Bao, L.; Maeso, D.; Altier, N. (Eds) Enfermedades virales de trébol rojo en Uruguay: Avances de la investigación en el período 1994-2004. Montevideo, INIA. Serie Técnica N° 150, p. 39-58.
- BARNETT, O.W.; DIACHUN, S.** 1986. Virus diseases of clovers: Etiology and crop losses. En: Edwardson, J.R.; Christie, R.G. (eds). Viruses infecting forage legumes Vol. III, Monograph 14. Agricultural Experimental Station. University of Florida: Gainesville, pp 625-675.
- BARNETT, O.W.; GIBSON, P.B.** 1975. Effect of virus infection on flowering and seed production of the parental clones of Tilman white clover (*Trifolium repens*). Plant Disease Report 61: 203-207.

- BENTANCOURT, C.; SCATONI, I.; MORELLI, E.** 2009. Insectos del Uruguay. Universidad de la República Facultad de Agronomía-Facultad de Ciencias, Montevideo. 658p.
- BERGER, P.H.; ZEYEN, R.J.; GROTH, J.V.** 1987. Aphid retention of maize dwarf mosaic virus (*Potyvirus*): Epidemiological implications. *Annals of Applied Biology* 111: 337-344.
- BLACKMAN, R.L.; EASTOP V.F.** 1985. Aphids on the world's crops: An identification guide. John Wiley y Sons. Wiley-Interscience Publications. 466 p.
- CAMPBELL, C.L.** 1986. Quantifying clover yield losses due to virus diseases. En: Edwardson, J.R. y Christie, R.G. (eds). *Viruses infecting forage legumes Vol. III, Monograph 14.* Agricultural Experimental Station. University of Florida: Gainesville. p. 735-742.
- CARBALLO, R.** 2001. Algunos aspectos a considerar en el manejo de áfidos en la producción de papa para semilla. En: Aldabe, L.; Aldabe, R.; Borde, J.; Carballo, R.; Curbelo, L.; De los Santos, M.; Díaz, L.; Gómez Etchebarne, C.; Fernández, D.; Maeso, D.; Molinelli, C.; Proto, A.; Verdier, E.; Vilaró, F.; Zink, R. *Producción de semilla de papa en el Uruguay.* PREDEG. p. 41-52.
- CARRION, F.; BAO, L.; MAESO, D.; ALTIER, N.** 2005. Estudios de transmisión de AMV y *Potyvirus* por áfidos en condiciones controladas. En: Bao, L.; Maeso, D.; Altier, N. (Eds.) *Enfermedades virales de trébol rojo en Uruguay: Avances de la investigación en el período 1994-2004.* Montevideo, INIA. Serie Técnica N° 150, p. 59-65.
- COLLAR, J.L.; AVILLA, C.; DUQUE, M.; FERRERES, A.** 1997. Behavioral response and virus vector ability of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) probing on pepper plants treated with aphicides. *Journal of Economic Entomology* 90: 1628-1634.
- DOGIMONT, C.; ABDELHAFID, B.; CHOVELON, V.; BOISSOT, N.** 2010. Host plant resistance to aphids in cultivated crops: Genetic and molecular bases, and interactions with aphid populations. *Comptes Rendus Biologies.* CRASS3-2912; 8 p. (En prensa).
- FOX, J.E.; GULLEDGE, J.; ENGELHAUPT, E.; BUROW, M.E.; MCLACHLAN, J.A.** 2007. Pesticides reduce symbiotic efficiency of nitrogen-fixing rhizobia and host plants. *PNAS* 104(24): 10282-10287.
- HARRIS, K. F.** 1981. Arthropod and nematode vectors of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology* 19: 391-426.
- HOLMAN, J.** 1974. Los áfidos de Cuba. Instituto Cubano del libro, La Habana. Ed. Organismos. 304 p.
- HOLTKAMP, R.H.; CLIFT, A.D.** 1993. Establishment of three species of lucerne aphids on 24 cultivars of lucerne. *Aust. J. Agric. Res.* 44: 53-58.
- KATIS, N.I.; TSITSIPIS, M.S.; POWELL, G.** 2007. Transmission of plant viruses En: Van Emden, H.F.; Harrington, R. (eds) *Aphids as crop pests.* CAB International. p. 353-390.
- KNIGHT, J.D.; THACKRAY, D.** 2007. Decision support systems. En: Van Emden, H.F.; Harrington, R. (eds.) *Aphids as crop pests.* CAB International. p. 677-688.
- LAMP, W. O.; BERBERET, R.C.; HIGLEY, L.G.; BAIRD, C.R.** 2007. Handbook of forage and rangeland insects. Entomological Society of America. 180 p.
- MATHEWS, R.E.F.** 1991. *Plant virology.* 3ª Ed. Academic Press, Inc., San Diego, CA. 837 p.
- MINKS, A.K.; HARREWIJIN, P.** 1987. *Aphids, their biology, natural enemies and control.* Elsevier, Amsterdam. 700 p.
- NAULT, L.R.** 1997. Arthropod transmission of plant viruses. *Annals of the Entomological Society of America* 90: 521-541.
- NICKEL J.L.; SYLVESTER E.S.** 1959. Influence of feeding time, stylet penetration, and developmental instar on the toxic effect of the spotted alfalfa aphid. *Journal of Economic Entomology* 52: 249.
- POWELL, G.** 1991. Cell membrane punctures during epidermal penetrations by aphids: consequences for the transmission of two potyviruses. *Annals of Applied Biology.* 119: 313-321.
- RIBEIRO, A.** 2008. Caracterización de los biocontroladores de insectos plaga en sistemas de producción agrícola pastoriles del litoral oeste uruguayo. Proyecto PDT S/C/OP/32/07, Informe final. 50 p.

- SUNNUCKS, P.; DRIVER, F; BROWN, W.V.; CARVER, M.; HALES, D.F.; MILNE, W.M.** 1997. Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolli* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. Bulletin of Entomological Research 87: 425-436.
- TJALINGII, F.** 1985. Stylet penetration activities by aphids. Wageningen. 100 p.
- TJALINGII, W.F.** 2006. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. Journal of Experimental Botany 57(4): 739-745.
- VAN EMDEN, H.F.** 2007. Host- plant resistance. En: Van Emden, H.F.; Harrington, R. (eds.) Aphids as crop pests. CAB International. p. 447-468.
- VAN EMDEN, H.F.; HARRINGTON, R.** 2007. Aphids as crop pests. CAB International. 717 p.
- VEIGA, L.** 2001. Incidencia de enfermedades virales en trébol rojo y estudios sobre su transmisión por semilla en Uruguay. Trabajo Especial II. Universidad de la República. Trabajo para la obtención del título de la Licenciatura en Bioquímica. 31 p.
- ZEYEN, R.J.; BERGER, P.H.** 1990. Is the concept of short retention times for aphid-borne nonpersistent plant viruses sound? Phytopathology 80: 769-771.