

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**Descripción cuantitativa de una red trófica de tres niveles:
leguminosas-áfidos-parasitoides y entomopatógenos**

por

Horacio René Silva Fagúndez

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de *Magister*
en Ciencias Agrarias Opción Ciencias
Vegetales

PAYSANDÚ
URUGUAY
Noviembre, 2016

Tesis aprobada por Ing. Agr. MSc. PhD César Basso, Ing. Agr. MSc. PhD Enrique Castiglioni, Dra. Claudia López Lastra, Autor: Ing Agr. Horacio Silva; Director de tesis: Ing. Agr. Mag. Adela Ribeiro

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del tribunal: Dr. César Basso, Dr. Enrique Castiglioni, Dra. Claudia López Lastra y a la Directora de la tesis de maestría, Adela Ribeiro, por la lectura crítica y las sugerencias acertadas sobre el trabajo.

A Adela Ribeiro y Enrique Castiglioni, fuera del ámbito de esta tesis, por su paciente rol de formadores, y a su empeño firme y convencido de que se pueden sacar algunas peras del olmo.

A Silvana Abbate que colaboró intelectual, material y moralmente en la ejecución del trabajo.

A Claudia López Lastra y al personal del CEPAVE (especialmente Julieta y María Elena) que amablemente colaboraron en el entrenamiento y en la identificación de hongos entomopatógenos.

A Juan José Martínez y Antoni Ribes por la identificación primaria de parasitoides e hiperparasitoides.

A mis compañeros de la EEMAC: especialmente al Sr Noel García, por el trabajo comprometido y responsable en campo y laboratorio. A Edith Elliot, Agustina Armand Pilón, Pía Rosales, Ivanna Stoletniy y Cintia Palladino por el apoyo. A Cintya Perdomo, aracnóloga de cabecera.

A Iris Scatoni participante del Proyecto Bilateral de Fortalecimiento Institucional de la Facultad de Agronomía, UdelaR, y a AUCI (Uruguay)-MRECIC (Argentina), que financió mi pasantía en CEPAVE, La Plata. A Rosario Alzugaray y Leticia Bao, por la ayuda en el reconocimiento inicial de áfidos.

A Viviana Huguaburu por el apoyo instrumental para la identificación de hongos; a Federico Ernst que confeccionó los excelentes mapas que aún no se incluyeron. A Fernanda Gamba y Elisa Silvera por la ayuda y sugerencias en la impresión del trabajo. A Silvana Noëll y Ricardo Hladki por el aporte bibliográfico. A Mónica Cadenazzi, Oscar Bentancourt y Jorge Franco.

A mi familia: Andrea, Santiago, Cynara y Juliana, por la paciencia y el apoyo.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	VIII
SUMMARY.....	IX
<u>1. INTRODUCCIÓN.....</u>	1
1.1 EL SISTEMA AGRÍCOLA PASTORIL.....	1
<u>1.1.1 Las pasturas en el sistema.....</u>	2
<u>1.1.2 Manejo de plagas en el sistema pastoril.....</u>	2
1.2 LOS ÁFIDOS Y SUS AGENTES DE CONTROL.....	3
<u>1.2.1 Áfidos en pasturas.....</u>	3
<u>1.2.2 Parasitoides.....</u>	5
<u>1.2.3 Hiperparasitoides.....</u>	6
<u>1.2.4 Predadores.....</u>	7
<u>1.2.5 Hongos entomopatógenos.....</u>	7
1.3 REDES TRÓFICAS.....	9
<u>1.3.1 Definición y construcción de redes tróficas.....</u>	9
<u>1.3.2 Redes tróficas de áfidos.....</u>	10
<u>1.3.3 Redes tróficas, descripción de indicadores y fórmulas.....</u>	10
<u>1.3.4 Diagramas de flujo de predadores.....</u>	13

1.4 OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	13
2. <u>DESCRIPCIÓN CUANTITATIVA DE LA COMUNIDAD DE ÁFIDOS, PARASITOIDES Y PREDADORES EN ALFAFA Y TRÉBOL ROJO</u>	15
2.1 RESUMEN.....	15
2.2 SUMMARY.....	15
2.3 INTRODUCCIÓN.....	16
2.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
<u>2.4.1 Redes tróficas: parasitoides</u>	18
<u>2.4.2 Predadores</u>	19
<u>2.4.3 Análisis estadístico</u>	19
2.5 RESULTADOS.....	20
<u>2.5.1 Composición de la comunidad: áfidos</u>	20
<u>2.5.2 Parasitoides</u>	22
<u>2.5.3 Hiperparasitoides</u>	23
<u>2.5.4 Redes tróficas</u>	23
2.5.4.1 Índices de redes tróficas de parasitoides.....	26
<u>2.5.5 Predadores</u>	27
2.5.5.1 Flujo de predadores.....	31
2.6 DISCUSIÓN.....	34
<u>2.6.1 Áfidos</u>	34

<u>2.6.2 Parasitoides</u>	34
<u>2.6.3 Redes tróficas</u>	37
<u>2.6.4 Predadores</u>	39
2.7 CONCLUSIONES.....	42
2.8 BIBLIOGRAFÍA.....	44
3. <u>DESCRIPCIÓN CUANTITATIVA DE LA RELACIÓN DE ÁFIDOS Y HONGOS ENTOMOPATÓGENOS EN TRÉBOL ROJO Y ALFALFA</u>	59
3.1 RESUMEN.....	59
3.2 SUMMARY.....	59
3.3 INTRODUCCIÓN.....	60
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	61
<u>3.4.1 Muestreos</u>	61
<u>3.4.2 Comparación entre leguminosas</u>	62
<u>3.4.3 Redes tróficas de entomopatógenos</u>	62
<u>3.4.4 Análisis estadístico</u>	63
3.5 RESULTADOS.....	64
<u>3.5.1 Composición de la comunidad</u>	64
3.5.1.1 Número de especies.....	65
3.5.1.2 Abundancia de hongos.....	66
<u>3.5.2 Mortalidad de áfidos por hongos entomopatógenos</u>	68

<u>3.5.3 Redes tróficas de entomopatógenos</u>	69
<u>3.5.4 Proporciones en la cuarentena</u>	72
3.6 DISCUSIÓN.....	74
<u>3.6.1 Número de especies</u>	74
<u>3.6.2 Abundancia estacional</u>	74
<u>3.6.3 Redes tróficas</u>	77
<u>3.6.4 Proporción de especies obtenidas en la cuarentena</u>	78
3.7 CONCLUSIONES.....	79
3.8 BIBLIOGRAFÍA.....	80
<u>4. CONCLUSIÓN GENERAL</u>	87
<u>5. BIBLIOGRAFÍA</u>	89

RESUMEN

Muchos de los enemigos naturales que regulan de las poblaciones de áfidos en las leguminosas forrajeras son compartidos con el resto del sistema productivo. Las características de la red trófica que incluye a los áfidos de alfalfa y trébol rojo no han sido descritas hasta el momento. Se plantea la hipótesis que existen diferencias en el complejo de controladores naturales de áfidos en alfalfa y trébol rojo que pueden ser estimados a través del estudio de las características de la red trófica. El estudio se realizó en una parcela de trébol rojo y otra de alfalfa de tres hectáreas cada una. Semanalmente, se examinaron 30 tallos de seis parches de cada leguminosa. Se registró el número de áfidos discriminados por especie, los hongos entomopatógenos y el número total de áfidos momificados y especie emergida. La abundancia relativa de predadores se registró mediante 100 golpes de red entomológica. Se construyeron redes tróficas y se calcularon los índices cuantitativos de conectancia, densidad de links, equidad de interacciones, generalidad y vulnerabilidad para parasitoides y hongos. En ambas leguminosas se presentaron *Acyrtosiphon kondoi*, *Aphis craccivora* y *Acyrtosiphon pisum*. *Therioaphis trifolii* solo ocurrió en alfalfa y *Nearctaphis bakeri* únicamente en trébol rojo. El parasitismo fue menor a 10%, con mayor incidencia en invierno y primavera. *T. trifolii* y *N. bakeri* no fueron parasitados. El hiperparasitismo fue menor al 1%. Los predadores correspondieron a varias especies de Coccinellidae, heterópteros y arañas. Los hongos entomopatógenos ocurrieron mayormente en otoño e invierno. Tanto en alfalfa como en trébol rojo, la principal especie fue *Zoophthora radicans* (>75%), seguida por *Pandora neoaphidis* y *Entomophthora planchoniana*. Los índices cuantitativos de las redes tróficas mostraron leves diferencias en las redes de parasitoides y entomopatógenos en las leguminosas, pero la abundancia de presas y de hongos respectivamente, fue un factor determinante en la estructura. Aunque la alfalfa y el trébol rojo mostraron diferencias en distintos momentos y la abundancia y riqueza fue mayor en alfalfa, la disponibilidad de hospederos o presas determina fuertemente la interacción con los agentes de control y la estructura trófica, por lo que se necesitan nuevos estudios sobre la dinámica de áfidos en las dos leguminosas.

Palabras clave: alfalfa, trébol rojo, redes tróficas, control natural, Entomophthorales.

SUMMARY .

Quantitative description of a three level food web: legumes-aphid-parasitoids and pathogens.

Many of the natural enemies that regulate aphid populations in forage legumes are shared with the rest of the production system. The characteristics of the food web that includes alfalfa aphids and red clover have not been described. We hypothesize that there are differences in the complex of natural aphids in alfalfa and red clover that can be estimated through the study of the characteristics of the trophic networks. The study was carried out in alfalfa and red clover plots of three hectares. Weekly, 30 stems six patches of each legume were examined. The number of aphids discriminated by species, entomopathogenic fungi and the total number of mummified aphid species was recorded. The relative abundance of predators was recorded using 100 strokes of entomological sweep net. Trophic food webs were built and quantitative indices: connectance, density of links, equity interactions, generality and vulnerability to parasitoids and fungi were calculated. In both legumes *Acyrtosiphon kondoi*, *Acyrtosiphon pisum* and *Aphis craccivora* were presented. *Therioaphis trifolii* and *Nearctaphis bakeri* occurred in alfalfa and red clover respectively. Parasitism was less than 10%, with the highest incidence in winter and spring. *T. trifolii* and *N. bakeri* were not parasitized. Hyperparasitism was less than 1%. Predators were for several species of Coccinellidae, heterópteros and spiders. Entomopathogenic fungi occurred mostly in autumn and winter. Both alfalfa and red clover, the main species was *Zoophthora radicans* (> 75%), followed by *Pandora neoaphidis* and *Entomophthora planchoniana*. Quantitative indices of trophic networks showed slight differences in networks parasitoids and entomopathogenic in legumes, but the abundance of prey and fungi respectively, was a determining factor in the structure. Although alfalfa and red clover showed differences at different moments, and abundance and richness was higher in alfalfa, the availability of host or prey strongly determines the interaction with control agents and trophic structure, so further studies are needed the dynamics of aphids in both legumes.

Keywords: alfalfa, red clover, food webs, natural control, Entomophthorales

1. INTRODUCCIÓN

1.1 EL SISTEMA AGRÍCOLA PASTORIL

El uso del suelo con cultivos agrícolas se considera generalmente como una pérdida de diversidad y una simplificación del paisaje (Zhao et al., 2015) que tiene consecuencias negativas para la estructura y química del suelo, los microorganismos y la fauna (Matson et al., 1997). Sin embargo, un sistema agrícola puede contener diversos hábitats que podrían compensar las desventajas (Tscharntke et al., 2007), especialmente si los cultivos se manejan de forma racional, se rotan con pasturas y se siembran en áreas poco extensas con vegetación circundante (Benton et al., 2003; Hole et al., 2005; Gibson et al., 2007).

Las ventaja agronómica del uso de pasturas en rotación con cultivos agrícolas es la mayor productividad y sustentabilidad (Baethgen, 2003; Snapp et al., 2015). En el manejo de plagas, el rol que cumplen las pasturas naturales y sembradas mejora la supervivencia y reproducción de insectos benéficos en el agroecosistema y ayuda a mantener poblaciones alternativas de presas fluctuantes a niveles subeconómicos en los cultivos (van den Bosh et al., 1982). Pero además, existe un aporte de la heterogeneidad del paisaje que influye sobre la fauna (Langellotto y Denno 2004), haciendo que los sistemas agrícolas diversos que incluyen pasturas tengan más probabilidad de favorecer el control natural de las especies plaga a mayor escala (Gurr et al., 2003; Tscharntke et al., 2007; Frison et al., 2011).

La agricultura en Uruguay, en la última década del siglo XX, se realizó dentro de un sistema de rotación balanceado de cultivos y pasturas. Inicialmente, la rotación incluía el laboreo del suelo, luego la misma relación se mantuvo con laboreo reducido y en siembra directa (Ernst, 2004). El siglo XXI marcó un sesgo en la relación agricultura/pastura, con un desplazamiento hacia la fase agrícola, y en especial hacia una mayor área destinada a cultivos de verano, dentro de los cuales la soja es el cultivo dominante (MGAP-DIEA, 2014). Esta simplificación del paisaje desde la creación de la ley de uso y conservación de suelos (Ley 18564) (Uruguay, Poder Legislativo, 2009) ha comenzado a revertirse por la inclusión de mayores áreas pastoriles con coberturas (Hoffman et al., 2015).

1.1.1 Las pasturas en el sistema

Las pasturas con especies perennes que se incluyen en las rotaciones tienen con frecuencia un componente de la familia de las leguminosas. Dentro de ellas, la alfalfa (*Medicago sativa* L.), el trébol rojo (*Trifolium pratense* L.), el trébol blanco (*Trifolium repens* L.) y el lotus (*Lotus corniculatus* L., *Lotus tenuis* Waldest. & Kit., y *Lotus subbiflorus* Lag.) son las especies más frecuentes (Carámbula, 1977, 2005; Izaguirre y Beyhaut, 1998).

La alfalfa y el trébol rojo han sido dos de las especies más sembradas en Uruguay y la región como forrajeras (Delfino, 1991). El área de semilleros (semilla certificada) de alfalfa y trébol rojo en 2014-2015 fue de 664 ha y 972 ha, respectivamente; el área total con praderas y mejoramientos fue de 2 342 542 ha, 16% del área de pastoreo (MGAP-DIEA, 2014; INASE, 2015). Las áreas de pasturas en su conjunto ocuparán - según proyecciones de los planes de uso y suelo- al 2018, un 16% de la superficie agrícola (Hoffman et al., 2015).

En el conjunto de las leguminosas forrajeras, la alfalfa y el trébol rojo tienen un gran potencial como valor alimenticio para el ganado, pero además aportan a la reestructura del suelo (Dumont y Tallowin, 2011). La alfalfa en particular, se considera un cultivo herbáceo perenne de gran aporte de biomasa (Robertson y Hamilton, 2015) capaz de brindar un servicio ecológico importante a los sistemas agrícolas y el trébol rojo se encuentra entre las especies con más artrópodos asociados (Mortimer et al., 2006).

1.1.2 Manejo de plagas en el sistema pastoril

La diversidad en los agroecosistemas (cultivos, cobertura del suelo, malezas y vegetación nativa adyacente a los cultivos) es uno de los factores que se ha asociado con la estabilidad a largo plazo de las poblaciones de insectos presentes. Diversos estudios han sugerido que en esas situaciones existe una mayor diversidad de parasitoides, predadores y competidores que está disponible para disminuir el crecimiento potencial de la población de especies de plagas y que de esta forma se optimizan los procesos y el funcionamiento de los agroecosistemas (Altieri, 1984; Andow, 1991; Nicholls y Altieri, 1999; Ribeiro, 2004; McCann, 2000; Scherber et al., 2010).

La riqueza y la abundancia de insectos fitófagos en las pasturas son altas, sin embargo la ocurrencia de plagas es poco frecuente. La mayoría de los ataques más graves son causados por lagartas defoliadoras (Lepidoptera: Noctuidae), barrenadores de brotes (Lepidoptera: Tortricidae), míridos (Hemiptera: Miridae) y pulguillas (Collembola: Sminthuridae) (Alzugaray y Ribeiro, 2000).

En Uruguay, la potencialidad del servicio ecológico de las especies forrajeras en cuanto al aporte de agentes de control de plagas no ha sido estudiada completamente. Solo se cuenta con la información general de sus características y su posible utilidad (Alzugaray y Ribeiro, 2010), pero su contribución no ha sido cuantificada.

1.2 LOS ÁFIDOS Y SUS AGENTES DE CONTROL

1.2.1 Áfidos en pasturas

Los áfidos (Hemiptera: Aphidoidea) son útiles para estudiar el aporte de las leguminosas monoespecíficas al sistema agrícola pastoril, ya que éstas cuentan con varias especies de pulgones que las colonizan y una comunidad de parasitoides, predadores y entomopatógenos asociados (Bao, 2003; Alzugaray et al., 2010).

En Uruguay, las principales especies de áfidos que se encuentran en las leguminosas forrajeras son especies cosmopolitas: *Acyrtosiphon kondoi* Shinji; *Acyrtosiphon pisum* (Harris), *Therioaphis trifolii* (Monell), *Aphis craccivora* Koch, y *Nearctaphis bakeri* (Cowen) (Bao, 2010; Bentancourt y Scatoni, 2010).

Los áfidos pertenecen al orden Hemiptera, suborden Sternorrhyncha (Blackman y Eastop, 2007). Son insectos de tamaño pequeño (1,5-3,5 mm), de cuerpo blando y piriforme con aparato bucal picosuctor, el cual es introducido en la planta hasta los vasos del floema, de donde toman los nutrientes y agua (Srivastava, 1987). Tienen la cabeza con la frente proyectada hacia atrás, por lo que el clipeo queda en la región antero ventral. Las antenas constan de 4 a 6 segmentos y son delgadas y largas. El abdomen cuenta con 8 segmentos bien distinguibles; entre el quinto y sexto segmento de la región abdominal tienen un par de sifones de tamaño variable y de valor en la sistemática del grupo. También tienen una cauda

en el extremo del abdomen y en esa zona portan además una placa anal y una genital con pelos que también sirven para la clasificación taxonómica (Blackman y Eastop, 1985).

El ciclo de vida en las condiciones templadas es incompleto. Las generaciones ocurren sobre hospederos primarios o secundarios, sin la necesidad de alternar entre los mismos. En todos los casos las colonias están formadas por hembras partenogenéticas vivíparas. Estas colonias no necesitan producir huevos invernantes y si existen machos, no participan en la reproducción (Bentancourt y Scatoni, 2010).

La protección de los cultivos depende de la comprensión de la dinámica de las poblaciones. En este sentido, los áfidos se caracterizan por presentar oscilaciones muy marcadas debido a factores propios de la población (tamaño, fecundidad, mortalidad, migración) y a factores externos, independientes de la densidad, como las condiciones climáticas (especialmente la temperatura), lo que hace difícil la predicción de la dinámica de la población (Carter y Dixon, 1981; Kindlmann y Dixon, 2009). Esto dificulta el manejo general y también ha detenido el desarrollo de modelos de predicción más precisos (Carter et al., 1982; Carter, 1985; Skirvin et al., 1997a, 1997b;).

Los áfidos se presentan casi todos los años en las especies perennes y con cierta rapidez colonizan también cultivos anuales. Sus movimientos incluyen la migración a grandes distancias y la dispersión de ápteros y alados dentro del cultivo (Loxdale et al., 1993). La dispersión de los ápteros de planta a planta es limitada y la de los alados, sin intervención de corrientes de aire, se ha estimado en el entorno de los 20 m (Ward et al., 1998; Loxdale y Lushai, 1999). Los áfidos logran colonizar así los cultivos, formando parches de agregación (Irwin et al., 2007).

Los efectos sobre especies forrajeras incluyen el daño mecánico que lesiona el tejido de la planta y la inyección de toxinas y virus (Delfino, 1991). Las enfermedades transmitidas por los pulgones, como el virus del mosaico de la alfalfa (AMV) y Potyvirus (Garran y Gibbs, 1982; Bao et al., 2005) son responsables de la disminución de la vida productiva y la calidad de las pasturas. Además, la excreción de sustancias azucaradas se depositan sobre el follaje, disminuyendo el flujo de gases y sobre este sustrato se desarrollan hongos que afectan la calidad del forraje (Madhusudhan y Miles, 1998). La palatabilidad de las plantas atacadas por algunas especies de áfidos se reduce, provocando rechazo de los animales en pastoreo.

Las predicciones sobre cambio climático estiman que el aumento de temperatura invernal incrementará la sobrevivencia y los crecimientos de poblaciones tempranas en primavera (Fuhrer, 2003; Sherry et al; 2007; Brose et al., 2012), por lo que se espera que la importancia de los daños de pulgones, en cultivos y pasturas, aumente en un futuro próximo (Bale et al., 2002; Harrington et al., 2007; Dong et al., 2013).

1.2.2 Parasitoides

Los áfidos son parasitados por himenópteros de la subfamilia Aphiinae (Ichneumonoidea: Braconidae) y de la familia Aphelinidae (Chalcidoidea) (Powell, 1982; Starý, 1995). Varias especies de parasitoides de estas familias fueron introducidas en Argentina y Brasil en los años 80 y muchas se han instalado exitosamente en la región (Gassen, 1986; Botto et al., 1995; Salvadori y Salles, 2002).

Las avispas parasitoides son endoparasitoides solitarios koinobiontes. Los huevos son depositados dentro del hospedero y las larvas al eclosionar se alimentan de la hemolinfa y luego de los tejidos internos, matando al hospedero en el último estadio ninfal o como adulto (Polaszek, 1986)

Es frecuente que los parasitoides hallados en las pasturas se encuentren también en los cultivos utilizando en ese caso como hospederos, a pulgones de los cereales de invierno y verano (Pons et al., 2011; Silva et al., 2012, Lohaus et al., 2013). El paisaje circundante y la edad de las pasturas afectan a la abundancia de pulgones. A través de los hospederos y de los recursos se define el parasitismo y la actividad de los parasitoides (Zumoffen et al., 2012). En general, en los sistemas más diversos se espera mayores tasas de control atribuida a la actividad de parasitoides (Andow, 1991; Letourneau et al., 2012).

Aphidium ervi (Haliday) es el parasitoide predominante de pulgones en leguminosas forrajeras en Uruguay (Alzugaray et al., 2010) pero no figura en los registros previos de parasitoides de áfidos en el país (Parker et al., 1952; Bentancourt y Scatoni, 2001). Su presencia puede ser producto de las liberaciones realizadas por la empresa estatal EMBRAPA en el sur de Brasil, en los años 1980 (Salvadori y Salles, 2002). Debido a su amplio rango de hospederos (Starý, 1995) se ha desplazado hacia el sur, hasta establecerse y predominar en el litoral de Uruguay, en un período de 25 años (Alzugaray et al., 2010).

Aphidium colemani (Viereck) es la especie de parasitoide más frecuente en gramíneas, y la segunda en importancia en leguminosas, según los estudios realizados anteriormente en la zona de Paysandú (Alzugaray et al., 2010; Silva et al., 2012). Es una especie polífaga, frecuente en diversos cultivos en los que se presentan colonias de pulgones. Según Bentancourt y Scatoni (2001), los adultos se alimentan de néctar, exudaciones de hojas y de la mielecilla de los pulgones y suelen estar presentes y activos todo el año, pero con períodos de escasez en verano.

1.2.3 Hiperparasitoides

Los hiperparasitoides constituyen un nivel trófico superior a los parasitoides en los ecosistemas. Los asociados a Braconidae y Aphelinidae, son micro himenópteros que toman como hospederos a los parasitoides primarios (Buitenhuis, 2004).

Aunque la actividad de los hiperparasitoides disminuye el control natural porque aumenta la densidad del herbívoro en el corto plazo, hay indicios que su inclusión le da más estabilidad a las relaciones y atenúa las oscilaciones de la relación herbívoro-parasitoide (Beddington y Hammond, 1977, Luck et al., 1981). Los efectos de los hiperparasitoides no solo se restringen al ataque, sino que también inducen cambios en el comportamiento de los parasitoides primarios. Las hembras de los parasitoides pueden abandonar las zonas del terreno donde detectan actividad de hiperparasitoides (Höller et al., 1993) y algunas especies de pulgones incrementan su reproducción cuando los mismos están presentes (van Veen, et al., 2001).

Los hiperparasitoides se pueden clasificar en hiperparasitoides verdaderos e hiperparasitoides de momias. Los primeros son los que atacan al áfido recientemente parasitado. Son endoparasitoides, al menos en sus etapas iniciales de desarrollo, que toman como hospedero a larva del hospedero primario (Kanuck y Sullivan, 1992). Entre los hiperparasitoides verdaderos se encuentra en Uruguay *Phaenoglyphis villosa* (Hartig) (Hymenoptera: Figitidae) (Alzugaray et al., 2010). Los hiperparasitoides de momias son ectoparasitoides que atacan el áfido en un estado más avanzado del desarrollo del parasitoide primario, cuando el áfido ya se encuentra muerto (Kanuck y Sullivan, 1992). En Uruguay se han encontrado: *Dendrocercus aphidum* (Rondani) (Hymenoptera: Magaspididae),

Dendrocerus carpenteri (Curtis) (Hymenoptera: Megaspilidae), *Asaphes* sp. Walker (Hymenoptera: Pteromalidae), *Pachyneuron aphidum* Bouche (Hymenoptera: Pteromalidae), y *Syrphophagus* sp. Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae) (Alzugaray et al., 2010).

1.2.4 Predadores

Diversos predadores generalistas atacan a los áfidos de las leguminosas forrajeras. Entre ellos, representantes de las familias Coccinellidae (Coleoptera), Lygaeidae (subfamilia Geocorinae), Nabidae, Anthocoridae (Hemiptera), Syrphidaedae (Diptera), Chrysopidae (Neuroptera) y diversas especies de arañas (Bentancourt y Scatoni, 2001; Zumoffen et al., 2010).

Según algunos autores, tanto los predadores como los parasitoides pueden tener efectos sobre los áfidos al inicio de cada ciclo de la plaga, cuando las colonias no están muy desarrolladas, sin embargo, no suelen ser eficaces para controlar las poblaciones de áfidos cuando el ciclo avanza (Kindlmann y Dixon, 2009).

La relación de los predadores con sus presas está determinada por muchos factores, entre ellos, el tamaño de la presa es de los más importantes (Cohen et al., 1993b; Brown et al., 2004). En el caso de los áfidos, al tratarse de presas pequeñas, o muy pequeñas en el estado inmaduro, son fuente de alimento de muchos predadores que no necesitan un gran tamaño para dominarlas y consumirlas (Memmott, 2000), por lo que varias especies de arañas e insectos pueden convertirse en reguladores de sus poblaciones (Völkl et al., 2007). La diversidad vegetal del paisaje ha demostrado tener un efecto positivo sobre la actividad de varias especies de predadores de áfidos (Wratten y van Emden, 1995; Sunderland y Samu, 2000).

1.2.5 Hongos entomopatógenos

Los hongos entomopatógenos son importantes agentes de control de numerosas plagas (Carruthers y Hural, 1990). La identificación y caracterización de la comunidad microbiana es indispensable para determinar su rol en el control natural y el potencial uso de la misma en procesos agronómicos, industriales o biotecnológicos (Burges, 1998; Butt et al., 2001; Meyling y Eilenberg, 2007).

En las especies de áfidos que se desarrollan en cultivos y pasturas, en varias regiones del mundo han sido detectadas epizootias importantes causadas por hongos entomopatógenos (Hall et al., 1979; Milner et al., 1980; Sewify, 2000; Sánchez et al., 2001, 2002). Estas infecciones cumplen un rol en el control natural de las poblaciones de áfidos y han permitido la identificación de posibles agentes para el control biológico y la definición de medidas agronómicas que tiendan a su conservación. Los áfidos pueden ser infectados por hongos de los órdenes Hypocreales (como *Lecanicillium lecanii* R. Zare y W. Gams) o Entomophthorales (Roy et al., 2006; Moubasher et al., 2010).

Los hongos más frecuentes asociados a áfidos se encuentran en el orden Entomophthorales (subdivision: Zygomycotina) (Dean y Wilding, 1973; Feng et al., 1991). Este grupo es también el más común en las condiciones producción de Uruguay. Alzugaray et al. (2010) encontraron, durante otoño e invierno, epizootias importantes en áfidos de leguminosas forrajeras causadas por el hongo *Pandora neoaphidis* (Remaudière y Hennebert) Humber (Entomophthoromycotina: Entomophthorales).

El ciclo de los hongos entomopatógenos está asociado al de sus hospederos, especialmente en aquellas especies que presentan menor rango de estos. Los conidios son los encargados de propagar las infecciones durante los períodos favorables y las esporas de resistencia, que son estructuras de paredes más gruesas, les permiten atravesar períodos relativamente largos de condiciones poco favorables, comunes en los climas templados. En algunos casos, la sobrevivencia invernal sucede por medio de cuerpos hifales en hospederos muertos o individuos infectados, a través de un enlentecimiento general del ciclo de infección (Eilenberg et al., 2013).

La infección ocurre en un periodo relativamente corto cuando se dan las condiciones para el desarrollo de entomopatógenos. *P. neoaphidis* necesita de 4 días para matar al hospedero y éste permanece vivo hasta el momento previo a la esporulación. En los días anteriores a la muerte los individuos infectados pueden reducir su tasa reproductiva (Baverstock et al., 2006; Roy et al., 2006) y muchas veces sufren cambios en el comportamiento, tornándose más móviles y cambiando su lugar de alimentación hacia zonas más bajas del follaje (Fuentes-Contreras et al., 1998)

Los hongos pueden interactuar con otros gremios que ejercen control sobre áfidos. Se ha encontrado que la actividad de parasitoides del género *Aphidius* y de algunos coccinélidos se ve disminuida cuando las poblaciones de hospederos están infectadas por hongos determinando una competición entre gremios (Furlong y Pell, 1996; Pell, et al., 1997), pero también se han detectado efectos positivos de los predadores sobre la eficacia de hongos y su diseminación (Pell y Vandenberg, 2002).

1.3 REDES TRÓFICAS

1.3.1 Definición y construcción de redes tróficas

Los componentes de una comunidad están conectados por sus interacciones ecológicas. Las fuerzas que dan forma la estructura de la comunidad se han clasificado por las interacciones dominantes. Se definen como fuerzas “bottom up”, cuando el sistema está regulado por las fuentes y “top-down” cuando los niveles tróficos superiores controlan la estructura. Sin embargo, muchas veces las interacciones son más complejas y variables en el tiempo.

Las redes tróficas describen las relaciones de consumo entre los taxones de una comunidad (Bersier et al., 2002) y ofrecen una descripción precisa de la estructura de esa comunidad. Esto permite comprender la dinámica de poblaciones de las especies que interactúan y las consecuencias de estas interacciones sobre los procesos de los ecosistemas, como la productividad y el flujo de nutrientes. A su vez, las variaciones estacionales en la abundancia de cualquier invertebrado suelen ser marcadas y las redes tróficas construidas en distintos momentos son útiles para reflejar los cambios en el tiempo (Woodward et al., 2005). La construcción de redes tróficas se ha realizado originalmente en base a registros cualitativos (presencia/ausencia) y sus relaciones (predación, parasitismo). En este caso, se hace referencia a las relaciones tróficas, sin indicar el peso relativo de las mismas. Sin embargo, la información puede ser cuantificada para aumentar su utilidad. Las redes que incluyen elementos cuantitativos proveen además herramientas para generar hipótesis sobre los procesos que la estructuran (van Veen, et al., 2008). La cuantificación implica una mayor resolución taxonómica de los componentes (se define qué especies participan), de la abundancia (número de individuos presentes) y la medición del peso relativo

de las relaciones (proporción de individuos por especie que sí participan en las relaciones) (Cohen et al., 1993a; Benke y Wallace, 1997; Schmid-Araya et al., 2002a, b; Cohen et al., 2003).

1.3.2 Redes tróficas de áfidos

Las redes tróficas de áfidos han sido estudiadas en varias partes del mundo, especialmente las relacionadas a cultivos de invierno (Lohaus et al., 2013, Gagic et al., 2011). En base a esos resultados se ha determinado que puede haber efectos de pérdida de estabilidad de la red al disminuirse las relaciones entre los componentes de la comunidad y que eso está relacionado con el arreglo espacial de los sistemas productivos y la composición y heterogeneidad de los mismos (Müller y Godfray, 1998; Gagic et al., 2011).

La descripción de la estructura de las redes tróficas permite entender el servicio ecológico potencial que una base forrajera le puede brindar al sistema productivo y predecir posibles impactos ante cualquier cambio (Fabian et al., 2013). En Uruguay no se han realizado registros cuantificados de las redes tróficas relacionadas a áfidos en leguminosas monoespecíficas y es de interés conocer la composición y estructura de las relaciones, para comparar las leguminosas entre ellas y estimar el posible rol que cumplen en la dinámica de poblaciones de insectos al integrarse al resto del sistema.

1.3.3 Redes tróficas. descripción de indicadores y fórmulas

Los descriptores de las redes tróficas cuantitativas son los mismos que los calculados en las redes cualitativas. En la variante cuantitativa desarrollada por Bersier et al. (2002), se estiman los indicadores a partir de la consideración de la entropía, derivada de las ecuaciones de Shannon (1948) designada como H . En estas ecuaciones, para un número dado de eventos, H logra su máximo cuando todas los eventos ocurren en igual proporción (Bersier et al., 2002), es decir que los desbalances en las relaciones afectan el resultado de los valores de los indicadores de la red trófica. Para el cálculo se forma una matriz con los predadores (j) en las columnas y las presas (i) en las filas. En la intersección se expresa la relación entre ellas.

El flujo desde un taxón dado (k) está representado por:

$$H_{(N,k)} = \sum_{i=1}^S b_{ik}/b_{.k} \log_2 b_{ik}/b_{.k}$$

Y el ingreso de diversidad hacia un taxón (k) se calcula por la fórmula

$$H_{(P,k)} = - \sum_{j=1}^S b_{kj}/b_{.k} \log_2 b_{kj}/b_{.k}$$

A partir de estos valores se estima el número equivalente de presas y predadores que es utilizado para determinar los indicadores cuantitativos.

$$n_{P,k} = \begin{cases} 2^{H_{P,k}} & \text{si } b_{.k} > 0 \\ 0 & \text{si } b_{.k} = 0 \end{cases} \quad n_{N,k} = \begin{cases} 2^{H_{N,k}} & \text{si } b_{.k} > 0 \\ 0 & \text{si } b_{.k} = 0 \end{cases}$$

$\eta_{N,k}$ el número equivalente diversidad que ingresa; $\eta_{P,k}$ el número equivalente de diversidad que egresa.

Los indicadores más frecuentes son Conectancia, Generalidad, Vulnerabilidad, Equidad de interacciones y Densidad de links (Tylianakis et al., 2007; Lohaus et al., 2013).

La Generalidad es el número de presas por predador (expresado en taxones). La fórmula para el cálculo de la Generalidad cuantitativa y ponderada (tiene en cuenta el peso de las relaciones) es:

$$Gq = \sum_{k=1}^S b_{.k}/b_{..} n_{N,k}$$

Donde S es el total de consumidores, $b_{.k}$ es el total de presas atacadas por un predador k , y $b_{..}$ es el flujo total de presas. La Generalidad se incrementa cuando aumenta el número de especies atacadas por predador (k) y cuando el número de individuos consumidos por más de una especie de predador es alto en el conjunto de presas posibles (Lohaus et al., 2013).

La Vulnerabilidad es el número promedio de predadores por presa.

$$Vq = \sum_{K=1}^S b_{k.}/b_{..} n_{P,k}$$

Donde S es el total de presas, $b_{k.}$ es el total de predadores atacando a una presa k , $b_{..}$ es el total de flujo hacia los predadores y $\eta_{P,k}$ el número equivalente de diversidad que egresa. La Vulnerabilidad aumenta cuando varias especies de predadores atacan a una

misma presa (k) y cuando una alta proporción de individuos del total de consumidores se alimentan de una misma especie.

La Densidad de links es la cantidad de relaciones tróficas por taxón. La versión cuantitativa se expresa por la fórmula:

$$LD_q = 1/2 \left(\sum_{k=1}^S bk./b..n_{P,k} + \sum_{k=1}^S b.k/b..n_{N,k} \right)$$

La Conectancia es la densidad de links lograda en relación al número total de relaciones posibles de los miembros involucrados en la red trófica (LD/S^2) (o $LD/S_N \times S_P$ si es una red de presas y predadores, sin canibalismo)

La Equidad de interacciones es cuán homogéneos son los vínculos en la red y está representada por

$$IE = \frac{\sum p_i \log_2(p_i)}{\log_2 N}$$

Donde p_i es la proporción de una relación en particular (i), en el total de las relaciones consumidor-presa (N).

Estos índices permiten analizar el control natural teniendo en cuenta la estructura de la comunidad y no la riqueza y abundancia solamente (Bukovinszky et al., 2008; Gagic et al., 2012). Aunque la composición de una comunidad sea constante, la estructura y la frecuencia de los vínculos puede variar, determinando cambios en el funcionamiento del ecosistema (Tylianakis et al., 2007). Como los cambios son poco predecibles, es necesario medirlos para tener una aproximación inicial de la estructura de una comunidad. Las redes tróficas con mayor conectancia, homogéneas en sus relaciones y con mayor número de links tendrían ventajas, como la mayor estabilidad y resiliencia (Bukovinszky et al., 2008). Por ejemplo, en ciertas condiciones, la mayor vulnerabilidad en una estructura (más predadores por especie de fitófago) puede lograr un mejor control natural de una especie plaga en particular y aumentar los rendimientos de un cultivo anual (Cardinale et al., 2003).

1.3.4 Diagramas de flujo de predadores

A partir de las mismas matrices que se utilizan en el cálculo de indicadores de la red trófica se pueden calcular diagramas que representen la importancia relativa de las especies de presas en cuanto al *pool* de predadores o parasitoides. Este indicador puede ser calculado siempre que dos especies de presas compartan predadores (Bersier et al., 2002). En el caso de los áfidos que atacan alfalfa y trébol rojo, con especies de predadores y parasitoides que se encuentran en ambos cultivos y se comparten, es posible comparar ambas pasturas en base a los valores observados en cada una. El indicador es la fracción de los enemigos naturales que atacan a una especie de áfido y pueden servirse también de una segunda especie de áfido. Se expresa como una medida de probabilidad (d_{ij}). Este proceso determina qué importancia tiene la presencia de la especie de hospedero i sobre la especie de hospedero j (Müller et al., 1999). En la representación gráfica, los pares de *links* entre especies muestran la asimetría en las relaciones a través del grosor de las conexiones. La fórmula utilizada para calcular la importancia relativa de las especies de áfidos en el conjunto de predadores es:

$$d_{ij} = \sum_k [\alpha_{ik} / \sum_l \alpha_{il} * \alpha_{ik} / \sum_m \alpha_{mk}]$$

Donde α_{ik} es el total de relaciones entre el hospedero i y el predador k , α_{il} es el total de predadores relacionado a la especie de hospedero i , y α_{mk} representa al total de predadores relacionados al total de hospederos. Según Ahmead et al. (2011), la representación gráfica de d_{ij} indicará la frecuencia e intensidad de las relaciones entre hospederos (número y grosor de los *links*), el efecto de la presencia de un hospedero sobre otro (diferencia en el ancho de los conectores) y la independencia de un hospedero del resto de los integrantes de la red (área oscura dentro de cada vértice). Este valor es también un indicador del potencial de competición aparente ya que vincula las presas entre sí a través de los enemigos naturales.

1.4 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Bajo la hipótesis de que existen diferencias en el servicio ecológico potencial que ofrecen dos especies de leguminosas usadas frecuentemente en el sistema productivo

(alfalfa y trébol rojo) el objetivo de este trabajo fue la descripción cuantitativa de las comunidades de enemigos naturales relacionada a áfidos en alfalfa y trébol rojo. El estudio busca detectar la posibilidad de que el servicio ecológico de dos leguminosas forrajeras monoespecíficas pueda ser suficientemente dispar como para justificar la ventaja de la inclusión de una de las dos leguminosas. Objetivos específicos: Relevar las especies de áfidos que se hacen presentes en 1 año y medio de trabajo coincidiendo con el ciclo de mayor productividad de las leguminosas. Determinar qué agentes de control están relacionados a ellas (predadores, parasitoides, hongos entomopatógenos). Realizar la descripción mediante la construcción de redes tróficas cuantitativas de agentes de control y áfidos y compararlas a partir de los índices que describen la estructura de estas redes.

El trabajo de tesis final de la Maestría de Ciencias Agrarias incluye dos artículos para ser presentados en Agrociencia Uruguay.

2. DESCRIPCIÓN CUANTITATIVA DE LA COMUNIDAD DE ÁFIDOS, PARASITOIDES Y PREDADORES EN ALFAFA Y TRÉBOL ROJO

Silva Horacio, Ribeiro Adela.

Departamento de Protección Vegetal, Estación Experimental "Dr.Mario A. Cassinoni", Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Ruta 3 km 363. Correo electrónico: hsilva@fagro.edu.uy

2.1 RESUMEN

Los áfidos que atacan alfalfa y el trébol rojo en las rotaciones agrícola-pastoriles estructuran una comunidad que interactúa con el resto del sistema productivo. La posibilidad de que la especie de leguminosa afectara la estructura trófica y el servicio ecológico potencial fue estimada a través de la descripción de la abundancia y riqueza de parasitoides, y de los índices descriptores de la red trófica relacionada a áfidos. Se describió además la dinámica de predadores y la distribución proporcional entre las especies de áfidos. Ambas leguminosas fueron reservorio de agentes de control y mostraron variaciones estacionales muy marcadas. En alfalfa hubo más abundancia y riqueza y estructuras tróficas más complejas en distintos momentos, pero se detectaron efectos e interacciones de la abundancia de áfidos sobre los descriptores de la red trófica, por lo que las diferencias atribuidas a la leguminosa únicamente no son concluyentes. Aunque hay indicios de que la red trófica no se estructura de igual forma entre leguminosas, la comunidad relacionada a áfidos se mostró muy variable en el tiempo y dependiente de la abundancia de recursos, por lo que son necesarios nuevos estudios en un marco más amplio para confirmar los efectos de la especie de leguminosa.

2.2 SUMMARY

Alfalfa and red clover are two of the most commonly used forages in pastoral and agricultural rotations; both being considered as a contribution to the biodiversity of the system. Both legumes are attacked by several species of aphids that are associated with a set of control agents. The service that the legumes can perform was compared through the description of the food web related to aphids, abundance and richness of parasitoids. Predators dynamics and abundance distribution between aphid species were described. Differences between pastures throughout the seasons were observed. Both pastures shared three species of

aphids and each one had an aphid species that was not shared. Three parasitoid species were found, with dominance of *A. ervi* (84,8%). In alfalfa there are more species of parasitoids on average in some periods and more wealth and abundance of predators throughout the year. Indices of parasitoid food webs showed differences between pastures, but always interacting with the abundance of aphids. Parasitism was low and did not correspond to the increased complexity of the food web. Aphids on alfalfa maintain a more diverse and balanced structure among species and that could be explained by the higher abundance and richness of predators throughout the year. Although alfalfa showed advantages in contributing to biodiversity of control agents, both pastures are reservoir of beneficial fauna.

2.3 INTRODUCCIÓN

Los sistemas productivos con rotaciones de cultivos y pasturas obtienen diversos servicios ecológicos de la fase pastoril. Uno de ellos es el menor riesgo de surgimiento de especies plaga, debido al incremento de la densidad y variedad de organismos benéficos (Altieri y Letorneau, 1982; Farber et al., 2002). En estas áreas, los agentes de control encuentran presas alternativas y fuentes de nutrientes que no hallan en las áreas agrícolas (Alhmedi et al., 2007, 2009). Las pasturas incluidas en una rotación representan situaciones más estables en el tiempo donde las plagas y los enemigos naturales interactúan (Pimentel y Wheeler, 1973; Núñez, 2002), aportando una mayor diversidad de biocontroladores generalistas y especialistas (Borer et al., 2012).

Los áfidos (Hemiptera: Aphidoidea) son insectos frecuentes en los cultivos agrícolas y plantas silvestres (Blackman y Eastop, 1985; Bentancourt y Scatoni, 2010). Aproximadamente unas 100 especies causan daños en la producción de fibras y alimentos (Blackman y Eastop, 2007). Producen daños directos a las plantas forrajeras a través de la alimentación (Quisenberry y Ni, 2007), la transmisión de enfermedades y la disminución de la calidad forrajera (Katis et al., 2007).

Los áfidos están asociados a predadores y parasitoides en las distintas bases forrajeras que ocupan (Summers, 1998; Núñez, 2002), y a través de ellos también influyen sobre el resto de los componentes vegetales del sistema productivo (Pons et al., 2005). Las relaciones que se concretan en estas áreas más estables, aumentan la diversidad y se

consideran positivas cuando aportan controladores eficientes y complementariedad en el control de plagas (Letourneau et al., 2009; Northfield et al., 2010), aunque también pueden tener efectos negativos como una funcionalidad redundante o la predación entre gremios (Casula et al., 2006).

El manejo de los áfidos puede mejorarse al conocer las asociaciones con sus enemigos naturales, especialmente a través de estrategias de conservación. Las redes tróficas formadas por áfidos, parasitoides e hiperparasitoides pueden ser descritas de forma cuantitativa y son una herramienta para comparar las relaciones tróficas (Mommott et al., 1994) y a través de ellas se puede inferir la funcionalidad de la base vegetal en los sistemas (Cohen et al., 1990). Aunque el aporte de las especies forrajeras al control natural ha sido estudiado en otros países (Starý, 1978; Zumoffen et al., 2010; Pons et al., 2011), en el sistema productivo de Uruguay no ha sido aún comparado a través de las relaciones tróficas que se establecen, buscando detectar diferencias entre especies forrajeras.

En este estudio se analiza la estructura de la red trófica de áfidos, parasitoides e hiperparasitoides de forma cuantitativa, y el flujo de predadores en dos especies forrajeras diferentes. Se presenta un escenario con alfalfa y trébol rojo, dos leguminosas forrajeras comunes en los sistemas agrícola pastoriles. Se evaluó la hipótesis de que las distintas especies forrajeras, en estado puro, pueden aportar de forma diferente a la biodiversidad de enemigos naturales a través del tiempo.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos se realizaron en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni”, en dos pasturas de alfalfa y trébol rojo, de tres hectáreas cada una. En cada pastura se definieron seis parches, separados 50 m entre sí. La densidad de población de cada especie de áfido por parche se estimó mediante muestreos extractivos. Se cortaron 30 tallos por semana de cada parche y en laboratorio se contaron los áfidos de cada especie. Se identificaron con las claves de Blackman y Eastop (1985, 2006) y de Taylor et al. (1981). También se contaron la momias por tallo, que se acondicionaron en tubos de vidrio de 5 cm de alto por 1 cm de diámetro, tapados con algodón. Los recipientes se mantuvieron a $24\pm 2^{\circ}\text{C}$ hasta la emergencia de parasitoides o hiperparasitoides. Los parasitoides se identificaron

utilizando las claves de Starý (1995) y Rakhshani et al. (2012). *Aphidium colemani* fue tratada en sentido amplio (como grupo), ya que puede incluir a más de una especie (*A. colemani*, *A. platensis*, P. Starý com. pers.) y son necesarias determinaciones moleculares para confirmar la identidad (Tomanovič et al., 2014). Para los hiperparasitoides se utilizaron claves y descripciones de Pteromalidae (Gibson y Vikberg, 1998; Gibson 2001), Encyrtidae (Japoshvili, 2007), Megaspilidae (Fergusson, 1980) y generales de hiperparasitoides hallados en Aphidoidea (Mertins, 1985; Suay et al., 1998). Además, fueron comparados con ejemplares previamente determinados por el Dr. Juan José Martínez (Museo Bernardino Rivadavia-Argentina) y Antoni Ribes (Himenopters du Ponent Lleida-España).

Las pasturas requirieron 5 cortes de mantenimiento. Estos cortes se realizaron al inicio de cada estación y coincidiendo con períodos en que no hubiera altas poblaciones de áfidos (esto no pudo ser cumplido en el último corte de trébol rojo), dejando un remanente de 10 cm de altura. Los muestreos se retomaron dos semanas después del corte o cuando la pastura superara los 20 cm de altura.

2.4.1 Redes tróficas: parasitoides

La abundancia de áfidos, parasitoides o hiperparasitoides, por especie, en el conjunto de tallos evaluados, fue transformada a densidad por metro cuadrado para tener una referencia espacial similar. Para estimar la densidad de tallos por fecha de muestreo se cortaron 12 cuadrados de 40 x 40 cm en cada pastura.

Para describir las relaciones en cada pastura se construyeron redes tróficas cuantitativas de las especies encontradas. A partir de estas redes se evaluaron de forma estacional (promediando por semana de muestreo) los índices cuantitativos de Conectancia (Densidad de links sobre especie), Generalidad (número de especies de presas por especie de predador), Densidad de links (Vínculos dentro de la red), Equidad de interacciones (homogeneidad de los vínculos establecidos), Vulnerabilidad (número de especies de predador por especie de áfidos), según las descripciones teóricas de Shannon (1948) y las fórmulas propuestas por Bersier et al., (2002). Los índices se calcularon semanalmente para cada parche, si había al menos una momia presente. Se utilizó el paquete “bipartite” de R

para el cálculo de los índices con la opción `empty.web=False`, para indicar que las especies que no tienen vínculo en ese momento, también deben computarse.

2.4.2 Predadores

Los predadores fueron recolectados mediante muestreos con red entomológica ($\Phi=30$ cm). Se realizaron 25 golpes en el área adyacente a los 4 parches centrales, totalizando 100 golpes en cada pastura por semana. En laboratorio se contabilizó el número de individuos por especie de predador. Se utilizaron diferentes claves y descripciones para la identificación primaria de las especies de Hemiptera (Cornelis y Coscarón, 2013; Rengifo-Correa y González, 2011; Dellapé, 2014), Coleoptera (Gordon y Canepari, 2008; González, 2010; González, 2013), Neuroptera (Adams y Penny, 1985; Haramboure et al., 2014), Diptera (Thompson, 1999; Marinoni et al., 2007). Las arañas se contabilizaron en conjunto tomando en cuenta los miembros de las familias Thomisidae, Araneidae, Oxyopidae y Salticidae.

Los resultados de los conteos se asignaron a matrices de presas y predadores. Los predadores se distribuyeron proporcionalmente a las presas presentes en la semana. Este procedimiento fue elegido por la dificultad de asignar un flujo de presas determinado a los predadores generalistas (Rott y Godfray, 2000; Hirao y Murakami, 2008). Se graficó el indicador d_{ij} para mostrar la distribución de predadores entre las especies de áfidos presentes (Müller et al., 1999). Estas gráficas se construyeron con el promedio los registros semanales para calcular posteriormente el índice de la estación. Para visualizar gráficamente diferencias entre estaciones, se multiplicó el índice d_{ij} por la abundancia de predadores del periodo.

2.4.3 Análisis estadístico

El número de especies presentes y la abundancia se analizaron con modelos lineales mixtos. Se transformaron las variables de conteo a $(\log x+1)$ para compensar la falta de normalidad de los residuos cuando fue necesario. Se analizó el efecto de la especie de pastura como efecto fijo y la semana y el parche como efecto aleatorio.

Se analizaron los índices obtenidos en la red trófica cuantitativa para comparar la red trófica de las pasturas (Banašek-Richter et al., 2004, 2009; Tylianakis et al., 2007). Debido a la interacción de la estación del año sobre las variables estudiadas, se ajustaron modelos

lineales mixtos para cada estación por separado. Se incluyeron dos predictores, en orden: la abundancia de áfidos y tipo de pastura. El modelo incluyó como efecto aleatorio la “semana” de muestreo y el “parche”. El porcentaje de parasitismo fue analizado de forma similar, con la pastura como efecto fijo y los efectos aleatorios ya mencionados, pero se utilizó un modelo mixto lineal generalizado, con la distribución binomial como función de enlace. El análisis se realizó con el paquete “lme4” de R y los datos de p-valor se obtuvieron del paquete “lmerTest”.

2.5 RESULTADOS

2.5.1 Composición de la comunidad: áfidos

En 49 fechas de muestreo en trébol rojo y 53 en alfalfa, se contabilizaron 22063 y 15219 individuos, respectivamente. Los áfidos estuvieron presentes todo el año, pero con distinta riqueza y abundancia de las especies en las diferentes las estaciones (Cuadro 1).

Se hallaron cinco especies de áfidos en las leguminosas: *Acyrtosiphon kondoi* Shinji, *Acyrtosiphon pisum* Harris y *Aphis craccivora* Koch, en alfalfa y trébol rojo, *Therioaphis trifolii maculata* (Buckton)- que ocurrió solo excepcionalmente en trébol rojo- y *Nearctaphis bakeri* (Cowen) -solo excepcionalmente hallado en alfalfa.

En trébol rojo, en verano hubo mayor densidad de áfidos totales que en alfafa (2012: $F_{1,57}= 10,52$; $p=0,0018$; 2013: $F_{1,41}=6,73$; $p=0,013$), pero en las demás estaciones mantuvo menos individuos totales y por especie, excepto en el caso de *N. bakeri*.

Cuadro 1. Número promedio de áfidos por especie, por metro cuadrado y por estación en alfalfa y trébol rojo

Estación	Legumi- nosa (N)	Especie de áfido				
		<i>A.kondoi</i>	<i>A.pisum</i>	<i>A.craccivora</i>	<i>T.trifolii</i>	<i>N.bakeri</i>
Primave- ra 2011	Alfalfa (72)	20,3 ±7,3	48,6 ±12,3	123,6 ±26,8	307,8 ±59,0	0,2 ±0,2
	T.rojo (72)	3,3 ±1,6	23,1 ±4,1	1357,7 ±313,1	1,1 ±0,7	22,1 ±6,3
Verano 2012	Alfalfa (48)	0 ±0	0 ±0	51,6 ±40,6	68,1 ±15,7	0 ±0
	T.rojo (42)	0 ±0	0 ±0	1449,8±331,8	0,8 ±0,6	0 ±0
Otoño 2012	Alfalfa (42)	383,9 ±93,4	83,8 ±26,2	368,2 ±130,8	0 ±0	0,2 ±0,2
	T.rojo (36)	261,6 ±77,9	16,9 ±15,0	42,1 ±32,3	0,2 ±0,2	345,6 ±75,9
Invierno 2012	Alfalfa (60)	665,4±147,9	53,0 ±18,8	1,6 ±1,06	35,8 ±9,4	0 ±0
	T.rojo (66)	25,2 ±6,3	4,75±1,7	0,6 ±0,3	0 ±0	128,3±20,9
Primave- ra 2012	Alfalfa (54)	33,6 ±8,0	153,1 ±38,1	203,4 ±61,7	412,7±138,7	0,5 ±0,5
	T.rojo (48)	3,4 ±2,1	1,3 ±0,6	1,9 ±1,6	0±0	2495,7 ±267,3
Verano 2013	Alfalfa (42)	0,6 ±0,4	251,4 ±92,8	19,4 ±7,8	275,2 ±41,2	0 ±0
	T.rojo (36)	87,0±20,3	4,0 ±1,8	35,2 ±11,9	0,6 ±0,	425,7 ±71,2

En el período otoño-primavera *A. kondoi* y *A.pisum* fueron dominantes. La máxima densidad total de áfidos ocurrió en la primavera 2012 en trébol rojo, con altas poblaciones de *N. bakeri*, que presentó mayor abundancia promedio en ese periodo ($F_{4,57}=9,09$; $p\leq 0,001$). En trébol rojo *A. craccivora* en primavera 2011 y verano 2012, y *N. bakeri* en primavera 2012, representaron más del 95% de los áfidos totales hallados. En alfalfa, *T. trifolii* fue la especie predominante en verano.

2.5.2 Parasitoides

Se contabilizaron 3260 momias en el total del periodo. De las momias recolectadas en campo emergieron 2764 parasitoides (68% de alfafa; 32% de trébol rojo). Las especies

halladas fueron *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) (84,8%), *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae) (14,7%) y *Aphelinus gossypii* Timberlake (Hymenoptera: Aphelinidae) (0,43%). La abundancia de parasitoides considerada en promedio semanal, por parche, fue menor a ≈ 10 individuos (Cuadro 2) con mayores valores en invierno y primavera.

Cuadro 2. Abundancia estacional de parasitoides por metro cuadrado. Promedios por semana y parche en la estación.

Leguminosa	Estación	<i>A. colemani</i>	<i>A. ervi</i>	<i>A. gossypii</i>
<i>Alfalfa</i>	Primavera 2011	2,74 $\pm$ 0,87	8,15 $\pm$ 1,84	0,1 $\pm$ 0,07
	Verano 2012	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
	Otoño 2012	1,05 $\pm$ 0,72	1,31 $\pm$ 0,87	0 $\pm$ 0
	Invierno 2012	0,03 $\pm$ 0,03	9,42 $\pm$ 1,79	0 $\pm$ 0
	Primavera 2012	2,17 $\pm$ 0,84	5,89 $\pm$ 1,76	0 $\pm$ 0
	Verano 2013	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
<i>Trébol rojo</i>	Primavera 2011	1,1 $\pm$ 0	7,71 $\pm$ 1,49	0,04 $\pm$ 0,04
	Verano 2012	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
	Otoño 2012	1,19 $\pm$ 1,19	0,64 $\pm$ 0,36	0,06 $\pm$ 0,06
	Invierno 2012	0 $\pm$ 0	3,06 $\pm$ 0,86	0 $\pm$ 0
	Primavera 2012	0 $\pm$ 0	0,67 $\pm$ 0,47	0 $\pm$ 0
	Verano 2013	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0

La riqueza de estos enemigos naturales presentó diferencias entre pasturas y estaciones, y existió interacción entre estos dos factores ($F_{5,60}=16,05$; $p \leq 0,001$). El número de especies promedio fue diferente en primavera 2011 y 2012. En 2011, en alfalfa se registraron más especies 1,6 vs 1,03 ($F_{1,70}=18,8$; $p \leq 0,001$) y en 2012 1,5 vs. 1 ($F_{1,70}=62,5$; $p \leq 0,001$). En el resto de las estaciones estudiadas no hubo diferencias en el número de especies entre pasturas.

El porcentaje de parasitismo varió entre estaciones y hubo diferencias entre pasturas. No hubo actividad de parasitoides en verano y en otoño el parasitismo fue apenas superior al $\approx 1\%$ (Cuadro 3). En trébol rojo en primavera e invierno 2011 el porcentaje de parasitismo se

asoció con el descenso en la densidad de áfidos por metro cuadrado (Spearman: $r_s = -0,46$; $p \leq 0,001$ y $r_s = -0,82$; $p \leq 0,001$, respectivamente).

Cuadro 3. Porcentaje de parasitismo estacional en alfalfa y trébol rojo. (Parasitismo calculado sobre: *A. kondoi*, *A. pisum*; *A. craccivora*).

Estación	Alfalfa	Trébol rojo	F
Primavera 2011	7,18 $\pm$ 1,62	12,02 $\pm$ 2,58	6,96*
Verano 2012	0	0	--
Otoño 2012	1,25 $\pm$ 0,78	0,89 $\pm$ 0,57	0,12
Invierno 2012	8,8 $\pm$ 1,64	9,0 $\pm$ 1,28	2,3
Primavera 2012	5,6 $\pm$ 1,7	2,9 $\pm$ 0,9	8,1*
Verano 2013	0	0	--

glmer F: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p < 0,001$

2.5.3 Hiperparasitoides

En total emergieron 91 hiperparasitoides, 63% de momias de alfalfa y 37% de trébol rojo. Los hiperparasitoides fueron *Asaphes* sp. nr *californicus* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae), *Pachyneuron aphidis* (Bouché) (Hymenoptera: Pteromalidae), *Syrphophagus* nr. *nubeleculus* (Hymenoptera: Encyrtidae), *Dendrocerus carpenteri* y *Dendrocerus aphidum* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Megaspilidae). Los hiperparasitoides verdaderos estuvieron representados por *Phaenoglyphis villosa* (Hartig) (Hymenoptera: Figitidae). El hiperparasitismo se correlacionó linealmente con el parasitismo solo en la primavera inicial (Spearman: alfafa: $r_s = 4,28$, $df = 70$; $p = 0,00017$; trébol rojo: $r_s = 0,67$; $df = 70$; $p \leq 0,001$).

2.5.4 Redes tróficas

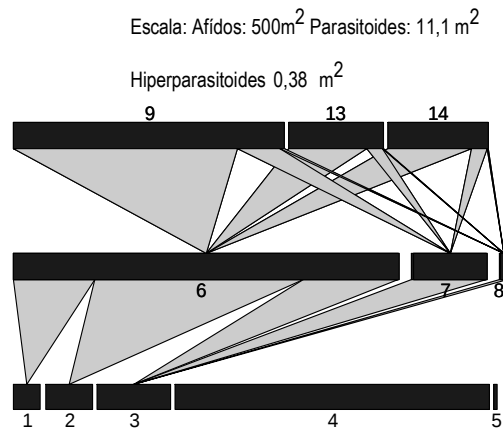
Las redes tróficas que describen la estructura de la comunidad de parasitoides e hiperparasitoides mostraron visualmente diferencias de estructura por pastura y estación (Figura 1). La mayoría de los adultos de *A. ervi* y *A. colemani* emergieron de momias provenientes de alfafa (65,1% y 85,3%, respectivamente). *A. gossypii* ocurrió en la misma

proporción en ambas pasturas. El total de la población de *A. colemani* emergió de *A. craccivora* en alfafa y no parasitó a este áfido en trébol rojo. La presencia de *A. colemani* en trébol rojo se asoció a *A. pisum*. De igual forma, *A. gossypii* tuvo como único hospedero a *A. craccivora*.

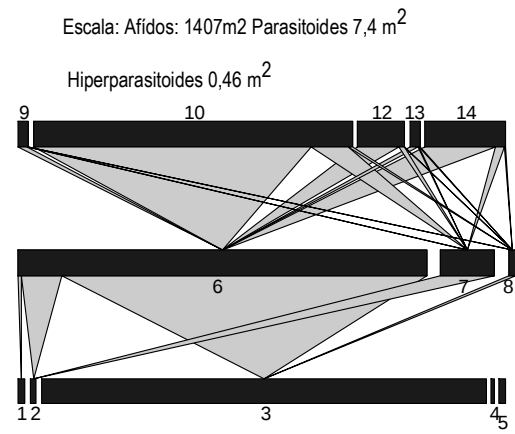
Aphidium ervi fue el parasitoide primario principal y emergió de más de una especie de áfido (salvo en primavera 2012, en trébol rojo). *A. colemani* fue menos abundante y mostró un rango de hospederos restringido a dos especies: *A. craccivora* en alfafa y *A. pisum* en trébol rojo. Cuando *T. trifolii* fue mayoritario en alfalfa y *N. bakeri* en trébol rojo, los parasitoides debieron tomar como hospederos a especies de áfidos que no eran las dominantes en el forraje.

Aunque hubo especies de hiperparasitoides presentes, la tasa de ataque fue baja (menor a 1%), y ocurrió en primavera, otoño e invierno en alfafa. En trébol rojo los hiperparasitoides se presentaron en el inicio de los muestreos y desaparecieron en el resto del periodo, aun cuando el parasitismo primario fue mayor que en alfalfa.

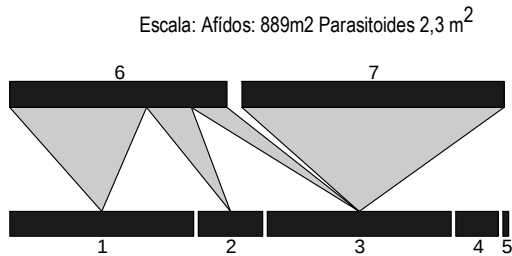
a) Alfalfa Primavera 2011



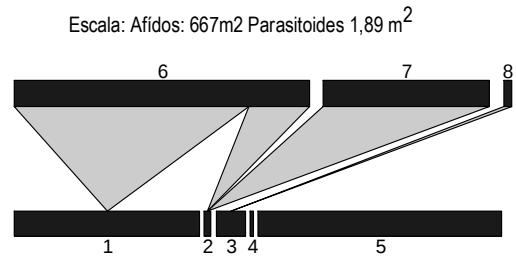
b) Trébol rojo Primavera 2011



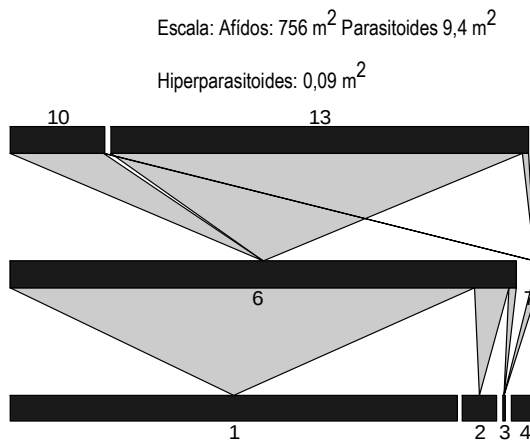
c) Alfalfa Otoño 2012



d) Trébol rojo Otoño 2012



e) Alfalfa Invierno 2012



f) Trébol rojo Invierno 2012

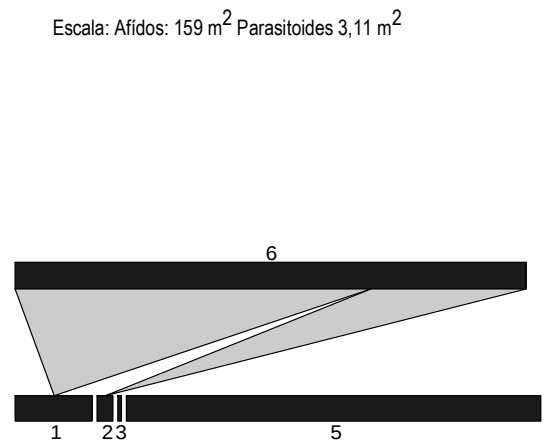
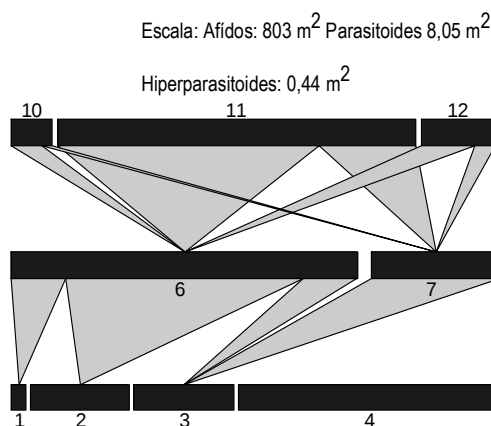


Figura 1a. Redes tróficas por estación en alfalfa y trébol rojo construidas sobre los promedios semanales y por parche de la densidad de población. Se muestra la abundancia relativa de áfidos en las barras inferiores, parasitoides e hiperparasitoides en las superiores. Áfidos: 1: *A. kondoi*; 2: *A. pisum*; 3: *A. craccivora*; 4: *T. trifolii*; 5: *N. bakeri*. Parasitoides: 6: *A. ervi*; 7: *A. colemani*; 8: *A. gossypii*; Hiperparasitoides: 9: *Asaphes* sp.; 10: *P. aphidis*; 11: *Syrphophagus* sp.; 12: *D. carpenteri*; 13: *D. aphidis*; 14: *P. villosa*.

g) Alfalfa Primavera 2012



h) Trébol rojo Primavera 2012

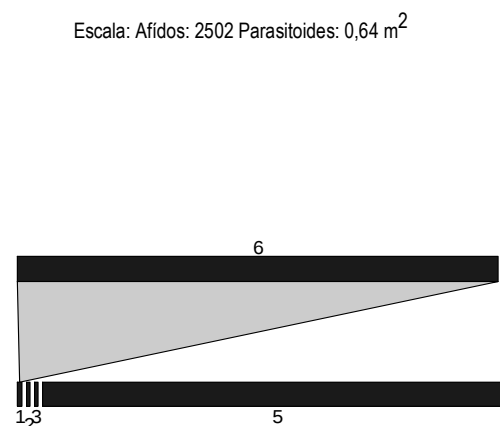


Figura 1b. Redes tróficas por estación en alfalfa y trébol rojo construidas sobre los promedios semanales. Se muestra la abundancia relativa de áfidos en las barras inferiores, parasitoides e hiperparasitoides en las superiores. Áfidos: 1: *A. kondoi*; 2: *A. pisum*; 3: *A. craccivora*; 4: *T. trofolii*; 5: *N. bakeri*. Parasitoides: 6: *A. ervi*; 7: *A. colemani*; 8: *A. gossypii*; Hiperparasitoides: 9: *Asaphes* sp.; 10: *P. aphidis*; 11: *Syrphophagus* sp.; 12: *D. carpenteri*; 13: *D. aphidis*; 14: *P. villosa*.

2.5.4.1 Índices de redes tróficas de parasitoides

El efecto de la “estación” tuvo interacción con las pasturas (Ej. conectancia, interacción: $F_{5,337} = 23,3$; $p \leq 0,001$), por lo que se estudiaron los índices dentro de cada estación. En la primavera 2011 la densidad de links, la equidad de interacciones y la generalidad fueron diferentes entre pasturas, pero con efecto significativo también de la abundancia de áfidos y con interacción entre ambos (Cuadro 4).

Las diferencias entre pasturas fueron más claras en el invierno 2012. La conectancia mostró un valor mayor en alfalfa con diferencias debidas únicamente a la pastura. La equidad fue inferior a la de trébol rojo porque *A. ervi* atacó esporádicamente a *A. pisum* y *A. craccivora*; También *A. colemani* se presentó en algunas fechas parasitando a *A. craccivora*. Sin embargo, en trébol rojo las relaciones fueron más equitativas y el número de hospederos utilizados por la única especie de parasitoide se distribuyó entre *A. kondoi* y *A. pisum*. En esta condición se obtuvieron las mayores tasas de parasitismo de todo el estudio.

Dentro de cada pastura, cuando hubo efecto de la abundancia de áfidos, las correlación con los índices fue directamente proporcionales, pero significativas solo en el caso de trébol rojo en invierno (Spearman: Densidad de links: $rS = 0,85$; $p = 0,001$).

Cuadro 4. Comparación de los índices de las redes tróficas (áfidos-parasitoides) en alfalfa y trébol rojo. Variable predictora: Abundancia de áfidos (no incluidos *T.trifolii* y *N.bakeri*) y tipo de pastura. Valores F y p de modelos lineales mixtos.

Estación		Primavera 2011		Otoño2012	Invierno 2012		Primavera 2012
		Valor	F	Valor	Valor	F	Valor
Conectividad	Alfalfa	0,32±0,02	A=4,1* P=9,1** I=12,9***	0,38±0,05	0,48±0,03	P=17,5***	0,31±0,05
	T. rojo	0,38±0,03		0,41 ±0,05	0,42±0,01		0,5±0,1
Densidad de links	Alfalfa	1,10±0,03	A=4,2* P=14,9*** I=24,4***	1,13 ±0,02	1,4 ±0,06	P=14,1***	1,33 ±0,06
	T. rojo	1,01± 0,01		1,1 ±0,01	1,2 ±0,05		1,00 ±0,0 +
Equidad de interacciones	Alfalfa	0,36± 0,05	A=7,3** P=3,2 I=15,4***	0,18 ±0,12	0,31 ±0,02	P=13,6***	0,26± 0,09
	T. rojo	0,11±0,02		0,10 ±0,10	0,36 ± 0,02		0,0± 0,0
Generalidad	Alfalfa	1,31± 0,18	A=5,5* P=15,7*** I=27,5***	1,1 ± 0,11	1,56± 0,12	A=4,4* P=12,1***	1,1 ±0,3
	T. rojo	1,01± 0,01		1,08± 0,08	1,8± 01		1,0± 0,0
Vulnerabilidad	Alfalfa	1,04± 0,01	A=2,9 P=13,5*** I=20,4***	1,35 ±0,2	1,14 ±0,02	P=16,2***	1,05 ±0,05
	T. rojo	1,02 ±0,01		1,16 ±0,16	1,0±0,00		1,0 ±0,0

A= Abundancia de áfidos, P= pastura, I=Interacción. + En trébol rojo la red es demasiado pequeña para calcular índices confiables. *p≤0,05; ** p≤0,01; *** p≤0,001

2.5.5 Predadores

La riqueza de predadores en ambas leguminosas fue similar, se encontraron 15 especies de insectos predadores generalistas, más el grupo de las arañas. La abundancia y número de especies promedio fue variable entre estaciones (Cuadro 5). Los predadores se mantuvieron en las pasturas durante todo el año, fluctuando con la densidad de presas (Figuras 2 y 3).

Cuadro 5. Número de especies y abundancia promedio de predadores durante seis estaciones. Valor F de modelo lineal mixto.

Estación	Número de especies			Abundancia promedio		
	Alfalfa	Trébol rojo	F	Alfalfa	Trébol rojo	F
Primavera 2011	4,8±0,43	3±0,45	66,1 ***	87,2 ±11,8	53,2±7,1	15,7***
Verano 2012	8,7±0,76	6,8±0,48	4,29 *	64,6±5,6	98,2±25,5	3,2
Otoño 2012	5,5±0,38	4±0,41	10,15 *	57,8±4,36	13,1±2,12	88,4***
Invierno 2012	6,1±0,3	3,7±0,24	28,33***	43,3±2,6	19,4±1,5	69***
Primavera 2012	7,1±0,25	4,37±0,44	30,27 ***	74,0±5,0	31,3±3,31	31,3***
Verano 2012	6±0,73	3,7±0,65	10,77**	39,8±7,2	22,3±4,11	8,9**

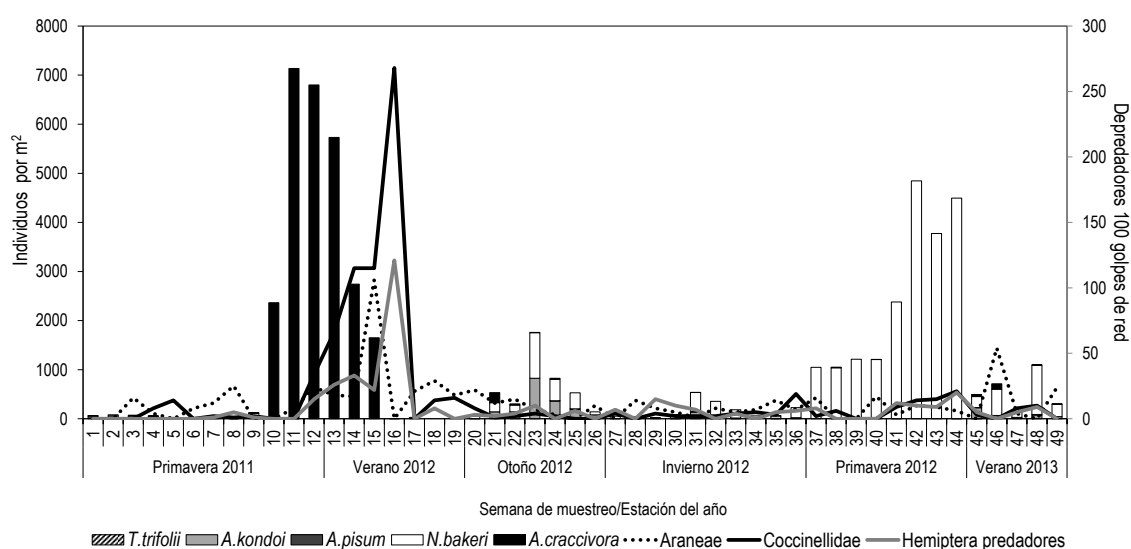


Figura 2. Abundancia de áfidos y predadores en trébol rojo.

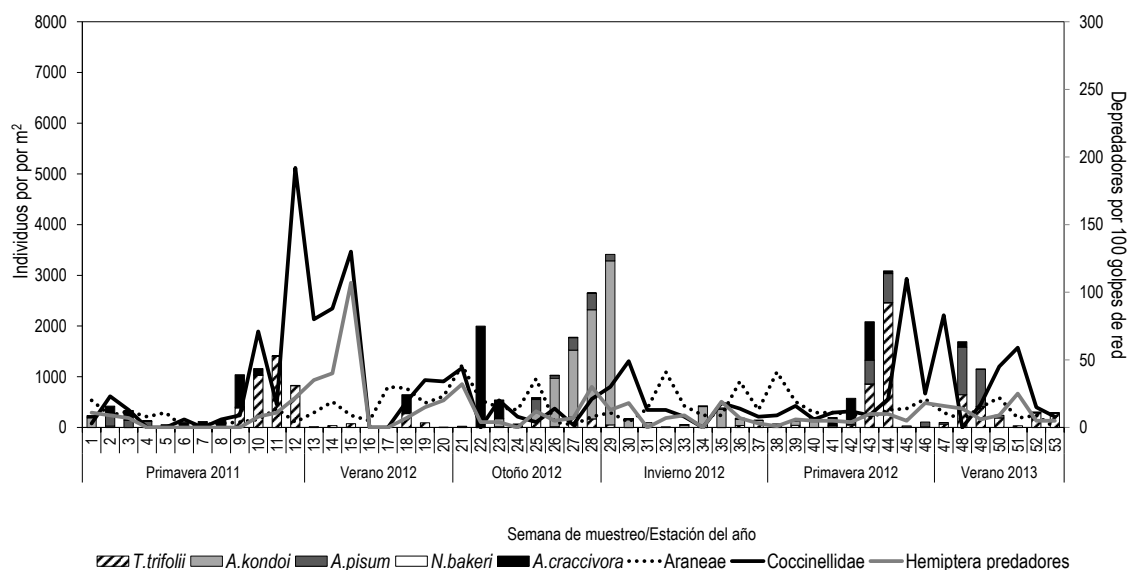


Figura 3. Abundancia de áfidos y grupos de predadores en alfalfa.

Las arañas y los coccinélidos fueron los principales grupos de predadores. Los coccinélidos representaron el 45,5 % de los predadores totales en trébol rojo y el 51% en alfalfa. Dentro de este grupo, *Eriopis connexa* (Germar) fue la especie más importante y representó el 43 y 32 % de la abundancia total de insectos predadores en todo el periodo en alfalfa y trébol rojo, respectivamente (Figura 4). Además, se presentaron otros miembros de la familia Coccinellidae: *Coleomegilla quadrfasciata*, *C. quadrfasciata octodecimpustulata* (Mulsant), *Hippodamia convergens* (Guerin-Meneville), *Harmonia axyridis* (Pallas), *Hyperaspis festiva* Mulsant, *Coccinella ancoralis* Germar, *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus) y *Scymnus loewii* Mulsant, *Scymnus* sp.

Del orden Hemiptera se identificaron *Tropiconabis capsiformis* Germar, *Nabis argentinus* (Meyer-Dur), *Orius insidiosus* (Say), *Orius tristicolor* (White) y *Geocoris pallipes* Stål. Se encontró una especie de Neuroptera: *Chrisoperla externa* (Hagen) y dípteros que fueron identificados hasta género: *Allograpta* sp. y *Syrphus* sp. (Diptera: Syrphidae). Las arañas de las familias Thomisidae, Araneidae, Oxyopidae y Salticidae en las dos pasturas mantuvieron una población constante durante el año (Figura 4).

En alfalfa existió una relación significativa entre la densidad de áfidos y los coccinélidos en primavera (Spearman: $r_s=0,76$; $p\leq 0,001$), al igual que con heterópteros predadores ($r_s=0,61$, $p\leq 0,001$), pero no con arañas. En trébol rojo la asociación con la

población de áfidos fue significativa con los coccinélidos y heterópteros en la primavera y verano (Speraman: $rS=0,78$; $p\leq 0,001$, $rS=0,71$; $p\leq 0,001$). En verano, en en trébol rojo, se correlacionaron las poblaciones de chinches depredadoras solo cuando *A. craccivora* estuvo presente ($rS=0,46$; $p\leq 0,01$). Aun con altas densidades de población alcanzadas por *N. bakeri* en esta leguminosa, no se registró respuesta de ninguna especie de predador al aumento de poblaciones de este áfido.

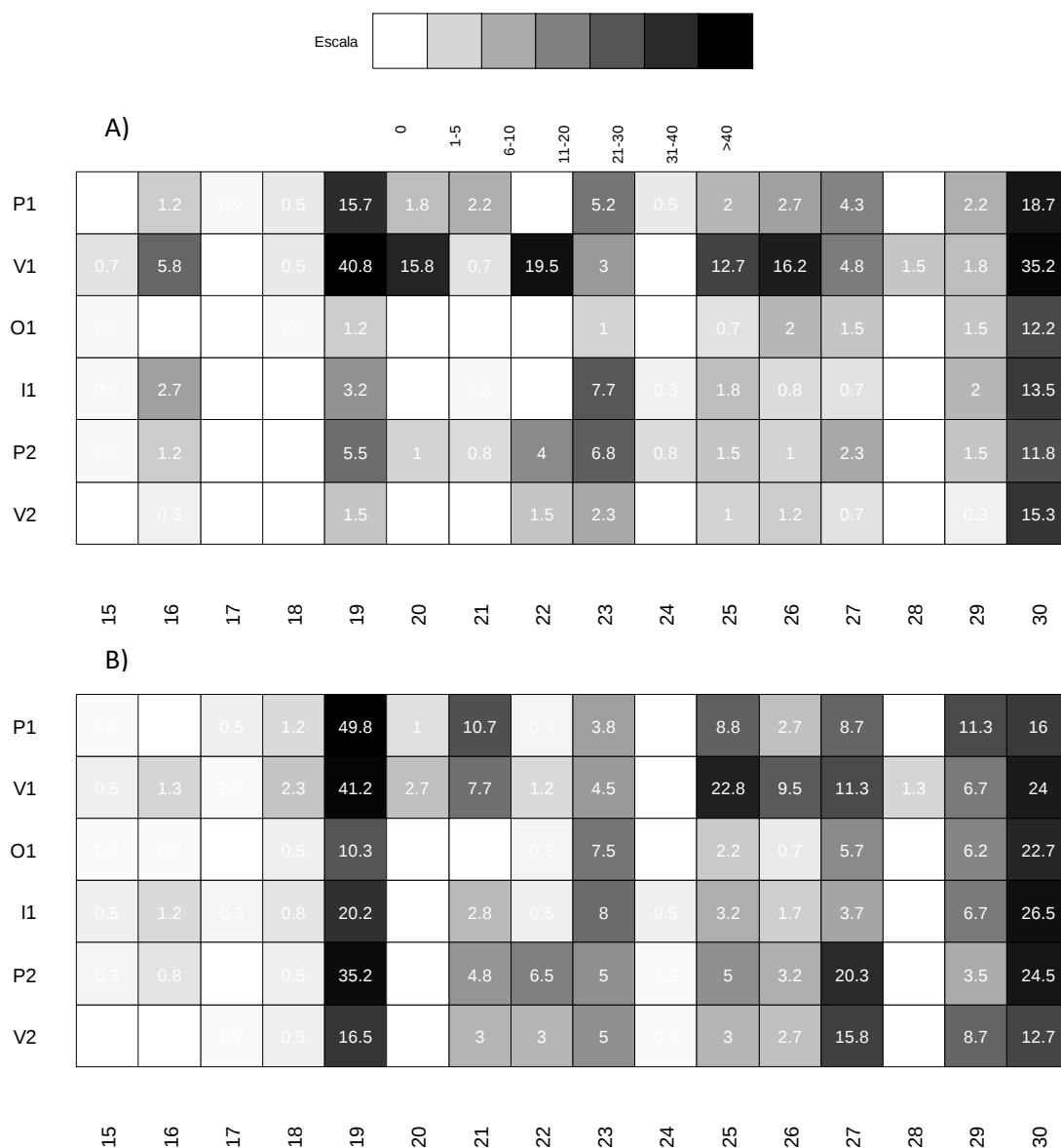


Figura 4. Promedio de los predadores (100 golpes de red entomológica) por estación en trébol rojo (A) y alfalfa (B). Escala de grises representa la importancia relativa. 15: *C. ancoralis*; 16: *C. quadrifasciata*; 17: *H. convergens*; 18: *C. sanguinea*; 19: *E. connexa*; 20: *Scymnus spp.*; 21: *H. axyridis*; 22: *H. Festiva*; 23: *T. capsiformis*; 24: *Nabis sp.*; 25: *Orius spp.*; 26: *G. pallipes*; 27: *Allograpta sp.*; 28: *Syrphus sp.*; 29: *C. externa*; 30: Arañas. P11 Primavera 2011, V12: Verano 2012; O12: Otoño 2012; I12: Invierno 2012; P12: Primavera 2012; V13: Verano 2013

2.5.5.1 Flujo de predadores

En ambas pasturas, hubo períodos en que los enemigos naturales dependieron casi exclusivamente de una especie de áfido (Figura 5). El flujo de predadores (la distribución de predadores entre las especies de áfidos: dij multiplicada por la abundancia) fue mayor en alfalfa que en trébol rojo en todas las estaciones, excepto en verano 2012.

En primavera y verano, en alfalfa *T. trifolii* (especie 4) fue el componente principal, sobre todo en el primer año; su presencia afectó el comportamiento de los predadores sobre las otras especies de áfidos. La probabilidad de que un predador que atacó a una especie *i* haya depredado antes a *T. trifolii* varió entre 45 y 77% ($d_{i,4}=0,45-0,77$; anova $F_{4,20}=7,86$; $p<0,001$) y en verano esa probabilidad fue 88% ($d_{i,4}=0,88$; anova $F_{1,2}=1040$; $p<0,001$). En otoño y primavera del segundo año la distribución de predadores fue más balanceada entre especies de presas (mayor homogeneidad entre círculos y conectores (Figura 5). En invierno la especie predominante fue *A. kondoi*.

En trébol rojo predominó *A. craccivora* en el verano 2012 y en esa estación todos los predadores dependieron únicamente de esta especie ($d_{3,3}=1$). Los meses invernales afectaron la presencia de predadores en esta leguminosa. Aun con valores comparativamente superiores de abundancia de *N. bakeri*, la segunda primavera no presentó igual cantidad de predadores asociados. El efecto puntual de la presencia de *N. bakeri* (especie 5) sobre las otras especies fue muy marcado ($d_{i,5}=0,71-0,77$; anova $F_{4,20}=12,54$; $p<0,001$), pero la respuesta total de los predadores a esta situación es pobre (círculos y conectores más estrechos).

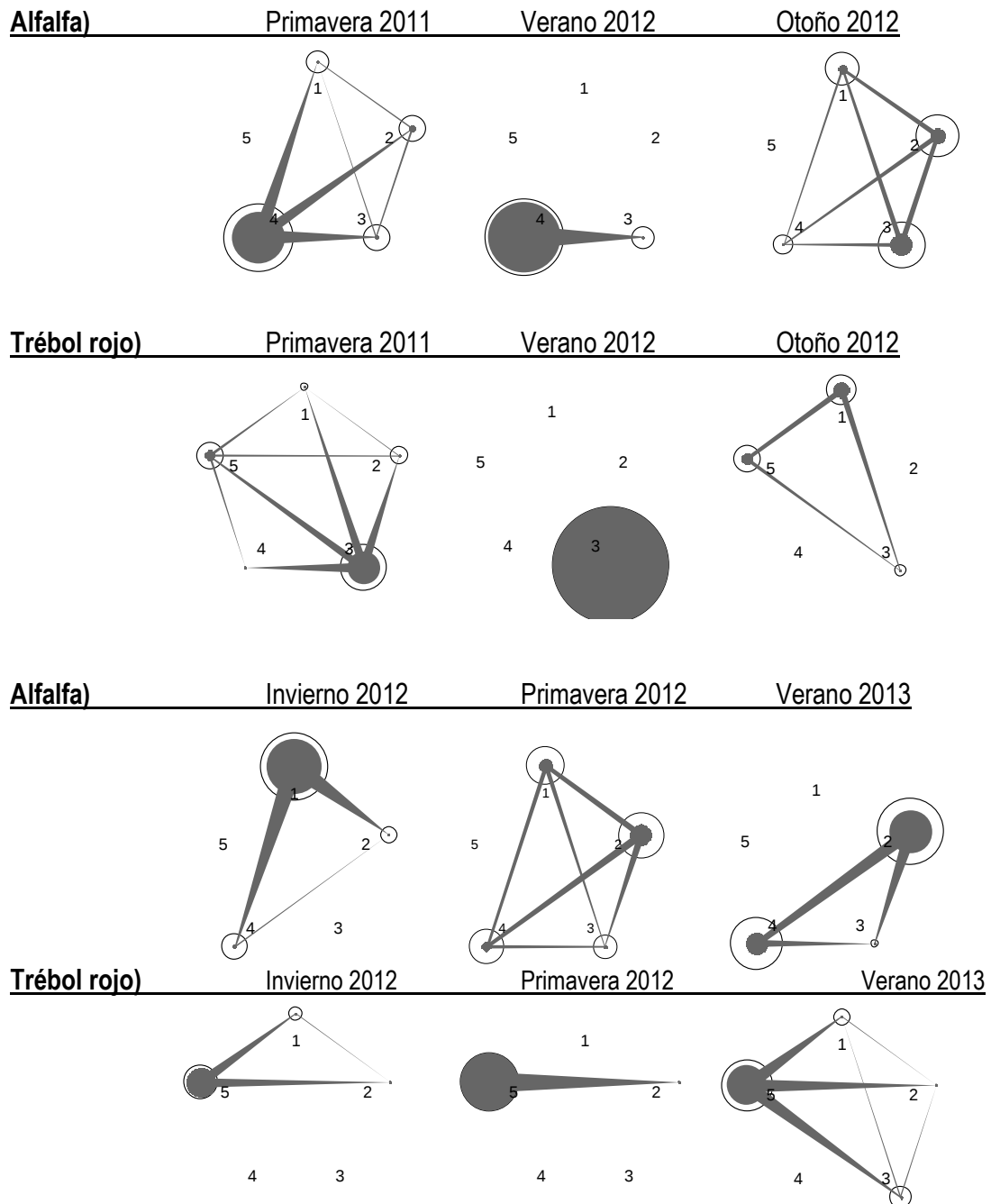


Figura 5. Distribución proporcional de los predadores entre las especies de áfidos. Se representa el índice d_{ij} multiplicado por la abundancia de predadores. El área total representa la abundancia de predadores por especie de áfido, el área oscura representa a los predadores de un áfido que vuelven a preda sobre la misma especie. El grosor del conector representa los predadores “exportados” a otra especie. 1. *A. kondoi*; 2. *A. pisum*; 3. *A. craccivora*; 4. *T. trifolii*; 5. *N. bakeri*.

2.6 DISCUSIÓN

2.6.1 Áfidos

Las cinco especies de áfidos halladas son frecuentes en leguminosas de muchas partes del mundo (Landis y Hagel, 1969; Dreves, 1990; Bao, 2003; Pons et al., 2005; He y Zhang, 2006; Blackman y Eastop, 2007; Ryalls et al., 2013). La presencia de áfidos durante todo el año es característica de climas templados (Blackman y Eastop, 2007). *A. kondoi* tiene capacidad para prosperar en temperaturas más bajas que *A. pisum* (Rohitha y Penman, 1983), sin embargo, las dos especies estuvieron presentes en invierno. *T. trifolii maculata* ocurre de primavera a otoño, especialmente en climas secos (Ryalls et al., 2013), pero, en las condiciones de este trabajo, se mantuvo también en invierno en bajas densidades. Esto determinó que el conjunto de parasitoides y predadores contara con recursos, incluso en períodos menos favorables.

Durante el verano las poblaciones de la mayoría de las especies fueron más bajas que en primavera y otoño. Algunos trabajos han mencionado los efectos negativos de las temperaturas elevadas sobre algunas especies de áfidos (Ohtaka y Ishikawa, 1991; Ma y Ma, 2012). Según Dunbar et al. (2007) las limitaciones de la capacidad reproductiva de *A. pisum* en condiciones de más de 25-30°C, puede estar relacionada a la pérdida de bacterias simbios. También la calidad de la planta puede variar entre estaciones, cambiando la composición y la respuestas a los fitófagos, así como sus interacciones (Schoonhoven et al., 2005b; Zavala, 2010). Por estas razones, el estudio de las relaciones tróficas debe insertarse en un entorno de relaciones ecológicas más amplio.

2.6.2 Parasitoides

Las especies de parasitoides presentes en alfafa y trébol rojo se han encontrado en otros agroecosistemas de Uruguay y el mundo parasitando áfidos (Pons y Starý, 2003; Starý y Havelka, 2008; Silva et al., 2012; Lohaus et al., 2013).

La especie más frecuente -*A. ervi*-, no se ha asociado únicamente a cultivos agrícolas, sino también a diversos hospederos en la vegetación silvestre (Starý, 1995; Tomanovič et al., 2009). Generalmente prefiere como hospederos a especies de la tribu Macrosiphini (*Macrosiphum* spp *Sitobion* spp *Acyrtosiphon* spp) (Bueno et al., 1993; Sydney

et al., 2010), las que usualmente se encuentran también en plantas no cultivadas de Uruguay (Bentancourt y Scatoni, 2010). La explotación de hospederos de la tribu Aphidini (*Aphis* spp) es esporádica y genera individuos de menor calidad (Malina y Praslička, 2008). La asociación del grupo de *A. colemani* con el género *Aphis* está más marcada que en el caso de *A. ervi* (Burgio et al., 1997; Sampaio, et al, 2001; Starý et al., 2007).

Las dos pasturas tuvieron especies de posibles hospederos (*N. bakeri* y *T. trifolii*) que no fueron explotados en la red trófica de parasitoides. Aunque estas especies tienen parasitoides en otras regiones (Pons et al., 2011; Barahoei et al., 2014), no se hallaron durante el estudio, y esto determina que si es una condición regional, la posibilidad de regulación natural esté más restringida.

La riqueza de parasitoides fue menor que en otros trabajos sobre pasturas puras, donde se han hallado hasta 17 especies (Pons et al., 2011). Zumoffen et al. (2015) en la Argentina, citaron la presencia de siete especies de parasitoides parasitando a tres especies de áfidos en trébol rojo y alfalfa. La menor riqueza encontrada determina una estructura más simple de relaciones tróficas.

La mayor abundancia de parasitoides fue en períodos frescos. La actividad de los parasitoides depende de la temperatura y de la disponibilidad de áfidos (Langer y Hance, 2000) y el otoño-invierno no limita el desarrollo de estos parasitoides si no se dan temperaturas extremas, ya que tanto *A. ervi* como *A. colemani* están activos desde los 10°-11°C (Prinsloo et al., 1993; Langer et al., 2004). No obstante, la aptitud en períodos de bajas temperaturas es menor debido al menor tamaño, longevidad y actividad de los adultos (Colinet et al., 2007).

Los resultados mostraron un efecto supresivo del verano sobre la actividad de parasitoides en las dos leguminosas. Esto pudo deberse a la menor densidad de hospederos que se presentaron en la estación y/o al predominio de especies que no están comprendidos en su rango de hospederos, especialmente en trébol rojo. Los factores abióticos, sin embargo, pudieron tener un efecto importante. La asociación entre baja humedad y alta temperatura del verano, aun por períodos cortos, afectan negativamente el éxito reproductivo y la sobrevivencia de los parasitoides (Starý, 1970; Roux et al., 2010). Malina y Praslička (2008) encontraron que con temperaturas superiores a 30°C la sobrevivencia y el parasitismo

de *A. ervi* disminuían notoriamente y sugirieron que el parasitoide podría no tolerar las condiciones climáticas en regiones con veranos cálidos. Resultados similares indican que *A. colemani* disminuye su sobrevivencia por encima de los 20°C y que el desarrollo de la larva se detiene por encima de los 30°C (van Tol y Van Steenis, 1994).

La ausencia de parasitoides en verano, en las dos leguminosas, podría explicar la baja presencia de parasitoides en otoño, cuando la disponibilidad de hospederos es más alta y las temperaturas son más adecuadas para su desarrollo pero el parasitismo continúa bajo. Se ha determinado que *A. ervi*, actuando como parasitoide de áfidos en trigo, aumenta su aptitud en primavera si logra permanecer activo en la estación previa (Langer et al., 2004), debido a que la capacidad de dispersión de los parasitoides es menor que la de los áfidos y dependen de las condiciones locales, la fuente de recursos y la fragmentación del hábitat (Thies et al., 2005; Visser et al., 2009). Esto indica que los parasitoides pueden explotar los recursos de las pasturas puras, pero, al tratarse de una base simple y con recursos variables, es probable que dependan del intercambio con resto de la matriz espacial para mantener sus poblaciones en ciertos períodos restrictivos para su desarrollo (Roschewitz et al., 2005).

El conjunto de especies de hiperparasitoides se asemeja a otros en que sus integrantes utilizan braconidos parasitoides de áfidos como hospederos (von Burg et al., 2011). La falta de relación entre la tasa de hiperparasitismo y ocurrencia de parasitoides primarios indicaría el uso esporádico de los recursos de las pasturas tal como ha sido indicado en otros trabajos (Pons et al., 2011). Los hiperparasitoides se caracterizan por ser generalistas que se benefician de la complejidad del paisaje y pueden aprovecharse de muchas relaciones áfido-parasitoide del sistema, sin depender directamente de una pastura o los cultivos (Buitenhuis et al., 2005).

Hay evidencia de que las tasas de parasitismo pueden ser altas en comunidades simples, dominadas por pocas relaciones (Montoya et al., 2003; Finke y Denno, 2004; Lohaus et al., 2013). Esto no fue constatado en este trabajo, ya que la comunidad fue simple y el parasitismo se mantuvo bajo (<12%), aun comparado con registros de cultivos anuales (Macfadyen et al., 2009; Silva et al., 2012). Los registros logrados en las dos especies de pastura están por debajo de los porcentajes estimados para ejercer un control eficiente (Hawkins y Cornell, 1994). Cameron et al. (1981), mencionan que el parasitismo de *A. aegy*,

introducido en Nueva Zelanda, medido sobre emergencias de momias de *A. pisum* y *A. kondoi*, ha variado entre 5 y 40%, según las localidades y estaciones del año, con una asociación incierta con la densidad del hospedero. Resultados similares mencionan Lohaus et al. (2013), en cultivos de trigo con una estructura trófica simple, como la encontrada en este trabajo. Starý (1978) ha registrado altas tasas (40-50%) de parasitismo de *Aphidius* sp. sobre *A. pisum* en alfalfa y trébol rojo, pero igualmente los resultados son dispares entre regiones y épocas del año. Aunque las especies relacionadas sean las mismas, no hay resultados claros de la influencia de los parasitoides como controladores eficientes en cada situación. Sin embargo, se encontraron coincidencias con los resultados de Starý (1978), en que el mayor parasitismo no está directamente relacionado con la mayor abundancia de hospederos y muchas veces se alcanzan mayores tasas con baja densidad de áfidos, sugiriendo una respuesta funcional decreciente frente a la densidad de hospederos (Fellowes et al., 2005).

Fuera del periodo de verano, los registros de parasitismo y abundancia, aunque bajos, fueron constantes, lo que posibilitaría un intercambio con el resto del sistema (Starý, 1978). Este intercambio puede considerarse un servicio, ya que los parasitoides explotan los recursos ocasionalmente, sin mostrar dependencia de la densidad y previniendo las oscilaciones divergentes (Pacala et al., 1990). La mayor riqueza de vegetación en el paisaje afecta a todos los niveles de la comunidad de áfidos y parasitoides (Starý y Havelka, 2008; Tomanović et al., 2009; Petermann et al., 2010) y las pasturas, con este comportamiento, podrían ser un aporte constante a una escala espacial mayor (paisaje-cuenca-región).

Las interacciones entre agentes de control en una comunidad pueden tener implicancias negativas para alguno de los gremios (Höller et al., 1994). La actividad creciente de los predadores, una vez que se inicia la expansión de áfidos, puede afectar negativamente a los parasitoides por el descenso de hospederos, el consumo de presas parasitadas (van Veen et al., 2008) y la alteración de la eficacia de encuentro (Taylor et al., 1998).

2.6.3 Redes tróficas

En todos los casos la red depende de tres especies del nivel inferior (áfidos) para desarrollarse y tres parasitoides, por lo que no puede definirse como compleja en ninguna de las situaciones. Esta característica, más similar a cascadas tróficas, es usual en sistemas

agrícolas o cultivos realizados por el hombre (Polis et al., 2000; Begon et al., 2006). Al comparar la red trófica de las dos pasturas con otros cultivos se destaca el bajo número de especies y pocos links (von Burg et al., 2011). Esto determina valores moderados de conectancia, que en una matriz de pocos componentes, se podría esperar que fueran más altos. Las relaciones que no se concretan pueden deberse a factores asociados al comportamiento de las especie en la estructura tritrófica (Fellowes et al., 2005), la aptitud lograda con los hospederos disponibles (Colinet et al., 2007), la ocurrencia de diferentes biotipos de áfidos (Edwards, 2001; Tkackzuk et al., 2007; McLean y Godfray, 2015) y la falta de sincronización entre el hospedero y los parasitoides.

Las diferencias en los índices descriptores de la red trófica de las comunidades establecidas en alfafa y trébol rojo en primavera estuvieron afectadas por la mayor abundancia de hospederos, por lo que no se puede concluir que la estructura de la comunidad sea diferente entre forrajeras. Sin embargo, en invierno el efecto del “tipo de leguminosa” fue significativo por sí mismo.

En invierno, cuando la densidad de áfidos es menor que en primavera, los índices cuantitativos de equidad de interacciones y generalidad se hacen mayores en trébol rojo debido a que una única especie de parasitoide ataca a las hospederos disponibles. En base a una estructura simple con tres especies participantes de la red (*A. pisum*, *A. kondoi* y *A. ervi*) el parasitismo es significativamente mayor. Esta simplificación extrema puede ser evidencia de que no son necesarias las estructuras complejas para que el control natural sea mejorado en un periodo puntual (Montoya et al., 2003).

En alfalfa la generalidad fue mayor (salvo en invierno 2012) que en trébol rojo debido a la mayor cantidad de especies de áfidos disponibles para los parasitoides en cada fecha de muestreo. La vulnerabilidad no mostró diferencias entre leguminosas sugiriendo que los parasitoides presentes pueden regular el ataque entre las especies de áfidos presentes (Gagic et al., 2012).

Los cambios en la abundancia y riqueza no siempre se reflejan en los indicadores cuantitativos de la red trófica, debido a que la estructura de relaciones puede ajustarse al número de especies presentes; esto ha sido sugerido por Kaartinen y Roslin (2011) quienes mencionan la capacidad de ciertas estructuras tróficas para ajustarse a las especies

presentes. Esto podría explicar los valores muy similares de conectancia entre pasturas (links concretados). Sin embargo, es más frecuente que la abundancia variable de áfidos y la permanencia limitada de especies en el tiempo afecten directamente a los índices (Albrecht et al., 2007; Tylianakis et al., 2007).

Aunque la estructura de la red es diferente entre pasturas, no es posible inferir diferencias claras entre ellas porque la abundancia de áfidos tuvo efecto por sí misma en algunas estaciones. Gagic et al., (2012) no encontró efectos de la abundancia de hospederos en redes de áfidos en trigo estudiadas en un periodo de un mes. El factor “abundancia de áfidos” significativo en primavera 2011 indicaría que la cantidad de hospederos es importante para la definición de los índices, haciendo relativo la importancia del tipo de leguminosa forrajera. Esto puede estar relacionado a que la abundancia y riqueza de parasitoides es baja, por lo tanto la búsqueda y encuentro entre especies disminuye, generando estructuras más pobres cuando la abundancia de hospederos es también baja.

En invierno del año 2012 el factor que afectó a los índices fue el tipo de pastura y no hubo efecto de la abundancia de áfidos. La alfalfa generó una estructura con más conexiones debido a que *A. ervi* parasitó a tres especies de áfidos y además *A. colemani* se encontró presente parasitando a *A. craccivora*. Las asociaciones diferenciales entre taxones generan las diferencias entre las redes tróficas (Gagic et al., 2012); esto puede explicar las diferencias atribuidas a las pasturas en esta estación ya que *A. colemani* (o su grupo) no se halló en trébol rojo asociado a *A. craccivora*.

2.6.4 Predadores

En alfalfa y trébol rojo se encontró un conjunto de predadores generalistas que están frecuentemente asociados a áfidos (Pons, et al., 2005; Zumoffen et al., 2010). En las dos leguminosas es evidente la importancia del conjunto de especies de coccinélidos. Es común que este grupo de predadores sean los más frecuentes y abundantes en las pasturas y logren un control natural significativo (Zumoffen et al., 2010; Ximenez-Embun et al., 2014). Su eficiencia se relaciona a su una alta capacidad reproductiva (Kawauchi, 1991; Kindlmann y Dixon, 1993) y a que el periodo larval es relativamente corto (5-30 días) (Olszak, 1988; Ng, 1991).

Los predadores tuvieron actividad durante todo el año, pero especialmente en primavera y verano. Aunque la actividad en invierno es menor, muchos predadores han demostrado desarrollarse en períodos de bajas temperatura. Los sírfidos pueden desarrollarse desde los 4-5°C y otros predadores de áfidos tienen un umbral térmico de entre 10-16°C (Dixon et al., 1997; Duarte y Zenner de Plianía, 2009; Auad et al., 2014; Arbab et al., 2016; Omkar y Mishra, 2016), lo que los hace compatibles con las condiciones invernales de Uruguay.

La abundancia y el número de especies promedio de predadores fueron mayores en alfalfa que en trébol rojo en casi todas las estaciones. Las condiciones de la escala local, dentro del cultivo, es importante para el establecimiento de los estos organismos (Caballero-López et al., 2012) y la mayor disponibilidad de presas en alfalfa puede ser el factor determinante de las diferencias en diversidad y abundancia. Los artrópodos capaces de ejercer control sobre las especies fitófagas son muy móviles y se trasladan por diferentes hábitats buscando alimento y refugio (Landis et al., 2000) y los predadores tienen un mayor rango de dispersión y movilidad que los parasitoides, por lo que pueden responder rápidamente a las fuentes de alimento que ofrecen mayores recursos.

Se ha encontrado que existen efectos de la arquitectura de la planta en la aptitud de los predadores. Los vegetales con mayor ramificación, presencia de brácteas, más hojas y pilosidad, como en el caso del trébol rojo, son menos favorables para su actividad (Grevstad y Klepetka, 1992; Heinz y Parrella, 1994; Eigenbrode et al., 1998; Eigenbrode y Kabalo, 1999; White y Eigenbrode 2000).

Los enemigos naturales no se mantuvieron de forma constante en las forrajeras y esto puede explicarse por el abandono del área en busca de nuevos recursos (Sadeghi y Gilbert, 1999; Kindlmann y Dixon, 2000; Pons et al., 2005; Alhmedi et al., 2008) y la muerte de algunos de ellos por predación entre gremios (Grez et al., 2011). Aun cuando hay indicios de que distintos grupos de predadores se distribuyen en el follaje de forma diferente, y de esa forma atenúan el impacto negativo de la competencia (Ximenez-Embun et al., 2014), el resultado final, como el hallado en este trabajo, es que las pasturas monoespecíficas no mantienen niveles estables de predadores y necesitan actividad en una escala mayor para mantenerse (Hanski, 1998). Esto podría implicar que los predadores se mantengan durante

un determinado período en la leguminosa y luego, se dispersen y ejerzan control de otras especies en otros cultivos del sistema de producción. Este sería el servicio ecosistémico que brindarían las leguminosas al sistema.

La semejanza entre las dos leguminosas radica en que en las dos especies se aprecia una respuesta dependiente de la densidad en la depredación, pero con algunas semanas de diferencia entre máximos de poblaciones de presas y predadores. Molinari (2005), determinó que es frecuente que exista un desfase en la respuesta de los enemigos naturales. Algunas especies de predadores tienden a oviponer cerca de colonias de áfidos antes de los máximos de abundancia, para acompañar los ciclos (Dixon, 2000), pero de todas formas se necesita un umbral mínimo para desencadenar la oviposición (Mills, 1979; Grez, et al., 2011). A su vez, las densidades bajas de áfidos resultan en una menor sobrevivencia de predadores inmaduros, por las características de encuentro al azar que tiene la estrategia de alimentación de muchos de ellos (Hodek y Honek, 1996). Estos factores podrían explicar la respuesta retrasada observada ante el incremento en la población de áfidos en las dos leguminosas. Por el contrario, Zumoffen et al. (2010) mencionan situaciones en las que hay una respuesta más instantánea de los enemigos naturales en leguminosas forrajeras. Esto es una ventaja ya que la mayoría de las colonias de áfidos crecen y declinan en períodos cortos de tiempo debido a factores bióticos y abióticos, por lo que es importante que la búsqueda-encuentro del predador sea eficiente y rápida (Bugg, 1992). La dinámica observada en alfalfa y trébol rojo indica que los predadores parecen moverse a una escala mayor que la considerada en este trabajo y por lo tanto, su aporte al control natural debe considerarse en el conjunto del sistema de producción.

En el trébol rojo, la presencia de *N. bakeri* no generó una respuesta de predadores como las que se apreciaron ante la de otras especies de áfidos. Los predadores no acceden fácilmente a las colonias de esta especie debido a que se ubican debajo de las brácteas o de las inflorescencias (Blackman y Eastop, 1985). La reducción total de la población de áfidos se ve impedida, ya que si la colonia es menor de aproximadamente 30 individuos, no quedan expuestos fuera de las brácteas de trébol rojo (Burrill, 1918). Aunque se ha encontrado a *Geocoris* sp. y varias especies de coccinélidos predando en colonias de *N. bakeri* (Tamaki, 1972), el rol de los enemigos naturales en el control de esta especie es poco claro (Dreves,

1990). Por esto, *N. bakeri* tendría la posibilidad de alcanzar poblaciones altas en trébol rojo provocando disminuciones en su rendimiento.

En trébol rojo, la disminución de población de *A. craccivora* en el verano 2012 se asoció a la actividad de predadores y al fácil acceso a las colonias de esta especie de áfido. Los coccinélidos tienen geotaxia negativa (Ng, 1991) lo que les permite encontrar más fácilmente a las colonias ubicadas en estratos superiores, como las que tiende a formar esta especie de áfido (Blackman y Eastop, 1985).

Los diagramas de potencial de competición aparente (d_{ij}) transformados en flujo de predadores, mostraron variabilidad en el tiempo. En verano hubo dependencia de pocas especies de presas, pero con mayor densidad de presas disponible. En trébol rojo, la diferencia en la especie de áfido presente en el periodo estival fue significativa para el flujo de predadores. Mientras que *A. craccivora* es una especie reconocida como fuente de alimento para coccinélidos, especialmente si no se encuentra en plantas de las que puedan secuestrar sustancias tóxicas (Omkar y Mishra, 2005; Kamo et al., 2012), en el resto del ciclo estudiado, la dominancia de *N. bakeri* parece dificultar la instalación de coccinélidos y otros predadores.

Se ha descrito que la presencia de más de una especie de áfido desarrollándose al mismo tiempo asegura diversidad de presas disponibles para los distintos grupos de predadores (Völkl et al., 2007) y eso podría explicar la ventaja de la alfafa. Las especies más pequeñas de Coccinellidae (Sciminae), las larvas de segundo estadio, ninfas de Hemiptera y las arañas de distintas especies se favorecen con la diversidad de presas (Marc y Canard, 1997). La distribución más homogénea de especies de áfidos a lo largo de las estaciones puede ser la causa de que en alfalfa se encuentren mayor cantidad de predadores compartiendo presas.

2.7 CONCLUSIONES

La alfafa y el trébol rojo mantienen una comunidad de áfidos, parasitoides y predadores variable entre estaciones. Las condiciones del verano afectan negativamente a las poblaciones de parasitoides.

A. craccivora, *A. kondoi* y *A. pisum* se presentan tanto en alfalfa como en trébol rojo pero *N. bakeri* y *T. trifolii* tienen una marcada preferencia por trébol rojo y alfalfa, respectivamente.

La especie predominante tanto en alfalfa como en trébol rojo es *A. ervi*. Este parasitoide tiene un mayor rango de hospederos que las demás especies detectadas, lo que asegura su supervivencia en diferentes cultivos y malezas.

Los factores que afectan más fuertemente a la red trófica de áfidos - parasitoides son la abundancia de hospederos y la especie de leguminosa.

Aunque se hallaron seis especies de hiperparasitoides en las dos leguminosas, todos ellos demuestran utilizar eventualmente y en bajas densidades a los parasitoides primarios.

Las fluctuaciones de la población y la composición de especies de áfidos en alfalfa y trébol rojo no son idénticas; y esto genera respuestas diferentes de los parasitoides y predadores. En este trabajo, el cultivo de alfalfa fue más adecuado para el desarrollo de esos enemigos naturales que el trébol rojo y, dada su mayor permanencia en el tiempo, es probable que su servicio ecosistémico al sistema de producción sea mayor que el detectado en este estudio.

Las poblaciones de predadores muestran mayor riqueza que las de parasitoides en ambas leguminosas, la disponibilidad de presas induce el incremento de diversos grupos de predadores especialmente coccinélidos y heterópteros. Las respuestas relativamente rápidas de los predadores asociados a la densidad de áfidos, indican un intercambio con el entorno, que es una primera aproximación a la evaluación de los servicios ecosistémicos en control natural de plagas que bridan estas leguminosas. La presencia de *N. bakeri* no estimula el establecimiento de los predadores y parasitoides, de esta forma, el trébol rojo cuenta con un hospedero/presa que ofrece menores posibilidades de interacción con el resto del sistema.

Es necesario realizar nuevos trabajos de investigación tendientes a determinar cómo influyen las condiciones climáticas sobre las poblaciones de los organismos aquí estudiados y sus relaciones y qué recursos, además de huéspedes y presas, obtienen los enemigos naturales de las pasturas. Deben conducirse, además, estudios a mayor escala incluyendo otros componentes vegetales del sistema, que permitan confirmar y completar los resultados

obtenidos. Los estudios moleculares podrían colaborar en la determinación de la importancia de cada especie de predador en la disminución de la población de áfidos.

2.8 BIBLIOGRAFÍA

- Adams PA, Penny ND. 1985. Neuroptera of the Amazon Basin. Introduction and Chrysopini. *Acta Amazonica*, 15(3-4): 413-479. [En línea]. Consultado el 12 de agosto de 2013. Disponible en: <http://www.scielo.br/pdf/aa/v15n3-4/1809-4392-aa-15-3-4-0413.pdf>
- Albrecht M, Duelli P, Schmid B, Müller CB. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal Animal Ecological*, 76: 1015–1025.
- Alhmedi A, Haubruge E, Francis F. 2009. Effect of stinging nettle habitats on aphidophagous predators and parasitoids in wheat and green pea fields with particular attention to the invader *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomological Science*, 12: 349–358.
- Alhmedi A, Haubruge E, Francis F. 2008. Role of prey–host plant associations on *Harmonia axyridis* and *Episyrphus balteatus* field distribution and efficiency. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128: 49–56.
- Alhmedi A, Haubruge E, Bodson B, Francis F. 2007. Aphidophagous guilds on nettle (*Urtica dioica*) strips close to fields of green pea, rape and wheat. *Insect Science*, 14: 419–424.
- Altieri MA, Letornau DK. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*, 1: 405-430.
- Arbab A, Heydari N, Pakyari H. 2016. Temperature-dependent development of pale damsel bug, *Nabis capsiformis* Germar (Hemiptera: Nabidae) using linear and non-linear models. *Crop Protection*, 89: 248-254.
- Auad AM, Santos JC, Fonseca MG. 2014. Effects of temperature on development and survival of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae) fed on *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Florida Entomologist*, 97(4): 1353-1363.

- Banašek-Richter C, Bersier LF, Cattin MF, Baltensperger R, Gabriel JP, Merz Y, Ulanowicz RE, Tavares AF, Williams DD, Ruiter KO, Winemiller KO, Naisbit RE. 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology*, 90: 1470–1477.
- Banašek-Richter C, Cattin MF, Bersier LF. 2004. Sampling effects and the robustness of quantitative and qualitative food-web descriptors. *Journal of Theoretical Biology*, 226: 23-32.
- 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. Trabajo para la obtención del título de Licenciatura en Bioquímica. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República: 48p.
- Barahoei H, Rakhshani E, Nader E, Starý P, Kavallieratos NG, Tomanović Ž, Mehrparvar M. 2014. Checklist of Aphidiinae parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) and their host aphid associations in Iran. *Journal of Crop Protection*, 3(2): 199-232.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. Food webs. En: Begon M, Townsend CR, Harper JL. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Malden: Blackwell Publishing. 578-601.
- Bentancourt CM, Scatoni IB. 2010. Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay. (Tercera Edición). Montevideo: Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Editorial Hemisferio Sur. 582p.
- Bersier LF, Banašek-Richter C, Cattin MF. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83: 2394–2407.
- Blackman RL, Eastop VF. 2007. Taxonomic issues. En: van Emden HF, Harrington R. (Eds.). *Aphids as Crop Pests*. Wallingford: CAB International. 1-29.
- Blackman RL, Eastop VF. 2006. Aphids on the world's herbaceous plants and shrubs. Host list and keys (Volume 1). New York: John Wiley & Sons. The Natural History Museum. 1024 p.
- Blackman RL, Eastop VF. 1985. Aphids on the world's crops. An identification guide. New York: John Wiley & Sons. 467p.

- Borer ET, Seabloom EW, Tilman D. 2012. Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters*, 15: 1457–1464.
- Bueno VHP, Gutierrez AP, Ruggie P. 1993. Parasitism by *Aphidius ervi* (Hym.: Aphidiidae): Preference for pea aphid and blue alfalfa aphid (Hom.: Aphididae) and competition with *A. smithi*. *Entomophaga*, 38: 273-284.
- Bugg RL. 1992. Habitat manipulation to enhance the effectiveness of aphidophagous hover flies (Diptera: Syrphidae). *Sustainable Agriculture Technical Review*. University of California. [En línea]. Consultado el 17 de marzo de 2016. Disponible en: <http://asi.ucdavis.edu/programs/sarep/past/sarep-newsletters-1/newsletters-winter1992-vol5no2>.
- Buitenhuis R, Vet LEM, Boivin G, Brodeur J. 2005. Foraging behaviour at the fourth trophic level: a comparative study of host location in aphid hyperparasitoids. *Entomology Experimentalis et Applicata*, 114: 107–117.
- Burgio G, Ferrari R, Nicoli G. 1997. Biological and integrated control of *Aphis gossypii* Glover (Hom. Aphididae) in protected cucumber and melon. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 51: 171-178.
- Burrill C. 1918. New economic pests of red clover. *Florida Entomologist*, 11: 421-424.
- Caballero-López B, Bommarco R, Blanco-Moreno JM, Sans FX, Pujade-Villar J, Rundlöf M, Smith HG. 2012. Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat feature at local and landscape scales. *Biological Control*, 63: 222–229.
- Cameron PJ, Walker GP, Allan DJ. 1981. Establishment and dispersal of the introduced parasite *Aphidius aedyi* (Hymenoptera: Aphidiidae) in North Island of New Zealand, and its initial effect on pea aphid. *New Zealand Journal of Zoology*, 8: 105-112.
- Casula P, Wilby A, Thomas MB. 2006. Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems. *Ecology Letters*, 9: 995–1004.
- Cohen JE, Brian F, Newman CM. 1990. Community Food Webs: Data and Theory. Springer, Berlin. 279p. [En línea]. Consultado el 3 de julio de 2016. Disponible en

https://www.researchgate.net/publication/232301751_Community_Food_Webs_Data_and_Theory

- Colinet H, Boivin G, Hance T. 2007. Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: Fitness consequences. *Oecologia*, 152: 425–433. [En línea]. Consultado el 8 de febrero de 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/6461969_Manipulation_of_parasitoid_size_using_the_temperature-size_rule_Fitness_consequences
- Cornelis M, Coscarón. 2013. The Nabidae (Insecta, Hemiptera, Heteroptera) of Argentina. *ZooKeys*, 333: 1-30.
- Dellapé PM. 2014. Lygaeoidea. En: Roig-Juñent S, Clap LE, Morrone JJ. (Eds.). Biodiversidad de Artrópodos Argentinos (volumen 3). Tucumán: Editorial INSUE – UNT. 421-438.
- Dixon AFG. 2000. Insect predator–prey dynamics: Ladybird beetles and biological control. Cambridge: Cambridge University Press. 257 p.
- Dixon AFG, Hemptinne JL, Kindlmann P. 1997. Effectiveness of ladybirds as biological control agents: patterns and processes. *Entomophaga*, 42: 71-83.
- Dreves A. 1990. Seasonal abundance, distribution, and migration of the clover aphid, *Nearctaphis bakeri* (Cowen) in red clover. Tesis de grado. Oregon, USA. Oregon State University. 62 p. [En línea]. Consultado el 4 de mayo de 2016. Disponible en <https://core.ac.uk/download/files/197/10198078.pdf>
- Duarte HW, Zenner de Pliánia I. 2009. Efecto de la temperatura sobre el desarrollo de *Eriopsis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 12(2): 135-145.
- Dunbar HE, Wilson ACC, Ferguson NR, Moran, NA. 2007. Aphid thermal tolerance is governed by a point mutation in bacterial symbionts. *PLoS Biology*, 5: 96.
- Edwards OR. 2001. Interspecific and intraspecific variation in the performance of three pest aphid species on five grain legume hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 100: 21–30.

- Eigenbrode SD, Kabalo NN. 1999. Effects of *Brassica oleracea* waxblossoms on predation and attachment by *Hippodamia convergens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91: 125–130. [En línea]. Consultado el 22 de abril de 2015. Disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1570-7458.1999.00474.x/epdf>
- Eigenbrode SD, White C, Rohde M, Simon CJ. 1998. Behavior and effectiveness of adult *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) as a predator of *Acyrtosiphon pisum* on a glossy-wax mutant of *Pisum sativum*. *Environmental Entomology*, 27: 902–909. [En línea] Consultado el 24 de abril de 2016. Disponible en: https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/addpages/Andrey_Ukrainsky_Library/References_files/Eigenbrode98.pdf
- Farber SC, Constanza R, Wilson MA. 2002. Economic and ecological concepts for valuating ecosystems services. *Ecological Economy*, 41(3): 375-392.
- Fellowes MDE, van Alphen JJM, Jervis MA. 2005. Foraging behaviour. En: Jervis MA. (Ed.). *Insects as natural enemies. A practical perspective*. Dordrecht: Springer. 1-72.
- Fergusson NDM. 1980. A revision of the British species of *Dendrocerus* Ratzeburg (Hymenoptera: Ceraphronoidea) with a review of their biology as aphid hyperparasites. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Ent.)*, 41(4): 255-314.
- Finke DL, Denno RF. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429:407-410.
- Gagic V, Hänke S, Thies C, Scherber C, Tomanović Z. 2012. Agricultural intensification and cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, 170: 1099-1109.
- Gibson GAP. 2001. The Australian species of *Pachyneuron* Walker (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 10(1): 29-54.
- Gibson GAP, Vikberg V. 1998. The species of *Asaphes* Walker from America north of Mexico, with remarks on extralimital distributions and taxa (Hymenoptera: Chalcidoidea, Pteromalidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 7: 209-256.

- González GF. 2013. Los Coccinellidae de Uruguay [En línea]. Consultado el 23 de abril de 2015. Disponible en: <http://www.coccinellidae.cl/paginasWebUru/Paginas/InicioUru.php>
- González GF. 2010. Actualización de la bibliografía y nuevos registros en Coccinellidae de América del Sur (Insecta: Coleoptera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 47: 245-256.
- Gordon RD, Canepari C. 2008. South American Coccinellidae (Coleoptera). Part XI: A systematic revision of Hyperaspidini (Hyperaspidinae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria*, 99: 245-512.
- Grevstad FS, Klepetka BW. 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, 92: 399–404. [En línea]. Consultado el 23 de abril de 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/pdf/4220180.pdf?_=1470743351011
- Greze AA, Zaviezo T, Mancilla A. 2011. Effect of prey density on intraguild interactions among foliar- and ground- foraging predators of aphids associated with alfalfa crops in Chile: a laboratory assessment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139: 1-7.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41–49.
- Haramboure M, Reguilón C, Alzogaray RA, Schneider MI. 2014. First record of *Chrysoperla asoralis* and *C. argentina* (Neuroptera: Chrysopidae) in horticultural fields of La Plata associated with the sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 73(3-4): 187-190.
- Hawkins BA, Cornell HV. 1994. Maximum parasitism rate and successful biological control. *Science*, 266: 1886.
- He CG, Zhang XG. 2006. Field evaluation of lucerne (*Medicago sativa* L.) for resistance to aphids in northern China. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(4): 471–475.
- Heinz KM, Parrella MP. 1994. Poinsettia (*Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Koltz) cultivar-mediated differences in the performance of five natural enemies of *Bemisia argentifolii* Bellows and Perring n.sp. (Homoptera: Aleyrodidae). *Biological Control*, 4: 305–308. [En línea] Consultado el 24 de abril de 2016. Disponible en:

http://www.nhm.ac.uk/resources/research-curation/projects/chalcidoids/pdf_Y/HeinzPa994.pdf

- Hirao T, Murakami M. 2008. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. *Ecological Research*, 23: 159–168.
- Hodek I, Honek A. 1996. Distribution in habitats. En: *Ecology of Coccinellidae*. Dordrecht: Springer Science+Business Media (Series Entomologia N° 54). 95-141.
- Höller C, Micha SG, Schulz S, Francke W, Pickett JA. 1994. Enemy-induced dispersal in a parasitic wasp. *Experientia*, 50: 182-185.
- Japoshvili G. 2007. *Syrphophagus* species from Transcaucasia and Turkey. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(5): 683-687.
- Kaartinen R, Roslin T. 2011. Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80: 622-631.
- Kamo T, Tokuoka Y, Miyazaki M. 2012. Quantification of canavanine, 2-aminoethanol, and cyanamide in *Aphis craccivora* and its host plants, *Robinia pseudoacacia* and *Vicia angustifolia*: effects of these compounds on larval survivorship of *Harmonia axyridis*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(12): 1552-1560.
- Katis NI, Tsitsipis JA, Stevens M, Powell G. 2007. Transmission of plant viruses. En: *Aphids as Crop Pests*. van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Wallingford: CAB International. 353-390.
- Kawauchi S. 1991. Selection for highly prolific females in three aphidophagous coccinellids. En: Polgár LA, Chambers R, Dixon AFG, Hodek I. (Eds.). *Behaviour and Impact of Aphidophaga*. The Hague: SPB Academic Publishing. 177–181.
- Kindlmann P, Dixon AFG. 2000. Insect predator-prey dynamics and the biological control of aphids by ladybirds. 1st International Symposium on *Biological Control* of Arthropods. 118-124. [En línea]. Consultado el 25 de abril de 2016. Disponible en: <http://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/webpubs/FHTET-2003-05/day1/kindlmann.pdf>

- Kindlmann P, Dixon AFG. 1993. Optimal foraging in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 90: 443–450. [En línea]. Consultado el 4 de marzo de 2015. Disponible en: <http://www.eje.cz/pdfs/eje/1993/04/10.pdf>
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45: 175–201.
- Landis BJ, Hagel GT. 1969. Aphids and leafhoppers found on red clover in eastern Washington. *Florida Entomologist*, 62(1): 273.
- Langer A, Boivin G, Hance T. 2004. Oviposition, flight and walking capacity at low temperatures of four aphid parasitoid species (Hymenoptera: Aphidiinae). *European Journal of Entomology*, 101: 473-479.
- Langer A, Hance T. 2000: Overwintering strategies and cold hardiness of two aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Insect Physiology*, 46: 671–676.
- Letourneau DK, Jedlicka JA, Bothwell SG, Moreno CR. 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 573–592.
- Lohaus K, Vidal S, Thies C. 2013. Farming practices change food web structures in cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid communities. *Oecologia*, 171: 249–259.
- Ma G, Ma CS. 2012. Climate warming may increase aphids' dropping probabilities in response to high temperatures. *Journal of Insect Physiology*, 58: 1456–1462.
- Macfadyen S, Gibson R, Raso L, Sint D , Traugott M , Memmott J. 2009. Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133: 14–18.
- Malina R, Praslika J. 2008. Effect of temperature on the developmental rate, longevity and parasitism of *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Plant Science*, 44: 19-24.

- Marc P, Canard A. 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62: 229-235.
- Marinoni L, Morales MN, Spaler I. 2007. Chave de identificação ilustrada para os gêneros de Syrphinae (Diptera, Syrphidae) de ocorrência no sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 145-160.
- McLean AHC, Godfray HCJ. 2015. Evidence for specificity in symbiont-conferred protection against parasitoids. *Proceedings of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 282(1811): 20150977. [En línea]. Consultado el 8 de agosto de 2016. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4528558/>
- Memmott J, Godfray HCJ, Gauld ID. 1994. The structure of a tropical host parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 63: 521–540.
- Mertins, J.W. 1985, Hyperparasitoids from pea aphid mummies, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), in North America. *Annals of the Entomological Society of America*, 78(2): 187-194. [En línea] Consultado el 3 de agosto de 2013. Disponible en: http://www.nhm.ac.uk/resources/researchcuration/projects/chalcidoids/pdf_Y/Mertin985.pdf
- Mills NJ. 1979. *Adalia bipunctata* (L.) as a generalist predator of aphids. Tesis de doctorado. Norwich, Reino Unido. University of East Anglia. 91p.
- Molinari AM. 2005. Control biológico. Especies entomófagas en cultivos agrícolas. San Juan: INTA. Editorial Editor. 80 p.
- Montoya JM, Rodriguez MA, Hawkins BA. 2003. Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology Letters*, 6: 587–593.
- Müller CB, Adriaanse CT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68: 346–370.
- Ng SM. 1991. Voracity, development and growth of larvae of *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis spiraecola*. En: Polgár LA, Chambers R, Dixon AFG, Hodek I. (Eds.). Behaviour and Impact of Aphidophaga. The Hague: SPB Academic Publishing. 199–206.

- Northfield TD, Snyder GB, Ives AR, Snyder WE. 2010. Niche saturation reveals resource partitioning among consumers. *Ecology Letters*, 13: 338–348.
- Núñez E. 2002. La alfalfa como reservorio de enemigos naturales. Tesis de doctorado. Lleida. Universitat de Lleida. 240 p.
- Ohtaka C, Ishikawa H. 1991. Effects of heat treatment on the symbiotic system of an aphid mycetocyte. *Symbiosis*, 11: 19–30.
- Olszak RW. 1988. Voracity and development of three species of Coccinellidae, preying upon different species of aphids. En: Niemczyk E, Dixon AFG. (Eds.). *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*. The Hague: SPB Academic Publishing. 47 – 53.
- Omkar, Mishra G. 2016. Syrphid flies (The Hovering agents). En: Omkar. (Ed.). *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. (1st Edition). London: Academic Press. 259-279.
- Omkar, Mishra OG. 2005. Preference-performance of a generalist predatory ladybird: A laboratory study. *Biological Control*, 34: 187–195.
- Pacala SW, Hassell MP, May RM, 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature*, 344: 150–153.
- Petermann JS, Müller CB, Weigelt A, Weisser WW, Schmid B. 2010. Effect of plant species loss on aphid-parasitoid communities. *Journal of Animal Ecology*, 79: 709–720.
- Pimentel D, Wheeler AG. 1973. Species and diversity of arthropods in the alfalfa community. *Environmental Entomology*, 2: 568-559.
- Polis GA, Sears ALW, Huxel GR, Strong DR, Maron J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 473–475.
- Pons X, Lumbierres B, Ribes A, Starý P. 2011. Parasitoid complex of alfalfa aphids in an IPM intensive crop system in northern Catalonia. *Journal of Pest Science*, 84: 437-445.
- Pons X, Nuñez E, Lumbierres B, Albajes R. 2005. Epigeal aphidophagous predators and the role of alfalfa as a reservoir of aphid predators for arable crops. *European Journal of Entomology*, 102: 519-525.

- Pons X, Starý P. 2003. Spring aphid-parasitoid (Hom., Aphididae, Hym., Braconidae) associations and interactions in a Mediterranean arable crop ecosystem, including Bt maize. *Journal of Pest Science*, 76: 133–138.
- Prinsloo GJ, Hewitt PH, Van Der Westhuizen MC. 1993. The effect of temperature on oviposition behaviour and success of two parasitoids of the Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) (Hemiptera: Aphididae). *African Entomology*, 1: 189–193. [En línea]. Consultado el 23 de marzo 2016. Disponible en: http://www.nhm.ac.uk/resources/researchcuration/projects/chalcidoids/pdf_Y/PrinslHeWe993.pdf
- Quisenberry SS, Ni X, 2007. Feeding injury. En: van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Aphids as crop pests. Wallingford: CAB International. 331-352.
- Rakhshani E, Kazemzadeh S, Starý P, Barahoei H, Kavallieratos N, Četković A, Popović A, Bodlah I, Tomanović Ž. 2012. Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Northeastern Iran: Aphidiine-Aphid-Plant Associations, Key and Description of a New Species. *Journal of Insect Science*, 12: 1-26. [En línea]. Consultado el 12 de diciembre de 2013. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3648336/>
- Rengifo-Correa L, González R. 2011. Clave ilustrada para la identificación de las familias de pentatomorfa (Hemiptera-Heteroptera) de distribución Neotropical. *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 15: 168-187.
- Rohitha BH, Penman DR. 1983. Effect of temperature on the biology of bluegreen lucerne aphid, *Acyrtosiphon kondoi*. *New Zealand Journal of Zoology*, 10: 299–308.
- Roschewitz I, Hucker M, Tschamntke T, Thies C. 2005. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108: 218–227.
- Rott AS, Godfray HCJ. 2000. The structure of a leafminer–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 274–289.
- Roux O, Le Lann C, van Alphen JJM, van Baaren J. 2010. How does heat shock affect the life history traits of adults and progeny of the aphid parasitoid *Aphidius avenae* (Hymenoptera: Aphidiidae)? *Bulletin of Entomological Research*, 100: 543–549.

- Ryalls JMW, Riegler M, Moore BD, Johnson SN. 2013. Biology and trophic interactions of lucerne aphids. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(4): 335–350. [En línea]. Consultado el 23 de junio de 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/259389964_Biology_and_trophic_interactions_of_lucerne_aphids
- Sadeghi H, Gilbert F. 1999. Individual variation in oviposition preference, and its interaction with larval performance in an insect predator. *Oecologia*, 118: 405–411.
- Sampaio M V, Bueno VHP, van Lenteren JC. 2001. Preferência de *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae) por *Myzus persicae* (Sulzer) e *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Neotropical Entomology*, 30: 655–660.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. 2005. Host-plant selection: variation is the rule. En: *Insect-Plant Biology*. Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. (Eds.). Oxford: Oxford University Press. 209-232.
- Shannon CE. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27: 379–423. [En línea] Consultado el 11 de noviembre de 2015. Disponible en: <http://worrydream.com/refs/Shannon%20-%20A%20Mathematical%20Theory%20of%20Communication.pdf>
- Silva H, Ribeiro A, Pereyra C, Castiglioni E. 2012. Composición de la comunidad de áfidos, parasitoides e hiperparasitoides en un cultivo de avena para pastoreo. Tomado de: III Encuentro Investigadores del Norte CD-Rom. Setiembre 2012.
- Starý P, Havelka J. 2008. Fauna and associations of aphid parasitoids in an up-dated farmland area (Czech Republic). *Bulletin of Insectology*, 61(2): 251-276.
- Starý P, Sampaio MV, Bueno VHP. 2007. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) and their associations related to biological control in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51(1): 107-118.
- Starý P. 1995. The Aphidiidae of Chile (Hymenoptera, Ichneumonoidea, Aphidiidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 42(1): 113-138.

- Starý P. 1978. Seasonal relations between lucerne, red clover, wheat and barley agro-ecosystems through the aphids and parasitoids (Homoptera, Aphididae; Hymenoptera, Aphididiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 75: 296–311.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to Integrated Control. Junk W. (Ed.). Series Entomologica. (Vol. 6). The Hague: Springer. 643 p.
- Suay VA, Luna F, Michelena JM. 1998. Parasitoides no afidiinos de áfidos (Chalcidoidea: Aphelinidae) e hiperparasitoides de las superfamilias Chalcidoidea, Ceraphronoidea y Cynipoidea (Hymenoptera: Apocrita: Parasitica) en la provincia de Valencia. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 22(1-2): 99-113.
- Summers C. 1998. Integrated pest management in forage alfalfa. *Integrated Pest Management Reviews*, 3: 127–154.
- Sydney L, Bueno VHP, Lins Jr. JC, Silva D, Sampaio MG. 2010. Qualidade de diferentes espécies de pulgões como hospedeiros do parasitóide *Aphidius ervi* Holiday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Neotropical Entomology*, 39(5): 709-713.
- Tamaki G. 1972. Biology and ecology of two predators, *Geocoris pallipes* Stal and *G. bullatus* (Say). Technical bulletin N° 1446. Agricultural Research Service. United States Department of Agriculture. 46p. [En línea]. Consultado el 2 de junio de 2016. Disponible en: <http://naldc.nal.usda.gov/naldc/download.xhtml?id=CAT87201407&content=PDF>
- Taylor LR, Palmer JMP, Dupuch MJ, Cole J, Taylor MS. 1981. A handbook for the rapid identification of alate aphids of Great Britain and Europe. En: Euraphid 1980. Taylor LR. (Ed.). Harpenden: Rothamsted Experimental Station. 1-171.
- Taylor AJ, Müller CB, Godfray HCJ. 1998. Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behavior*, 11: 297-302.
- Thies C, Roschewitz I, Tschamtkke T. 2005. The landscape context of cereal aphid–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 203–210. [En línea]. Consultado el 3 de setiembre de 2015. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3496544/>

- Thompson FC. 1999. A key to the genera of the flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Neotropical Region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms. *Contributions on Entomology, International*, 3(3): 321-378.
- Tkaczuk C, Shah P, Clark SJ, Pell JK. 2007. Influence of host plant on susceptibility of the aphid *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) to the fungal pathogen *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales). *European Journal of Entomology*, 104: 205-210.
- Tomanovič Z, Petrovič A, Mitrovič M, Kavallieratos NG, Starý P, Rakhshani E, Rakhshanipour M, Popović A, Shukshuk AH, Ivanović A. 2014. Molecular and morphological variability within the *Aphidius colemani* group with redescription of *Aphidius platensis* Brethes (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Bulletin of Entomological Research*, 104(5): 552-565.
- Tomanovič Z, Kavallieratos NG, Starý P, Stanisavljevič LZ, Četković A, Stamenković S, Jovanović S, Athanassiou G. 2009. Regional tritrophic relationship patterns of five aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in agroecosystem-dominated landscapes of southern Europe. *Florida Entomologist*, 102(3): 836-854.
- Tylianakis JM, Tschamtker T, Lewis O. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445: 202-205. [En línea] Consultado el 23 de setiembre de 2015. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17215842>
- van Tol S, van Steenis MJ. 1994. Host preference and host suitability for *Aphidius matricariae* Hal. and *A. colemani* Vier. (Hym.: Braconidae), parasitizing *Aphis gossypii* Glov. and *Myzus persicae* Sulz. (Hom.: Aphididae). Wageningen Agricultural Univ. (Netherlands). Dept. of Entomology. Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen - Rijksuniversiteit Gent Medical Faculty Landbouww, University Gent, 59: 273-279.
- van Veen FJF, Müller CB, Pell J, Godfray HCJ. 2008. Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *Journal of Animal Ecology*, 77: 191-200.
- Visser U, Wiegand K, Grimm V, Johst K. 2009. Conservation biocontrol in fragmented landscapes: persistence and parasitism in host-parasitoid model. *The Open Ecology*

- Journal*, 2: 52-61. [En línea] Consultado el 23 de julio de 2016. Disponible en: <http://benthamopen.com/contents/pdf/TOECOLJ/TOECOLJ-2-1-52.pdf>
- Völkl W, Mackauer M, Pell J, Brodeur J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. En: Aphids as crop pests. van Emden H, Harrington R. (Eds.). Oxfordshire: CAB International. 187-234.
- von Burg S, van Veen FJF, Alvarez-Alfageme F, Romeos J. 2011. Aphid-parasitoid community structure on genetically modified wheat. *Biology Letters*, 7: 387-391.
- White C, Eigenbrode SD. 2000. Effects of surface wax variation in *Pisum sativum* on herbivorous and entomophagous insects in the field. *Environmental Entomology*, 29(4): 773-780.
- Ximenez-Embun MG, Zaviezo T, Grez AA. 2014. Seasonal, spatial and diel partitioning of *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) predators and predation in alfalfa fields. *Biological Control*, 69: 1-7. [En línea] Consultado el 3 de marzo de 2016. Disponible en: <http://repositorio.uchile.cl/bitstream/handle/2250/122614/Seasonal-spatial-and%20iel-partitioning-of-Acyrtosiphon-pisum-Hemiptera-Aphididae-predators-and-predation-in-alfalfa-fields.pdf?sequence=1>
- Zavala J. 2010. Respuestas inmunológicas de las plantas frente al ataque de insectos. *CienciaHoy*, 20(117): 57-63.
- Zumoffen L, Rodriguez M, Gerding M, Salto C, Salvo A. 2015. Plantas, áfidos y parasitoides: interacciones tróficas en agroecosistemas de la provincia de Santa Fe, Argentina y clave para la identificación de los Aphidiinae y Aphelinidae (Hymenoptera) conocidos de la región. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 74(3-4): 133-144.
- Zumoffen L, Salto C, Signorini ML. 2010. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) como reservorio de insectos entomófagos. *Revista FAVE - Ciencias Agrarias*, 9(1-2): 73-82.

3. DESCRIPCIÓN CUANTITATIVA DE LA RELACIÓN DE ÁFIDOS Y HONGOS ENTOMOPATÓGENOS EN TRÉBOL ROJO Y ALFALFA

Silva, Horacio; Ribeiro, Adela; Abbate, Silvana.

Departamento de Protección Vegetal, Estación Experimental "Dr. Mario A. Cassinoni", Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Ruta 3 km 363. Correo electrónico: hsilva@fagro.edu.uy

3.1 RESUMEN

Los hongos entomopatógenos son un componente de las comunidades relacionadas a áfidos en el sistema agrícola pastoril. El aporte a la diversidad que pueden realizar las forrajeras alfalfa y trébol rojo en la fase pastoril fue comparado a través de la descripción de la red trófica cuantitativa, prevalencia de áfidos y abundancia y riqueza de las especies de hongos entomopatógenos. En un período de un año y medio, se encontró a *Zoophthora radicans*, *Entomophthora planchoniana*, *Pandora neaophidis* y *Neozygites fresenii* desarrollándose sobre cinco especies de áfidos. La especie predominante fue *Z. radicans*. Las mayores infecciones ocurrieron en otoño e invierno, en esos momentos se alcanzó una prevalencia promedio de 24% en alfalfa y 14% en trébol rojo. Existió mayor número de especies promedio de hongos por fecha en otoño e invierno. La abundancia de hongos fue determinante para la concreción de los índices y el efecto de la pastura fue condicionado por la cantidad de hongos presentes. La abundancia de hongos se asoció positivamente con altura de tallos en alfalfa en primavera y negativamente con el número de tallos en trébol rojo, en algunas estaciones. La mayor asociación entre *Z. radicans* y *A. kondoi* en las pasturas fue producto de la sincronización de sus ciclos. Ambas pasturas tienen una estructura trófica similar y deberían ser un aporte de hongos entomopatógenos al resto del sistema de producción, con mejores condiciones para el desarrollo de epizootias observadas en alfalfa.

3.2 SUMMARY

Entomopathogenic fungi are an important component of the aphid communities in the grassland farming system. The contribution to the diversity that can make forageous alfalfa and red clover was compared through quantitative description of the food web, aphid mortality and abundance and richness of species of entomopathogenic fungi. In a 1.5 years period,

Zoophthora radicans, *Entomophthora planchoniana*, *Pandora neaphidis* and *Neozygites fresenii* were found on five aphid species. The predominant species was *Z. radicans*. The highest infestations occurred in autumn and winter, at that time an average mortality of 24% in alfalfa and 14% in red clover were reached. There was more species of fungus per date in spring and winter in the set of patches of alfalfa and red clover in autumn. Indices of the food web showed no differences between pastures during periods of greater abundance of entomopathogens. Entomopathogenic occurrence was positively associated with the number and height of stems of alfalfa in spring and negatively with number of stems of red clover, in autumn. A higher association between *Z. radicans* and *A. kondoi* in the two pastures was product of their cycle synchronization. Both pastures have a similar trophic structure, are reservoirs for entomopathogenic fungi, and should be a contribution to the rest of the system, being alfalfa which gives better conditions for the development of aphid epizootics.

3.3 INTRODUCCIÓN

La alfalfa (*Medicago sativa*) y el trébol rojo (*Trifolium pratense*) son dos leguminosas forrajeras utilizadas corrientemente en las rotaciones agrícola-pastoriles. Ambas pasturas son colonizadas por varias especies de insectos fitófagos y entomófagos (Starý, 1978; Pons et al., 2005; Zumoffen et al., 2010), que constituyen una comunidad que aporta biodiversidad al sistema productivo.

Los áfidos (Hemiptera: Aphidoidea) son frecuentes en las leguminosas forrajeras y ocurren diferentes especies durante todo el año (Alzugaray y Ribeiro, 2000). Las poblaciones de áfidos producen daños directos e indirectos sobre las plantas (Barta y Cagáñ, 2006; Quisenberry y Ni, 2007) que disminuyen la calidad del forraje y la producción de semillas. Los daños directos incluyen la ingesta de savia; los daños indirectos se deben la transmisión de virus y enfermedades y a la excreción de fluidos que afectan la actividad fotosintética y el intercambio gaseoso (Katis et al., 2007).

Los áfidos que colonizan las pasturas de trébol rojo y alfalfa son hospederos de diversos hongos entomopatógenos que han demostrado cumplir un rol importante como agentes de control (Roy et al., 1998; Roy et al., 2001; Völkl et al., 2007). El orden de los Entomophthorales (Clase Entomophthoraceae) es un grupo de hongos que puede infectar a varias especies áfidos (Hall et al., 1979, Milner et al., 1980) y son agentes de control

frecuentes en los sistemas agrícolas en todas partes del mundo (Humber, 1989; Pell et al., 2001). Debido a su alta capacidad de infección, la mortalidad causada puede acabar con una gran cantidad de colonias en un tiempo relativamente corto, causando epizootias a gran escala incluso en cultivos anuales (Jackson et al., 2010). En ciertas estaciones del año, cuando las condiciones son propicias para el desarrollo de los hongos, las poblaciones de áfidos descienden rápidamente por las infecciones causadas por estos agentes de control (Alzugaray et al., 2010).

En Uruguay y la región existen varias especies de hongos asociadas a áfidos en pasturas (Alzugaray et al., 2010; Manfrino et al., 2014b), pero aún no se ha descrito cuantitativamente la relación entre ellas, con un método que permita comparar las relaciones tróficas. Las redes tróficas indican las relaciones de consumo entre taxones pueden describir las relaciones entre entomopatógenos (van Veen, 2008).

El objetivo de este trabajo fue describir cuantitativamente a través de su estructura trófica las asociaciones entre las especies de hongos entomopatógenos que afectan a áfidos en trébol rojo y alfalfa, y explorar posibles diferencias atribuidas a las leguminosas que puedan afectar el servicio ecológico que estas pasturas brindan al sistema de producción agrícola pastoril.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1 Muestreos

Los muestreos se realizaron en dos parcelas, una de alfalfa y otra de trébol rojo de tres hectáreas cada una. En cada pastura se definieron seis parches (franjas de 2m x 30 m) separados 50 m entre sí. Desde octubre de 2011 a marzo de 2013 se cortaron semanalmente 30 tallos de cada parche. En laboratorio se contaron los áfidos de todas las especies y los áfidos muertos por hongos. Los áfidos muertos se acondicionaron en tubos plásticos tipo eppendorf de 5 cm de alto por 1 cm de diámetro. Estos recipientes se mantuvieron a $4\pm 2^{\circ}\text{C}$ hasta el momento de la identificación.

Adicionalmente, para tener un indicador de las relaciones entre especies en cada fecha de muestreo, se recolectaron 30 áfidos por parche, que fueron mantenidos en cámara de cría durante 10 días (Fotoperiodo 12:12, 20°C) sobre plántulas de alfalfa o trébol rojo.

Los áfidos muertos por hongos entomopatógenos se identificaron utilizando una lupa binocular para observar la presencia de rizoides y determinar la especie de hospedero. Posteriormente, se colocaron los cadáveres sobre un portaobjetos y se tiñeron con acetoorceína para permitir la visualización de los conidios bajo el microscopio así como estructuras utilizadas en la determinación taxonómica. Los conidios, el tipo de ramificación de las hifas, la presencia de cistidios, rizoides y las esporas de resistencia fueron las estructuras utilizadas para la identificación de la especie de patógeno que produjo la muerte del insecto. La alternativa convencional para identificar a los entomophthorales, consistente en utilizar la descarga de conidios primarios desde el insecto, no pudo ser utilizada porque la elevada cantidad de material a procesar no permitía acondicionar en cámara húmeda todos los cadáveres frescos.

Para la identificación de géneros se utilizaron las claves de Humber (2012a) y para especies las claves de Keller (1987a, 1991, 2002) y Barta y Cagán (2006). El entrenamiento básico y la confirmación e identificación de ciertas muestras padrón fueron realizados en Cepave (La Plata - Argentina) con la supervisión de la Dra Claudia López Lastra. Se reservaron muestras de cadáveres secos para ser depositados en fungario del Cepave (La Plata - Argentina) como referencia.

3.4.2 Comparación entre leguminosas

Se evaluó la abundancia y el número de especies de hongos entomopatógenos por semana y por parche en las dos pasturas. Además, la abundancia de hongos entomopatógenos en 30 tallos fue analizada para cada estación del año usando modelos lineales mixtos con las variables predictoras: abundancia de áfidos por especie en el muestreo previo, temperatura en los 10 días previos, humedad en los 10 días previos y se incluyeron además dos variables relacionadas a la característica de la pastura: altura y número de tallos.

3.4.3 Redes tróficas de entomopatógenos

Se construyeron redes tróficas cuantitativas para graficar las relaciones entre especies de hongos y de áfidos. Para ello se agruparon y promediaron los resultados de cada semana y parche por estación del año. Las redes graficadas representan en su base a los

fitófagos y el ancho de cada barra representa la densidad de población de cada especie de áfido en promedio (parche y semana) en cada estación. Para describir cuantitativamente la red trófica de hongos entomopatógenos y áfidos fueron calculados los índices de Conectividad (densidad de vínculos logrados sobre el total de relaciones posibles), Equidad de interacciones (índice de la simetría de las relaciones), Densidad de links (relaciones en promedio por especie), Vulnerabilidad (número de especies de hongo por especie de áfido) y Generalidad (número de especies de áfido por especie de hongo), todas en su versión cuantitativa (ponderando por el peso relativo de la relación trófica). Para esto se utilizaron fórmulas de Bersier et al. (2002) basadas en la teoría de Shannon (1948), adaptadas a la relación hongos entomopatógenos-áfidos. Los índices se expresan en base semanal y fueron calculados con el paquete “bipartite” de R (Dormann et al., 2008, 2009) versión 3.2.2, usando la opción *empty.web=False* para tener en cuenta en los cálculos las especies presentes pero no infectadas.

3.4.4 Análisis estadístico

La comparación del número de especies y abundancia entre pasturas dentro de cada estación se realizó con modelos lineales mixtos usando el tipo de pastura como predictor. En todos los casos se definió como efecto aleatorio la fecha (semana) y el parche. La densidad de hongos entomopatógenos fue corregida mediante ($\log x + 0,5$) para compensar la falta de normalidad de los residuos analizados.

La mortalidad (porcentaje) se analizó mediante modelo lineal generalizado mixto (distribución binomial). Dentro de cada estación y pastura las descripciones lineales simples de las relaciones entre abundancia y las variables de clima y estado de la pastura se analizaron mediante el test de correlación de Spearman.

El análisis por estación de los índices de la estructura trófica se realizó mediante modelos lineales mixtos. Se colocaron los predictores: “abundancia de hongos”, “abundancia de áfidos” y “tipo de pastura”. Se utilizó la estructura semana/parche como efecto aleatorio. Se utilizaron los paquetes y “nlme” de R para los análisis de modelos mixtos y “lme4” y “lmerTest” y para obtener los valores de F y grados de libertad del modelo lineal generalizado mixto.

3.5 RESULTADOS

3.5.1 Composición de la comunidad

Las especies de áfidos halladas en las dos pasturas fueron *Acyrtosiphon kondoi* Shinji, *Acyrtosiphon pisum* Harris y *Aphis craccivora* Koch. *Therioaphis trifolii maculata* (Buckton) ocurrió en alfafla y excepcionalmente en trébol rojo. *Nearctaphis bakeri* (Cowen) se presentó en trébol rojo y muy ocasionalmente en alfalfa.

Las cuatro especies de hongos entomopatógenos que estuvieron asociadas a las especies de áfidos fueron *Zoopphthora radicans* (Bref.) Batko, *Entomophthora planchoniana* Cornu, *Pandora neoaphidis* (Remaudière & Hennebert) (Humber) del orden Entomophthorales y *Neozygites fresenii* (Nowakowski) Remaudière & Keller (Neozygitaes: Neozygitaceae), Phylum Entomophthoromycota (Humber, 2012b)

Entre el fin de otoño y comienzo del invierno hubo mayor abundancia de hongos entomopatógenos, aunque se encontraron áfidos muertos por estos organismos en las dos pasturas en todas las estaciones del año, excepto en el verano 2012, en alfalfa. Los áfidos que se presentaron en otoño, invierno y primavera coincidieron con el periodo de mayor actividad de los hongos entomopatógenos (Figuras 1 y 2). La especie más abundante en ese periodo fue *A. kondoi*, con 89% de los ejemplares recolectados en otoño e invierno en alfalfa y 75%, en ese mismo periodo, en trébol rojo.

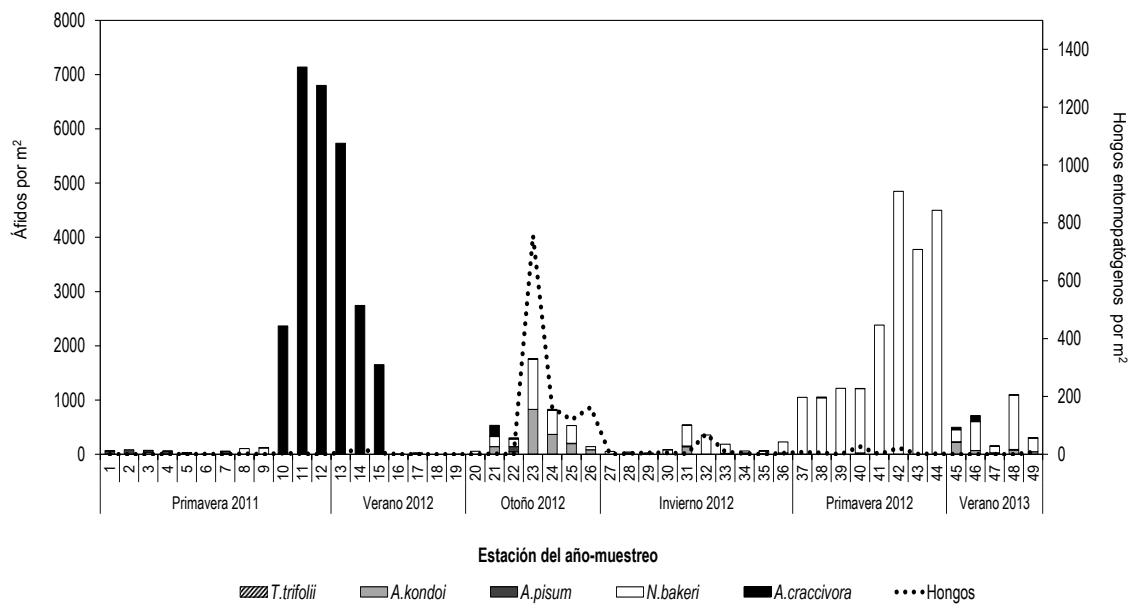


Figura 1. Abundancia de áfidos por especie (promedio de seis parches) y de hongos entomopatígenos en trébol rojo.

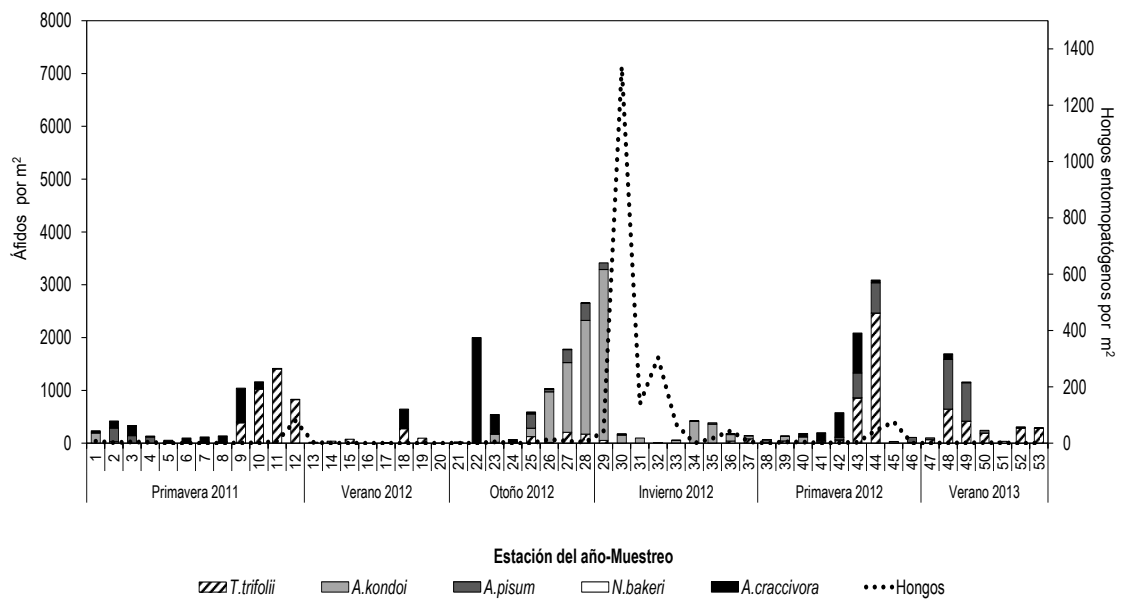


Figura 2. Abundancia de áfidos (promedio de seis parches) por especie y de hongos entomopatígenos en alfalfa.

3.5.1.1 Número de especies

El número de especies promedio por estación (áfidos más hongos) solo fue significativamente superior en alfalfa que en trébol rojo en la primavera 2012 (4,09 en alfalfa vs. 2,33 en trébol rojo; $F_{1,58}=9,8$; $p\leq 0,01$). El número de especies de hongos

entomopatógenos varió entre estaciones. En primavera 2011, la alfalfa mantuvo mayor número de especies promedio que el trébol rojo (1,73 en alfalfa vs. 1 en trébol rojo, $F_{1,57}=9,34$; $p\leq 0,05$). En otoño, el número de especies fue mayor en trébol rojo (2,65 en trébol rojo vs 1,75 en alfalfa; $F_{1,22}=17,9$; $p\leq 0,001$) y no existieron diferencias significativas en invierno (1,91 en alfalfa vs. 1,69 en trébol rojo).

3.5.1.2 Abundancia de hongos

La especie predominante fue *Z. radicans*, que representó más de la mitad de los áfidos muertos en todas las fechas de muestreo y en los momentos de mayor abundancia de hongos en campo, tuvo una frecuencia relativa de 96% en otoño en trébol rojo y 89% en alfalfa en invierno (Cuadro 1).

Los máximos registros semanales de abundancia de áfidos muertos por hongos fueron de 4153 por metro cuadrado en alfalfa (en invierno) y 2530 en trébol rojo (en otoño) en uno de los parches evaluados en cada una de las leguminosas. La alfalfa tuvo significativamente más abundancia de entomopatógenos en primavera 2011 ($F_{1,57}=11,1$; $p\leq 0,01$) e invierno ($F_{1,38}=16,6$; $p\leq 0,001$). En trébol rojo la infección se inició antes, a partir de mediados de otoño, y tuvo más abundancia de hongos en esa estación ($F_{1,22}=15,5$; $p\leq 0,001$).

La abundancia de hongos entomopatógenos estuvo relacionada a la estación del año. Al construir el modelo incluyendo el predictor “Estación”, este tuvo interacción con la mayoría de las demás variables explicativas de la abundancia. En los modelos mixtos ajustados con la abundancia de hongos como respuesta, hubo interacción entre la estación y la pastura ($F_{5,157}=4,11$; $p\leq 0,001$), la riqueza de especies ($F_{5,157}=3,1$; $p=0,03$), temperatura media ($F_{5,157}=15,38$; $p\leq 0,001$) y la altura de tallos ($F_{5,157}=4,2$; $p\leq 0,01$). El factor “tipo de leguminosa” tuvo interacción con la abundancia de áfidos ($F_{5,48}=15,75$; $p=0,0002$), con la humedad el aire ($F_{5,48}=5,86$; $p=0,019$) y con el número de tallos ($F_{5,48}=2,50$; $p=0,042$). La humedad relativa del aire tuvo efecto solo en la interacción con la estación y no se detectó interacciones con otras variables.

Cuadro 1. Abundancia por metro cuadrado de áfidos afectados por diferentes especies de hongos entomopatógenos por pastura y estación.

Pastura	Estación	Total	<i>Z. radicans radicans</i>	<i>E. planchoniana</i>	<i>P. neoaphidis</i>	<i>N. fresenii fresenii.</i>
Alfalfa	Primavera 2011	20,9 ±7,7	15,1 ±5,8	2,9 ±1,2	0,43 ±0,2	0 ±0
	Verano 2012	0±0	0 ± 0	0 ±0	0 ±0	0 ±0
	Otoño 2012	8,2 ±2,4	3,9± 0,6	0,4 ± 0,1	0,2 ±0,07	0 ±0
	Invierno 2012	347,4 ±103,1	285,4 ±44,1	44,0 ±24,5	2,6 ±0,3	1,3 ±0,9
	Primavera 2012	37,5 ±14	38,3 ±9,9	0,9 ±0,35	1,32 ± 0,4	0 ±0
	Verano 2013	14,9 ±11,0	11,1 ±4,4	3,4 ±1,47	0,19 ±0,2	0 ±0
Trébol rojo	Primavera 2011	1,74 ±0,8	0,2 ±0,2	0 ±0	0 ±0	0 ±0
	Verano 2012	13,2 ±6,1	10,0 ± 3,6	0 ±0	3,2 ±1,3	0 ±0
	Otoño 2012	234,2 ±81,9	221,1 ±13,0	3,1 ±1,0	9,7 ±2,3	3,8 ±1,3
	Invierno 2012	39,8 ±13,9	30,2 ±9,3	3,8 ±2,3	0,6 ±0,1	0 ±0
	Primavera 2012	22,7 ±9,1	22,0 ±6,8	0 ±0	0,7 ±0,5	0 ±0
	Verano 2013	2,8 ±2,0	2,9 ±1,3	0 ±0	0 ±0	0 ±0

La abundancia de hongos en 30 tallos en primavera, otoño e invierno estuvo relacionada con la abundancia previa de áfidos, particularmente con la abundancia de la especie que fuera predominante en trébol rojo, y con *A. pisum* y *A. kondoi* en alfalfa (Cuadro 2).

Las variables que describen la condición de la pastura influyeron en la cantidad de hongos encontrados en las distintas estaciones. En alfalfa, se encontraron más hongos asociados a mayores alturas de tallos en la primavera 2011 (Spearman, $rS=0,39$; $p = 0,001$) y otoño (Spearman; $rS=0,30$; $p=0,04$). En trébol rojo se registró efecto de la altura del forraje en invierno (Spearman, $rS=0,32$; $p\leq0,001$). Esta pastura se caracterizó por mostrar efectos negativos del número de tallos sobre la abundancia de hongos. Esta correlación negativa ocurrió en otoño (Spearman, $rS=-0,46$; $p \leq0,001$), invierno (Spearman, $rS=-0,83$; $p\leq0,001$) y primavera 2011 (Spearman, $rS=-0,31$; $p\leq0,001$).

Cuadro 2. Efectos sobre la cantidad de áfidos afectados por hongos entomopatógenos en 30 tallos. Factores explicativos: abundancia de áfidos por especie, temperatura, altura de tallos y número de tallos/m². Valores de t y niveles de significancia provenientes de modelos lineales mixtos.

Estación	Abundancia de áfidos por especie					T °C	Altura de tallos	Nº de tallos
	<i>A. kondoi</i>	<i>A. pisum</i>	<i>A. craccivora</i>	<i>N. bakeri</i>	<i>T. trifolii</i>			
<i>Alfalfa</i>								
Primavera 11	0,25	1,49	1,6	--	0,58	0,55	2,25*	-0,3
Otoño 12	1,7	2,27*	1,27	---	0,72	1,65	2,3*	-0,63
Invierno 12	3,8**	0,99	-0,07	---	0,11	-1,7	0,64	-0,18
Primavera 12	0,15	2,2*	0,86	---	1,27	-0,82	-1,64	0,88
<i>Trébol rojo</i>								
Primavera 11	-1,05	1,64	2,04*	-1,64	---	0,81	1,4	-2,35*
Otoño 12	1,03	1,71	4,9***	1,4	---	2,4	0,88	-4,8**
Invierno 12	0,62	0,18	-1,04	1,65	---	-2,03	2,59*	-2,41*
Primavera 12	-1,91	0,26	1,88	2,87**	---	0,38	1,34	-1,02

P= ***≤ 0,001; ** 0,001-0,01; * 0,01 – 0,05.

3.5.2 Mortalidad de áfidos por hongos entomopatógenos

La mortalidad de áfidos en las dos pasturas fue baja durante la mayor parte del año. La mortalidad mayor en trébol rojo fue en otoño 2012 y la de alfalfa en invierno de 2012 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Mortalidad (hongos/hongos+áfidos) en alfalfa y trébol rojo en las estaciones en que se registraron los mayores niveles de incidencia de hongos. Los valores de significancia provienen de modelos lineales generalizados, distribución binomial.

Estación	Pastura	n	Prevalencia (%)
Primavera 2011	Alfalfa	72	2,2 $\pm$ 0,48**
	Trébol rojo	72	0,5 $\pm$ 0,1
Otoño 2012	Alfalfa	42	1,3 $\pm$ 0,36
	Trébol rojo	36	13,4 $\pm$ 3 ***
Invierno 2012	Alfalfa	60	24,2 $\pm$ 4,1 *
	Trébol rojo	66	14,3 $\pm$ 3,2
Primavera 2012	Alfalfa	54	5,2 $\pm$ 1 **
	Trébol rojo	48	1,1 $\pm$ 0,38

glmer: p *** $\leq$ 0,001; ** 0,001-0,01; * 0,01 – 0,05.

3.5.3 Redes tróficas de entomopatógenos

Las redes tróficas construidas sobre las cuatro especies de hongos y las cinco especies de áfidos presentes fueron diferentes a lo largo de las estaciones. En alfalfa existieron más conexiones entre patógenos y hospederos durante casi todo el año, excepto en otoño.

En invierno los índices descriptores de la red trófica fueron similares entre las pasturas. Inicialmente, el ataque temprano de hongos entomopatógenos en trébol rojo determinó diferencias entre las pasturas, pero esas diferencias tuvieron fuerte interacción con el número de hongos presentes. En la primavera, en trébol rojo, se registró menor riqueza de hongos y los vínculos fueron menos complejos (Figura 3 A, B, D, E) y los índices entre pasturas se mostraron diferentes, pero también con interacciones con el número de hongos. En la primavera y verano el trébol rojo tuvo una especie de áfido que predominó sobre otras

(*A. craccivora* en 2011 y *N. bakeri* en 2012), en esos casos, asociado a la época del año, la totalidad de las relaciones posibles disminuyó (un solo hospedero dominante) y aun así las relaciones no se concretaron.

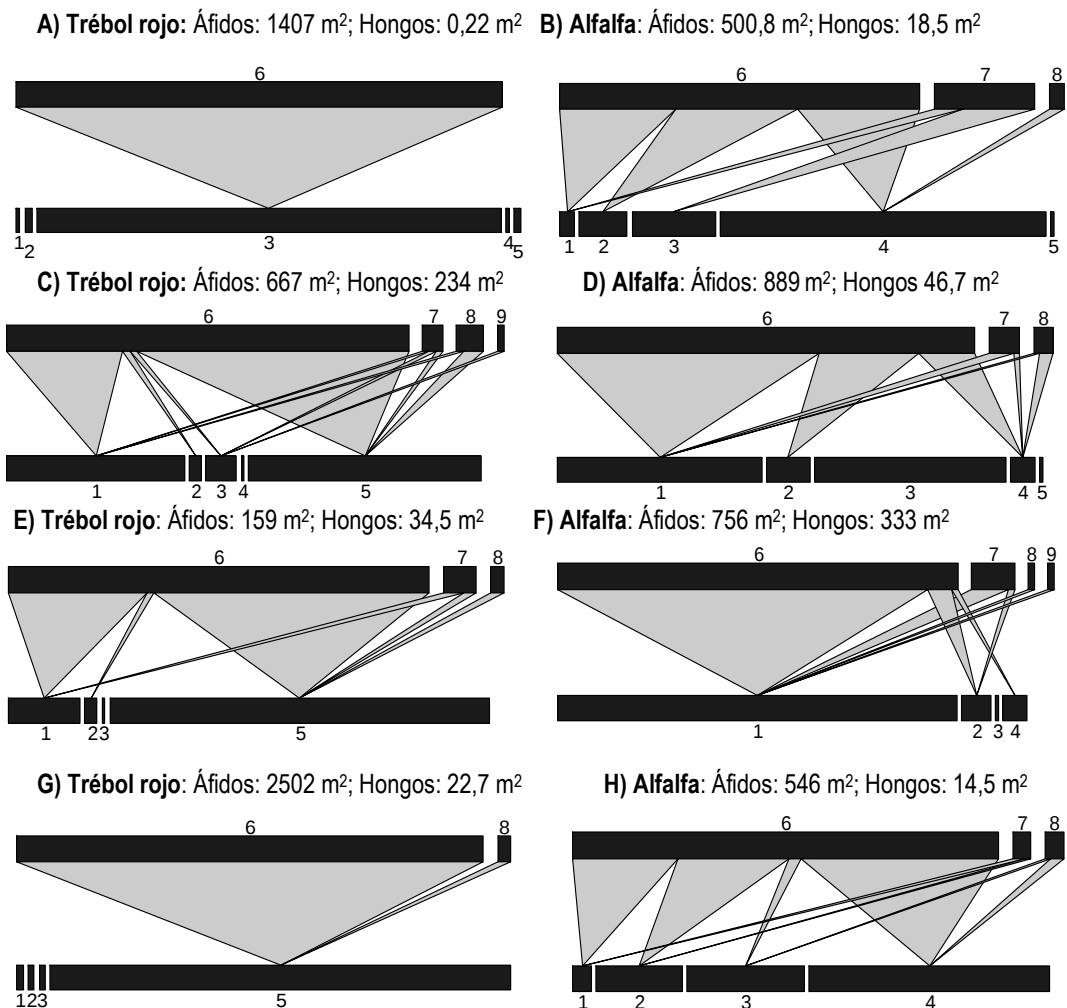


Figura 3. Representación gráfica de las redes tróficas por estación en alfalfa y trébol rojo construidas sobre los promedios semanales y por parche de la densidad de población. Se muestra la densidad de áfidos por m² y la escala de la densidad de hongos. A y B) Primavera 2011; C y D) Otoño, 2012; E y F) Invierno, 2012; G y H) Primavera 2012. 1: *A. kondoi*, 2: *A. pisum*, 3: *A. craccivora*, 4: *T. trifolii*, 5: *N. bakeri*, 6: *Z. radicans*, 7: *E. planchoniana*, 8: *P. neoaphidis*, 9: *N. fresenii*

La estacionalidad de la ocurrencia de hongos y áfidos afectó los valores de los indicadores cuantitativos de las redes tróficas (Figura 4). El tipo de pastura fue significativo en los modelos que incluyeron la abundancia de hongos y de áfidos por estación, pero hubo

interacciones entre los predictores abundancia de hongos y tipo de leguminosa.

La máxima conectancia se encontró en otoño en trébol rojo y en invierno en alfalfa. En estas estaciones, se concretó la mayor proporción de los posibles vínculos. En otoño en trébol rojo, las infecciones de entomopatógenos se registraron más tempranamente, los vínculos se establecieron antes, y los índices de la red trófica fueron mayores a los de alfalfa. En invierno las infecciones ocurrieron sobre las colonias de áfidos en alfalfa, pero el efecto de la pastura en esa estación no fue significativo. La alfalfa mostró una caída en uno de los parámetros de (densidad de links) en invierno, ya que hubo dos especies de hongos (*P. neoaphidis* y *N. fresenii*) con un solo vínculo. .

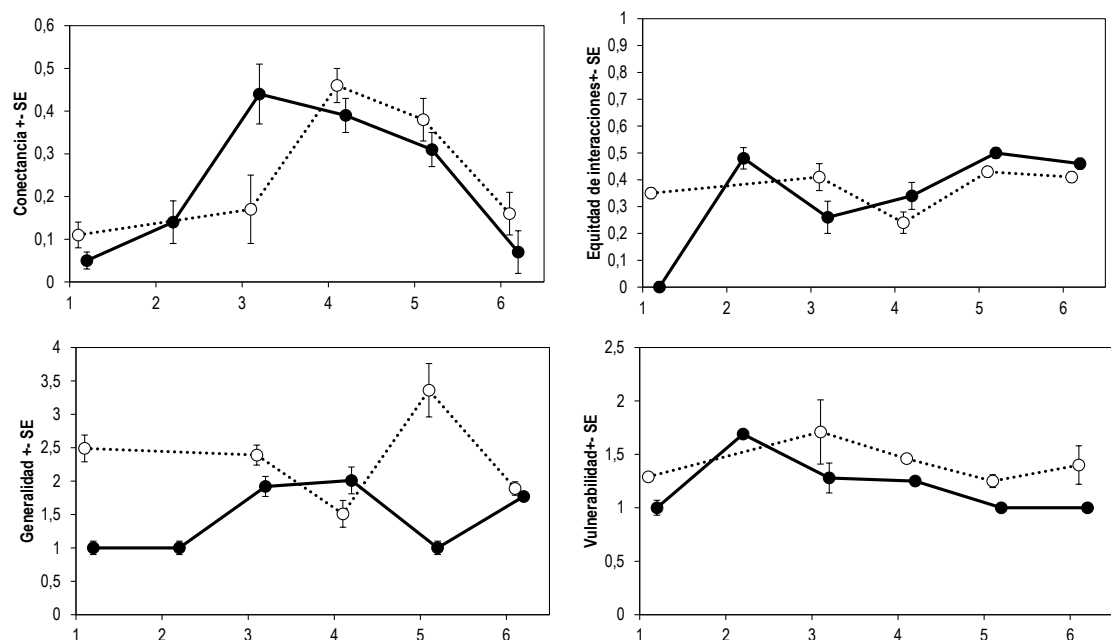


Figura 4. Índices de la red trófica cuantitativa: Conectancia, Equidad de interacciones, Vulnerabilidad y Generalidad por estación. 1: Primavera 2011; 2: Verano 2012; 3: Otoño 2012; 4: Invierno 2012; 5: Primavera 2012; 6: Verano 2013. **Trébol rojo (línea continua)** **Alfalfa (línea punteada).**

La generalidad (el número de especies de áfidos por especie de patógeno) fue mayor en alfalfa durante todo el período estudiado, salvo en el invierno 2012. En esa estación se verificó una especie más de hongo entomopatógeno (*N. fresenii*) que atacó únicamente a *A. kondoi*, lo que hizo que este índice disminuyera. El mayor valor de generalidad ocurrió en alfalfa en primavera, cuando la mayoría de las especies de hongos se hicieron presentes y se

registraron cuatro especies de áfidos con densidades de población similares, determinando el momento de mayor equidad de interacciones

La vulnerabilidad (número de especies de entomopatógenos por especie de áfido) en las dos pasturas no tuvo grandes variaciones; aunque existieron diferencias entre leguminosas en todas las estaciones hubo en interacción con la abundancia de hongos o áfidos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Efectos sobre los índices de la red trófica de tres predictores (valores F). Abundancia de hongos (H), Abundancia de áfidos (A), Pastura (P) y sus interacciones provenientes de modelos lineales mixtos.

Estación	Predictor	Conectancia	Densidad de links	Equidad de Interacciones	Generalidad	Vulnerabilidad
Otoño 2012	Hongos	13,8**	8,69**	19,03***	22,4***	12,12**
	Áfidos	0,003	0,66	0,06	0,11	1,08
	Pastura	12,83**(H**)	7,96**(H**)	13,07**(A,H**)	15,5*** (A,H**)	8,1**(H*)
Invierno 2012	Hongos	5,8*	1,5	2,24	1,49	3,33
	Áfidos	1,27	3,1	4,7*(H*)	3,55	6,32*
	Pastura	1,19	0,35	1,15	0,02	5,44*
Primavera 2012	Hongos	39,56***	37,58***	43,6***	39,7***	38,56***
	Áfidos	1,18	1,61	0,97	2,72	0,34
	Pastura	1,33(A,H**)	0,63	19,4*** (A**)	26,43*** (A**)	4,72*(A*)

p- valor= ***≤ 0.001; ** 0.001-0.01; * 0.01 – 0.05. P, A, T: Interacción con el factor Pastura (P) o Abundancia de áfidos (A) o abundancia de hongos (H). I

3.5.4 Proporciones en la cuarentena

De todas las especies de áfidos provenientes de ambas pasturas y mantenidos en laboratorio, se obtuvo *Z. radicans* (que fue la especie más frecuente) y *E. planchoniana*. Al considerarse el total de áfidos mantenidos en el periodo, tanto en alfalfa como en trébol rojo, hubo una asociación significativa entre *Z. radicans* y *A. kondoi* (Cuadro 5). Sin embargo, al

tomar por separado los momentos del año en que se obtuvieron más entomopatógenos, no hubo una mayor relación entre especies, en ninguna de las dos pasturas (Cuadro 6).

Cuadro 5. Número de individuos por especies de hongos, por pastura y por especie de áfidos mantenidos 10 días en laboratorio ($20 \pm 2^\circ\text{C}$; Fotoperiodo 12:12).

Pastura	Especie (N)	<i>Z. radicans</i>	<i>E. planchoniana</i>
Alfalfa	<i>A. kondoi</i> (1533)	250 a ($p \leq 2,2\text{e-}16$)	37 a ($p \leq 6,539\text{e-}15$)
	<i>A. pisum</i> (1254)	39 b	3 b
	<i>A. craccivora</i> (1040)	28 b	1 b
	<i>T. trifolii</i> (1789)	51 b	4 b
Trébol rojo	<i>A. kondoi</i> (625)	79 a ($p \leq 2,2\text{e-}16$)	2 a ($p = 0,3051$)
	<i>A. pisum</i> (148)	9 b	0 a
	<i>A. craccivora</i> (1154)	20 b	0 a
	<i>N. bakeri</i> (2706)	154 b	7 a

Letras diferentes indican diferencias significativas en la comparación de proporciones de cada especie de hongos en el total de áfidos criados (N).

Cuadro 6. Número total de áfidos mantenidos 10 días en laboratorio y número de áfidos infectados por hongos, en otoño e invierno, por pastura y especie de áfido.

Pastura	Estación	Especie de áfido	N	<i>Z. radicans</i>	<i>E. planchoniana</i>
Alfalfa	Otoño 2012	<i>A. kondoi</i>	585	7 a ($p = 0,90$)	-
		<i>A. pisum</i>	275	2 a	-
		<i>A. craccivora</i>	252	2 a	-
		<i>T. trifolii</i>	130	1 a	-
Alfalfa	Invierno 2012	<i>A. kondoi</i>	789	183 a $p = 0,82$	28 a $p = 0,94$
		<i>A. pisum</i>	59	14 a	2 a
		<i>A. craccivora</i>	8	2 a	0 a
		<i>T. trifolii</i>	71	20 a	3 a
Trébol rojo	Otoño 2012	<i>A. kondoi</i>	377	66 a $p = 0,82$	-
		<i>A. pisum</i>	25	4 a	-
		<i>N. bakeri</i>	429	77a	-
Trébol rojo	Invierno 2012	<i>A. kondoi</i>	97	16 a $p = 0,68$	2 a $p = 0,80$
		<i>A. pisum</i>	20	2 a	0 a
		<i>N. bakeri</i>	371	51 a	6 a

3.6 DISCUSIÓN

3.6.1 Número de especies

Las cuatro especies de hongos entomopatógenos han sido halladas previamente en cultivos y forrajes de la región (Alzugaray et al., 2010; Manfrino et al., 2014a). Al igual que en otras regiones, la riqueza de estos organismos es menor que la de otros agentes de control y es frecuente que no sean más de cuatro o cinco las especies que se hallan presentes en un área determinada (van Veen et al., 2008). Aun así, este gremio está casi siempre presente formando vínculos estrechos y estables con los especies de hospedero disponible.

Las especies de hongos entomopatógenos encontradas están muy asociadas a Aphidoidea (Humber, 2012a), pero dentro de esta superfamilia, infectan a muchas especies de áfidos en cultivos o vegetación espontánea. El establecimiento de condiciones ambientales favorables les permite iniciar rápidamente el desarrollo (Pell et al., 2001), a partir de estructuras de resistencia o por la llegada de individuos infectados. La independencia de la identidad del hospedero y los ciclos cortos de desarrollo en condiciones propicias, determinan que los entomopatógenos asociados a áfidos puedan ocurrir desde etapas tempranas del cultivo (Feng et al., 1991; Nielsen et al., 2001).

3.6.2 Abundancia estacional

La mayor abundancia de hongos entomopatógenos está correlacionada con la cantidad de hospederos disponibles en los períodos favorables y esto lleva a una epizootia (Hajek, 1997). La capacidad de los Entomophthorales de colonizar en poco tiempo a los hospederos y de expeler sus esporas en forma de descarga activa, facilitan la dispersión y así aumenta rápidamente la cantidad de individuos afectados aun en matrices poco homogéneas de distribución de hospederos (Rodríguez y Torres-Sorando, 2001). De esta forma, los áfidos que se desarrollaron en el periodo favorable para los hongos -en el otoño en trébol rojo y sobre el fin de otoño e invierno en alfalfa-, sustentaron los momentos de mayor cantidad de hongos entomopatógenos encontrados en cada pastura. Aunque las dos leguminosas tuvieron mayor actividad de hongos entomopatógenos en los meses más frescos, en alfalfa se lograron mayores abundancias, debido probablemente a la mayor disponibilidad de hospederos en ese momento del año.

Las especies de hongos encontradas en las dos leguminosas han demostrado la estrategia de desarrollarse en períodos acotados a un momento particular del año y la ocurrencia de epizootias es frecuente solo en esos momentos (van Veen et al., 2008), ya que la dinámica de está muy condicionada por los factores ambientales (Jackson et al., 2010). En Uruguay, la mayor frecuencia de individuos afectados en otoño-invierno ha sido señalada por Alzugaray et al. (2010) quienes indicaron una marcada estacionalidad en la ocurrencia de entomopatógenos. En general, los Entomophthorales muestran facilidad para generar líneas adaptadas a diferentes condiciones del ambiente como forma de favorecer la supervivencia (Milner et al., 1982). La temperatura óptima para el desarrollo de Entomophthorales es inferior a la de otros grupos de hongos y se ubica por debajo de los 20 grados (Feng et al., 1991; Hajek, 1997).

Salvo individuos muertos en forma aislada, los entomopatógenos no prosperaron en el verano, al contrario de lo que ocurre en otras latitudes en que los inviernos rigurosos limitan la ocurrencia de estos organismos a los meses más cálidos (Keller 1987b; Nielsen et al., 2001). La menor ocurrencia de hongos en verano se debe a las condiciones ambientales desfavorables para las especies de Entomophthorales. La mayor temperatura, humedad relativa más baja y mayor incidencia de los rayos UV afectan negativamente el desarrollo de hongos (Furlong y Pell, 1996), matando a los conidios o, a niveles subletales, disminuyendo la virulencia y el porcentaje de germinación (Hunt et al., 1994; Braga et al., 2001). Durante las estaciones en que tienen dificultad para desarrollarse, los hongos activos o alguna de sus estructuras de resistencia, deben mantenerse en muy baja densidad, sobre los hospederos que se encuentren presentes en el cultivo o en las zonas adyacentes (Meyling y Eilenberg, 2007). En el caso de *P. neoaphidis* han sido citada la presencia de loricóconidios (Nielsen et al., 2001) y fue reportada la presencia de esporas de resistencia en el suelo durante los períodos adversos (Scorsetti et al., 2012). En algunas situaciones se ha determinado que la temperatura elevada y la radiación pueden ser tan limitantes como la falta de humedad para la germinación (Marcandier y Khachatourians, 1987; Noma y Strickler, 2000).

La humedad relativa del aire no tuvo efecto significativo sobre la abundancia de hongos, pero debido a que el microclima a nivel de pastura tiene sus características particulares, la altura y densidad de tallos sí resultaron ser variables explicativas de la

abundancia. La condición de humedad relativa elevada es importante para la germinación, esporulación e infección (Tanada y Kaya, 1993), sin embargo la importancia de la humedad se ha relacionado con el entorno próximo a los conidios y no con la humedad relativa del aire (Benz, 1987; Inglis et al., 2001). Las condiciones para la actividad de estos entomopatógenos se concretan a la altura del follaje, donde son posibles una menor incidencia de luz y mayor humedad (Cox et al., 1973; Schoonhoven et al., 2005a).

Aunque las variables que podían relacionarse con el manejo y una condición de la pastura se introdujeron de forma exploratoria, la respuesta encontrada es de interés para relacionar el estado de la pastura con la ocurrencia de epizootias. La mayor densidad de tallos y la altura son formas de aumentar la protección de los hongos y aumentar la humedad del microambiente (Sprenkel et al., 1979). En alfalfa, durante el invierno, cuando el clima no afecta negativamente a las estructuras de los entomopatógenos, la altura y densidad de tallos no tuvo efecto significativo, ya que la leguminosa no muestra un marcado desarrollo en períodos de bajas temperaturas. Pero en la primavera, la altura de tallos tuvo efecto sobre la abundancia, posiblemente porque se favorece la protección y el microclima necesario para mantener mayor expresión de entomopatógenos. Pell et al. (2001) han propuesto que la siembra de alfalfa sea más densa y que los cortes se retrasen o se eviten, para explotar este efecto.

Por el contrario, en trébol rojo, el efecto de la condición de la pastura se observó en invierno, cuando los hongos son favorecidos. El canopeo más cerrado y el desarrollo de esta leguminosa en períodos frescos, asociadas a la mayor área foliar y baja disponibilidad de hospederos, puede ser la explicación del efecto negativo de la densidad tallos. Se ha encontrado que múltiples factores de la arquitectura (pilosidad, ceras, exceso de hojas y área foliar) y química de las plantas (volátiles) pueden distorsionar la dispersión y virulencia de los entomopatógenos (Cory y Ericsson, 2010).

Otras condiciones de la base forrajera han demostrado afectar la cantidad de hongos entomopatógenos. Algunas especies de áfidos presentan biotipos diferentes asociados a alfalfa y trébol rojo (Sunnucks et al., 1997; Via, 1999, Tkaczuk et al., 2007) que les confieren diferentes respuestas ante los agentes de control. Las infecciones de *P. neoaphidis* sobre

A. pisum han mostrado ser menos intensas sobre los biotipos de *A. pisum* que colonizan trébol rojo (Ferrari et al., 2001; Ferrari y Godfray, 2003).

Además, los hongos se encuentran integrados a la acción de otros *gremios*. La mayor cantidad y actividad de predadores (como ocurrió en alfalfa) es un factor que puede causar mayor prevalencia de hongos entomopatógenos, porque se favorece la dispersión de conidios a las colonias y al follaje (Roy et al., 2001; Ekesi et al., 2005), aunque la respuesta puede ser también decreciente, cuando hay un marcado descenso de hospederos (Furlong y Pell, 2005).

3.6.3 Redes tróficas

La red trófica resultó simple, pero similar a otras redes que incluyen a los áfidos como hospederos en sistemas agrícolas (Gagic et al., 2012; Lohaus et al., 2013). Hubo pocas especies participando y no todas estuvieron presentes en el mismo momento. Según Dunne et al. (2002) la simplificación puede ser un riesgo para la sobrevivencia de especies, pero en el caso de hongos, la capacidad de mantener estructuras de resistencia y el rango amplio de hospedero les brindan una ventaja.

Las especies que ocurren en sistemas simples, en áreas pequeñas, pueden estar muy conectadas (Cagnolo et al., 2011), especialmente cuando en las conexiones participan especies generalistas (Cagnolo y Valladares, 2011). La conectancia hallada no fue tan alta como se esperaba en los momentos de mayor abundancia. A diferencia de otras redes tróficas, en que los datos son acumulados en el tiempo (Schoenly y Cohen, 1991), al estudiar las variaciones en períodos cortos, resultaron estructuras más simples y con menos relaciones, pero más ajustadas a lo que ocurre en el campo y al aporte particular de un momento (Kitching, 1987; Warren, 1989). Las leguminosas tuvieron efecto diferente y significativo sobre los índices que describen la red trófica en todas las estaciones, debido posiblemente a la estructura vegetal y al microclima local, pero siempre con interacciones con la abundancia de los componentes de la red.

Las interacciones mostraron que la abundancia de entomopatógenos (incluso dentro de cada estación del año) es determinante para la definición de los índices. Según estos resultados, la red trófica tendrá más conexiones y será equilibrada, en tanto la leguminosa

mantenga un aporte estable de áfidos y se favorezcan las condiciones para los hongos. Aunque son pocos los estudios de las características de las redes tróficas de entomopatógenos, los valores de conectancia en el periodo otoño invierno son similares a los hallados en otras situaciones con estos organismos. Los valores de conectancia en el periodo de desarrollo de entomopatógenos en las dos leguminosas puras fue de (0,15 a 0,46) son similares a los hallados por van Veen et al. (2008) quienes reportaron valores de conectancia de 0,16 a 0,38 trabajando con más diversidad vegetal. De todas formas, la red de patógenos tiende a ser más fuerte y variada que la de parasitoides, pero menos que la de predadores (van Veen et al., 2008). Estos autores destacan que en menos de la mitad de los casos se concretaron efectivamente los vínculos posibles y que las variaciones entre años fueron muy marcadas. En nuestro estudio, la mayor conectancia encontrada en el segundo año en primavera puede deberse a que las dos leguminosas vienen de una situación previa de fuerte infección de entomopatógenos, lo que no ocurrió en el año anterior, ya que los cultivos estaban recién implantados

La equidad de interacciones, la generalidad, la vulnerabilidad y la densidad de links muestran diferencias siguiendo el ciclo de los hongos, sin que existan diferencias debidas únicamente a las leguminosas. La equidad de interacciones es similar entre pasturas cuando hay presencia de hongos en las dos pasturas (invierno), lo que indica que no hay un mayor peso de unas relaciones sobre otras entre los áfidos de trébol rojo y los de alfalfa cuando las condiciones climáticas son favorables, lo que reafirma el condición generalista de las especies de entomopatógenos. Sin embargo, en trébol rojo este indicador se mantiene superior a alfalfa debido a que hay menos especies de áfidos, en promedio, en cada fecha de muestreo y se asegura una mejor distribución de infecciones. La densidad menor de áfidos en invierno parece ser la limitante para un mayor desarrollo de epizootias (el efecto áfidos pasa a ser significativo). Además, en alfalfa la generalidad disminuye, hay menos especies disponibles para infectar, dominadas por *A. kondoi* y con una especie más de entomopatógeno.

3.6.4 Proporción de especies obtenidas en la cuarentena

Los hongos identificados se relacionaron con todas las especies de áfidos como hospederos, salvo *N. fresenii* que solo se detectó sobre *A. craccivora*, pero debido a la baja

densidad en que se encontró el patógeno, no pueden hacerse generalizaciones. La escasa asociación entre especies era esperada ya que los hongos entomopatógenos se caracterizan por tener espectros de acción amplios (Wraight et al., 2007). Según Shah et al. (2004) *P. neoaphidis* puede infectar a cualquier especie de áfido de las halladas en leguminosas, aunque, para algunas cepas, *A. pisum* es más susceptible que otras especies. Sin embargo, las condiciones del clima de una región determinan que algunas relaciones sean más estrechas cuando la presencia de alguna especie de hospedero es coincidente con el periodo en que se favorece el desarrollo de los hongos. En algunas redes tróficas se ha detectado que, aunque existan múltiples conexiones, las redes presentan dominancia de unas interacciones sobre otras, y esto se aprecia solo cuando se estudian en una dinámica temporal amplia (Paine, 1988; Paine 1992; Mills et al., 1993). La presencia de especies de áfidos hospederos desarrollándose en el período de marzo a agosto parece ser la clave para el desarrollo de las epizootias en los Entomophthorales encontrados en las dos leguminosas.

Al igual que en otros gremios, el estudio del rol de los entomopatógenos presenta la dificultad de que se debe considerar la complejidad del sistema y de las relaciones tritróficas desde una perspectiva ecológica (van Emden, 2007; Hesketh et al., 2009). La generalización de las relaciones es dificultosa debido a la frecuencia con que los áfidos de las pasturas generan linajes de susceptibilidad diferente (Ferrari et al., 2001). Además, los áfidos presentan asociaciones con endosimbiontes que les confieren también características particulares a los portadores. Entre ellas, la menor susceptibilidad a hongos entomopatógenos se presenta como una de las ventajas obtenidas por varias especies de áfidos (Montllor et al., 2002; Heyworth y Ferrari, 2015).

3.7 CONCLUSIONES

En las dos leguminosas ocurrió desarrollo de hongos entomopatógenos a partir de los áfidos presentes, sin embargo las epizootias están fuertemente influenciadas por condiciones climáticas y microclimáticas. Hay evidencias de que las condiciones microclimáticas podrían ser manejadas a través del número de tallos por metro cuadrado en trébol rojo y altura de forraje en alfalfa. Las condiciones de verano impiden la acción de estos microorganismos.

Los hongos entomopatógenos registrados, debido a su carácter generalista, son

capaces de establecer rápidamente vínculos con todas las especies de hospedero a las que tienen acceso.

Aunque se detectaron diferencias entre alfafa y trébol rojo, la estructura trófica se ve siempre afectada por la abundancia de individuos infectados.

En alfalfa se dieron mejores condiciones para el desarrollo de hongos entomopatógenos en primavera e invierno, pero no es posible concluir que sea una condición frecuente o exclusiva de esta especie de leguminosa. Se necesitarían más estudios en un contexto ecológico más amplio que confirmen estos hallazgos y el contraste con otras leguminosas que presenten una distribución similar de áfidos que podrían cumplir el mismo rol.

Zoophthora radicans fue la especie predominante, sin embargo, las características de este estudio no permiten la generalización y es necesario realizar estos estudios un mayor número de años y en situaciones contrastantes.

3.8 BIBLIOGRAFÍA

- Alzugaray R, Ribeiro A, Silva H, Stewart S, Castiglioni E, Bartaburu S, Martínez JJ. 2010. Prospección de agentes de control natural de áfidos en leguminosas forrajeras en Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 14: 27-35.
- Alzugaray R, Ribeiro A. 2000. Insectos en pasturas. En: Zerbino S, Ribeiro A. (Eds.). Manejo de plagas en pasturas y cultivos. Montevideo: INIA (Serie Técnica; 112). 13-30.
- Barta M, Cagáñ L. 2006. Aphid-pathogenic Entomophthorales Their taxonomy, biology and ecology). *Biologia*, 61: 543–616.
- Benz G. 1987. Environment. En: Fuxa R, Tanada Y. (Eds.). Epizootiology of insect diseases. New York: Wiley. 177-214.
- Braga GUL, Flint SD, Miller CD, Anderson AJ, Roberts DW. 2001. Both solar UVA and UVB radiation impair conidial culturability and delay germination in the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Photochemistry Photobiology*, 74(5): 734–739.
- Cagnolo L, Salvo A, Valladares G. 2011. Network topology: patterns and mechanisms in

- plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80: 342-351.
- Cagnolo L, Valladares G. 2011. Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas*, 20(2): 68-78.
- Cory JS, Ericsson JD. 2010. Fungal entomopathogens in a tritrophic context. En: Roy H, Vega F, Chandler D, Goettel M, Pell J, Wajnberg E. (Eds.). *The Ecology of fungal Entomopathogens*. London: Springer. 75-88.
- Cox CB, Healy IN, Moore PD. 1973. Communities and Ecosystems: Living Together. En: Cox CB, Moore PD, Ladle R. (Eds.). *Biogeography, an ecological and evolutionary approach*. Oxford: Blackwell. 89-146.
- Dormann CF, Frund J, Bleuthgen N, Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecology Journal*, 2: 7-24.
- Dormann CF, Gruber B, Frund J. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8(2): 8-11.
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- Ekesi S, Shah PA, Clark SJ, Pell JK. 2005. Conservation biological control with the fungal pathogen *Pandora neoaphidis*: implications of aphid species, host plant and predator foraging. *Agricultural and Forest Entomology*, 7: 21-30.
- Feng MG, Johnson JB, Halbert SE. 1991. Natural control of cereal aphids (Homoptera, Aphididae) by entomopathogenic fungi (Zygomycetes, Entomophthorales) and parasitoids (Hymenoptera, Braconidae and Encyrtidae) on irrigated spring wheat in southwestern Idaho. *Environmental Entomology*, 20: 1699-1710.
- Ferrari J, Godfray CJ. 2003. Resistance to a fungal pathogen and host plant specialization in the pea aphid. *Ecology Letters*, 6: 111-118.
- Ferrari J, Müller CB, Kraaijeveld AR, Godfray HCJ. 2001. Clonal variation and covariation in aphid resistance to parasitoids and a pathogen. *Evolution*, 55: 1805-1814.
- Furlong MJ, Pell JK. 2005. Interactions between entomopathogenic fungi and arthropod natural enemies. En: *Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution*. Vega F,

- Blackwell M. (Eds.). Oxford: Oxford University Press. 51-73.
- Furlong MJ, Pell JK. 1996. Interactions between the fungal entomopathogen *Zoophthora radicans* Brefeld (Entomophthorales) and two hymenopteran parasitoids attacking the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. *Journal of Invertebrate Pathology*, 68: 15–21.
- Gagic V, Hänke S, Thies C, Scherber C, Tomanović Ž, Tscharnkte T. 2012. Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: Network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, 170: 1099–1109.
- Hajek A. 1997. Ecology of terrestrial fungal entomopathogens. En: Jones JG. (Ed.). *Advances in microbial ecology* (vol 15). New York: Plenum Press. 193–249.
- Hall IM, Lowe AD, Given BB, Oliver EHA. 1979. Fungi attacking the blue-green lucerne aphid in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 6: 473-474.
- Hesketh H, Roy HE, Eilenberg J, Pell JK, Hails RS. 2009. Challenges in modelling complexity of entomopathogenic fungi in semi-natural populations of insects. *BioControl*, 55: 55-73.
- Heyworth ER, Ferrari J. 2015. A facultative endosymbiont in aphids can provide diverse ecological benefits. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 1753–1760.
- Humber R. 2012a. Identification of entomopathogenic fungi. En: Lacey LA. (Ed.). *Manual of Techniques of Invertebrate Pathology*. (Second edition). Amsterdam: Academic Press. 151-189.
- Humber R. 2012b. Entomophthoromycota: a new Phylum and reclassification for entomophthoroid fungi. *Mycotaxon*, 120: 470-492.
- Humber RA. 1989. Synopsis of a revised classification for the Entomophthorales (Zygomycotina). *Mycotaxon*, 34: 441-460.
- Hunt TR, Moore D, Higgins PM, Prior C. 1994. Effect of sunscreens, irradiance and resting periods on the germination of *Metarhizium flavoviride* conidia. *Entomophaga*, 39(3/4): 313–322.

- Inglis GD, Goettel MS, Butt TM, Strasser H. 2001. Use of hyphomycetous fungi for managing insect pests. En: Butt TM, Jackson C, Magan N. (Eds.). Fungi as biocontrol agents. Progress, problems and potential. Wallingford: CAB International. 23–69.
- Jackson MA, Dunlap CA, Jaronski S. 2010. Ecological factors in the inundative use of fungal entomopathogens. *BioControl*, 55: 129-145.
- Keller S. 2002. The genus *Entomophthora* (Zygomycetes, Entomophthorales) with a description of five new species. *Sydowia*, 54(2): 157-197.
- Keller S. 1991. Arthropod-pathogenic Entomophthorales of Switzerland II. *Erynia*, *Eryniopsis*, *Neozygites*, *Zoophthora*, and *Tarichium*. *Sydowia*, 43: 39-122.
- Keller S. 1987a. Arthropod-pathogenic Entomophthorales of Switzerland I. *Conidiobolus*, *Entomophaga* and *Entomophthora*. *Sydowia*, 40: 122-167.
- Keller S. 1987b. Observations on the overwintering of *Entomophthora planchoniana*. *Journal Invertebrate Pathology*, 50: 333–335.
- Kitching RL. 1987. Spatial and temporal variation in food webs in water-filled treeholes. *Oikos*, 48: 280-288. [En línea] Consultado el 16 de junio de 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/pdf/3565515.pdf?_=1466089558017
- Lohaus K, Vidal S, Thies C. 2013. Farming practices change food web structures in cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid communities. *Oecologia*, 171: 249–259.
- Manfrino RG, Gutiérrez AC, Steinkraus DC, Salto CE, López Lastra CC. 2014a. Prevalence of entomophthoralean fungi (Entomophthoromycota) of aphids (Hemiptera: Aphididae) on solanaceous crops in Argentina. *Journal of Invertebrate Pathology*, 121: 21-23.
- Manfrino RG, Zumoffen L, Salto CE, López Lastra C. 2014b. Natural occurrence of entomophthoroid fungi of aphid pests on *Medicago sativa* L. in Argentina. *Revista Argentina de Microbiología*, 46(1): 49-52.
- Marcandier S, Khachatourians GG. 1987. Susceptibility of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Fab.) (Orthoptera: Acrididae), to *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuillemin (Hyphomycete): influence of relative humidity. *Canadian Entomologist*, 119: 901–907.

- Meyling NV, Eilenberg J. 2007. Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems: potential for conservation biological control. *Biological Control*, 43:145–155.
- Mills LS, Soule ME, Doak DF. 1993. The key- stone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43: 219-224.
- Milner RJ, Soper RS, Lutton GG. 1982. Field release of an Israeli strain of the fungus *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko for biological control of *Therioaphis trifolii* (Monell) f. *maculata*. *Journal of. Australian Entomological Society*, 21: 113-118.
- Milner RJ, Teakle RE, Lutton GG, Dare FM. 1980. Pathogens (Phycomycetes: Entomophthoraceae) of the blue-green aphid *Acyrtosiphon kondoi* Shinji and other aphids in Australia. *Australian Journal of Botany*, 28:601-19.
- Montllor CB, Maxmen A, Purcell AH. 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, 27: 189–195.
- Nielsen C, Eilenberg J, Dromph K. 2001. Entomophthorales on cereal aphids. Characterisation, growth, virulence, epizootiology and potential for microbial control. *Pesticides Research*. 53. 78p. [En línea] Consultado el 3 de mayo de 2016. Disponible en: <http://www2.mst.dk/udgiv/publications/2001/87-7944-343-5/pdf/87-7944-344-3.pdf>
- Noma T, Strickler K. 2000. Effects of *Beauveria bassiana* on *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae) feeding and oviposition. *Environmental Entomology*, 29(2): 394–402.
- Paine RT. 1992. Food-web analysis through field measurement of per-capita interaction strength. *Nature*, 355: 73-75.
- Paine RT. 1988. Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development. *Ecology*, 69: 1648-1654.
- Pell JK, Eilenberg J, Hajek AE, Steinkraus DS. 2001. Biology, ecology and pest management potential of Entomophthorales. *Fungi as Biocontrol Agents: Progress, Problems and Potential*. Butt TM, Jackson C, Magan N. (Eds.). Swansea: CAB International. 71–154.
- Pons X, Núñez E, Lumbierres B, Albajes R. 2005. Epigeal aphidophagous predators and the role of alfalfa as a reservoir of aphid predators for arable crops. *European Journal of*

Entomology, 102: 519–525.

Quisenberry SS, Ni X, 2007. Feeding injury. En: Aphids as crop pests. van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Wallingford: CAB International. 331-352.

Rodríguez DJ, Torres-Sorando L. 2001. Models of infectious diseases in spatially heterogeneous environments. *Bulletin of Mathematical Biology*, 63: 547–571.

Roy HE, Pell JK, Alderson PG. 2001. Targeted dispersal of the aphid pathogenic fungus *Erynia neoaphidis* by the aphid predator *Coccinella septempunctata*. *Biocontrol Science Technology*, 11: 99–110.

Roy HE, Pell JK, Clark SJ, Alderson PG. 1998. Implications of predator foraging on aphid pathogen dynamics. *Journal of Invertebrate Pathology*, 71: 236–247.

Schoenly K, Cohen JE. 1991. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases. *Ecological Monographs*, 61: 267-298. [En línea]. Consultado el 16 de junio de 2016. Disponible en: <http://www.rockefeller.edu/labheads/cohenje/PDFs/186SchoenlyCohenEcolMonogr1991.pdf>

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. 2005a. Herbivorous insects: something for everyone. En: Insect-Plant Biology. Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. (Eds.). New York: Oxford University Press. 6-28.

Scorsetti AC, Jensen AB, López Lastra CC, Humber RA. 2012. First report of *Pandora neoaphidis* resting spore formation in vivo in aphid hosts. *Fungal Biology*, 116: 196-203.

Shah PA, Clark SJ, Pell JK. 2004. Assessment of aphid host susceptibility and isolate variability in *Pandora neoaphidis* (Zygomycota: Entomophthorales). *Biological Control*, 29: 90–99.

Shannon CE. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27: 379–423. [En línea] Consultado el 11 de noviembre de 2015. Disponible en: <http://worrydream.com/refs/Shannon%20-%20A%20Mathematical%20Theory%20of%20Communication.pdf>

- Sprenkel RK, Brooks WM, Van Duyn JW, Deitz LL. 1979. The effects of three cultural variables on the incidence of *Nomuraea rileyi*, phytophagous Lepidoptera, and their predators on soybeans. *Environmental Entomology*, 8: 334–339.
- Sunnucks P, Driver F, Brown WV, Carver M, Hales DF, Milne WM. 1997. Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of Entomological Research*, 87: 425-436.
- Tanada Y, Kaya HK. 1993. Fungal infections. VI. Effect of environmental conditions. En: Insect pathology. London: Academic Press. 328-329.
- van Emden HF. 2007. Host-plant resistance. En: Aphids as Crop Pests. van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Wallingford: CAB International. 447-469.
- Via S. 1999. Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53: 1446-1457.
- Völkl W, Mackauer M, Pell J, Brodeur J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. En: Aphids as crop pests. van Emden H, Harrington R. (Eds.). Oxfordshire: CAB International. 187-234.
- Warren PH. 1989. Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. *Oikos*, 55: 299-311.
- Wraight SP, Inglis GD, Goettel MS. 2007. Fungi. En: Lacey LA, Kaya HK. (Eds.). Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology, 2nd edn. Dordrecht: Springer. 223–248.

4. CONCLUSIÓN GENERAL

Aun cuando se trató de ensayos en parcelas muy cercanas, con una fauna compuesta de forma similar en cuanto a áfidos y agentes de control, la dinámica de las poblaciones y las estructuras tróficas no fue idéntica, lo que brinda motivos para estudiar más profundamente la diferencias entre estas y otras leguminosas forrajeadas puras en el contexto agrícola- pastoril. Aunque en este estudio la alfalfa tuvo ventajas en cuanto al aporte medido a través de la abundancia y riqueza de especies de todos los gremios, esto no implica que sea una condición propia de esta especie forrajera, debido a que la cantidad de hospederos disponibles y su distribución en el año, parece tener un efecto muy importante en la dinámica de las poblaciones de enemigos naturales, y, por tanto, en el rol en el sistema productivo.

La interacción de los agentes de control con los áfidos en las dos leguminosas tiene una marcada estacionalidad. Los parasitoides y entomopatógenos se presentan con mayores aportes en otoño e invierno; mientras que los predadores son más independientes de la estación del año, pero muestran una mayor capacidad de respuesta a los ataques de áfidos en primavera-verano. Por ello, los servicios ecológicos de estas leguminosas al resto del sistema se presentan como variables en el tiempo y probablemente con interacciones con el resto del paisaje.

La estructura de las redes tróficas tienen diferencias leves entre pasturas, y la abundancia de algunos de los componentes afectan la estructura. La red de parasitoides tiende a mostrar diferencias entre leguminosas cuando hay más actividad de los mismos; por el contrario, la de entomopatógenos tiende a disminuir las diferencias entre leguminosas cuando la abundancia de hongos aumenta. Estas diferencias requieren de estudios adicionales para confirmar la dinámica de áfidos en las dos leguminosas y en diferentes contextos ecológicos como punto principal. Posteriormente pueden plantearse descripciones más detalladas de la estructura trófica en cada leguminosa.

Los parasitoides e hiperparasitoides utilizaron los recursos de forma ocasional aprovechando los hospederos pero siempre en baja densidad. Los predadores explotaron más eficientemente a la fuente de presas de las leguminosas en poco tiempo y marcando

oscilaciones más fuertes. Esto los hace depender de los intercambios entre fuentes de recursos. Es necesario el estudio de los forrajes puros integrados a una escala mayor, para caracterizar mejor la dinámica y el rol de los mismos en el sistema de producción agrícola.

La presencia de *N. bakeri* en trébol rojo tiene un efecto importante sobre la dinámica de agentes de control. Mientras que mantener otras especies de áfidos es fuente de recursos, las poblaciones de *N. bakeri* representan una condición menos propicia porque no es parasitado, no estimula la llegada de predadores y se presenta mayormente fuera del periodo de ataque de los hongos entomopatógenos. Esta especie tiene una menor integración a las redes tróficas estudiadas y su presencia tiene un aporte menor a la biodiversidad de la fauna asociada.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Adams PA, Penny ND. 1985. Neuroptera of the Amazon Basin. Introduction and Chrysopini. *Acta Amazonica*, 15(3-4): 413-479. [En línea] Consultado el 12 de agosto de 2013. Disponible en: <http://www.scielo.br/pdf/aa/v15n3-4/1809-4392-aa-15-3-4-0413.pdf>
- Albrecht M, Duelli P, Schmid B, Müller CB. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology*, 76: 1015–1025.
- Alhmedi A, Haubruge E, Francis F. 2009. Effect of stinging nettle habitats on aphidophagous predators and parasitoids in wheat and green pea fields with particular attention to the invader *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomological Science*, 12: 349–358.
- Alhmedi A, Haubruge E, Francis F. 2008. Role of prey–host plant associations on *Harmonia axyridis* and *Episyrphus balteatus* field distribution and efficiency. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128: 49–56.
- Alhmedi A, Haubruge E, Bodson B, Francis F. 2007. Aphidophagous guilds on nettle (*Urtica dioica*) strips close to fields of green pea, rape and wheat. *Insect Science*, 14: 419–424.
- Altieri MA. 1984. Patterns of insect diversity in monocultures and polycultures of brussel sprouts. *Protection Ecology*, 6: 227-232.
- Altieri MA, Letornau DK. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*, 1: 405-430.
- Alzugaray R, Ribeiro A. 2010. Estrategias para enfrentar problemas con insectos en pasturas. En: Altier N, Rebuffo M, Cabrera K. (Eds.). Enfermedades y plagas en pasturas. Montevideo: INIA (Serie Técnica 183). 1-18.
- Alzugaray R, Ribeiro A, Silva H, Stewart S, Castiglioni E, Bartaburu S, Martínez JJ. 2010. Prospección de agentes de prevalencia natural de áfidos en leguminosas forrajeras en Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 14: 27-35.
- Alzugaray R, Ribeiro A. 2000. Insectos en pasturas. En: Zerbino S, Ribeiro A. (Eds.). Manejo de plagas en pasturas y cultivos. Montevideo: INIA (Serie Técnica 112). 13-30.

- Andow D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36: 561-586.
- Arbab A, Heydari N, Pakyari H. 2016. Temperature-dependent development of pale damsel bug, *Nabis capsiformis* Geramer (Hemiptera: Nabidae) using linear and non-linear models. *Crop Protection*, 89: 48-254.
- Auad AM, Santos JC, Fonseca MG. 2014. Effects of temperature on development and survival of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae) fed on *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *Florida Entomologist*, 97(4): 1353-1363.
- Baethgen W. 2003. Utilización del modelo CENTURY para estudiar la dinámica de carbono y nitrógeno. En: Simposio 40 años de Rotaciones Agrícolas-Ganaderas. La Estanzuela: Montevideo: INIA (Serie Técnica134). 9-18.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8: 1-16
- Banašek-Richter C, Bersier LF, Cattin MF, Baltensperger R, Gabriel JP, Merz Y, Ulanowicz RE, Tavares AF, Williams DD, Ruiter KO, Winemiller KO, Naisbit RE. 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology*, 90: 1470–1477.
- Banašek-Richter C, Cattin MF, Bersier LF. 2004. Sampling effects and the robustness of quantitative and qualitative food-web descriptors. *Journal of Theoretical Biology*, 226: 23-32.
- Bao L. 2010. Importancia de los pulgones como plagas de pasturas. En: Altier N, Rebuffo M, Cabrera K. (Eds.). Enfermedades y plagas en pasturas. Montevideo: INIA (Serie Técnica 183). 73-82.
- 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. Trabajo para la

obtención del título de Licenciatura en Bioquímica. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República: 48p.

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: Enfermedades virales del trébol rojo en Uruguay. Bao L, Maeso D, Altier N. (Eds.). Montevideo: INIA (Serie Técnica 150). 39-57.

Barahoei H, Rakhshani E, Nader E, Starý P, Kavallieratos NG, Tomanović Ž, Mehrparvar M. 2014. Checklist of Aphidiinae parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) and their host aphid associations in Iran. *Journal of Crop Protection*, 3(2): 199-232.

Barta M, Cagáñ L. 2006. Aphid-pathogenic Entomophthorales (their taxonomy, biology and ecology). *Biologia*, 61: 543–616.

Baverstock J, Roy HE, Clark SJ, Pell J. 2006. Effect of fungal infection on the reproductive potential of aphids and their progeny. *Journal of Invertebrate Pathology*, 9(2): 136-139.

Beddington JR, Hammond PS. 1977. On the dynamics of host-parasite-hyperparasite interactions. *Journal of Animal Ecology*, 46: 811-821.

Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. Food webs. En: Begon M, Townsend CR, Harper JL. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Malden: Blackwell Publishing. 578-601.

Benke AC, Wallace JB. 1997. Trophic basis of production among riverine caddisflies: Implications for food web analysis. *Ecology*, 78: 1132-1145.

Bentancourt CM, Scatoni IB. 2010. Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay. (Tercera Edición). Montevideo: Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Editorial Hemisferio Sur. 582p.

Bentancourt CM, Scatoni IB. 2001. Enemigos naturales; manual ilustrado para la agricultura y la forestación. Montevideo: Hemisferio Sur. 169 p.

Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 182-188. [En línea]. Consultado el 13 de abril de 2016. Disponible en:

https://www.researchgate.net/publication/222678966_Farmland_Biodiversity_is_Habitat_Heterogeneity_the_Key

- Benz G. 1987. Environment. En: Fuxa R, Tanada Y. (Eds.). Epizootiology of insect diseases. New York: Wiley. 177-214.
- Bersier LF, Banašek-Richter C, Cattin MF. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83: 2394–2407.
- Blackman RL, Eastop VF. 2007. Taxonomic issues. En: van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Aphids as Crop Pests. Wallingford: CAB International. 1-29.
- Blackman RL, Eastop VF. 2006. Aphids on the world's herbaceous plants and shrubs. Host list and keys. (Volume 1). New York: John Wiley & Sons. The Natural History Museum. 1024 p.
- Blackman RL, Eastop VF. 1985. Aphids on the world's crops. An identification guide. New York: John Wiley & Sons. 467 p.
- Borer ET, Seabloom E W, Tilman D. 2012. Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters*, 15: 1457–1464.
- Botto EN, Monetti C, Ortego J, Duchetti A. 1995. Natural enemies of cereal aphids their potential impact against the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in Argentina. *Vedalia*, 2: 39-40.
- Braga GUL, Flint SD, Miller CD, Anderson AJ, Roberts DW. 2001. Both solar UVA and UVB radiation impair conidial culturability and delay germination in the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Photochemistry Photobiology*, 74(5): 734–739.
- Brose U, Dunne JA, Montoya JM, Petchey OL, Schneider FD, Jacob U. 2012. Climate change in size-structured ecosystems Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 367: 2903-2912.
- Brown H, Gillooly, JF, Allen AP, Savage VM, West GB. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.

- Bueno VHP, Gutierrez AP, Ruggie P. 1993. Parasitism by *Aphidius ervi* (Hym.: Aphidiidae): Preference for pea aphid and blue alfalfa aphid (Hom.: Aphididae) and competition with *A. smithi*. *Entomophaga*, 38: 273-284.
- Bugg RL. 1992. Habitat manipulation to enhance the effectiveness of aphidophagous hover flies (Diptera: Syrphidae). Sustainable Agriculture Technical Review. University of California. [En línea]. Consultado el 17 de marzo de 2003. Disponible en: <http://asi.ucdavis.edu/programs/sarep/past/sarep-newsletters-1/newsletters-winter1992-vol5no2>.
- Buitenhuis R, Vet LEM, Boivin G, Brodeur J. 2005. Foraging behaviour at the fourth trophic level: a comparative study of host location in aphid hyperparasitoids. *Entomology Experimentalis et Applicata*, 114: 107–117.
- Buitenhuis R. 2004. A comparative study of the life history and foraging behaviour of aphid hyperparasitoids. Tesis de doctorado. Québec. Faculté des Études Supérieures de l'Université Laval. Université Laval. 172 p.
- Bukovinszky T, van Veen FJF, Jongema Y, Dicke M. 2008. Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. *Science*, 319: 804-807.
- Burges HD. 1998. Formulation of mycoinsecticides. En: Burges HD. (Ed.). Formulation of microbial biopesticides. Dordrecht: Springer Science + Business Media. 131-186.
- Burgio G, Ferrari R, Nicoli G. 1997. Biological and integrated control of *Aphis gossypii* Glover (Hom. Aphididae) in protected cucumber and melon. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 51: 171-178.
- Burrill C. 1918. New economic pests of red clover. *Florida Entomologist*, 11: 421-424.
- Caballero-López B, Bommarco R, Blanco-Moreno JM, Sans FX, Pujade-Villar J, Rundlöf M, Smith HG. 2012. Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat feature at local and landscape scales. *Biological Control*, 63: 222–229.
- Cagnolo L, Salvo A, Valladares G. 2011. Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80: 342-351.

- Cagnolo L, Valladares G. 2011. Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas*, 20(2): 68-78.
- Cameron PJ, Walker GP, Allan DJ. 1981. Establishment and dispersal of the introduced parasite *Aphidius aedyi* (Hymenoptera: Aphidiidae) in North Island of New Zealand, and its initial effect on pea aphid. *New Zealand Journal of Zoology*, 8: 105-112.
- Carámbula M. 2005. Pasturas y forrajes. Tomo II: Insumos, Implantación y Manejo de Pasturas. 13ra ed. Montevideo: Hemisferio Sur. 371 p.
- Carámbula M. 1977. Producción y manejo de pasturas sembradas. Montevideo: Hemisferio Sur. 464 p.
- Cardinale J, Harvey CT, Gross K, Ives AR. 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6: 857-865.
- Carruthers RI, Hural K. 1990. Fungi as naturally occurring entomopathogens. *UCLA Symposia on Molecular and Cellular Biology*, 112: 115-138.
- Carter N. 1985. Simulation modelling of the population dynamics of cereal aphids. *Biosystems*, 1: 111-119.
- Carter N, Dixon AFG, Rabbinge R. 1982. Cereal aphid populations: biology, simulation and predation. Wageningen: PUDOC Centre for Agricultural Publishing. 73 p.
- Carter N, Dixon AFG. 1981. The "natural enemy ravine" in cereal aphid population dynamics. *Journal Animal Ecology*, 50:605-611. [En línea] Consultado el 12 de marzo de 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/pdf/4077.pdf?_=1470139271765
- Casula P, Wilby, A, Thomas MB. 2006. Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems. *Ecology Letters*, 9: 995-1004.
- Cohen JE, Jonsson T, Carpenter SR. 2003. Ecological community description using food web, species abundance, and body-size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 1781-1786. [En línea] Consultado el 12 de junio de 2016, disponible en: <http://www.pnas.org/content/100/4/1781.full.pdf>

- Cohen JE, Beaver RA, Cousins SH, Deangelis DL, Goldwasser L, Heong KL, Holt RD, Kohn AJ, Memmott J, Martinez ND, Cohen JE, Lawton JH, Martinez N, Omalley R, Page LM, Patten BC, Pimm SL, Polis GA, Rejmanek M, Schoener TW, Schoenly K, Sprules WG, Teal JM, Ulanowicz R, Warren PH, Wilbur HM, Yodzis P. 1993a. Improving food webs. *Ecology*, 74: 252- 258.
- Cohen, JE. Pimm, SL., Yodzis, P. Saldana, J. 1993b. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62: 67-78.
- Cohen, JE, Brian, F, Newman, CM. 1990. Community food webs: Data and Theory. Springer, Berlin. 279 p. [En línea]. Consultado el 3 de julio de 2016. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/232301751_Community_Food_Webs_Data_and_Theory
- Colinet H, Boivin G, Hance T. 2007. Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: Fitness consequences. *Oecologia*, 152: 425–433. [En línea]. Consultado el 8 de febrero de 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/6461969_Manipulation_of_parasitoid_size_using_the_temperature-size_rule_Fitness_consequences
- Cornelis M, Coscarón. 2013. The Nabidae (Insecta, Hemiptera, Heteroptera) of Argentina. *ZooKeys*, 333: 1-30.
- Cory JS, Ericsson JD. 2010. Fungal entomopathogens in a tritrophic context. En: Roy H, Vega F, Chandler D, Goettel M, Pell J, Wajnberg E. (Eds.). *The Ecology of fungal Entomopathogens*. London: Springer. 75-88.
- Cox CB, Healy IN, Moore PD. 1973. Communities and Ecosystems: Living Together. En: Cox CB, Moore PD, Ladle R. (Eds.). *Biogeography, an ecological and evolutionary approach*. Oxford: Blackwell. 89-146.
- Dean GJ, Wilding N. 1973. Infection of cereal aphid by the fungus *Entomophthora*. *Annals of Applied Ecology*, 74: 133-138.
- Delfino MA. 1991. Reconocimiento de los áfidos (Homoptera: Aphidoidea) encontrados en alfalfares (*Medicago sativa* L.) de la Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 66: 12-21.

- Dellapé PM. 2014. Lygaeoidea. En: Roig-Juñent S, Clap LE, Morrone JJ. (Eds.). Biodiversidad de Artrópodos Argentinos (volumen 3). Tucumán: Editorial INSUE – UNT. 421-438.
- Dixon AFG. 2000. Insect predator–prey dynamics: Ladybird beetles and biological control. Cambridge: Cambridge University Pres. 257 p.
- Dixon AFG, Hemptinne JL, Kindlmann P. 1997. Effectiveness of ladybirds as biological control agents: patterns and processes. *Entomophaga*, 42: 71-83.
- Dong Z, Hou R, Ouyang Z, Zhang R. 2013. Tritrophic interaction influenced by warming and tillage: A field study on winter wheat, aphids and parasitoids. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 181: 144–148.
- Dormann CF, Frund J, Bleuthgen N, Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecology Journal*, 2: 7–24.
- Dormann CF, Gruber B, Frund J. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R news*, 8(2): 8–11.
- Dreves A. 1990. Seasonal abundance, distribution, and migration of the clover aphid, *Nearctaphis bakeri* (Cowen) in red clover. Tesis de grado. Oregon, USA. Oregon State University. 62 p. [En línea]. Consultado el 4 de mayo de 2016. Disponible en <https://core.ac.uk/download/files/197/10198078.pdf>
- Duarte HW, Zenner de Plania I. 2009. Efecto de la temperatura sobre el desarrollo de *Eriopis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 12(2): 135-145.
- Dumont B, Tallowin JRB. 2011. Interactions between grassland management and species diversity. En: Grassland Productivity and Ecosystem Services. Lemaire G, Hodgson J, Chabbi A. (Eds.). Oxfordshire: CAB International. 129-137.
- Dunbar HE, Wilson ACC, Ferguson NR, Moran, NA. 2007. Aphid thermal tolerance is governed by a point mutation in bacterial symbionts. *PLoS Biology*, 5: 96.
- Dunne JA., Williams RJ, Martinez ND. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.

- Edwards OR. 2001. Interspecific and intraspecific variation in the performance of three pest aphid species on five grain legume hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 100: 21–30.
- Eigenbrode SD, Kabalo NN. 1999. Effects of *Brassica oleracea* waxblossoms on predation and attachment by *Hippodamia convergens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91: 125–130. [En línea]. Consultado el 22 de abril de 2015. Disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1570-7458.1999.00474.x/epdf>
- Eigenbrode SD, White C, Rohde M, Simon CJ. 1998. Behavior and effectiveness of adult *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) as a predator of *Acyrtosiphon pisum* on a glossy-wax mutant of *Pisum sativum*. *Environmental Entomology*, 27: 902–909. [En línea] Consultado el 24 de abril de 2016. Disponible en: https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/addpages/Andrey_Ukrainsky_Library/References_files/Eigenbrode98.pdf
- Eilenberg J, Thomsen L, Jensen AB. 2013. A third way for entomophthoralean fungi to survive the winter: slow disease transmission between individuals of the hibernating host. *Insects*, 4(3): 392–403.
- Ekesi S, Shah PA, Clark SJ, Pell JK. 2005. Conservation biological control with the fungal pathogen *Pandora neoaphidis*: implications of aphid species, host plant and predator foraging. *Agricultural and Forest Entomology*, 7: 21–30
- Ernst O. 2004. Sistemas agrícolas-pastoriles: determinantes de sus sustentabilidad biológica económica y social. En: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Area Tropical y Subtropical, Grupo Campos. Saldanha S, Bemhaja M, Moliterno E, Olmos F, Uriarte G. (Eds.). Sustentabilidad, desarrollo y conservación de los ecosistemas: Memorias. Salto: UdelaR. Regional Norte. 47-51.
- Fabian Y, Sandau N, Bruggisser OT, Aebi A, Kehrli P, Rohr RP, Naisbit RE, Bersier LF. 2013. The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 82: 1203-1214.

- Farber SC, Constanza R, Wilson MA. 2002. Economic and ecological concepts for valuating ecosystems services. *Ecological Economy*, 41(3): 375-392.
- Fellowes MDE, van Alphen JJM, Jervis MA. 2005. Foraging behaviour. En: Jervis MA. (Ed.). *Insects as natural enemies. A practical perspective*. Dordrecht: Springer. 1-72.
- Feng MG, Johnson JB, Halbert SE. 1991. Natural control of cereal Aphids (Homoptera, Aphididae) by entomopathogenic fungi (Zygomycetes, Entomophthorales) and parasitoids (Hymenoptera, Braconidae and Encyrtidae) o irrigated spring wheat in southwestern Idaho. *Environmental Entomology*, 20: 1699- 1710.
- Fergusson NDM. 1980. A revision of the British species of *Dendrocercus* Ratzeburg (Hymenoptera: Ceraphronoidea) with a review of their biology as aphid hyperparasites. *Bulletin of the British Museum of natural History (Ent.)*, 41(4): 255-314.
- Ferrari J, Godfray CJ. 2003. Resistance to a fungal pathogen and host plant specialization in the pea aphid. *Ecology Letters*, 6: 111-118.
- Ferrari J, Müller CB, Kraaijeveld AR, Godfray HCJ. 2001. Clonal variation and covariation in aphid resistance to parasitoids and a pathogen. *Evolution*, 55: 1805–1814.
- Finke DL, Denno RF. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429: 407-410.
- Frison E, Cherfas J, Hodgking T. 2011. Agricultural biodiversity is essential for a sustainable improvement in food and nutrition security. *Sustainability*, 238-253.
- Fuentes-Contreras E, Pell JK, Niemeyer HM. 1998. Influence of plant resistance at the third trophic level: interactions between parasitoids and entomopathogenic fungi of cereal aphids. *Oecologia*, 117: 426–432.
- Fuhrer J. 2003. Agroecosystem responses to combinations of elevated CO₂, ozone, and global climate change. *Agricultural Ecosystem Environment*, 97: 1-20.
- Furlong MJ, Pell JK. 2005. Interactions between Entomopathogenic Fungi and Arthropod Natural Enemies. En: *Insect–Fungal Associations: Ecology and Evolution*. Vega F, Blackwell M. (Eds.). New York: Oxford University Press. 51-73.

- Furlong MJ, Pell JK. 1996. Interactions between the fungal entomopathogen *Zoopthora radicans* Brefeld (Entomophthorales) and two hymenopteran parasitoids attacking the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. *Journal of Invertebrate Pathology*, 68: 15–21.
- Gagic V, Hänke S, Thies C, Scherber C, Tomanović Ž, Tscharntke T. 2012. Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: Network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, 170: 1099–1109.
- Gagic V, Tscharntke T, Dormann CF, Gruber B, Wilstermann A, Thies C. 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proceedings. The Royal Society, Biological Sciences*, 278: 2946–2953.
- Garran J, Gibbs AJ. 1982. Studies on alfalfa mosaic virus and alfalfa aphids. *Australian Journal of Agricultural Research*, 33: 657-664.
- Gassen DN. 1986. Parasitos, patógenos e predadores de insetos associados à cultura do trigo. Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT (Circular Técnica 1). 86 p.
- Gibson RH, Perace S, Morris RJ, Symondson WOC, Memmott J. 2007. Plant diversity and land use under organic and conventional agriculture: a whole-farm approach. *Journal of Applied Ecology*, 44: 792-803. [En línea] Consultado el 13/04/2016. Disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2664.2007.01292.x/pdf>
- Gibson GAP. 2001. The Australian species of *Pachyneuron* Walker (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 10(1): 29-54.
- Gibson GAP, Vikberg V. 1998. The species of *Asaphes* Walker from America north of Mexico, with remarks on extralimital distributions and taxa (Hymenoptera: Chalcidoidea, Pteromalidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 7: 209-256.
- González GF. 2013. Los Coccinellidae de Uruguay [En línea]. Consultado el 23 de abril de 2015. Disponible en: <http://www.coccinellidae.cl/paginasWebUru/Paginas/InicioUru.php>
- González GF. 2010. Actualización de la bibliografía y nuevos registros en Coccinellidae de América del Sur (Insecta: Coleoptera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 47: 245-256.

- Gordon RD, Canepari C. 2008. South American Coccinellidae (Coleoptera). Part XI: A systematic revision of Hyperaspidini (Hyperaspidinae). *Annali del Museo civico di storia naturale Giacomo Doria*, 99: 245-512.
- Grevstad FS, Klepetka BW. 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, 92: 399–404. [En línea]. Consultado el 23 de abril de 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/pdf/4220180.pdf?_=1470743351011
- Greze AA, Zaviezo T, Mancilla A. 2011. Effect of prey density on intraguild interactions among foliar- and ground- foraging predators of aphids associated with alfalfa crops in Chile: a laboratory assessment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139: 1-7.
- Gurr GM, Wratten SD, Luna JM. 2003. Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4: 107–116.
- Hajek A. 1997. Ecology of terrestrial fungal entomopathogens. En: Jones JG. (Ed.). *Advances in microbial ecology* (vol 15). New York: Plenum Press. 193–249.
- Hall IM, Lowe AD, Given BB, Oliver EHA. 1979. Fungi attacking the blue-green lucerne aphid in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 6: 473-474.
- Hanski I. 1998 Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41–49.
- Haramboure M, Reguilón C, Alzogaray RA, Schneider MI. 2014. First record of *Chrysoperla asoralis* and *C. argentina* (Neuroptera: Chrysopidae) in horticultural fields of La Plata associated with the sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 73(3-4): 187-190.
- Harrington R, Hullé M, Plantegenest M. 2007. Monitoring and forecasting. En: van Emden, HF, Harrington, R (Eds.). *Aphids as Crop Pests*. Wallingford: CAB International. 515-536.
- Hawkins BA, Cornell HV. 1994. Maximum parasitism rate and successful biological control. *Science*, 266: 1886.
- He CG, Zhang XG. 2006. Field evaluation of lucerne (*Medicago sativa* L.) for resistance to aphids in northern China. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(4): 471–475.

- Heinz KM, Parrella MP. 1994. Poinsettia (*Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Koltz) cultivar-mediated differences in the performance of five natural enemies of *Bemisia argentifolii* Bellows and Perring n.sp. (Homoptera: Aleyrodidae). *Biological Control*, 4: 305–308. [En línea] Consultado el 24 de abril de 2016. Disponible en: http://www.nhm.ac.uk/resources/research-curation/projects/chalcidoids/pdf_Y/HeinzPa994.pdf
- Hesketh H, Roy HE, Eilenberg J, Pell JK, Hails RS. 2009. Challenges in modelling complexity of entomopathogenic fungi in semi-natural populations of insects. *BioControl*, 55: 55-73.
- Heyworth ER, Ferrari J. 2015. A facultative endosymbiont in aphids can provide diverse ecological benefits. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 1753–1760.
- Hirao T, Murakami M. 2008. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. *Ecological Research*, 23: 159–168.
- Hodek I, Honek A. 1996. Distribution in habitats. En: Ecology of Coccinellidae. (Series Entomologia N° 54). Dordrecht: Springer Science+Business Media. 95-141.
- Hoffman E, Fassana N, Silva H, Baeten A, Ferreira G. 2015. Reflexiones acerca de la agricultura y los planes de uso y manejo de suelos en Uruguay. Simposio de Fertilidad. IPNI. Rosario, 19 y 20 de mayo de 2015. [En línea]. Consultado el 9 de setiembre de 2016. Disponible en: <http://www.engormix.com/MA-agricultura/articulos/reflexiones-acerca-agricultura-planes-t7201/p0.htm>
- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV, Evans AD. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, 122: 113-130. [En línea] Consultado el 23 de febrero de 2016. Disponible en: <http://www.ecosensus.ca/hole2005.pdf>
- Höller C, Micha SG, Schulz S, Francke W, Pickett JA. 1994. Enemy-induced dispersal in a parasitic wasp. *Experientia*, 50: 182-185.
- Höller C, Borgemeister C, Haardt H, Powell W. 1993. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data. *Journal of Animal Ecology*, 62: 12-21.

- Humber R. 2012a. Identification of entomopathogenic fungi. En: Lacey LA. (Ed.). *Manual of Techniques of Invertebrate Pathology*. (Second edition). Amsterdam: Academic Press. 151-189.
- Humber R. 2012b. Entomophthoromycota: a new Phylum and reclassification for entomophthoroid fungi. *Mycotaxon*, 120: 470-492.
- Humber R.A. 1989. Synopsis of a revised classification for the Entomophthorales (Zygomycotina). *Mycotaxon*, 34: 441-460.
- Hunt TR, Moore D, Higgins PM, Prior C. 1994. Effect of sunscreens, irradiance and resting periods on the germination of *Metarhizium flavoviride* conidia. *Entomophaga*, 39(3/4): 313-322.
- INASE (Instituto Nacional de Semillas). 2015. Estadísticas de semillas 2005-2015. Instituto Nacional de Semillas. [En línea]. Consultado el 9 de setiembre de 2016. Disponible en: <http://www.inase.org.uy/Sitio/Estadisticas/Default.aspx>
- Inglis GD, Goettel MS, Butt TM, Strasser H. 2001. Use of hyphomycetous fungi for managing insect pests. En: Butt TM, Jackson C, Magan N. (Eds.). *Fungi as biocontrol agents. Progress, problems and potential*. Wallingford: CAB International. 23-69.
- Irwin ME, Kampmeier GE, Wolfgang WW. 2007. Aphid movement: process and consequences. En: *Aphids as crop pests*. van Emden H, Harrington R. (Eds.). Oxfordshire: CAB International. 153-186.
- Izaguirre P, Beyhaut R. 1998. Las leguminosas en Uruguay y regiones vecinas. Montevideo: Editorial Hemisferio Sur. 548 p.
- Jackson MA, Dunlap CA, Jaronski S. 2010. Ecological factors in the inundative use of fungal entomopathogens. *BioControl*, 55: 129-145.
- Japoshvili G. 2007. *Syrphophagus* species from Transcaucasia and Turkey. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(5): 683-687.
- Kaartinen R, Roslin T. 2011. Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80: 622-631.

- Kamo T, Tokuoka Y, Miyazaki M. 2012. Quantification of canavanine, 2-aminoethanol, and cyanamide in *Aphis craccivora* and its host plants, *Robinia pseudoacacia* and *Vicia angustifolia*: effects of these compounds on larval survivorship of *Harmonia axyridis*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(12): 1552-1560.
- Kanuck MJ, Sullivan DJ. 1992. Ovipositional behavior and larval development of *Aphidencyrus aphidivorus* (Hymenoptera: Encyrtidae), an aphid hyperparasitoid. *Journal of the New York Entomological Society*, 100: 527-532.
- Katis NI, Tsitsipis JA, Stevens M, Powell G. 2007. Transmission of plant viruses. En: Aphids as Crop Pests. van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Wallingford: CAB International. 353-390.
- Kawauchi S. 1991. Selection for highly prolific females in three aphidophagous coccinellids. En: Polgár LA, Chambers R, Dixon AFG, Hodek I. (Eds.). Behaviour and Impact of Aphidophaga. The Hague: SPB Academic Publishing. 177-181.
- Keller S. 2002. The genus *Entomophthora* (Zygomycetes, Entomophthorales) with a description of five new species. *Sydowia*, 54(2): 157-197.
- Keller S. 1991. Arthropod-pathogenic Entomophthorales of Switzerland II. *Erynia*, *Eryniopsis*, *Neozygites*, *Zoophthora*, and *Tarichium*. *Sydowia*, 43: 39-122.
- Keller S. 1987a. Arthropod-pathogenic Entomophthorales of Switzerland I. *Conidiobolus*, *Entomophaga* and *Entomophthora*. *Sydowia*, 40: 122-167.
- Keller S. 1987b. Observations on the overwintering of *Entomophthora planchoniana*. *Journal Invertebrate Pathology*, 50: 333-335.
- Kindlmann P, Dixon AFG. 2009. Modelling population dynamics of aphids and their natural enemies. En: Aphid Biodiversity under Environmental Change Patterns and Processes. Kindlmann P, Dixon AFG, Michaud P. (Eds.). Dordrecht Heidelberg: Springer. 1-20.
- Kindlmann P, Dixon AFG. 2000. Insect predator-prey dynamics and the biological control of aphids by ladybirds. 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods. 118-124. [En línea]. Consultado el 25 de abril de 2016. Disponible en:

<http://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/webpubs/FHTET-2003-05/day1/kindlmann.pdf>

- Kindlmann P, Dixon AFG. 1993. Optimal foraging in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 90: 443–450. [En línea]. Consultado el 4 de marzo de 2015. Disponible en: <http://www.eje.cz/pdfs/eje/1993/04/10.pdf>
- Kitching RL. 1987. Spatial and temporal variation in food webs in water-filled treeholes. *Oikos*, 48: 280-288. [En línea] Consultado el 16 de junio de 2016. Disponible en: http://www.jstor.org/stable/pdf/3565515.pdf?_=1466089558017
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45: 175–201.
- Landis BJ, Hagel GT. 1969. Aphids and leafhoppers found on red clover in eastern Washington. *Florida Entomologist*, 62(1): 273.
- Langellotto GA, Denno RF. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139(1): 1–10.
- Langer A, Boivin G, Hance T. 2004. Oviposition, flight and walking capacity at low temperatures of four aphid parasitoid species (Hymenoptera: Aphidiinae). *European Journal of Entomology*, 101: 473-479.
- Langer A, Hance T. 2000: Overwintering strategies and cold hardiness of two aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Insect Physiology*, 46: 671–676.
- Letourneau DK, Bothwell Allen SG, Stireman, JO III. 2012. Perennial habitat fragments, parasitoid diversity and parasitism in ephemeral crops. *Journal of Applied Ecology*, 49: 1405–1416. [En línea]. Consultado el 4 de mayo de 2016. Disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12001/pdf>
- Letourneau DK, Jedlicka JA, Bothwell SG, Moreno CR. 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 573–592.

- Lohaus K, Vidal S, Thies C. 2013. Farming practices change food web structures in cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid communities. *Oecologia*, 171: 249–259.
- Loxdale HD, Lushai G. 1999. Slaves of the environment: the movement of herbivorous insects in relation to their ecology and genotype. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 354: 1479–1498.
- Loxdale HD, Hardie J, Halbert S, Footitt R, Kidd NAC, Carter CI. 1993. The relative importance of short- and long-range movement of flying aphids. *Biological Reviews*, 68: 291–311.
- Luck RF, Messenger PS, Barbieri J. 1981. The influence of hyperparasitism on the performance of biological control agents. En: Rosen D. (Ed.). The role of hyperparasitism in biological control: A symposium. Berkeley, California: Division of Agricultural Science, University of California. 34-43.
- Ma G, Ma CS. 2012. Climate warming may increase aphids' dropping probabilities in response to high temperatures. *Journal of Insect Physiology*, 58: 1456–1462.
- Macfadyen S, Gibson R, Raso L, Sint D, Traugott M, Memmott J. 2009. Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133: 14–18.
- Madhusudhan VV, Miles PW. 1998. Mobility of salivary components as a possible reason for differences in the responses of alfalfa to the spotted alfalfa aphid and pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 25–39.
- Malina R, Praslika J. 2008. Effect of temperature on the developmental rate, longevity and parasitism of *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Plant Science*, 44: 19-24.
- Manfrino RG, Gutiérrez AC, Steinkraus DC, Salto CE, López Lastra CC. 2014a. Prevalence of entomophthoralean fungi (Entomophthoromycota) of aphids (Hemiptera: Aphididae) on solanaceous crops in Argentina. *Journal of Invertebrate Pathology*, 121: 21-23.

- Manfrino RG, Zumoffen L, Salto CE, López Lastra C. 2014b. Natural occurrence of entomophthoroid fungi of aphid pests on *Medicago sativa* L. in Argentina. *Revista Argentina de Microbiología*, 46(1): 49-52.
- Marc P, Canard A. 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62: 229-235.
- Marcandier S, Khachatourians GG. 1987. Susceptibility of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Fab.) (Orthoptera: Acrididae), to *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuillemin (Hyphomycete): influence of relative humidity. *Canadian Entomologist*, 119: 901–907.
- Marinoni L, Morales MN, Spaler I. 2007. Chave de identificação ilustrada para os gêneros de Syrphinae (Diptera, Syrphidae) de ocorrência no sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 145-160.
- Matson PA, Parton WJ, Power AG, Swift MJ. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277:504-509. [En línea] Consultado el 30 de junio de 2016. Disponible en: http://www.esf.edu/cue/documents/Matson-et-al_Agric-Intensification_1997.pdf
- McCann KS. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, 405: 228–233.
- McLean AHC, Godfray HCJ. 2015. Evidence for specificity in symbiont-conferred protection against parasitoids. *Proceedings of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 282: 20150977. [En línea]. Consultado el 8 de agosto de 2016. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4528558/>
- Memmott J, Marínez ND, Cohen JE. 2000. Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology*, 69: 1-15.
- Memmott J, Godfray HCJ, Gauld ID. 1994. The structure of a tropical host parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 63: 521–540.
- Mertins, J.W. 1985, Hyperparasitoids from pea aphid mummies, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), in North America. *Annals of the Entomological Society of*

- America*, 78(2): 187-194. [En línea] Consultado el 3 de Agosto de 2013. Disponible en: http://www.nhm.ac.uk/resources/researchcuration/projects/chalcidoids/pdf_Y/Martin985.pdf
- Meyling NV, Eilenberg J. 2007. Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems: potential for conservation biological control. *Biological Control*, 43: 145–155
- MGAP-DIEA (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca- Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias). 2014. Anuario Estadístico Agropecuario 2014. [En Línea]. Consultado el 30 de agosto de 2015. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2014,O,es,0>
- Mills LS, Soule ME, Doak DF. 1993. The key- stone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43: 219-224.
- Mills NJ. 1979. *Adalia bipunctata* (L.) as a generalist predator of aphids. Tesis de doctorado, Norwich, Reino Unido. University of East Anglia, 91p.
- Milner RJ, Soper RS, Lutton GG. 1982. Field release of an Israeli strain of the fungus *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko for biological control of *Therioaphis trifolii* (Monell) f. *maculata*. *Journal of. Australian Entomological Society*, 21: 113-118.
- Milner RJ, Teakle RE, Lutton GG, Dare FM. 1980. Pathogens (Phycomycetes: Entomophthoraceae) of the blue-green aphid *Acyrtosiphon kondoi* Shinji and other aphids in Australia. *Australian Journal of Botany*, 28: 601-19.
- Molinari AM. 2005. Control biológico. Especies entomófagas en cultivos agrícolas. San Juan: INTA. Editorial Editor. 80 p.
- Montllor CB, Maxmen A, Purcell AH. 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, 27: 189–195.
- Montoya JM, Rodriguez MA, Hawkins BA. 2003. Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology Letters*, 6: 587–593.
- Mortimer SR, Kessock-Philip R, Potts SG, Ramsay AJ, Woodcock BA, Hopkins A, Gundrey A, Dunn R, Tallowin J, Vickery J, Gough S. 2006. Conclusions and research requirements.

- Review of the diet and micro-habitat values for wildlife and the agronomic potential of selected grassland plant species. *English Nature Research Reports*, 697: 61-68.
- Moubasher AH, Abdel-Rahman MAA, Abdel-Mallek Y, Hammam GHA. 2010. Biodiversity of entomopathogenic fungi infecting wheat and cabbage aphids in Assiut, *Egyptian Journal of Basic & Applied Mycology*, 1: 53–60.
- Müller CB, Adriaanse CT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68: 346–370.
- Müller CB, Godfray HCJ. 1998. The response of aphid secondary parasitoids to different patch densities of their host. *Biological Control*, 43: 129–139.
- Ng SM. 1991. Voracity, development and growth of larvae of *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis spiraecola*. En: Polgár LA, Chambers R, Dixon AFG, Hodek I. (Eds.). Behaviour and Impact of Aphidophaga. The Hague: SPB Academic Publishing. 199–206.
- Nicholls CI, Altieri MA. 1999. Control biológico en agroecosistemas mediante el manejo de insectos entomófagos. *Boletín Agroecológico*, 64: 1-13. [En línea] Consultado el 4 de febrero de 2015. Disponible en <http://www.clades.cl/revistas/1112/rev11agro1.htm>
- Nielsen C, Eilenberg J, Dromph K. 2001. Entomophthorales on cereal aphids. Characterisation, growth, virulence, epizootiology and potential for microbial control. *Pesticides Research*, 53. 78 p. [En línea] Consultado el 3 de mayo de 2016. Disponible en: <http://www2.mst.dk/udgiv/publications/2001/87-7944-343-5/pdf/87-7944-344-3.pdf>
- Noma T, Strickler K. 2000. Effects of *Beauveria bassiana* on *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae) feeding and oviposition. *Environmental Entomology*, 29(2): 394–402
- Northfield TD, Snyder GB, Ives AR, Snyder WE. 2010. Niche saturation reveals resource partitioning among consumers. *Ecology Letters*, 13: 338–348.
- Núñez E. 2002. La alfalfa como reservorio de enemigos naturales. Tesis de doctorado. Lleida. Universitat de Lleida. 240 p.
- Ohtaka C, Ishikawa H. 1991. Effects of heat treatment on the symbiotic system of an aphid mycetocyte. *Symbiosis*, 11: 19–30.

- Olszak RW. 1988. Voracity and development of three species of Coccinellidae, preying upon different species of aphids. En: Niemczyk E, Dixon AFG. (Eds.). Ecology and Effectiveness of Aphidophaga. The Hague: SPB Academic Publishing. 47 – 53.
- Omkar, Mishra G. 2016. Syrphid flies (The Hovering agents). En: Omkar. (Ed.). Ecofriendly Pest Management for Food Security. (1st Edition). London: Academic Press. 259-279.
- Omkar, Mishra G. 2005. Preference-performance of a generalist predatory ladybird: A laboratory study. *Biological Control*, 34: 187–195.
- Pacala SW, Hassell MP, May RM, 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature*, 344: 150–153.
- Paine RT. 1992. Food-web analysis through field measurement of per-capita interaction strength. *Nature*, 355: 73-75.
- Paine RT. 1988. Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development. *Ecology*, 69: 1648-1654.
- Parker H, Berry PA, Silveira Guido A. 1952. Host-parasite and parasite-host lists of insects reared in the South American parasite laboratory during the period 1940-1946. *Revista Asociación de Ingenieros Agrónomos*, 92: 15-112.
- Pell JK, Vandenberg JD. 2002. Interactions among the aphid *Diuraphis noxia*, the entomopathogenic fungus *Paecilomyces fumosoroseus* and the coccinellid *Hippodamia convergens*. *Biocontrol Science Technology*, 12(2): 217–224.
- Pell JK, Eilenberg J, Hajek AE, Steinkraus DS. 2001. Biology, ecology and pest management potential of Entomophthorales. Fungi as Biocontrol Agents: Progress, Problems and Potential. Butt TM, Jackson C, Magan N. (Eds.). Wallingford: CAB International. 71–154.
- Pell JK, Pluke R, Clark SJ, Kenward MG, Alderson PG. 1997. Interactions between two aphid natural enemies, the entomopathogenic fungus *Erynia neoaphidis* Reaumur & Hennebert (Zygomycetes: Entomophthorales) and the predatory beetle *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 69: 261–68

- Petermann JS, Müller CB, Weigelt A, Weisser WW, Schmid B. 2010. Effect of plant species loss on aphid-parasitoid communities. *Journal of Animal Ecology*, 79: 709–720.
- Pimentel D, Wheeler AG. 1973. Species and diversity of arthropods in the alfalfa community. *Environmental Entomology*, 2: 568-559.
- Polaszek A. 1986. The effects of two species of hymenopterous parasitoid on the reproductive system of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 40: 2085-2292
- Polis GA, Sears ALW, Huxel GR, Strong DR, Maron J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 473–475.
- Pons X, Lumbierres B, Ribes A., Starý P. 2011. Parasitoid complex of alfalfa aphids in an IPM intensive crop system in northern Catalonia. *Journal of Pest Science*, 84(4): 437-445.
- Pons X, Núñez E, Lumbierres B, Albajes R. 2005. Epigeal aphidophagous predators and the role of alfalfa as a reservoir of aphid predators for arable crops. *European Journal of Entomology*, 102: 519–525.
- Pons X, Starý P. 2003. Spring aphid-parasitoid (Hom, Aphididae, Hym, Braconidae) associations and interactions in a Mediterranean arable crop ecosystem, including Bt maize. *Journal of Pest Science*, 76: 133–138.
- Powell W. 1982. The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Systematic Entomology*, 7: 465-473.
- Prinsloo GJ, Hewitt PH, Van Der Westhuizen MC. 1993. The effect of temperature on oviposition behaviour and success of two parasitoids of the Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) (Hemiptera: Aphididae). *African Entomology*, 1: 189–193. [En línea]. Consultado el 23 de marzo de 2016. Disponible en: http://www.nhm.ac.uk/resources/research-curation/projects/chalcidoids/pdf_Y/PrinslHeWe993.pdf
- Quisenberry SS, Ni X, 2007. Feeding injury. En: Aphids as crop pests. van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Wallingford: CAB International. 331-352.

- Rakhshani E, Kazemzadeh S, Starý P, Barahoei H, Kavallieratos N, Četković A, Popović A, Bodlah I, Tomanović Ž. 2012. Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Northeastern Iran: Aphidiine-Aphid-Plant Associations, Key and Description of a New Species. *Journal of Insect Science*, 12: 143. [En línea]. Consultado el 12 de diciembre de 2013. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3648336/>
- Rengifo-Correa L, González R. 2011. Clave ilustrada para la identificación de las familias de pentatomorfa (Hemiptera-Heteroptera) de distribución Neotropical. *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 15: 168-187.
- Ribeiro A. 2004. Características de las poblaciones de insectos en los sistemas agrícola-pastoriles. *Revista Cangüé*, 26: 11-14.
- Robertson GP, Hamilton SK. 2015. Long-Term ecological research at the Kellogg Biological Station LTER Site. En: *The Ecology of Agricultural Landscapes*. Hamilton SK, Doll JE, Robertson GP. (Eds.). Oxford: Oxford University Press. 1-32.
- Rodríguez DJ, Torres-Sorando L. 2001. Models of infectious diseases in spatially heterogeneous environments. *Bulletin of Mathematical Biology*, 63: 547–571.
- Rohitha BH, Penman DR. 1983. Effect of temperature on the biology of bluegreen lucerne aphid, *Acyrtosiphon kondoi*. *New Zealand Journal of Zoology*, 10: 299–308.
- Roschewitz I, Hucker M, Tschardt T, Thies C. 2005. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108: 218–227.
- Rott AS, Godfray HCJ. 2000. The structure of a leafminer–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 274–289.
- Roux O, Le Lann C, van Alphen JJM, van Baaren J. 2010. How does heat shock affect the life history traits of adults and progeny of the aphid parasitoid *Aphidius avenae* (Hymenoptera: Aphidiidae)? *Bulletin of Entomological Research*, 100: 543–549.
- Roy HE, Steinkraus DC, Eilenberg J, Hajek AE, Pell JK. 2006. Bizarre interactions and endgames: entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annual Review of Entomology*, 51: 331–357.

- Roy HE, Pell JK, Alderson PG. 2001. Targeted dispersal of the aphid pathogenic fungus *Erynia neoaphidis* by the aphid predator *Coccinella septempunctata*. *Biocontrol Science Technology*, 11: 99–110.
- Roy HE, Pell JK, Clark SJ, Alderson PG. 1998. Implications of predator foraging on aphid pathogen dynamics. *Journal of Invertebrate Pathology*, 71: 236–247.
- Ryalls JMW, Riegler M, Moore BD, Johnson SN. 2013. Biology and trophic interactions of lucerne aphids. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(4): 335–350. [En línea]. Consultado el 23 de junio de 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/259389964_Biology_and_trophic_interactions_of_lucerne_aphids
- Sadeghi H, Gilbert F. 1999. Individual variation in oviposition preference, and its interaction with larval performance in an insect predator. *Oecologia*, 118: 405–411.
- Salvadori JR, Salles LA. 2002. Controle biológico dos pulgões do trigo. En: Parra JR, Botelho PSM, Corrêa-Ferreira BS, Bento JMS. (Eds.). Controle Biológico no Brasil. Parasitóides e predadores. São Palo: FEALQ. 427-447.
- Sampaio MV, Bueno VHP, van Lenteren JC. 2001. Preferência de *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae) por *Myzus persicae* (Sulzer) e *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Neotropical Entomology*, 30: 655–660
- Sánchez SEM, Freitas AL, Almeida CS, Silva GB, Lima LS. 2002 a. Levantamiento preliminar de hongos Entomophthorales (Zygomycotina; Zygomycetes), agentes de control natural de insectos al sur de Bahía, Brasil. *Agrotrópica* 14: 77-80.
- Sánchez SEM, Freitas AL, Roberts DW. 2001. Detecção de hongos Entomophthorales patógenos a insectos fitófagos al sur de Bahia, Brasil. *Entomotropica*, 16(3): 203-206.
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser WW, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze ED, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Bessler H, Bonkowski M, Buchmann N, Buscot F, Clement LW, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein AM, Koller R, König S, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Lange M, Lauterbach D, Middelhoff C, Migunova VD, Milcu A, Müller R, Partsch S, Petermann JS, Renker C, Rottstock T, Sabais A, Scheu

- S, Schumacher J, Temperton VM, Tschardt T. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468: 553–556.
- Schmid-Araya JM, Hildrew AG, Robertson A, Schmid PE, Winterbottom JH. 2002a. The importance of meiofauna in food webs: Evidence from an acid stream. *Ecology*, 83: 1271-1285.
- Schmid-Araya JM, Schmid PE, Robertson A, Winterbottom JH, Gjerlv C, Hildrew AG. 2002b. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1062.
- Schoenly K, Cohen JE. 1991. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases. *Ecological Monographs*, 61: 267-298. [En línea]. Consultado el 16 de junio de 2016. Disponible en: <http://www.rockefeller.edu/labheads/cohenje/PDFs/186SchoenlyCohenEcolMonogr1991.pdf>
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. 2005a. Herbivorous insects: something for everyone. En: Insect-Plant Biology. Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. (Eds.). Oxford: Oxford University Press. 6-28.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. 2005b. Host-plant selection: variation is the rule. En: Insect-Plant Biology. Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. (Eds.). Oxford: Oxford University Press. 209-232.
- Scorsetti AC, Jensen AB, López Lastra CC, Humber RA. 2012. First report of *Pandora neoaphidis* resting spore formation in vivo in aphid hosts. *Fungal Biology*, 116: 196-203.
- Sewify GH. 2000. *Neozygites fresenii* causing epizootic in aphid (*Aphis craccivora* Koch.) population on faba bean in Egypt. *Bulletin of Faculty of Agriculture, University of Cairo*, 51: 85-94.
- Shah PA, Clark SJ, Pell JK. 2004. Assessment of aphid host susceptibility and isolate variability in *Pandora neoaphidis* (Zygomycota: Entomophthorales). *Biological Control*, 29: 90–99.
- Shannon CE. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27: 379–423. [En línea] Consultado el 11 de noviembre de 2015. Disponible

en: <http://worrydream.com/refs/Shannon%20-%20Mathematical%20Theory%20of%20Communication.pdf>

- Sherry RA, Zhou XH, Gu SL, Arnone JA, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo YQ. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 198–202.
- Silva H, Ribeiro A, Pereyra C, Castiglioni E. 2012. Composición de la comunidad de áfidos, parasitoides e hiperparasitoides en un cultivo de avena para pastoreo. Tomado de: III Encuentro Investigadores del Norte CD-Rom. Setiembre 2012.
- Skirvin DJ, Perry JN, Harrington R. 1997a. A model describing the population dynamics of *Sitobion avenae* and *Coccinella septempunctata*. *Ecological Modelling*, 96: 29–39
- Skirvin DJ, Perry JN, Harrington R. 1997b. The effect of climate change on an aphid–coccinellid interaction. *Global Change Biology*, 3: 1–11.
- Snapp SS, Smith RG, Robertson GP. 2015. Designing Cropping Systems for Ecosystem Services. En: *The Ecology of Agricultural Landscapes*. Hamilton SK, Doll JE, Robertson GP. (Eds.). Oxford: Oxford University Press. 378–408.
- Sprenkel RK, Brooks WM, Van Duyn JW, Deitz LL. 1979. The effects of three cultural variables on the incidence of *Nomuraea rileyi*, phytophagous Lepidoptera, and their predators on soybeans. *Environmental Entomology*, 8: 334–339.
- Srivastava PN. 1987. Nutritional physiology. En: Minks AK, Harrewijn P. (Eds.). Editor-in-Chief: Helle W. *Aphids, their biology, natural enemies and control*. (Volume 2 A). Amsterdam: Elsevier Science Publishers. 99–121.
- Starý P, Havelka J. 2008. Fauna and associations of aphid parasitoids in an up-dated farmland area (Czech Republic). *Bulletin of Insectology*, 61(2): 251–276.
- Starý P, Sampaio MV, Bueno VHP. 2007. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) and their associations related to biological control in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51(1): 107–118
- Starý P. 1995. The Aphidiidae of Chile (Hymenoptera, Ichneumonoidea, Aphidiidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 42(1): 113–138.

- Starý P. 1978. Seasonal relations between lucerne, red clover, wheat and barley agro-ecosystems through the aphids and parasitoids (Homoptera, Aphididae; Hymenoptera, Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 75: 296–311.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to Integrated Control. Junk W. (Ed.). Series Entomologica. (Vol. 6). The Hague: Springer. 643 p.
- Suay VA, Luna F, Michelena JM. 1998. Parasitoides no afidiinos de pulgones (Chalcidoidea: Aphelinidae) e hiperparasitoides de las superfamilias Chalcidoidea, Ceraphronoidea y Cynipoidea (Hymenoptera: Apocrita: Parasitica) en la provincia de Valencia. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 22(1-2): 99-113.
- Summers C. 1998. Integrated pest management in forage alfalfa. *Integrated Pest Management Reviews*, 3: 127–154.
- Sunderland KD, Samu F. 2000. Effects of agricultural diversity on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 1–13. [En línea] Consultado el 2 de agosto de 2016. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Ferenc_Samu/publication/226460987_Effects_of_Agricultural_Diversification_on_the_Abundance_Distribution_and_Pest_Control_Potential_of_Spiders_a_Review/links/02e7e517424b4879f7000000.pdf?origin=publication_detail
- Sunnucks P, Driver F, Brown WV, Carver M, Hales DF, Milne WM. 1997. Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of Entomological Research*, 87: 425-436.
- Sydney L, Bueno VHP, Lins Jr. JC, Silva D, Sampaio MG. 2010. Qualidade de diferentes espécies de pulgões como hospedeiros do parasitóide *Aphidius ervi* Holiday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Neotropical Entomology*, 39(5): 709-713.
- Tamaki G. 1972. Biology and ecology of two predators, *Geocoris pallipes* Stal and *G. bullatus* (Say). Technical bulletin N° 1446. Agricultural Research Service. United States Department of Agriculture. 46 p. [En línea]. Consultado el 2-06-2016. Disponible en: <http://naldc.nal.usda.gov/naldc/download.xhtml?id=CAT87201407&content=PDF>.

- Tanada Y, Kaya HK. 1993. Fungal infections. VI. Effect of environmental conditions. En: Insect pathology. London: Academic Press. 328-329.
- Taylor LR, Palmer JMP, Dupuch MJ, Cole J, Taylor MS. 1981. A handbook for the rapid identification of alate aphids of Great Britain and Europe. En: Euraphid 1980. Taylor LR. (Ed.). Harpenden: Rothamsted Experimental Station. 1-171.
- Taylor AJ, Müller CB, Godfray HCJ. 1998. Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behavior*, 11: 297-302.
- Thies C, Roschewitz I, Tschamtkke T. 2005. The landscape context of cereal aphid–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 203–210. [En línea]. Consultado el 3 de setiembre de 2015. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3496544/>
- Thompson FC. 1999. A key to the genera of the flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Neotropical Region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms. *Contributions on Entomology, International*, 3(3): 321-378.
- Tkaczuk C, Shah P, Clark SJ, Pell JK. 2007. Influence of host plant on susceptibility of the aphid *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) to the fungal pathogen *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales). *European Journal of Entomology*, 104: 205-210.
- Tomanovič Z, Petrovič A, Mitrovič M, Kavallieratos NG, Starý P, Rakhshani E, Rakhshanipour M, Popović A, Shukshuk AH, Ivanović A. 2014. Molecular and morphological variability within the *Aphidius colemani* group with redescription of *Aphidius platensis* Brethes (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Bulletin of Entomological Research*, 104(5): 552-565.
- Tomanovič Z, Kavallieratos NG, Starý P, Stanisavljevič LZ, Četković A, Stamenković S, Jovanović S, Athanassiou G. 2009. Regional tritrophic relationship patterns of five aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in agroecosystem-dominated landscapes of southern Europe. *Florida Entomologist*, 102(3): 836-854.

- Tscharntke T, Bommarco R, Clough Y, Crist TO, Kleijn D, Rand TA, Tylianakis JM, van Nouhuys S, Vidal S. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43: 294–309.
- Tylianakis, JM, Tscharntke T, Lewis O. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445: 202-205. [En línea] Consultado el 23 de setiembre de 2015. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17215842>
- Uruguay. Poder Legislativo. 2009. Ley N° 18.564. Conservación, uso y manejo adecuado de los suelos y de las aguas. [En línea]. Consultado el 6 de febrero de 2017 . Disponible en:
https://parlamento.gub.uy/documentosyleyes/leyes?Ly_Nro=18564&Ly_fechaDePromulgacion%5Bmin%5D%5Bdate%5D=&Ly_fechaDePromulgacion%5Bmax%5D%5Bdate%5D=&Ltemas=&tipoBusqueda=T&Searchtext=
- van den Bosh R, Messenger PS, Gutierrez AP. 1982. Naturally occurring biological control and integrated control. En: van den Bosh R, Messenger PS, Gutierrez AP. (Eds.). *An Introduction to Biological Control*. New York: Springer. 165-185.
- van Emden HF. 2007. Host-plant resistance. En: *Aphids as Crop Pests*. van Emden HF, Harrington R. (Eds.). Wallingford: CAB International. 447-469.
- van Tol S, van Steenis MJ. 1994. Host preference and host suitability for *Aphidius matricariae* Hal. and *A. colemani* Vier. (Hym.: Braconidae), parasitizing *Aphis gossypii* Glov. and *Myzus persicae* Sulz. (Hom.: Aphididae). Wageningen Agricultural Univ. (Netherlands). Dept. of Entomology. Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen - Rijksuniversiteit Gent Medical Faculty Landbouww, University Gent, 59: 273–279.
- van Veen FJF, Müller CB, Pell J, Godfray HCJ. 2008. Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *Journal of Animal Ecology*, 77: 191–200.
- van Veen FJF, Rajkumar A, Müller CB, Godfray HCJ. 2001. Increased reproduction by pea aphids in the presence of secondary parasitoids. *Ecological Entomology*, 26: 425-429.
- Via S. 1999. Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53: 1446-1457.

- Visser U, Wiegand K, Grimm V, Johst K. 2009. Conservation biocontrol in fragmented landscapes: persistence and parasitism in host-parasitoid model. *The Open Ecology Journal*, 2: 52-61. [En línea] Consultado el 23 de julio de 2016. Disponible en: <http://benthamopen.com/contents/pdf/TOECOLJ/TOECOLJ-2-1-52.pdf>
- Völkl W, Mackauer M, Pell J, Brodeur J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. En: Aphids as crop pests. van Emden H, Harrington R. (Eds.). Oxfordshire: CAB International. 187-234.
- von Burg S, van Veen FJF, Alvarez-Alfageme F, Romeos J. 2011. Aphid-parasitoid community structure on genetically modified wheat. *Biology Letters*, 7: 387-391.
- Ward SA, Leather SR, Pickup J, Harrington R. 1998. Mortality during dispersal and the cost of host specificity in parasites: how many aphids find hosts? *Journal of Animal Ecology*, 67: 763-773.
- Warren PH. 1989. Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. *Oikos*, 55: 299-311.
- White C, Eigenbrode SD. 2000. Effects of surface wax variation in *Pisum sativum* on herbivorous and entomophagous insects in the field. *Environmental Entomology*, 29(4): 773-780. [En línea]. Consultado el 21 de abril de 2016. Disponible en: <http://www.bioone.org/doi/pdf/10.1603/0046-225X-29.4.773>
- Woodward G, Speirs DC, Hildrew AG. 2005. Quantification and resolution of complex, size-structured food web. *Advances in Ecological Research*, 36: 85-135.
- Wraight SP, Inglis GD, Goettel MS. 2007. Fungi. En: Lacey LA, Kaya HK. (Eds.). Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology, 2nd edn. Dordrecht: Springer. 223-248.
- Wratten SD, van Emden HF. 1995. Habitat management for enhanced activity of natural enemies of insect pests. En: Glen DM, Greaves MP. (Eds.). Ecology of Integrated Farming Systems. Chichester: Wiley. 117-145.
- Ximenez-Embun MG, Zaviezo T, Grez AA. 2014. Seasonal, spatial and diel partitioning of *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) predators and predation in alfalfa fields. *Biological Control*, 69: 1-7. [En línea] Consultado el 3 de marzo de 2016. Disponible en:

<http://repositorio.uchile.cl/bitstream/handle/2250/122614/Seasonal-spatial-and%20iel-partitioning-of-Acyrtosiphon-pisum-Hemiptera-Aphididae-predators-and-predation-in-alfalfa-fields.pdf?sequence=1>

- Zavala J. 2010. Respuestas inmunológicas de las plantas frente al ataque de insectos. *CienciaHoy*, 20(117): 57-63.
- Zhao ZH, Hui C, He DH, Li BL. 2015. Effects of agricultural intensification on ability of natural enemies to control aphids. *Scientific Reports*, 5: 1-5.
- Zumoffen L, Rodriguez M, Gerding M, Salto C, Salvo A. 2015. Plantas, áfidos y parasitoides: interacciones tróficas en agroecosistemas de la provincia de Santa Fe, Argentina y clave para la identificación de los Aphidiinae y Aphelinidae (Hymenoptera) conocidos de la región. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 74(3-4): 133-144.
- Zumoffen L, Salto C, Salvo A. 2012. Preliminary study on parasitism of aphids (Hemiptera: Aphididae) in relation to characteristics of alfalfa fields (*Medicago sativa* L.) in the Argentine Pampas. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 159: 49-54.
- Zumoffen L, Salto C, Signorini ML. 2010. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) como reservorio de insectos entomófagos. *Revista FAVE - Ciencias Agrarias*, 9(1-2): 73-82.