



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias Agrarias

Efecto de la soja transgénica Soja RR2Y + Bt sobre las plagas clave,
secundarias y sus enemigos naturales, en la zona central de la
Provincia de Santa Fe

Tesista: Alejandra Liliana Lutz

Ingeniera Agrónoma

Universidad Nacional del Litoral

Magíster en Control de Plagas y su Impacto Ambiental

Universidad Nacional de San Martín

Director: Dr. Roberto Scotta

Esperanza – Santa Fe
2024

TRIBUNAL EVALUADOR

Dra. Marcela Inés Schneider
CONICET-UNLP

Dra. María Guillermina Socías
INTA Salta

Dra. Adriana Saluso
INTA Paraná

AGRADECIMIENTOS

A mi director (ex co-director), Roberto por su invaluable apoyo, orientación y dedicación a lo largo de este proceso, especialmente durante la escritura y redacción de la tesis.

A Isabel, quien me acompañó como directora de tesis durante gran parte de la etapa experimental, y me guió en la actividad académica y científica desde mucho tiempo antes.

A mis compañeros de trabajo de la cátedra de Sanidad Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias, por su paciencia y contención durante los días más oscuros.

Al resto de colegas del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias y becarios de ICiAgro por su apoyo incondicional. Los mediodías con ustedes fueron un recreo necesario para recargar energías. ¡Gracias!

A Marianela, Ma. Alejandra, Laura y Ma. Cecilia por la ayuda brindada durante la escritura y la redacción de la tesis y publicaciones científicas.

A la Universidad Nacional del Litoral por alentar y apoyar mi formación y permitirme realizar el Doctorado en Ciencias Agrarias.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) que me otorgó la beca de posgrado que me permitió dedicarme a mi formación doctoral y a la investigación durante los años de trabajo experimental.

A mi esposo Germán y a mis niñas Sofía y Anna Paula, gracias por estar siempre a mi lado, por entender mis ausencias y por darme la fortaleza necesaria para seguir adelante.

A mi familia, por su amor, apoyo incondicional y paciencia durante todo este proceso.

A mi estrella en el cielo, mi papá, quien siempre me inculcó que los logros se obtienen con esfuerzo, trabajo y constancia.

A todos quienes formaron parte de este proyecto y a los que contribuyeron con su esfuerzo, ¡muchas gracias!

RESUMEN

La soja Bt que expresa la toxina insecticida Cry1Ac se comercializa en Argentina desde 2013 para el control de *Anticarsia gemmatalis* y *Rachiplusia nu*. Otros artrópodos no objetivo de la tecnología, como el complejo *Spodoptera* spp., las chinches fitófagas y los enemigos naturales están expuestos a la toxina Bt, pudiendo experimentar efectos subletales o cambios en su abundancia y diversidad. El objetivo de esta tesis fue determinar la fluctuación poblacional de plagas y de sus enemigos naturales en cultivos de soja Bt y No-Bt, y la eficiencia de control del cultivar de soja que expresa la toxina Cry1Ac en diferentes estados fenológicos. Durante tres ciclos agrícolas (2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017), se muestrearon semanalmente lotes de soja Bt y No-Bt, con paño vertical y trampas de caída *pitfall*, registrándose las especies plaga y los depredadores; las larvas recolectadas en los muestreos fueron criadas en laboratorio para determinar su posible parasitismo. Además, se realizó la cría artificial de *R. nu*, *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania* en condiciones controladas para determinar la tasa de consumo de las orugas, la eficiencia de control de la soja Bt sobre la oruga medidora, como así también los efectos subletales producidos por la toxina Cry1Ac en las dos últimas especies. En los tres ciclos agrícolas, los lotes de soja Bt tuvieron una elevada eficiencia de control de las especies objetivo de la tecnología. En condiciones de laboratorio, el consumo foliar y de vainas por parte de *R. nu* fue menor en soja Bt. La dinámica poblacional de chinches fitófagas y de orugas del complejo *Spodoptera* spp. fue similar en ambos cultivares, con mayores densidades poblacionales en la etapa reproductiva. La alimentación larval con soja Bt provocó menor duración del período pupal y consumo de área foliar en *S. cosmioides*. *Spodoptera eridania* registró menor duración de los estadios larvales, adulto, y período de oviposición. La población de depredadores aéreos y epígeos registró variaciones relacionadas a la disponibilidad de presas y la aplicación de insecticidas; el parasitismo aparente fue similar en ambos cultivares. La soja Bt no alteró la riqueza, diversidad, equidad e índice de reemplazo de especies, sugiriendo que la soja modificada genéticamente con resistencia a insectos no afectó la diversidad de artrópodos asociados al cultivo.

PALABRAS CLAVE

Toxina Cry1Ac; *Rachiplusia nu*; *Spodoptera* spp.; Enemigos naturales; Diversidad de artrópodos

ABSTRACT

Bt soybeans that express the insecticidal toxin Cry1Ac have been marketed in Argentina since 2013 to control *Anticarsia gemmatalis* and *Rachiplusia nu*. Other arthropods not targeted by the technology, such as the *Spodoptera* spp., phytophagous bugs, and natural enemies, are exposed to the Bt toxin and may experience sublethal effects or changes in abundance and diversity. The objective of this thesis was to determine the population dynamics of pests and their natural enemies in Bt and non-Bt soybean crops, and to evaluate the control efficiency of the soybean cultivar expressing the Cry1Ac toxin at different phenological stages. During three agricultural cycles (2014/2015, 2015/2016 and 2016/2017), Bt and Non-Bt soybean fields were sampled weekly, with vertical cloth and pitfall traps, recording pest species and predators; the larvae collected in the sampling were raised in the laboratory to determine parasitism. In addition, artificial breeding of *R. nu*, *Spodoptera cosmioides* and *S. eridania* was carried out under controlled conditions to determine the consumption rate of the caterpillars, the control efficiency of Bt soybean, as well as the sublethal effects produced by the toxin Cry1Ac in the last two species. In the three agricultural cycles, the Bt soybean fields had a high control efficiency of the species targeted by the technology. Under laboratory conditions, foliar and pod consumption by *R. nu* was lower in Bt soybeans. The population dynamics of phytophagous bugs and *Spodoptera* spp. were similar in both cultivars, with higher population densities in the reproductive stage of the crop. In the biological cycle of *S. cosmioides* fed with Bt soybean leaves, a shorter duration of the pupal period and consumption of leaf area was observed. Larval feeding with Bt soybean caused a shorter duration of the pupal period and consumption of leaf area in *S. cosmioides*. *Spodoptera eridania* recorded a shorter duration of the larval stages, adult and oviposition period. The populations of aerial and epigeal predators varied with prey availability and insecticide use, but apparent parasitism was similar in both cultivars. Bt soybean did not alter the richness, diversity, evenness, and replacement rate of species,

suggesting that genetically modified soybeans with insect resistance did not affect the diversity of arthropods associated with the crop.

KEYWORDS

Cry1Ac toxin; *Rachiplusia nu*; *Spodoptera* spp.; Natural enemies; Arthropod diversity

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. Introducción General	11
1.1 El cultivo de soja, historia e importancia en Argentina.....	12
1.2 Principales plagas del cultivo de soja.....	13
1.3 Manejo de plagas insectiles en el cultivo de soja.....	13
1.4 Cultivos genéticamente modificados.....	16
1.4.1 <i>Bacillus thuringiensis</i> y sus toxinas insecticidas	17
1.4.2 Modo de acción de las proteínas Cry expresadas por los cultivos Bt.....	19
1.5 Soja genéticamente modificada con resistencia a insectos.....	20
1.5.1 Soja Bt y su <i>performance</i> en el control de plagas.....	22
1.5.2 Soja Bt y su efecto sobre artrópodos asociados al cultivo.....	23
1.5.3 Soja Bt y su impacto en la diversidad de artrópodos	24
HIPÓTESIS	26
OBJETIVO GENERAL	27
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	27
2. Capítulo 1	28
Eficiencia de control de la soja Bt e influencia en la dinámica poblacional de plagas clave del cultivo	28
2.1 INTRODUCCIÓN.....	29
2.1.1 <i>Rachiplusia nu</i> “oruga medidora”.....	29
2.1.2 <i>Anticarsia gemmatalis</i> “oruga de las leguminosas o saltarina”	31
2.1.3 <i>Piezodorus guildinii</i> “Chinche de la alfalfa”	35
2.1.4 <i>Nezara viridula</i> “Chinche verde”	36
2.1.5 <i>Edessa mediatibunda</i> “Alquiche chico”	38
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	41
2.2.1 Evaluación del consumo de hojas, estructuras reproductivas y eficiencia de control en condiciones de laboratorio	41
2.2.1.1 Cría de insectos	41
2.2.1.2 Material vegetal.....	42
2.2.1.3 Determinación del consumo de hojas y vainas y de la eficiencia de control en condiciones de laboratorio	42
2.2.2 Dinámica poblacional de especies objetivo de la tecnología Bt.....	45

2.2.2.1 Cultivares y ubicación de lotes.....	45
2.2.2.2 Muestreo de artrópodos.....	46
2.2.3 Análisis estadístico	47
2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	47
2.3.1 Determinación en laboratorio de la eficiencia de control y consumo de estructuras vegetativas y reproductivas.....	47
2.3.2 Dinámica poblacional a campo plagas clave del cultivo de soja.....	50
2.3.2.1 Orugas	50
2.3.1.2 Complejo de chinches	55
3. Capítulo 2	61
Efecto de la soja transgénica Bt sobre lepidópteros no blanco de la tecnología	61
3.1 INTRODUCCIÓN.....	62
3.1.1 <i>Spodoptera cosmioides</i> “oruga del yuyo colorado” y <i>S. eridania</i> “oruga militar del sur”	62
3.1.1.1 Distribución geográfica y plantas hospedantes	62
3.1.1.2 Aspectos morfológicos, biología y comportamiento reproductivo	63
3.1.1.3 Daño ocasionado al cultivo de soja.....	66
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	67
3.2.1 Dinámica poblacional a campo del complejo <i>Spodoptera</i> , especies no objetivo de la tecnología Bt.....	67
3.2.1.1 Cultivares y ubicación de lotes.....	67
3.2.1.2 Muestreo de orugas no objetivo de la soja Bt	67
3.2.2 Determinación del consumo y los efectos subletales de la soja Bt sobre el ciclo biológico y reproductivo de <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	68
3.2.2.1 Cría de insectos y Material vegetal	68
3.2.2.2 Bioensayo 1: Determinación del consumo de hojas de soja Bt en <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	68
3.2.2.3 Bioensayo 2: Determinación del consumo de estructuras reproductivas de soja Bt en <i>Spodoptera eridania</i>	70
3.2.2.4 Bioensayo 3: Efecto de la soja Bt sobre el ciclo biológico y reproductivo de <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	71
3.2.3 Análisis estadístico	72
3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	73

3.3.1 Fluctuación poblacional del complejo <i>Spodoptera</i> , especies no objetivo de la tecnología Bt	73
3.3.2. Efecto de la soja Bt sobre el consumo foliar de <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	76
3.3.3 Efecto de la soja Bt sobre el consumo de estructuras reproductivas en <i>Spodoptera eridania</i>	78
3.3.3 Efectos subletales de la soja Bt sobre lepidópteros no objetivo de la tecnología Bt79	
3.3.3.1 Efecto de la soja Bt sobre el ciclo biológico de <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	79
3.3.3.2 Efecto de la soja Bt sobre parámetros reproductivos de <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	82
3.3.3.3 Efecto de la soja Bt sobre los períodos de preoviposición, oviposición y postoviposición de <i>Spodoptera cosmioides</i> y <i>S. eridania</i>	84
4. Capítulo 3	86
Impacto de la soja Bt sobre la población de depredadores y parasitoides naturales de larvas de lepidópteros plaga	86
4.1 INTRODUCCIÓN	87
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS	91
4.2.1 Fluctuación poblacional a campo de depredadores y parasitismo en cultivo de soja Bt	91
4.2.1.1 Cultivares y ubicación de lotes	91
4.2.1.2 Muestreo de enemigos naturales aéreos	91
4.2.1.3 Muestreo de enemigos naturales terrestres	92
4.2.2 Análisis estadístico	94
4.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	94
4.3.1. Dinámica poblacional de depredadores	94
4.3.2 Parasitismo en larvas de lepidópteros	104
5. Capítulo 4	113
Impacto de la soja transgénica Bt sobre la abundancia y diversidad de artrópodos asociados al cultivo	113
5.1 INTRODUCCIÓN	114
5.2 MATERIALES Y MÉTODOS	116
5.2.1 Cultivares y ubicación de lotes	116
5.2.2 Muestreo de artrópodos	116

5.2.3 Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al cultivo de soja	118
5.2.4 Análisis de datos	118
5.2.4.1 Abundancia relativa y Abundancia total anual	118
5.2.4.2 Índices de diversidad	119
5.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	121
5.3.1 Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al cultivo de soja	121
5.3.2 Abundancia relativa de artrópodos en cultivos de soja Bt y No-Bt.....	123
5.3.2.1 Orugas objetivo de la tecnología Bt	125
5.3.2.2 Orugas no objetivo de la tecnología Bt	127
5.3.2.3 Complejo de chinches	128
5.3.2.4 Coleópteros fitófagos	130
5.3.2.5 Ortópteros fitófagos.....	134
5.3.2.6 Detritívoros.....	136
5.3.2.7 Depredadores y parasitoides.....	138
5.3.3 Diversidad en cultivos de soja Bt y No-Bt	147
5.3.3.1 Diversidad alfa	147
5.3.3.2 Diversidad Beta.....	149
6. Capítulo 5	150
Discusión general	150
ANEXO	153
Tabla 1. Promedio poblacional de especies de depredadores en los cultivos de soja Bt y No-Bt para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017.....	153
Tabla 2. Variables agrometeorológicas registradas durante los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017 por la Estación meteorológica de la Facultad de Ciencias Agrarias (Esperanza, Santa Fe) (Latitud: 31° 26' 31,29'' S; Longitud: 60° 56' 23,87'' O; Altura s.n.m.: 40 mts).....	156
7. BIBLIOGRAFÍA	165

1. Introducción General

1.1 El cultivo de soja, historia e importancia en Argentina

La soja (*Glycine max* (L.) Merr.) es una especie leguminosa de importancia económica que se cultiva en todo el mundo, reconocida por sus valores nutricionales y medicinales (Shurtleff & Aoyagi, 2021). La semilla de soja contiene aproximadamente 40% de proteína y 20% de aceite, siendo una de las principales fuentes de proteínas tanto para la alimentación humana, así como para la alimentación de ganado y peces (Boerma & Specht, 2004; Singh, 2017). Además, es un recurso renovable y sostenible que se utiliza en la producción de biocombustibles (Woyann *et al.*, 2019).

Si bien el 80% de la producción se concentra en tres países, el 30% de la producción mundial se consume en China, convirtiéndose en el mayor importador de soja del mundo (Hart, 2017). En Sudamérica, durante la década del '70, el cultivo de la soja era solo experimental, pero en las últimas décadas la producción ha tenido un incremento sostenido tanto en Argentina, como en Brasil, Paraguay y Uruguay, ocupando nuestro país el tercer puesto como productor mundial, después de Estados Unidos y Brasil. En la campaña 2021/2022 se sembraron 16,2 millones de hectáreas en Argentina, con una producción de 42,2 millones de toneladas (Tejeda Rodríguez *et al.*, 2021; Calzada, 2022). El complejo oleaginoso, en el que se incluye la soja y sus subproductos (poroto de soja, aceite, harina y pellets de soja y biodiésel), es el más importante del país, alcanzando un volumen de exportación de casi 12000 millones de dólares en 2022 (INDEC, 2023). Varios factores contribuyeron al aumento de la superficie cultivada de soja. Entre ellos se destacan: la expansión hacia nuevas áreas de cultivo, la disponibilidad de semillas genéticamente modificadas (GM) resistentes a herbicidas, los marcos regulatorios de bioseguridad establecidos, la simplificación del manejo en sistemas de siembra directa, que permitió la siembra como cultivo de segunda cosecha después de trigo de invierno, el interés de los agricultores por adoptar tecnologías innovadoras, y la mayor rentabilidad y menor riesgo asociados a la practicidad y flexibilidad en el manejo del cultivo GM (Rocha & Villalobos, 2012; Trigo, 2016).

1.2 Principales plagas del cultivo de soja

La diversidad de ambientes donde se desarrolla el cultivo de soja en Argentina propicia la ocurrencia de problemas fitosanitarios que afectan la productividad de este cultivo, sobresaliendo entre ellos las plagas insectiles (Massaro, 2008). Dentro de estas, podemos destacar a las correspondientes a la familia Noctuidae, del orden Lepidoptera, citándose como plagas clave las especies *Anticarsia gemmatalis* Hübner, *Rachiplusia nu* Gueneé, *Chrysodeixis includens* Walker, y *Helicoverpa gelotopoeon* Dyar, que ocasionan pérdidas indirectas al alimentarse del tejido foliar, y algunas pueden ocasionar daños directos al consumir estructuras reproductivas en formación (Perotti *et al.*, 2011; Casmuz *et al.*, 2013). Los daños ocasionados por estas plagas pueden llegar a producir pérdidas del rendimiento cercanas al 60% en caso de no ser controladas (Casmuz *et al.*, 2016). Además, otras especies de lepidópteros también pueden ocasionar daño en el cultivo, tales como *Spilosoma virginica* Fabricius (Erebidae), *Crociosema (=Epinotia) aporema* Walsingham (Tortricidae) y *Spodoptera frugiperda* Walker (Noctuidae) (Aragón, 2002).

Las chinches fitófagas son otras plagas insectiles importantes del cultivo, siendo las especies más relevantes *Piezodorus guildinii* Westwood, *Nezara viridula* Linnaeus, *Edessa mediotabunda* Fabricius y *Diceraeus (=Dichelops) furcatus* Fabricius (Hemiptera: Pentatomidae). Causan pérdidas directas al alimentarse a través del aparato bucal picador-suctor, de vainas y granos en formación ocasionando, además, detención de crecimiento y desarrollo del grano, aborto de vainas, retención foliar, pérdida de calidad de semillas, alteraciones en el contenido de proteínas y aceites, además de favorecer el ingreso de patógenos (Perotti *et al.*, 2011; Casmuz *et al.*, 2013; Igarzábal *et al.*, 2014). En condiciones de sequía, también pueden estar presentes arañuelas (Acari: Tetranychidae) y trips (Thysanoptera: Thripidae) (Aragón, 2002).

1.3 Manejo de plagas insectiles en el cultivo de soja

En Argentina, el control convencional de plagas insectiles en soja se realizaba mediante la aplicación de insecticidas de síntesis y origen químico en su mayoría. A partir de finales del siglo pasado, desde el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) y Universidades de diversas regiones del país se ha fomentado el Manejo Integrado de Plagas

(MIP). Este sistema requiere la utilización de múltiples estrategias destinadas a disminuir la densidad poblacional de las plagas, con el objetivo de maximizar las ganancias para el productor y minimizar el impacto o efectos adversos en el ambiente (Kogan, 1998). El MIP utiliza tácticas o herramientas de uso conjunto o separado, como las culturales, químicas, genéticas, biológicas, etológicas y legales, entre otras. En este sentido, dos son los pilares básicos en los cuales se apoya el MIP para tomar decisiones de control: el Muestreo o Programa de Monitoreo del complejo de plagas del cultivo y/o sus daños, y el uso de los Umbrales de Daño Económico (UDE) de cada especie plaga (Igarzábal et al., 2014). El primero permite detectar la presencia, estado de desarrollo de la plaga y su densidad poblacional, mientras que los UDE definen la densidad de la plaga en la cual debe aplicarse una medida de control para evitar que ocasionen daños económicos al cultivo (Kogan, 1998; Trumper, 2009).

La detección de poblaciones de orugas en los cultivos puede anticiparse a través del análisis de poblaciones de adultos o polillas que son atraídos y capturadas en trampas de luz, convirtiéndose en una herramienta muy útil para pronosticar los ataques a campo (sistemas de alarma) (Sagadin & Gorla, 2002). De este modo, las densidades poblacionales de adultos de lepidópteros permiten predecir cuándo las orugas estarán presentes en el cultivo ocasionando daño. Sin embargo, los datos obtenidos a través de las trampas de luz se deben complementar con monitoreos de larvas en el cultivo, los cuales brindan información real de la situación de las plagas *in situ* (Bjerge et al., 2021).

Estudios de estimación de la densidad poblacional de plagas en el lote determinaron que, para cultivos de soja en sistema de siembra directa y plagas muy móviles (orugas y chinches), el uso del paño vertical permitiría capturar mayor número de insectos, siendo más confiable y preciso el conteo de los insectos plaga (Gamundi, 1997). El paño vertical consta de una canaleta de PVC al que se le adiciona una lona blanca, sobre la cual se “golpea” el cultivo y se detectan los insectos que caen. De este modo se logran recolectar los individuos y se procede al conteo para estimar la densidad poblacional de cada especie en el lote. Además, se debe estimar visualmente el porcentaje de defoliación (área foliar consumida por las orugas) tomando folíolos de la parte media y central de la planta. Así, para tomar decisiones de control, se cotejan los valores de % de defoliación y densidad de plagas con

los UDE (Aragón & Flores, 2006). Según Perotti y Gamundi (2007), es aceptable defoliaciones de entre 25 a 30% en estados vegetativos, mientras que en estado reproductivo el UDE varía de 10 a 20%. Respecto al número de orugas por metro lineal, la tolerancia es variable (10 a 20 orugas) dependiendo de la especie de lepidóptero, grupo de madurez del cultivar y estado del cultivo. Estos valores de UDE se tienen en cuenta para tomar decisiones en el control de orugas defoliadoras en soja.

Por otro lado, la toma de decisiones para el control de chinches en el cultivo de soja se realiza, al igual que para lepidópteros, en función de los UDE, utilizándose el paño vertical para realizar el muestreo de niveles poblacionales en el lote (Gamundi, 1997). Los UDE, además de contemplar la densidad poblacional de la plaga, tienen en cuenta la especie de chinche, el estado fenológico del cultivo y el espaciamiento entre surcos (Bueno *et al.*, 2013). Según Gamundi *et al.* (2003), las chinches se presentan con mayor densidad en los lotes sembrados a menores espaciamientos entre líneas, siendo más propensos a presentar ataques de chinches que los lotes con espaciamiento convencional (52 cm de espaciamiento entre surcos).

Cuando los niveles poblacionales de las plagas superan el UDE, se deben ejecutar medidas de control que permitan disminuir su densidad poblacional. Entre estas medidas, el control químico con insecticidas es el más difundido (Kahl *et al.*, 2016). Los insecticidas más utilizados para el control de orugas defoliadoras en el cultivo de soja en nuestro país, solos o en mezclas con otros insecticidas, son los piretroides (bifentrin, lambdacialotrina, alfacipermetrina y cipermetrina), reguladores del crecimiento (metoxifenocida, novaluron y lufenuron) y diamidas (clorantraniliprole y flubendiamida) (Kahl *et al.*, 2016; CASAFE, 2022). Los piretroides actúan a nivel del sistema nervioso de forma muy rápida, produciendo cambios de permeabilidad en la membrana del axón, incremento del tiempo de apertura de los canales y agotamiento de las reservas energéticas del insecto (Zhu *et al.*, 2020). Por su parte, los reguladores del crecimiento (IGR) interfieren en los mecanismos normales de desarrollo del insecto (inhibiendo la síntesis de quitina o interfiriendo el proceso de la muda) ocasionando su muerte antes de llegar al estado adulto, siendo más eficaces cuando se aplican en los primeros estadios larvales (Sparks & Nauen, 2015; Gad *et al.*, 2021). Por último, las diamidas antranílicas constituyen el grupo más moderno de los insecticidas que se utilizan

para el control de lepidópteros. Se comportan como agonistas de los receptores de rianodina, estructuras de la membrana de las células musculares que actúan como canales de iones modulando la liberación de calcio, afectando el proceso de contracción muscular (Lahm *et al.*, 2005). En el insecto, producen un cese rápido de la alimentación, regurgitación del alimento ya consumido, letargo y parálisis muscular, sobreviniendo la muerte uno a tres días después de la exposición (Jeanguenat, 2013).

Para el control de chinches, los insecticidas más utilizados, son los piretroides y neonicotinoides, solos o en mezclas (CASAFE, 2022). Los insecticidas neonicotinoides (acetamiprid, dinotefuran, imidacloprid y tiametoxam) actúan sobre el sistema nervioso central, bloqueando de manera irreversible los receptores postsinápticos de la acetilcolina (Taillebois *et al.*, 2018).

Si bien el uso de insecticidas para el control de insectos fitófagos permitió el incremento de producción de los cultivos y mejora en la calidad de los alimentos, también trae consigo efectos negativos para la fauna benéfica y el ambiente (Tudi *et al.*, 2021). Se ha demostrado que la aplicación de insecticidas de amplio espectro o no selectivos, como los piretroides y neonicotinoides, disminuyen la abundancia y diversidad de depredadores y parasitoides presentes en el agrosistema, provocando rebrotes de plagas, pudiendo, incluso, ocasionar efectos subletales sobre sus ciclos biológicos y comportamiento (Michaud & Grant, 2003; Varenhost & O'Neal, 2012; De França *et al.*, 2017). Mientras que el uso de insecticidas más selectivos, como las diamidas, repercuten menos en los organismos no blanco por su mayor selectividad (Sgarbi *et al.*, 2023). Además, debido a las deficiencias en la aplicación y a escasos controles por las autoridades, estos productos están presentes en el aire, en el suelo, en el agua superficial y subterránea y en los alimentos, y son la principal fuente de contaminación no puntual del ambiente, siendo su presencia riesgosa para este entorno y la salud humana (Aparicio *et al.*, 2015).

1.4 Cultivos genéticamente modificados

En la campaña 1996-1997, se sembró en Argentina la primera variedad de soja genéticamente modificada resistente al glifosato (soja RR: de las siglas de Roundup Ready®, marca comercial del herbicida glifosato de Monsanto), luego de que el año anterior

se aprobara el cultivo de organismos genéticamente modificados. De este modo, comenzó el auge del cultivo de soja a través del uso de un paquete tecnológico más eficiente que incluía la siembra directa y el uso del herbicida glifosato para el manejo de malezas, disminuyendo los costos de producción (Trigo, 2016). El nuevo perfil productivo argentino pasó de la producción de alimentos a la producción de *commodities*, y en poco menos de 5 años, el cultivo de soja RR alcanzó el 100% de adopción entre los productores, incrementándose la productividad y superficie destinada al cultivo (Satorre & Andrade, 2021).

De este modo, la tecnología transgénica en el cultivo de la soja ha ido avanzando a través de los años, permitiendo el control de otras adversidades bióticas, como por ejemplo los insectos plaga. En el año 2012, tras su publicación en el Boletín Oficial de la República Argentina, se aprobó para la comercialización en nuestro país un cultivar de soja GM con resistencia al herbicida glifosato y que, además, expresaba la toxina CryAc1 con acción sobre los lepidópteros (ArgenBio, 2019; Monsanto, 2014). Se trata de la primera tecnología en soja que ha sido desarrollada por Monsanto, especialmente para Sudamérica, con eventos acumulados MON 89788 x MON 87701 que, además de la tolerancia al herbicida glifosato debido al gen Cp4epsps, presente en las sojas RR, incorpora la resistencia a algunas plagas insectiles del orden Lepidoptera mediante la expresión de Cry1Ac, proveniente de la bacteria entomopatógena *Bacillus thuringiensis* Berliner (Bt) (Hilbeck & Schmidt, 2006; ArgenBio, 2019). De este modo, los cultivos GM resistentes a insectos, también denominados “plantas o cultivos Bt”, son una herramienta valiosa de control de plagas para los programas de manejo integrado ya que permiten contrarrestar el efecto negativo de insectos de una manera más precisa y con menor impacto nocivo sobre el ambiente (Martins-Sallens *et al.*, 2017; Romeis *et al.*, 2019).

Desde entonces, varias empresas han lanzado diferentes cultivares transgénicos Bt en los cultivos de papa, tomate, algodón y maíz, logrando controlar eficazmente diversas plagas de insectos, además de reducir la dependencia del uso de insecticidas químicos (Salim *et al.*, 2020).

1.4.1 *Bacillus thuringiensis* y sus toxinas insecticidas

Bacillus thuringiensis (Berliner) (Bacillales: Bacillaceae) es una bacteria que se encuentra en diversos nichos ecológicos, aunque el suelo es el hábitat donde se localiza con

más frecuencia (Schnepf *et al.*, 1998). Fue aislada por primera vez en 1901 en Japón como el agente causal de una enfermedad en el gusano de seda, *Bombix mori* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Bombycidae). Recién en 1911 adquirió su denominación actual tras ser aislada por Berliner como un patógeno de la polilla de la harina, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), siendo este investigador el primero en sugerir su uso en el control de poblaciones de insectos (Latham *et al.*, 2017). En condiciones adversas, esta bacteria produce endosporas, generando durante este proceso un cuerpo paraesporal conocido como cristal (Fig. 1.1). Estas inclusiones cristalinas están compuestas por proteínas con propiedades insecticidas que se denominan δ -endotoxinas, las cuales se clasifican en proteínas Cry (de "crystal") y Cyt (de "cytotoxic") (Bravo *et al.*, 2011). Ambas toxinas actúan de igual modo, destruyendo las membranas de las células epiteliales del intestino del insecto.

Las δ -endotoxinas se clasificaron en un principio según su especificidad, pero a medida que se fueron descubriendo nuevas toxinas, se tomó el criterio basado en las relaciones filogenéticas (Höfte & Whiteley, 1989). De acuerdo a este criterio, primero se separaron en dos familias (Cyt y Cry) y posteriormente, dentro de cada familia, se clasificaron en cuatro categorías jerárquicas (indicadas con un número, una letra mayúscula, una letra minúscula y otro número), establecidas en función del porcentaje de identidad que comparten (Crickmore *et al.*, 1998). Las proteínas Cry presentan una alta especificidad sobre los insectos blanco e inocuidad frente a vertebrados (Bravo *et al.*, 2007).

Además, algunas cepas de *B. thuringiensis* producen toxinas insecticidas adicionales denominadas VIP. Las toxinas VIP, a diferencia de Cry, se producen durante la fase de crecimiento vegetativo (Bravo *et al.*, 2011).

La investigación con *B. thuringiensis*, debido entre otras razones a la especificidad de las toxinas Cry frente a organismos plaga objetivos, ha seguido avanzando, descubriéndose continuamente nuevas toxinas específicas para el control de insectos, principalmente lepidópteros, dípteros y coleópteros. Las proteínas Cry han sido las más utilizadas para el diseño de plantas Bt, concretamente las pertenecientes a la familia Cry1 y Cry2 que son activas mayoritariamente en lepidópteros, y Cry3 en coleópteros (Heckel, 2020).

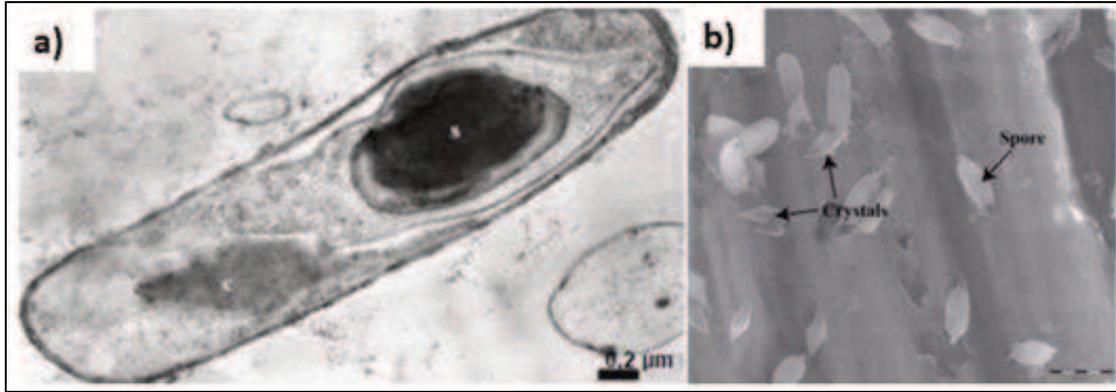


Figura 1.1 Imagen de *Bacillus thuringiensis* tomada con microscopio electrónico. a) sección ultra-fina de una célula en esporulación bajo microscopía electrónica de transmisión, distinguiéndose el cristal bipiramidal (c) y la espora (s); b) imagen de las esporas (s) y los cristales (c) observados con un microscopio electrónico de barrido (Extraído de: Sauka *et al.*, 2010 y Palma *et al.*, 2014).

1.4.2 Modo de acción de las proteínas Cry expresadas por los cultivos Bt

El modo de acción de las toxinas Cry incluye varios pasos luego de la ingestión por las larvas de insectos (Bravo & Soberón, 2007; Ferré & Van Rie, 2002). La proteína de la planta transgénica, se disuelve en el intestino medio del insecto y es liberada al lumen intestinal como proteínas aún inactivas (protoxinas) (Bravo *et al.*, 2011). Las protoxinas se clasifican en función de su tamaño, denominándose proteína Cry1 las de 130-140 kDa, proteínas Cry2A las de 70-75 kDa y proteínas Cry3A las de 88-91 kDa. Para pasar a su forma activa, necesitan ser cortadas por las enzimas presentes en el intestino medio de los insectos. De este modo, las propias proteasas digestivas del insecto escinden la protoxina y, tras la activación, la proteína atraviesa la membrana peritrófica y puede unirse de forma específica a receptores que se encuentran en la membrana de las células epiteliales del aparato digestivo del insecto, siendo esta unión la que determina la especificidad de la acción de las proteínas Cry (Heckel, 2020). Algunos de los posibles receptores de membrana identificados son glicoproteínas tipo cadherina, aminopeptidasas N (APN) o fosfatasas alcalinas (ALP) (Bravo *et al.*, 2011). La unión de la toxina a los receptores origina la formación de un poro (10-20 Å), que ocasiona la salida de solutos de las células, lo que provoca hinchazón y lisis osmótica (Vachon *et al.*, 2012). El insecto no puede reparar el daño y se produce un cese rápido de la alimentación durante la primera hora luego de ingerir la toxina, reduce su movilidad llegando a la parálisis

aproximadamente a las 6 horas, dependiendo de la cantidad de toxina ingerida. Finalmente, muere por inanición o septicemia generalizada producida por las bacterias que están presentes en el intestino de la larva (*Escherichia coli* Escherich y *Enterobacter* ssp. (Enterobacterales: Enterobacteriaceae), las cuales penetran en el hemocele a través del epitelio alterado por la toxina Bt y se multiplican (González-Cabrera & Ferré, 2008) (Fig. 1.2.). En este sentido, Broderick *et al.* (2006) afirman que, a nivel microscópico, las microvellosidades intestinales desaparecen, los núcleos de las células epiteliales migran hacia la membrana apical y su retículo endoplasmático y mitocondrias se desintegran gradualmente. Las células afectadas se vacuolizan e hinchan, terminando el proceso con la lisis celular y muerte del tejido (Baines *et al.*, 1997).

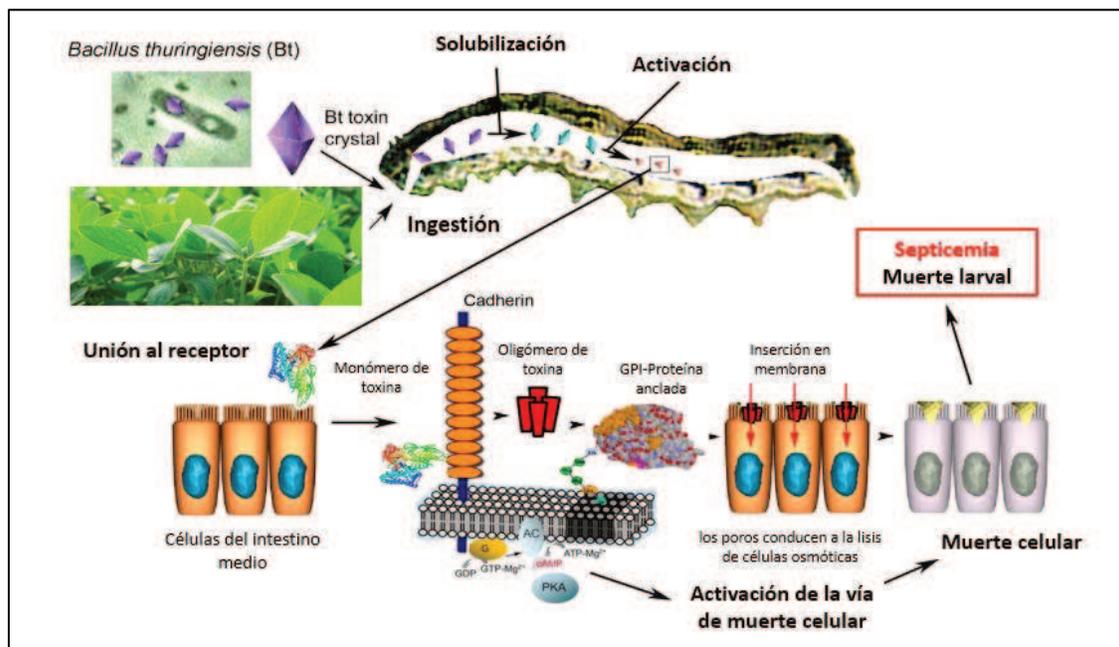


Figura 1.2 Mecanismo de acción de las proteínas Cry en el aparato digestivo de una larva de lepidóptero (Adaptado de Jurat-Fuertes *et al.*, 2021).

1.5 Soja genéticamente modificada con resistencia a insectos

Los primeros esfuerzos para obtener cultivares de soja Bt demostraron ser alternativas prometedoras para controlar las orugas defoliadoras en soja. El primer informe de la introgresión y expresión satisfactoria de un gen Cry en soja se publicó en 1994 (Parrott *et al.*, 1994). Unos años después, Stewart *et al.* (1996), produjeron una planta de soja transgénica

Bt que expresaba Cry1Ac y describieron los procedimientos de cultivo, transformación de tejidos y las características moleculares y bióticas de la soja Bt producida. Sin embargo, recién en el año 2000 se comprobó, en condiciones de campo, la resistencia de la soja Bt hacia algunos lepidópteros plagas del cultivo, brindando un nivel de control adecuado (Walker *et al.*, 2000). Los pasos siguientes fueron el desarrollo de los cultivares con el evento MON 87701, con expresión de la toxina, la evaluación del comportamiento agronómico y la estabilidad de las progenies a nivel genético, y el lanzamiento al mercado mundial de los cultivares de soja Bt en el año 2012 (Macrae *et al.*, 2005; Homrich *et al.*, 2008).

En los últimos años el uso de la tecnología RI + RG (Resistencia a insectos + Resistencia a glifosato), ha crecido significativamente, pasando de 7% de la superficie de soja sembrada con la tecnología en la campaña 2014/15, a 20% en la campaña 2020/21. La adopción de soja RI+RG en nuestro país exhibió, lógicamente, los niveles más elevados en la región noreste y noroeste, donde hay mayor incidencia de plagas lepidópteras. Hacia el sur del país su adopción disminuye significativamente (Fig. 1.3) (Tejeda Rodríguez *et al.*, 2021).

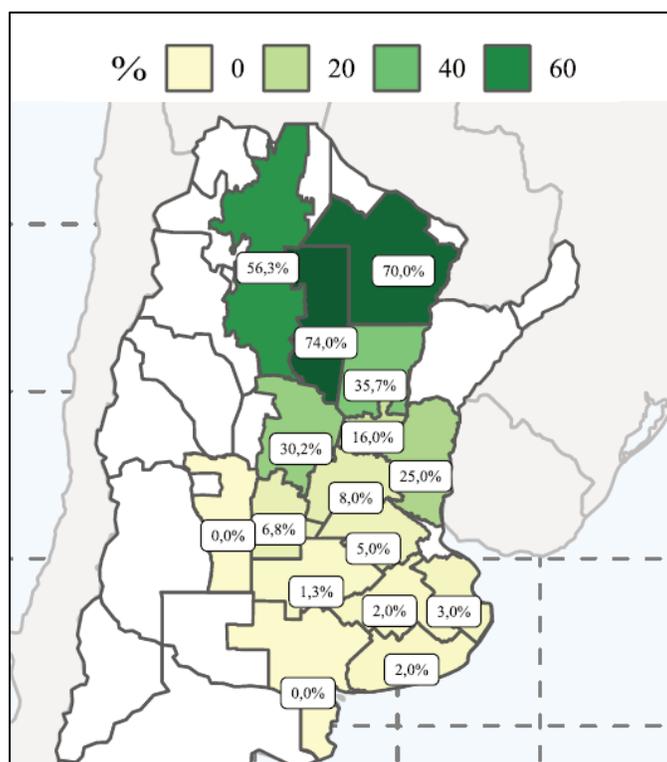


Figura 1.3 Adopción de variedades de soja RI + RG en la campaña 2020/21 en Argentina (Fuente: Tejeda Rodríguez *et al.*, 2021).

1.5.1 Soja Bt y su *performance* en el control de plagas

La soja GM con resistencia a insectos comercializada en Argentina que expresa la toxina Cry1Ac, fue registrada para el control de varias especies de lepidópteros, tales como *C. aporema* "barrenador del brote", *R. nu* "oruga medidora", *C. includens* "falsa medidora" y *A. gemmatalis* "oruga de las leguminosas", todas plagas clave del cultivo. Dentro de los lepidópteros que son plagas secundarias, controla a *H. gelotopoeon* "oruga bolillera", *S. virginica* "gata peluda", *Colias lesbia* (Fabricius) (Pieridae) "isoca de la alfalfa", *Heliothis virescens* (Fabricius) (Noctuidae) "oruga capullera", *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller) (Pyralidae) "barrenador menor"; *Helicoverpa (=Helliiothis) zea* (Boddie) (Noctuidae) "isoca de la espiga" y *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Noctuidae) "gusano cogollero" (Monsanto, 2014). Sin embargo, para que la tecnología Bt sea sostenible, garantice la protección contra las principales plagas objetivo e impida la aparición de resistencia, la expresión de la proteína insecticida debe ser estable en cuanto a su concentración, en las partes apropiadas de la planta y en el momento requerido del ciclo del cultivo (Kranthi *et al.*, 2005; Yu *et al.*, 2013). Las hojas son el tejido de la planta de la cual se alimentan los lepidópteros, grupo de insectos objetivo de esta tecnología, y donde debe asegurarse un alto nivel de expresión de la toxina Cry para garantizar su eficiencia. Sin embargo, algunas de las especies plaga objetivo también se alimentan de estructuras reproductivas en formación temprana, por lo que la expresión de la toxina en el período reproductivo del cultivo también condiciona la eficiencia de control de la soja Bt.

La expresión de proteínas insecticidas en el cultivo de soja es un proceso complejo que puede estar influenciado por varios factores, entre ellos el tipo de cultivo, la edad y parte de la planta donde se expresa la toxina insecticida, tipo de genes y sitios de inserción de genes, y condiciones ambientales como la temperatura, salinidad del suelo, fertilización y estrés hídrico (Adamczyk & Sumerford, 2001; Wan *et al.*, 2005; Abel & Adamczyk, 2004; Chen *et al.*, 2005; Dong & Li, 2007; Jiang *et al.*, 2006; Addison & Rogers, 2010; Ranjithkumar *et al.*, 2011). Además, según Yu *et al.* (2013) la concentración de Cry1Ac puede variar entre los diferentes tejidos de la planta de soja y con las distintas etapas de crecimiento del cultivo, determinando un control diferencial de plagas a lo largo del ciclo del cultivo.

1.5.2 Soja Bt y su efecto sobre artrópodos asociados al cultivo

Además de las especies plaga objetivo de la soja transgénica con protección a insectos, existen otros artrópodos asociados al agrosistema hacia los que no va dirigido el control con la toxina Cry, pero que pueden estar expuestos a ella, conocidos como artrópodos no blancos (ANB). Éstos, tienen funciones ecológicas muy importantes para el agrosistema, cumpliendo un rol relevante en el control biológico, en la regulación de las poblaciones de plagas de artrópodos, en la descomposición de organismos, en el reciclaje de materia orgánica y en la polinización (Comas *et al.*, 2014). Además, la denominación de ANB también incluye especies plaga que no son objetivo de la toxina Cry, pero que ocasionan daño en el cultivo de soja, como por ejemplo el complejo de chinches, de *Spodoptera* sp. (*Spodoptera cosmioides* y *Spodoptera eridania*) y ácaros (Naranjo, 2021a).

La toxina insecticida que expresa el cultivo de soja Bt puede causar, sobre los ANB, efectos directos, producidos por la ingestión de la toxina por diferentes vías según la función agroecológica que cada especie posea. De este modo, los artrópodos herbívoros podrían ingerir la toxina al alimentarse directamente de diferentes partes de la planta, siendo el modo de alimentación y la expresión temporal y espacial de la proteína insecticida en la planta factores clave que determinarán tales efectos (Dutton *et al.*, 2003; Obrist *et al.*, 2006). Además, el cultivar Bt también pueden causar efectos directos sobre ANB que son depredadores y parasitoides cuando se alimentan de partes de las plantas como el polen y el néctar (Obrist *et al.*, 2006; Naranjo, 2009). O bien, afectar indirectamente a los enemigos naturales por la baja abundancia de presas y reducción en la calidad de las mismas (presas más pequeñas y menos apetecibles), o mediante efectos negativos a causa de la ingestión de presas expuestas a la toxina (O'Callaghan *et al.*, 2005; Romeis *et al.*, 2006; Lundgren *et al.*, 2009; Hilbeck *et al.*, 2020; García *et al.*, 2010). En este sentido, varios autores comprobaron que los depredadores y parasitoides que consumen el intestino de su huésped, donde se encuentra la mayor parte de la proteína Bt, tienen una mayor exposición a la toxina Cry1Ac (Meissle *et al.*, 2004, Vojtech *et al.*, 2005). Otra exposición indirecta a la toxina Cry ocurre cuando los enemigos naturales se alimentan de la melaza exudada por pulgones (Wäckers, 2005). Sin embargo, Raps *et al.* (2001), aseguran que esta vía no representa un riesgo para los enemigos naturales debido a que la toxina no ingresa al floema de las plantas, principal

alimento de los pulgones. Además, la excreción y la digestión en cada nivel trófico provoca un efecto de dilución cuando las proteínas Bt se desplazan a lo largo de la cadena alimentaria (Obrist *et al.*, 2006), por lo que esta ruta de exposición a las toxinas Bt resulta insignificante para los enemigos naturales (Romeis *et al.*, 2019).

1.5.3 Soja Bt y su impacto en la diversidad de artrópodos

El impacto más directo de la agricultura sobre la biodiversidad se debe a la conversión de ecosistemas naturales en tierras agrícolas destinadas a cultivos GM. Este efecto se observó en Brasil y en nuestro país, donde la introducción de los cultivos GM se combinó con otras técnicas de manejo (monocultivo y siembra directa) que propiciaron la expansión cultivo de soja a otras zonas en las cuales se sembraban otras especies de interés agrícola o estaban destinadas a pasturas naturales, modificándose el paisaje agrícola (Trigo, 2011).

Estos cambios en el sistema de producción agrícola pueden afectar directamente la abundancia y diversidad de herbívoros, insectos de suelo y enemigos naturales. Sin embargo, varios son los trabajos que aseguran que los cultivos Bt (maíz, algodón, soja) no alteran la diversidad y abundancia de enemigos naturales (Curis, 2014; Yu *et al.*, 2014; Marques *et al.*, 2017; Kaur *et al.*, 2021). Es más, varios autores consideran que las poblaciones de insectos benéficos podrían incrementarse significativamente en los cultivos Bt debido a la disminución de la aplicación de insecticidas no selectivos y, de este modo, mejoraría el control natural en condiciones de campo (Lu *et al.*; 2012; Wu & Guo, 2005; Yu *et al.*, 2011). Sin embargo, de acuerdo con la literatura científica, los cultivos que expresan la proteína insecticida Bt podrían causar efectos subletales en la comunidad de insectos benéficos a través de la alimentación con alimentos subóptimos debido a la muerte y escasez del huésped (Groot & Dicke, 2002).

Algunos estudios coinciden en que la alta adopción de cultivos Bt por los agricultores se debe a una serie de ventajas de los cultivares transgénicos, como por ejemplo la expresión constante y a altas dosis de la proteína insecticida durante todo el ciclo del cultivo, reducción en el uso de insecticidas, selectividad de control de organismos blanco debido a su modo de acción específico, menor esfuerzo en el monitoreo de las plagas objetivo e incrementos en el rendimiento de los cultivos (Shelton *et al.*, 2002; Hilbeck & Schmidt, 2006; Lu *et al.*, 2012; Nicolía *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2016; Kumar *et al.*, 2020). De este modo, además de

implicar una disminución en los costos del cultivo que se traduce en un mayor beneficio económico para los productores, el control de insectos no está condicionado por la calidad de la aplicación o los factores ambientales, ni por características propias del producto formulado (estabilidad y residualidad del principio activo una vez aplicado, por ejemplo) (Brookes & Barfoot, 2018; Xiao & Wu, 2019).

Sin embargo, independientemente de la adopción mundial de cultivos GM con resistencia a insectos, sigue siendo una tecnología controvertida que divide a la sociedad y a la comunidad científica (Peterson *et al.*, 2017), con incertidumbres que se basan principalmente en el impacto a largo plazo de los cultivos Bt sobre diferentes aspectos, tales como: la disminución de la susceptibilidad o desarrollo de resistencia de las plagas objetivo a los cultivos que expresan la toxina Bt (Catarino *et al.*, 2015); el comportamiento del complejo de chinches (no susceptibles a la toxina Bt) ante el nuevo escenario con menores aplicaciones de insecticidas en soja GM con resistencia a insectos (Wolfenbarger *et al.*, 2008); el incremento poblacional de insectos fitófagos no susceptibles a la toxina expresada por los cultivos Bt que, sumado a la disminución de la competencia interespecífica, podría favorecer la aparición de plagas secundarias en la soja Bt que requerirían aplicación de insecticidas (Sharma & Ortiz, 2000; Gross & Rosenheim, 2011; Catarino *et al.*, 2015); la disminución de poblaciones de enemigos naturales (depredadores y parasitoides) no atribuible a la acción de las toxinas insecticidas, sino a la disminución de la cantidad o calidad de los insectos plagas presa de los organismos benéficos del sistema (Sharma *et al.*, 2007; Romeis *et al.*, 2013; Bortolotto *et al.*, 2014; De Jesús *et al.*, 2014; Catarino *et al.*, 2015); y las posibles modificaciones en la abundancia y diversidad de los artrópodos asociados al cultivo de soja Bt, entre otros. Como respuesta a estos interrogantes es necesario disponer de información local sobre la incorporación de esta tecnología recientemente introducida al mercado.

De lo expuesto anteriormente, se desprenden las siguientes hipótesis de investigación:

HIPÓTESIS

- La eficiencia de control de la soja Bt sobre especies plagas blanco de la tecnología varía según los estados fenológicos del cultivo (Vegetativo vs. Reproductivo).

- La soja que expresa la toxina insecticida Cry1Ac altera el consumo (foliar y de estructuras reproductivas) y la fluctuación poblacional de las especies plagas objetivo de la tecnología.

- El control de especies de lepidópteros objetivo de la tecnología Bt provoca el incremento poblacional de especies de lepidópteros no blanco que son plagas secundarias del cultivo de soja.

- El ciclo biológico y reproductivo y el daño ocasionado por las nuevas especies de lepidópteros plagas no objetivo de la tecnología Bt es similar en ambos tipos de cultivares de soja (Bt y No-Bt).

- La disminución de los controles químicos para lepidópteros en la soja GM con resistencia a insectos provoca un aumento en la población del complejo de chinches en la etapa reproductiva del cultivo.

- La ausencia de presas y huéspedes en el cultivo de soja GM con resistencia a insectos disminuye la población de enemigos naturales (depredadores y parasitoides) de lepidópteros.

- El manejo de las plagas en cultivos con la tecnología de la soja GM con resistencia a insectos causa modificaciones en las comunidades de especies de insectos en el nuevo agrosistema.

En base a estas hipótesis, se plantean los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL

Determinar la fluctuación poblacional de plagas y de sus enemigos naturales, la eficiencia de control de las plagas objetivo de la soja GM con resistencia a insectos (Bt) en diferentes estados fenológicos del cultivo y los efectos de la toxina Cry1Ac sobre el ciclo biológico y reproductivo de las especies de lepidópteros no objetivo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la eficiencia de control de lepidópteros plaga objetivo de la tecnología en diferentes estados fenológicos de la soja GM con resistencia a insectos (Bt), y su efecto sobre la dinámica poblacional y el consumo.

Determinar el efecto del manejo de la soja GM con resistencia a insectos (Bt) sobre la dinámica poblacional de las chinches, insectos plaga del orden Hemiptera no objetivo de la tecnología.

Evaluar el efecto de la soja GM con resistencia a insectos (Bt) sobre la fluctuación poblacional, el ciclo biológico y reproductivo, y la capacidad herbívora de lepidópteros no blanco de la tecnología.

Determinar el impacto de la soja GM con resistencia a insectos (Bt) sobre la población de parasitoides naturales de larvas y depredadores.

Analizar el efecto de la soja GM con resistencia a insectos (Bt) sobre la abundancia y diversidad de artrópodos asociados al cultivo.

2. Capítulo 1

Eficiencia de control de la soja Bt e influencia en la dinámica poblacional de plagas clave del cultivo

2.1 INTRODUCCIÓN

El complejo de orugas defoliadoras (orden: Lepidoptera) y el complejo de chinches (orden: Hemiptera; suborden: Heteroptera) son plagas claves del cultivo de soja en la zona pampeana de Argentina, ocasionando daños al alimentarse de hojas y vainas en formación (Sosa & Gamundi, 2007; Perotti *et al.*, 2011).

Las orugas se alimentan del tejido foliar, ocasionando pérdidas importantes de área fotosintética que repercuten en una menor intercepción de luz, menor capacidad fotosintética y acortamiento del período de llenado de granos, causando disminución del rendimiento (Board *et al.*, 1994; Perotti & Gamundi, 2009). La magnitud del daño depende de la etapa de crecimiento del cultivo, la intensidad de defoliación, la capacidad del cultivar para tolerar o compensar la defoliación y los factores ambientales (Thrasch, 2018). Si bien la soja puede soportar una cantidad relativamente importante de defoliación durante la etapa vegetativa, la pérdida excesiva de follaje durante la etapa de formación de vainas (R₃-R₄ según la escala de Fehr *et al.* (1971)) reduce significativamente el rendimiento al disminuir el número de vainas por planta (Owen *et al.*, 2013). Defoliaciones en estados reproductivos más avanzados (R₅₋₆) ocasionan disminución del peso y número de granos por vaina, además de la reducción del número de vainas por planta (Board *et al.*, 1994; Thrasch, 2018). De igual modo, defoliaciones intensas durante el llenado de grano causan pérdidas de calidad que se traducen en menor contenido de proteína y aceite del grano de soja, y disminución del poder germinativo de las semillas cosechadas (Carrera *et al.*, 2022).

Las especies de lepidópteros de mayor importancia por su frecuencia de aparición y abundancia registradas en la provincia de Santa Fe, son *Rachiplusia nu* (Gueneé) “oruga medidora” y *Anticarsia gemmatalis* Hübner “oruga de las leguminosas” (Aragón, 2002; Sánchez *et al.*, 2005; Igarzábal *et al.*, 2014).

2.1.1 *Rachiplusia nu* “oruga medidora”

Rachiplusia nu (Lepidoptera: Noctuidae; subfamilia: Plusiinae), es una especie ampliamente distribuida en América del Sur (Artigas, 1972; Pastrana, 2004). Es frecuente de encontrarla atacando el cultivo de soja y es la especie defoliadora más importante en girasol (Navarro *et al.*, 2009). Sin embargo, es muy polífaga y puede alimentarse de otros cultivos como maíz, trigo, alfalfa, tabaco, cártamo, algodón y lino, cultivos hortícolas como pimiento,

poroto, tomate, lechuga, entre otros (Pastrana, 2004; Navarro *et al.*, 2009; Perotti & Gamundi, 2009; Barrionuevo *et al.*, 2012).

Es una especie con desarrollo holometábolo. Los adultos son polillas de hábito nocturno y muy prolíficas, cuyas hembras colocan entre 300 y 1600 huevos, de forma aislada, en el envés de las hojas de los estratos medio y superior de la planta (Sanchez & Pereyra, 1995; Aragón *et al.*, 1997; Barrionuevo, 2011; Valverde *et al.*, 2017; Saluso, 2019). Los huevos son subsféricos (forma de cúpula) y de color blanco-amarillento brillante cuando están recién puestos, tornándose más pálidos a medida que avanza el desarrollo embrionario (Fichetti, 2003; Navarro *et al.*, 2009) (Fig. 2.1.a.). La larva es de color verde o verde amarillento, y de tipo eruciforme y presenta entre cuatro y seis estadios según el tipo de alimento y de la temperatura. El tórax consta de tres segmentos, cada uno con un par de patas torácicas, también denominadas patas verdaderas. Además, presenta tres pares de patas falsas o espuripedios ubicados en el 5°, 6° y 10° segmento abdominal, determinando un movimiento característico de la especie: camina arqueando el cuerpo al juntar a cada paso los tres pares de patas torácicas con los tres pares abdominales y avanza como si estuviera midiendo su marcha, de ahí su nombre vulgar de “oruga medidora” (Fig. 2.1.b.) (Margheritis & Rizzo, 1965; Sánchez & Pereyra, 1995; Barrionuevo, 2011; Barrionuevo *et al.*, 2012; Da Luz *et al.*, 2014). Luego del último estadio larval, comienza el período de prepupa en el que la larva deja de alimentarse, pierde intensidad en su coloración, su cuerpo se acorta longitudinalmente y comienza a construir un capullo con hilos sedosos, plegando y arrollando la lámina de las hojas de la planta hospedante (Angulo & Weigert, 1974). La pupa es obtecta, con tegumento liso, de color castaño oscuro en la parte dorsal y castaño claro a rojizo en la ventral, oscureciéndose gradualmente a medida que se acerca la emergencia del adulto (da Luz *et al.*, 2014).

El estado larval de *R. nu* es defoliador: las larvas neonatas se alimentan sólo de la epidermis y parénquima del lado de la hoja en que se encuentran, dejando restos de la lámina foliar con un típico aspecto de “enrejado”, mientras que las de mayor desarrollo, con mandíbulas más fuertes, consumen ávidamente la totalidad de la lámina foliar, siempre respetando las nervaduras principales (hoja tipo encaje) (Fig. 2.1.c.). Igarzábal *et al.* (2014),

observaron que *R. nu* también puede dañar chauchas, principalmente cuando las poblaciones son altas.

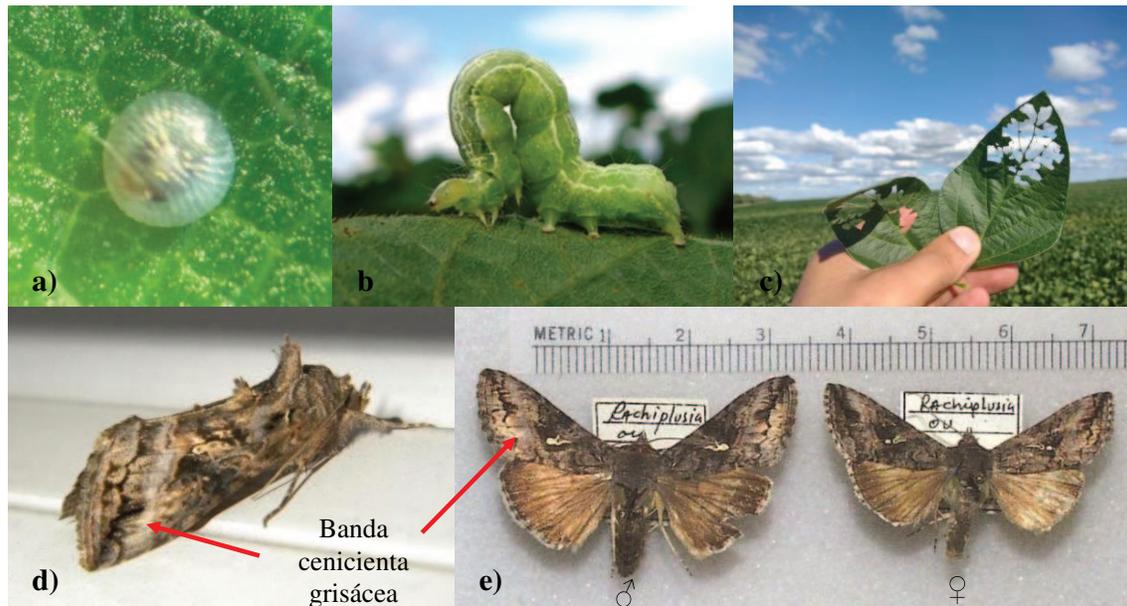


Figura 2.1 Huevo (a) y larva (b) de *Rachiplusia nu*. Defoliación tipo “encaje” ocasionado por el estado larval de la oruga medidora (c). Adulto en posición de descanso (techo a dos aguas) (d) y banda cenicienta grisáceas más notoria en machos (e) (Fuente: AAPRESID (2023) y Agrobasesapp (2024)).

El adulto es una mariposa que posee 30 a 35 mm de expansión alar, y 13 a 18 mm de largo del cuerpo. En posición de descanso las alas se disponen en forma de techo a dos aguas y el dorso del tórax presenta un mechón prominente de escamas erizadas (Fig. 2.1.d). Presenta dimorfismo sexual, identificable mediante la observación, en el par de alas anterior, de una banda de color ceniciento grisáceo más ancha y notoria en el macho (Fig. 2.1.e) (Navarro *et al.*, 2009). En la zona núcleo de la región pampeana puede tener hasta 5 generaciones anuales, ocurriendo los picos poblacionales desde fines de diciembre y principios de enero hasta mediados de febrero inclusive (Aragón, 2002).

2.1.2 *Anticarsia gemmatalis* “oruga de las leguminosas o saltarina”

Anticarsia gemmatalis (Lepidoptera: Erebidae) es una de las plagas principales del cultivo de soja; se encuentra en todo el hemisferio occidental, ocasionando daños en cultivos de Estados Unidos, Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina (Bortolotto *et al.*, 2015a;

Formentini *et al.*, 2015; Perotti *et al.*, 2020; Huseth *et al.*, 2021). Se trata de una especie polífaga, aunque se la ha reportado como plaga principal de leguminosas, causando daños indirectos en cultivos al alimentarse de las hojas y daños directos cuando consume vainas en formación, requiriendo su control para evitar pérdidas considerables de rendimiento (Ford *et al.*, 1975). Además, algodón, maní, trigo, girasol, arroz y algunas malezas son hospederos secundarios de esta especie (Panizzi *et al.*, 2004).

La hembra adulta coloca sus huevos de manera aislada en vainas, tallos, pecíolos y envés de las hojas, y cuando los niveles poblacionales son altos, la oviposición ocurre en ambas caras de la hoja, preferentemente en el tercio medio superior de la planta (Greene *et al.*, 1973; Corrêa-Ferreira & Panizzi, 1978). Los huevos son esféricos, levemente achatados, de coloración blanquecina recién puestos y luego se tornan color verde perlado hasta dos días antes de la eclosión de la oruga, cuando se vuelven rosados (Watson, 1916; Urretabizcaya *et al.*, 2010).

Al eclosionar los huevos nacen larvas que, durante el primer y segundo estadio, dañan levemente el parénquima foliar, dejando intactas las nervaduras; después del segundo estadio se alimentan de toda la hoja (Watson, 1916; Perotti & Gamundi, 2007). Pueden confundirse con larvas de oruga medidora ya que, hasta el tercer estadio tienen tres pares de patas falsas y dos pares de patas verdaderas poco desarrollados o vestigiales, por lo que se desplazan “midiendo” la superficie. A partir del cuarto estadio desarrollan los últimos dos pares de espuripedios, extendiéndose el último par hacia atrás en forma de “V”, una característica diferencial de la especie. Además, en estado de reposo las orugas se encuentran totalmente extendidas, pero al tocarlas presentan un comportamiento convulsivo, retorciéndose y contorsionándose de un lado a otro, cayendo de la planta. Este movimiento es un comportamiento típico de *A. gemmatalis* (Urretabizcaya *et al.*, 2010).

Las larvas alcanzan un tamaño de hasta 4 cm, y presentan una coloración que varía desde verde a castaño oscuro o negro, predominando las primeras (Fig. 2.2). Varios autores afirman que los cambios en la coloración dependen de la planta hospedera de la cual se alimentan y de la densidad poblacional (al incrementarse la densidad, predominan las formas oscuras) (Anazonwu & Johnson, 1986; Fescemyer & Hammond, 1986).



Figura 2.2 Larvas de *Anticarsia gemmatalis*, formas clara y oscura.

Anticarsia gemmatalis presenta seis estadios larvales desarrollados durante 15 a 22 días; al finalizar el último estadio la oruga deja de alimentarse, su coloración se torna rosada y se convierte en prepupa, empupa en el suelo, a una profundidad de hasta 2 cm (Fig. 2.3) (Lee & Johnson, 1990; Aragón, 2002; Moscardi *et al.*, 2012). El ciclo biológico desde huevo a estado adulto es de aproximadamente 40 días, con temperaturas medias óptimas de 25 a 27°C (Silva, 1981; Magrini *et al.*, 1996; Milano *et al.*, 2010; Moscardi *et al.*, 2012).

En nuestro país presenta dos a tres generaciones anuales, incrementándose a cinco generaciones en las regiones sojeras del norte (Navarro *et al.*, 2009; Urretabizcaya *et al.*, 2010). La mayor densidad poblacional de *A. gemmatalis* ocurre en los estados reproductivos R₄ y R₅ (Aragón & Flores, 2006).

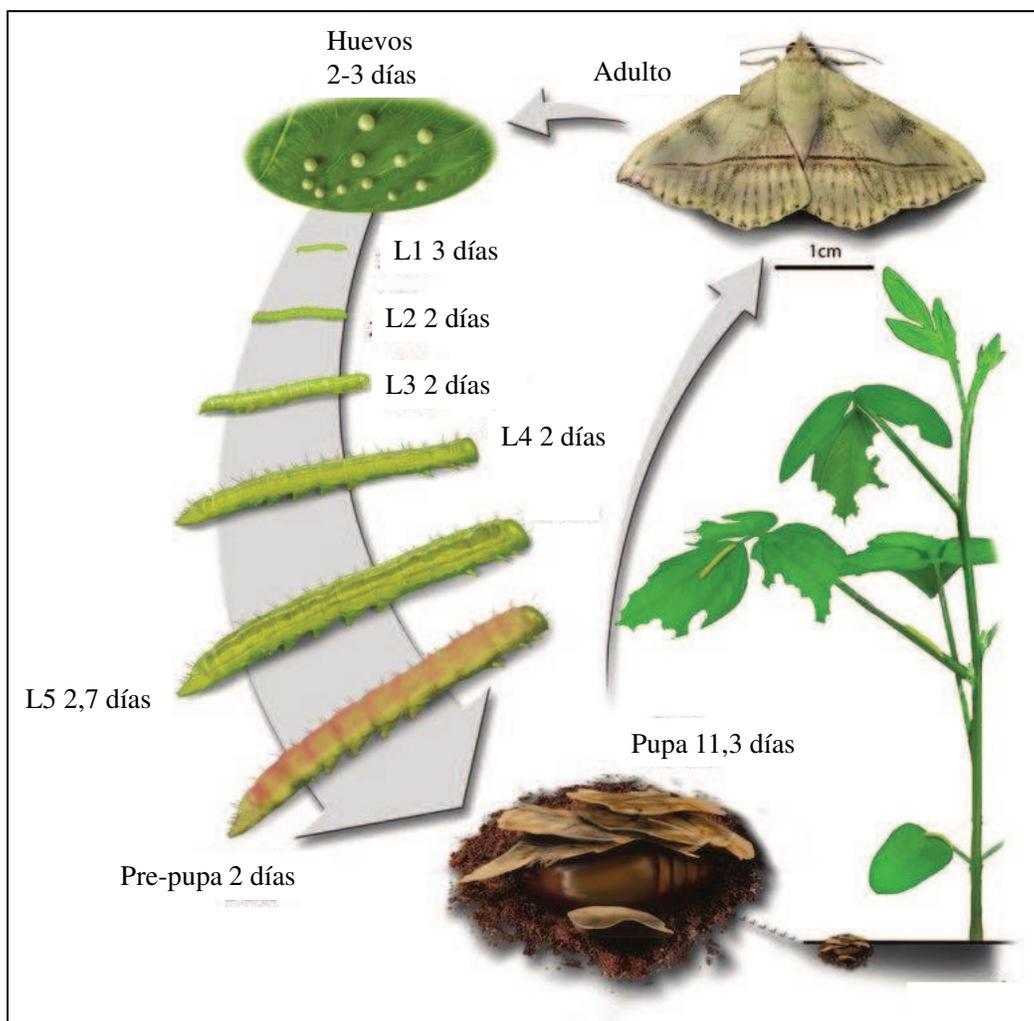


Figura 2.3 Ciclo biológico de *Anticarsia gemmatalis* (Fuente: adaptado de Moscardi *et al.*, 2012).

Por otro lado, el complejo de chinches fitófagas que ocasionan daño en la etapa reproductiva del cultivo de soja está conformado por *Piezodorus guildinii* Westwood, *Nezara viridula* Linnaeus, *Edessa meditabunda* Fabricius y *Diceraeus furcatus* Fabricius, siendo todas pertenecientes a la familia Pentatomidae (Orden: Hemiptera).

Los pentatómidos son insectos de metamorfosis incompleta (paurometábolos), poseen aparato bucal picador succionador y transcurren su estado juvenil con cinco estadios ninfales, en los cuales tienen el mismo hábito alimentario que los adultos (excepto el primero), aunque está comprobado que en el cuarto y quinto estadio ninfal son los más perjudiciales (Trumper & Edelstein, 2008).

El daño ocurre cuando los adultos y las ninfas insertan sus estiletes en los tejidos de las plantas para alimentarse, inyectando enzimas digestivas que licúan las partes sólidas y semisólidas de las células para permitir su ingestión (Todd, 1981). Los principales efectos del daño ocasionado por las picaduras de chinches al cultivo de soja son la detención del crecimiento y desarrollo del grano, aborto de vainas jóvenes y/o producción de frutos vanos, granos manchados y arrugados, retención foliar, disminución del rendimiento y calidad de la semilla (alteración en el contenido de proteínas y aceite de las semillas, disminución del poder germinativo y viabilidad de las semillas) (Panizzi & Slansky, 1985; Luna & Iannone, 2013; Igarzábal *et al.*, 2014).

En la región pampeana las chinches aparecen durante los períodos de fructificación y llenado de las semillas (estados de desarrollo R₃-R₆), desde los meses de febrero hasta abril, con menores niveles poblacionales en sistemas de siembra directa que en convencional (Massaro, 1992; Sánchez *et al.*, 2005).

2.1.3 *Piezodorus guildinii* “Chinche de la alfalfa”

Es la especie con mayor abundancia en cultivos de soja de Argentina, por su menor mortalidad ninfal y la adaptación a altas temperaturas (menor tiempo generacional), con respecto a las otras especies de chinches (Massoni & Frana, 2006; Igarzábal *et al.*, 2014). Las hembras colocan los huevos cilíndricos, en forma de barril, de color negruzco con dos bandas blanquecinas, sobre las vainas y en la parte inferior de la planta, aunque también se pueden encontrar posturas en tallos, ramas y hojas (Panizzi & Smith, 1977; Massaro, 2004; Igarzábal *et al.*, 2014) (Fig. 2.4). Luego de la eclosión sobrevienen cinco estadios ninfales: los primeros estadios juveniles tienen forma oval y su coloración es negra en la mitad superior del cuerpo y roja en la inferior, y a medida que avanzan los estadios ninfales la coloración se torna verde-amarillento (Massaro, 2004) (Fig. 2.4). Varios autores afirman que *P. guildinii* es la especie más invasiva y que mayor perjuicio ocasiona debido a su capacidad para establecerse al final del período vegetativo e inicio de floración del cultivo y a la acción nociva de las enzimas salivales que inyecta esta chinche al alimentarse de los granos en formación (Cividanes & Parra, 1994; Corrêa-Ferreira & De Azevedo, 2002; Depieri & Panizzi, 2011).

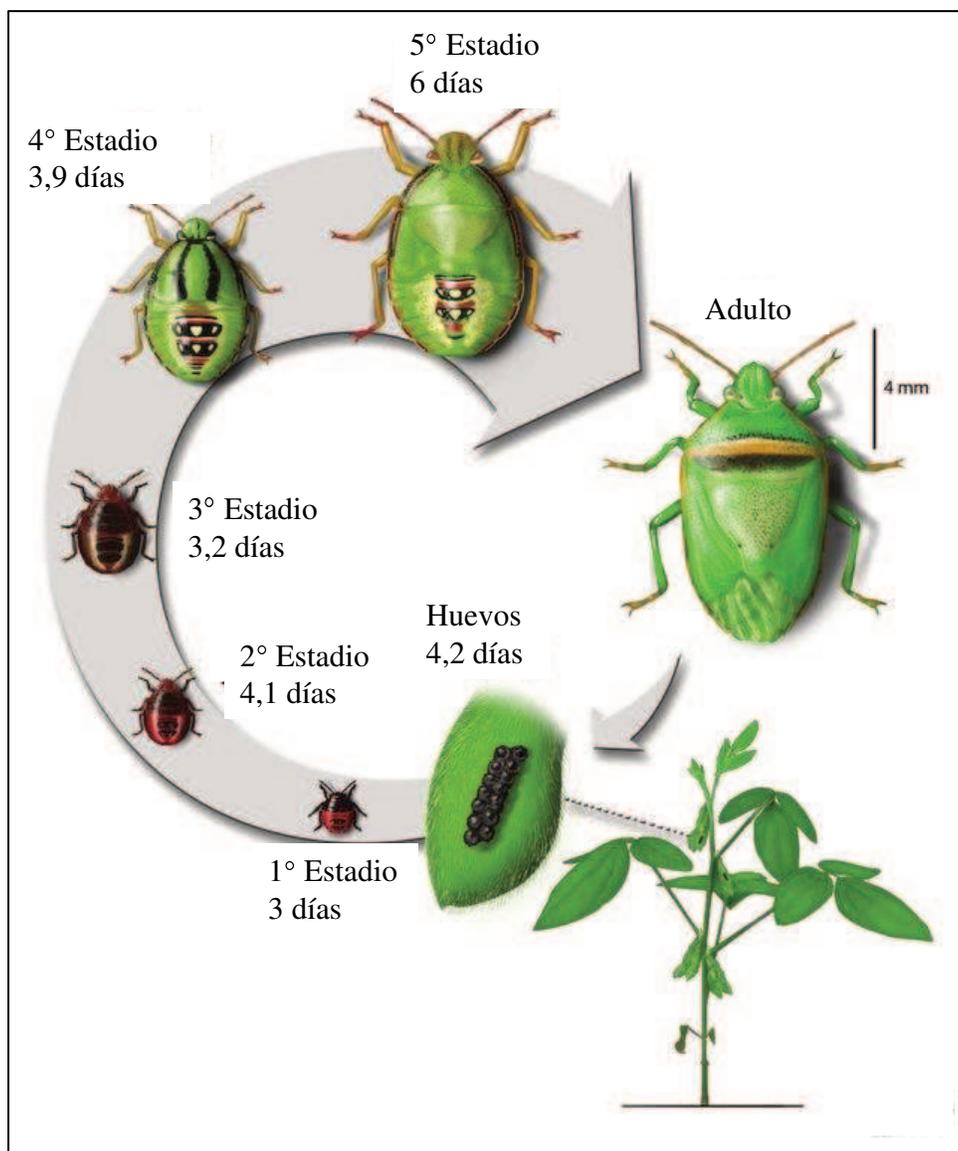


Figura 2.4 Ciclo biológico de *Piezodorus guildinii* (Fuente: adaptado de Panizzi *et al.*, 2012).

2.1.4 *Nezara viridula* “Chinche verde”

La hembra adulta deposita los huevos, de color verde amarillento, en la cara abaxial de las hojas, en número variable de hasta 105 huevos. Después de 5 a 11 días (dependiendo de la temperatura), emergen las ninfas que, ni bien eclosionan, tienen hábito gregario y color rojizo (Massaro, 2004; Hirose *et al.*, 2006); en el segundo y el tercer estadio ninfal son de coloración negra con manchas blancas, amarillentas y rojizas distribuidas en el cuerpo, luego

toman color verdoso, conservando las manchas características (Rojas & Morales-Ramos, 2014) (Fig. 2.5).

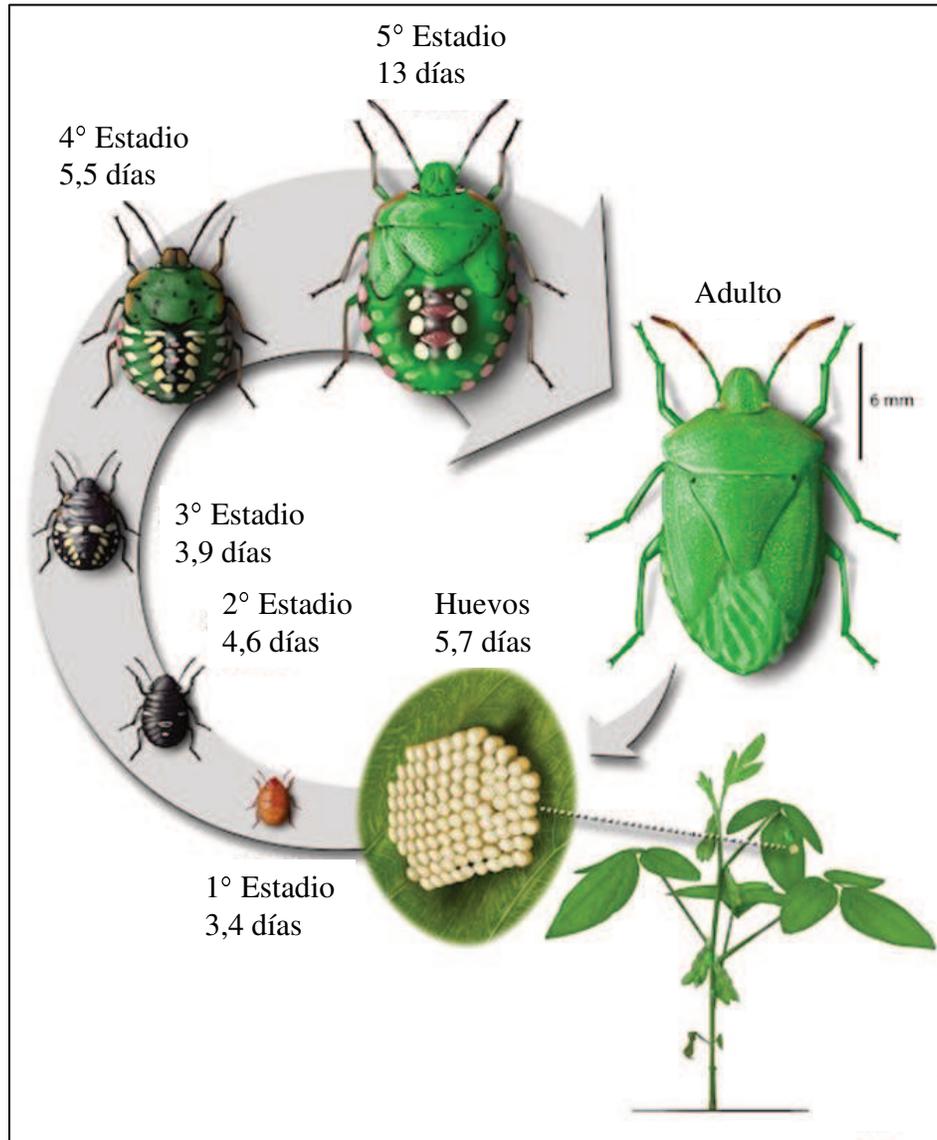


Figura 2.5 Ciclo biológico de *Nezara viridula* (Fuente: adaptado de Panizzi *et al.*, 2012).

Nezara viridula presenta de 3 a 4 generaciones anuales, siendo el tiempo de desarrollo de huevo a adulto de 35 días durante el verano (Panizzi *et al.*, 2000). Los adultos de la última generación transcurren la época invernal en diapausa reproductiva, resguardados bajo la corteza de los árboles.

2.1.5 *Edessa meditabunda* “Alquiche chico”

Los huevos son colocados en el envés de las hojas y vainas de las plantas hospederas (en grupos de 14 huevos), tienen forma de esfera levemente aplastada y son de color verde esmeralda claro (Fig. 2.6.a.) (La Porta, 2012). Las ninfas son de forma ligeramente oval, aplanadas dorsoventralmente; recién eclosionadas son de color blanquecino casi transparente, cambiando la coloración a medida que se desarrolla, pasando de amarillo dorado hasta llegar a un tono verdoso (Fig. 2.6.b. y c.) (Massaro, 2004). Los estadios juveniles prefieren alimentarse de tallos y hojas en lugar de vainas, mientras que los adultos se alimentan preferentemente sobre tallos por su falta de partes de la boca que le dificulta alimentarse de semillas, por lo que se las considera menos dañina que las otras especies de chinches (Panizzi *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2012; Smaniotto & Panizzi, 2015).



Figura 2.6 Hembra adulta oviponiendo (a), ninfas recién eclosionadas (b) y quinto estadio ninfal (c) de *Edessa meditabunda* o “alquiche chico”.

2.1.6 *Diceraeus furcatus* “Chinche de los cuernitos”

La hembra ovipone en el envés de las hojas y sobre las estructuras reproductivas; los huevos son de color verde claro, de forma ovoide y están dispuestos en dos o tres hileras al igual que los otros pentatómidos (Fig. 2.7.a.) (La Porta, 2012). Las ninfas son de color marrón o castaño con el abdomen verde, con pequeñas manchas rojas o rosadas, circulares o alargadas, que se distribuyen de forma homogénea en toda la superficie dorsal del abdomen, sobre un fondo blancuzco; presentan cinco estadios ninfales (Fig. 2.7.b.) (Igarzábal *et al.*, 2014). A medida que avanzan los estadios ninfales, las manchas van disminuyendo su tamaño y la distribución es irregular, apareciendo los esbozos alares hacia el quinto estadio (Fig. 2.7.c.) (Panizzi *et al.*, 2000).

Los adultos son de color verde amarronado en el dorso y verdes ventralmente, la cabeza termina en dos proyecciones puntiagudas y el pronoto tiene márgenes anteriores dentados y expansiones alares espinosas de la misma coloración que la cabeza y el pronoto (Fig. 2.7.d.) (Panizzi *et al.*, 2000).

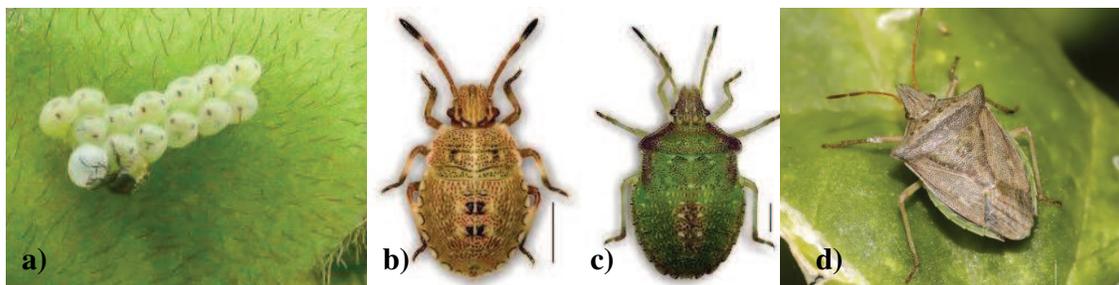


Figura 2.7 Desoves (a), estados ninfales (b y c) y adulto (d) de *Dicerca furcatus* o “chinche de los cuernitos” (Fuente: SummitAgro, 2022).

La dinámica poblacional de chinches puede ser influenciada por factores, como el fotoperíodo, temperatura invernal, precipitaciones, sistema de siembra, enemigos naturales, entre otros (Igarzábal *et al.*, 2014). Sin embargo, las chinches comienzan a colonizar los cultivos de soja al final del estado vegetativo e inicio de la floración (R_1 - R_2), incrementándose su densidad al inicio de formación de vaina (R_3) para alcanzar el valor máximo durante el llenado de granos (R_{5-6}) (Corrêa-Ferreira & Panizzi, 1999; Koch & Pahl, 2014). Por lo tanto, el período que va desde inicio del desarrollo de vaina hasta el inicio de llenado de los granos, es el más crítico para el ataque de chinches fitófagas en el cultivo de soja. La adopción de nuevas tecnologías, como la incorporación de cultivos genéticamente modificados, la siembra directa o la reducción del espacio entre surcos, modificaron la dinámica poblacional de las chinches (Sánchez *et al.*, 2005). En coincidencia, los Umbrales de Daño Económico (UDE) han variado a lo largo de los años en función de los cultivares, la especie de chinche y el sistema de siembra. Según Iannone (2007), los UDE para realizar un control químico en estado fenológico R_3 son 0,4, 0,7, 1,1 y 1,5 chinches por metro lineal para *P. guildinii*, *N. viridula*, *E. meditabunda* y *D. furcatus*, respectivamente, para distanciamientos entresurcos de 52 cm.

La aprobación para su comercialización del cultivo de soja con tecnología Bt puede determinar modificaciones en el agrosistema, con posibles efectos sobre los insectos

integrantes de la comunidad. La eficiencia en el control de plagas objetivos de soja Bt fue comprobada en varias especies (en bioensayos de laboratorio y en condiciones de campo): *Helicoverpa zea* (Boddie), *Anticarsia gemmatalis* Hübner, *Chrysodeixis includens* (Walker), *Crocidocema aporema* (Walsingham), *Rachiplusia nu* (Guenée) y *Spilosoma virginica* (F.) (Macrae *et al.*, 2005; Miklos *et al.*, 2007; Bel *et al.*, 2017; Horikoshi *et al.*, 2021b).

En Argentina, los primeros cultivos autorizados con la tecnología Bt fueron maíz y algodón, en la campaña agrícola 1996-1997, aprobándose la soja genéticamente modificada (GM) con resistencia a insectos 16 años después. Con la incorporación de esta tecnología en el cultivo, es importante evaluar a campo y en laboratorio la eficiencia de control sobre las especies objetivo. El complejo de chinches no es objetivo de control de esta tecnología, y es esperable que su población se incremente en cultivares de soja Bt debido al menor número de tratamientos insecticidas para lepidópteros, que indirectamente tendrían efecto favoreciendo poblaciones tempranas de chinches (Soria *et al.*, 2010). Los hemípteros tienen resistencia natural a la toxina Cry debido a las características fisiológicas del intestino de los pentatómidos (pH ácido y ausencia de receptores) (Chougule & Bonning, 2012; Schünemann *et al.*, 2014). Probablemente, las chinches incorporan la toxina Cry desde las células del tegumento de la vaina o del endosperma de las semillas, ya que la proteína Bt no se encuentra en los haces vasculares (Raps *et al.*, 2001; Torres *et al.*, 2006). La presencia de la toxina Bt se ha detectado en el aparato digestivo e incluso en las heces de las chinches (Brandt *et al.*, 2004; Souza Almirón & Irigoyen Juárez, 2019). Si bien las chinches fitófagas no son organismos blanco de la soja Bt, la constante exposición a la toxina Cry1Ac, su detección en el sistema digestivo y el menor número de aplicaciones de insecticidas, podrían ocasionar modificaciones en su biología y dinámica poblacional.

Este capítulo plantea como objetivos determinar el consumo y la eficiencia de control de lepidópteros plaga objetivo de la tecnología Bt alimentados con hojas y estructuras reproductivas de soja GM con resistencia de insectos, y evaluar el efecto de la soja Bt sobre la dinámica poblacional de estos lepidópteros y de las chinches.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Evaluación del consumo de hojas, estructuras reproductivas y eficiencia de control en condiciones de laboratorio

2.2.1.1 Cría de insectos

Las larvas de *R. nu*, fueron recolectadas en lotes comerciales de soja RR (cultivar RA 549, con tolerancia al herbicida glifosato mediante el evento MON89788), sin aplicación de insecticidas, y se criaron bajo condiciones controladas de temperatura (24 ± 2 °C), humedad relativa (60 %) y fotoperiodo (14:10 h de luz:oscuridad), en cajas de PVC transparente de 26 cm de largo, 17 cm de ancho y 7 cm de alto, provistas con tapa de muselina para la cría masiva (Fig. 2.8.a). Para su alimentación se utilizó dieta artificial que incluía germen de trigo, sémola y levadura nutricional (adaptada de Poitout & Bues, 1974), hasta que llegaron al estado de pupa. Los adultos emergidos se colocaron en jaulas de oviposición de 50 cm de largo, 40 cm de ancho y 40 cm de alto, con sus paredes cubiertas de malla metálica y la superior con tapa de vidrio, y provistas de papel en todos sus lados a modo de sustrato de oviposición (Fig. 2.8.b), los que fueron alimentados con una dieta elaborada con agua destilada, azúcar, miel, metilparaben y ácido ascórbico (Curis *et al.*, 2017), la cual fue ofrecida en un algodón embebido y renovada diariamente. Las posturas se recolectaron a diario y se colocaron en cajas de Petri de 9 cm de diámetro con dieta artificial, para proporcionar humedad y alimento a las larvas neonatas, las que, a los tres días de su nacimiento, se trasladaron a cajas de PVC utilizadas para la cría masiva, procedimiento que continuó hasta la segunda generación donde se logró una producción suficiente de larvas para ejecutar los bioensayos.



Figura 2.8 Jaulas utilizadas para cría masiva del estado larval (a) y adulto de *Rachiplusia nu*.

2.2.1.2 Material vegetal

Las hojas utilizadas como alimento para las larvas de *R. nu* se obtuvieron de los cultivares de soja RA 5715 IPRO (Bt) y RA 549 (No-Bt) sembrados a partir del mes de noviembre, y cada 15 días, en parcelas de 3x2 m en el Campo Experimental Juan Donnet de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNL), con el fin de asegurar disponibilidad de hojas y vainas necesarias para la realización de los bioensayos. Cada parcela se mantuvo libre de malezas a través de eliminación manual, no se aplicaron fitosanitarios.

2.2.1.3 Determinación del consumo de hojas y vainas y de la eficiencia de control en condiciones de laboratorio

Para evaluar el consumo y la eficiencia de control de la soja Bt sobre *R. nu* alimentadas con hojas, larvas del tercer estadio (L3) se colocaron en cajas de Petri de 9 cm de diámetro con papel absorbente en el piso para evitar el exceso de humedad. Se suministraron folíolos de soja Bt, y de soja No-Bt (tratamiento control) (Fig. 2.9.a.), hasta que las larvas empuparon.

Para estandarizar la edad de los folíolos, solo se utilizaron aquellos que estaban expandidas totalmente del tercio superior de la planta en estado vegetativo previo a la floración (alrededor de estados V₆₋₈, según la escala fenológica de Fehr *et al.* (1977)), coincidiendo con el nivel máximo de expresión de Cry1Ac en el cultivar Bt (Yu *et al.*, 2013). A cada folíolo los que se colocó un algodón embebido en agua en el peciolo para evitar la deshidratación y mantener la turgencia de las hojas. Diariamente, se renovaron los folíolos, y para cuantificar el consumo de área foliar (cm²) de *R. nu* (Fig. 2.9.b.), éstos se escanearon antes de ofrecerlos para el consumo y cuando se retiró el remanente, con una impresora multifunción HP Deskjet F4280. Luego, las imágenes se analizaron mediante el software ImageJ ® (Abràmoff *et al.*, 2004) para obtener por diferencia la superficie foliar consumida por las larvas (Fig. 2.9.c.). El recambio del papel absorbente y la limpieza de los desperdicios y heces, se realizó diariamente hasta que los individuos empuparon. El diseño experimental del ensayo fue completamente al azar, y se realizaron 48 repeticiones.

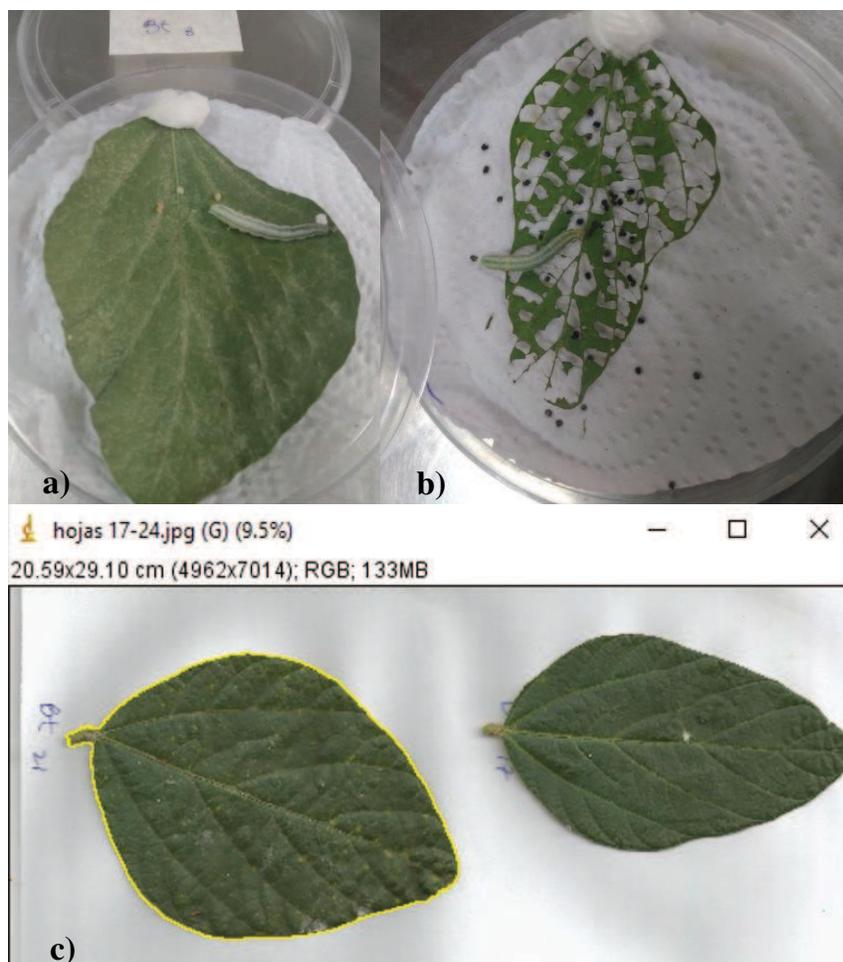


Figura 2.9. Determinación de la eficiencia de control y consumo de *Rachiplusia nu* alimentadas con hojas de Soja Bt. Hoja de soja + larva conformando la unidad experimental (a); tejido foliar remanente no consumido (b); medición del área foliar con el software ImageJ® (c).

Para evaluar el consumo y la eficiencia de control de la soja Bt sobre *R. nu* estado reproductivo del cultivo, se recolectaron vainas de soja Bt en estado fenológico R₄ y se colocaron de forma individual en cajas de Petri de 9 cm de diámetro. Se añadió una larva de *R. nu* (L3) provenientes de la cámara de cría (Fig. 2.10.a.). No se utilizaron larvas del primer y segundo estado larval (L1 y L2) ya que, durante la manipulación, se podría generar daño y muerte a los individuos. Diariamente, se realizó el recambio del material vegetal (vaina) y la limpieza de la caja de Petri, hasta que las larvas empuparon. En el tratamiento control, las

larvas recibieron vainas de soja No-Bt como alimento. El diseño del ensayo fue completamente aleatorizado y se realizaron 12 repeticiones por cada tratamiento.

Para determinar el consumo de estructuras reproductivas (g) de *R. nu* se realizó el pesaje de vainas pre y post consumo (Fig. 2.10.b.), utilizando una balanza de precisión de 0,0001 g. de sensibilidad OHAUS-PIONNER (Fig. 2.10.c.). El peso de las vainas fue ajustado según el coeficiente de pérdida de humedad. Para ello, independientemente del ensayo de consumo de vainas, se pesaron 10 vainas de cada cultivar y se colocaron en las mismas condiciones que la unidad experimental (sin la larva), registrando el peso al inicio y al final de cada reposición de alimento, y se calculó el % de pérdida de humedad. El valor hallado de consumo de vainas realizado por las larvas de *R. nu* fue corregido según este coeficiente de pérdida de humedad.



Figura 2.10 Determinación de la eficiencia de control y consumo de *Rachiplusia nu* alimentadas con estructuras reproductivas de Soja Bt. Vainas de soja + larva conformando la unidad experimental (a); Vaina remanente no consumida (b); Pesaje de vainas con balanza de precisión (c).

La mortalidad (eficiencia de control) de las larvas alimentadas tanto con hojas como con estructuras reproductivas se evaluó utilizando la fórmula de Schneider-Orelli (Costa *et al.*, 1974), considerando larvas muertas a aquellas que no alcanzaron el estado de pupa:

$$\% \text{ de Eficiencia} = \left(\frac{b - k}{100 - k} \right) \times 100$$

Donde:

b = Porcentaje de individuos muertos en grupo tratado

k = Porcentaje de individuos muertos en grupo testigo

2.2.2 Dinámica poblacional de especies objetivo de la tecnología Bt

2.2.2.1 Cultivares y ubicación de lotes

Durante los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017 se realizaron muestreos semanales de las poblaciones de insectos, desde la siembra hasta la madurez fisiológica del cultivo. Para ello, se seleccionó un lote sembrado con el cultivar de soja GM (RA 5715 IPRO) que expresa los eventos apilados MON89788 x MON8770, los cuales proporcionan tolerancia al herbicida glifosato y protección a insectos mediante la expresión de la toxina Cry1Ac, respectivamente, y un lote de soja RR (RA 549), con tolerancia al herbicida glifosato a través del evento MON89788. El método de siembra en los tres años evaluados fue el de siembra directa (sin remoción del suelo).

Los lotes comerciales de soja, con una superficie de 10 ha cada uno, estuvieron ubicados en las proximidades de las localidades de Franck (31°35'00"S 60°56'00"O) y Santa María Norte (31°31'00"S 61°08'00"O) (Departamento Las Colonias, Provincia de Santa Fe). El suelo es de clase Argiudol típico, serie Esperanza, de alta capacidad productiva, siendo una de las principales zonas de producción agrícola del mundo y, fundamentalmente, de la producción de soja en la Argentina (De Petre *et al.*, 1977). El clima de la región es subhúmedo-húmedo con precipitaciones anuales que varían entre 920 a 1.689 mm y régimen mesotérmico con una temperatura media anual de 19 °C.

El manejo fitosanitario fue el realizado por el productor, considerando la población de las especies plaga y la fenología del cultivo. Para el manejo de malezas, en el barbecho se aplicó glifosato (SL, 66 %, 2 l ha⁻¹) + flumioxazin (SC, 48 %, 0,150 l ha⁻¹) + s-metolaclor (EC, 96 %, 1,2 l ha⁻¹), mientras que en postemergencia se aplicó glifosato (SL, 66 %, 2 l ha⁻¹) + cletodim (EC, 24 %, 0,4 l ha⁻¹), repitiéndose el mismo esquema de aplicación los tres ciclos agrícolas. Para el control de plagas insectiles, los insecticidas utilizados fueron bifentrin + imidacloprid en el ciclo agrícola 2014/2015 (SC, 3 % + 10 %, 0,6 l ha⁻¹) (piretroide + neonicotinoide) y tiametoxam + lambdacialotrina en el ciclo agrícola 2015/2016 (ZC, 14,1 % + 10,6 %, 0,2 l ha⁻¹) (neonicotinoide + piretroide) en ambos cultivares, para el control de chinches; mientras que, en el ciclo 2016/2017, se aplicó clorantaliliprole + abamectina en el

cultivar No-Bt para el control de lepidópteros (SC, 4,5 % + 1,8 %, 0,150 l ha⁻¹) (diamida + avermectina).

2.2.2.2 Muestreo de artrópodos

Con una frecuencia semanal, se recorrieron los lotes de soja Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas (2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017). Para el muestreo de orugas y chinches se utilizó el paño vertical (Drees & Rice, 1985; Gamundi, 1995). El paño cuenta con una lámina de 1 m de ancho que se encuentra unida a un tubo colector de PVC (Fig. 2.11). Se tomaron siete puntos de muestreo, distanciados al azar, por cada lote de soja y por fecha de muestreo. Las plantas de soja se golpearon sobre la lámina vertical (desde el extremo superior de las plantas hacia abajo) y los artrópodos que caían al tubo recolector se registraron en una planilla, primero los insectos voladores o de rápida movilidad (chinches adultas y ninfas) y después las orugas, las cuales se clasificaron por tamaño (menor o mayor a 1,5 cm de longitud).



Figura 2.11 Paño vertical utilizado para el muestreo de orugas y chinches.

Para determinar la dinámica poblacional de las orugas objetivo de la tecnología Bt, se tomó el promedio de los individuos de cada especie registrados en cada fecha de muestreo. Para analizar la fluctuación poblacional de chinches, se incluyeron el total de ninfas y adultos

de las cuatro especies registradas (*N. viridula*, *P. guildinii*, *E. mediatubunda* y *D. furcatus*). Los lotes se muestrearon cada 7 días.

2.2.3 Análisis estadístico

Para el análisis del consumo foliar y de vainas de *R. nu* se realizó la comparación de medias con la prueba T para muestras independientes ($\alpha=0,01$). La dinámica poblacional de orugas objetivo de la tecnología Bt y de las chinches se analizó mediante la prueba de Wilcoxon (Mann-Whitney) ($\alpha=0,05$). Se utilizó el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014).

2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.3.1 Determinación en laboratorio de la eficiencia de control y consumo de estructuras vegetativas y reproductivas

Las larvas de *R. nu* del tercer estadio (L3) que fueron alimentadas con hojas de soja Bt tuvieron una mortalidad del 20 %, es decir, el 80 % de las larvas llegaron al estado de pupa. La baja susceptibilidad de las larvas a la toxina Cry1Ac puede deberse al estadio larval de las orugas utilizadas en el ensayo (L3). Varios autores mencionan que los estadios larvales más avanzados de varias especies de lepidópteros son menos susceptibles a la toxina Cry que estadios iniciales (Nwanze *et al.*, 1975; McGaughey, 1978; Ali & Young, 1996). Liao *et al.* (2002), al determinar el efecto de la edad de las larvas de *Helicoverpa punctigera* (Wallengren) (Lepidoptera: Noctuidae) sobre la susceptibilidad a toxinas Bt, observaron que las dosis de toxina Cry necesarias para causar efecto letal en L3 y L4 (tercer y cuarto estadio larval, respectivamente) eran 1,8 y 2,35 veces mayores que en L2 (segundo estadio). De acuerdo a lo anteriormente mencionado, ésta podría ser la causa de la baja eficiencia de control registrada en *R. nu* cuando se alimentó de hojas de soja Bt a partir de L3. Sin embargo, estudios de resistencia realizados en Brasil recientemente, determinaron una disminución de la susceptibilidad a la proteína Cry1Ac expresada por la soja Bt en poblaciones de *R. nu* al determinar una CL_{50} de la toxina de 74,6 $\mu\text{g/ml}$ (Horikoshi *et al.*, 2021a). Evaluaciones realizadas antes del lanzamiento comercial de la soja MON 87701 \times MON 89788 determinaron que la CL_{50} de Cry1Ac fue de 0,70 $\mu\text{g/ml}$ de dieta artificial para *R. nu* (Yano *et al.*, 2012). Los resultados de esta tesis muestran una reducción en la susceptibilidad de la

oruga medidora a la toxina Cry1Ac en la soja transgénica, lo que podría indicar un quiebre de la resistencia de *R. nu* en el país.

Por otra parte, cuando se determinó la eficiencia de control de soja Bt en larvas de *R. nu* alimentadas con estructuras reproductivas, la mortalidad fue del 100 %. En este caso, la muerte se produjo en estado larval, antes de que los individuos lleguen al estado de pupa. La mortalidad no sólo podría estar relacionada a la toxina Cr1Ac, sino también a características nutricionales y morfológicas de las plantas transgénicas, que repercutirían en la supervivencia larval (Levin, 1973; Bernays & Chapman, 1994; Schoonhoven *et al.*, 1998; Moles & Westoby, 2000; Faria *et al.*, 2007; Berman *et al.*, 2010).

El consumo de *R. nu* de hojas y de vainas fue significativamente menor en el tratamiento de soja Bt, con respecto al tratamiento control (No-Bt) (T= -2,86 y p=0,0055; T= -6,01 y p=0,0001, respectivamente) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Efecto de la Soja Bt en el consumo foliar (cm²) y de estructuras reproductivas (g) (Media ± EE) de *Rachiplusia nu* (desde L3 hasta pupación).

Hojas			Estructuras reproductivas		
Tratamiento	n	Consumo (cm ²)	Tratamiento	n	Consumo (g)
Bt	36	154,56 ± 3,41 a	Bt	12	0,38 ± 0,02 a
No-Bt	45	167, 61± 3,13 b	No-Bt	12	1,28 ± 0,15 b

*Medias con letras iguales en la misma columna no tienen diferencia significativa entre sí (Test: Prueba T, $\alpha \leq 0,01$).

Estudios realizados por otros investigadores obtuvieron un consumo foliar de hoja de soja de 100-110 cm² en *R. nu* (Gamundi & Buhmann, 1983; Barrionuevo *et al.*, 2012), con variaciones relacionados al contenido de agua de la hoja y al estado fenológico del cultivo (Bozinovic *et al.*, 1988; Pereyra, 1998). En esta tesis, al trabajarse con condiciones controladas de T° y H°, es posible que el ciclo biológico de *R. nu* pueda haberse alargado, o incluso generarse un estadio larval extra, y por esa razón el consumo foliar obtenido es mayor, tal cual fue observado por Pereyra (1998) en oruga medidora alimentada con hojas de soja. Además, el valor nutricional de las plantas hospedantes tiene efectos directos en la

ecología, el comportamiento y la fisiología de los insectos herbívoros, y está determinado por múltiples características tales como la cantidad y calidad de nutrientes, la dureza de las hojas, el contenido de agua y de metabolitos secundarios (Bernays & Chapman, 1994; Schoonhoven *et al.*, 1998). Y, si bien hay diferencias en la calidad nutricional entre especies hospedantes, también ocurre variación entre plantas de una misma especie, como resultado de diferencias fenotípicas y de condiciones ambientales (por ejemplo, nutrientes del suelo, luz y niveles de agua), o dentro de una misma planta (por ejemplo, hojas jóvenes *versus* hojas maduras) (Behmer, 2009). Además, las características de alimento, como la palatabilidad y el contenido hídrico, se relacionan a un mayor consumo, conversión y performance en el ciclo biológico de los insectos defoliadores (Bozinovic *et al.*, 1988). Estudios previos de Bortolotto *et al.* (2015b) también reportaron una reducción en el consumo de hojas de maíz en lepidópteros causada por proteínas Cry, coincidiendo con los resultados obtenidos con la oruga medidora en esta tesis. En este sentido, Zurbrügg *et al.* (2010) aseguran que, la soja que expresa la toxina Cry1Ac y es resistente al glifosato, produce mayores niveles de carbohidratos y menores niveles de proteínas que el cultivar no transgénico, con posible influencia en la preferencia y cantidad de alimento ingerido por insectos herbívoros.

El consumo de materia fresca de vainas fue 3,4 veces mayor en la soja No-Bt que en la Bt (Tabla 2.1). Este consumo equivaldría a 59 cm² en soja No-Bt y 18 cm² de soja Bt teniendo en cuenta la relación entre peso fresco y área foliar establecidos por Garces Fiallos y Forcelini (2011). Las diferencias podrían estar relacionadas con la calidad nutritiva de los órganos de la planta que se ofrecen como alimento a las larvas. Las hojas son más atractivas que las vainas debido a su mayor contenido de agua, mientras que las vainas son más duras y presentan pilosidades, lo que las hace menos deseables para *R. nu* (Scriber, 1977). Según War *et al.* (2012), las plantas poseen mecanismos de defensa ante el ataque de los herbívoros, como la protección mecánica en la superficie de las plantas dada por la presencia de pelos, tricomas, espinas y hojas más gruesas. Este tipo de estructuras incrementan la resistencia de las plantas al daño de los insectos ya que proporcionan una barrera efectiva que dificulta el movimiento y el contacto de las larvas neonatas o de insectos de reducido tamaño, con la superficie de la planta (Schoonhoven *et al.*, 1998). La soja es uno de los cultivos en el que se ha demostrado una relación entre los tricomas de la vaina y la resistencia a insectos

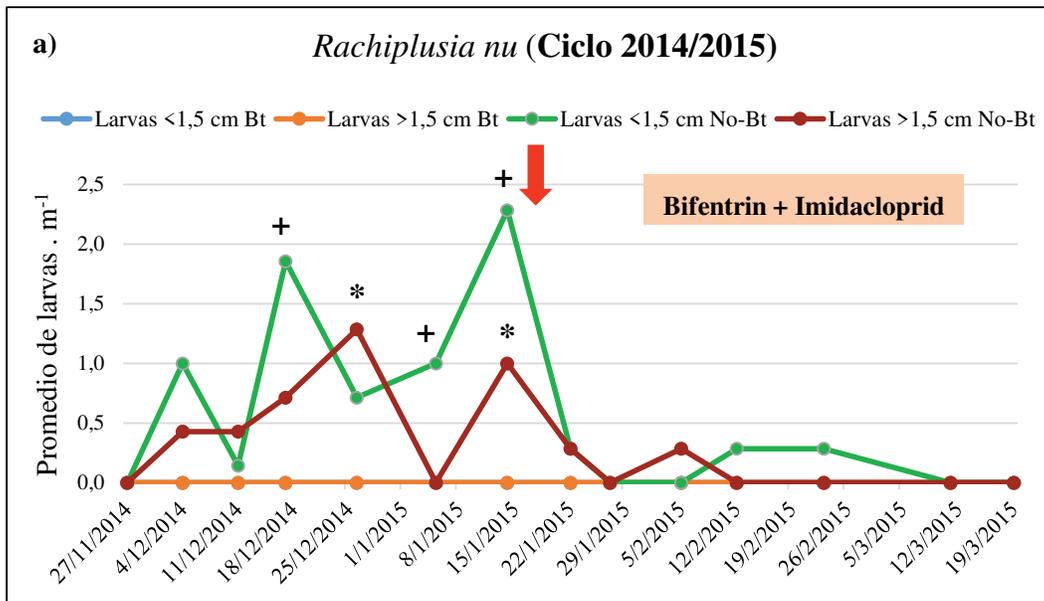
defoliadores (Khan *et al.*, 1986). Además, las plantas también producen sustancias inhibitorias del crecimiento y compuestos químicos secundarios que presentan cierto grado de toxicidad (terpenoides, alcaloides, antocianinas, fenoles y quinonas), y que pueden ocasionar la muerte o retrasar el desarrollo de los herbívoros (Felton, 1996). En este sentido, se ha comprobado que el proceso de domesticación de las plantas cultivadas, y particularmente el de transgénesis, causarían alteraciones en el contenido de agua, nutrientes o metabolitos secundarios de las vainas de soja transgénica Bt con respecto a su aislón no transgénica (Berman *et al.*, 2010), lo cual repercutiría en el consumo de los organismos herbívoros, tal cual se observó en esta tesis con *R. nu*.

2.3.2 Dinámica poblacional a campo plagas clave del cultivo de soja

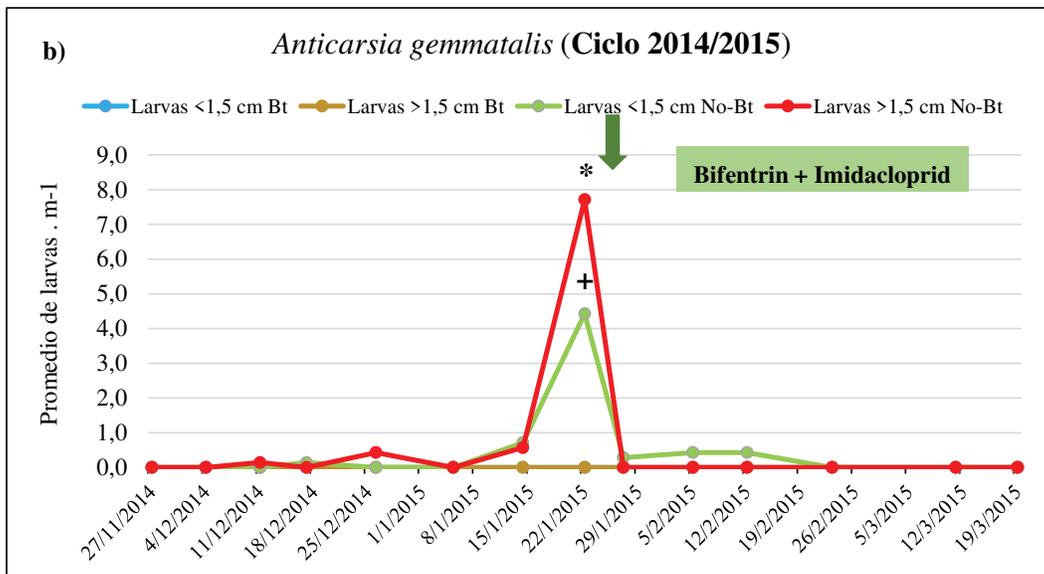
2.3.2.1 Orugas

Los niveles poblacionales fueron bajos tanto para *A. gemmatalis* como para *R. nu* en los tres ciclos agrícolas evaluados, alcanzando *A. gemmatalis*, solo en el primer ciclo agrícola, un pico de 7,7 larvas mayores a 1,5 cm por m lineal de surco en el cultivar No-Bt durante el estado fenológico R₃ (Fig. 2.12.b.). En el resto de los ciclos agrícolas, las poblaciones de orugas no superaron 4 larvas por m en el cultivar No-Bt, estando por debajo de los UDE (10 orugas > 1,5 cm por metro lineal en cultivares de grupo de madurez V) (Perotti & Gamundi, 2007). Massaro *et al.* (1992) observaron en la provincia de Santa Fe picos de 14 larvas menores a 1,5 cm y 12 larvas mayores a 1,5 cm para *R. nu*, mientras que para *A. gemmatalis*, se registraron 11,3 orugas mayores a 1,5 cm por m lineal de surco (Sánchez *et al.*, 2005).

En las tres campañas agrícolas evaluadas, la soja Bt fue eficiente en el control de las especies objetivo. Según Sagadin (2004), en la zona central de Argentina, los picos poblacionales de *R. nu* se registran desde mediados de diciembre hasta mediados de enero, mientras que *A. gemmatalis* alcanza su pico en marzo. En esta tesis, se observó un retraso en el pico poblacional de *R. nu* y un adelanto en el de *A. gemmatalis* en el cultivar No-Bt, con respecto a las observaciones realizadas por la autora mencionada. Ambas especies coexistieron simultáneamente, causando daños durante el período más crítico para la defoliación en el cultivo de soja (R2-R5) (Aragón, 2002; Sánchez *et al.*, 2005; Perotti & Gamundi, 2009; Igarzábal *et al.*, 2014).



Bt	V ₆	V ₇	V ₈	V ₁₀	R ₁	R ₂	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₅	R ₆	R ₇	R ₇
No Bt	V ₅	V ₆	V ₈	V ₉	R ₂	R ₂	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₅	R ₆	R ₇	R ₇

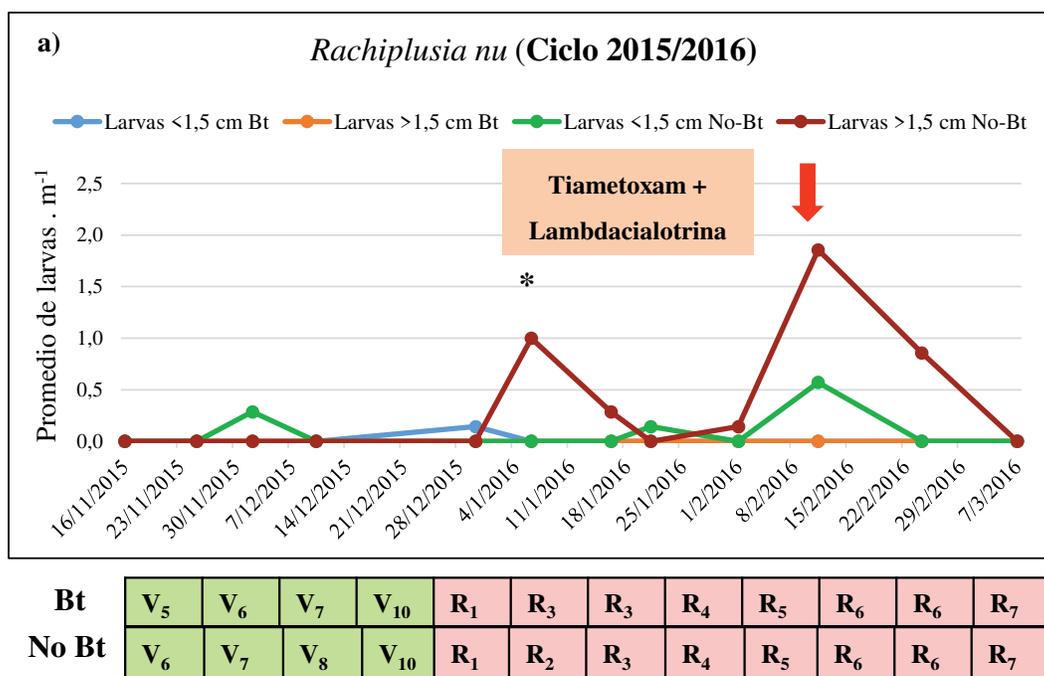


Bt	V ₆	V ₇	V ₈	V ₁₀	R ₁	R ₂	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₅	R ₆	R ₇	R ₇
No Bt	V ₅	V ₆	V ₈	V ₉	R ₂	R ₂	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₅	R ₆	R ₇	R ₇

Figura 2.12 Dinámica poblacional de *Rachiplusia nu* (a) y *Anticarsia gemmatalis* (b) en cultivos de soja Bt y No-Bt durante el ciclo agrícola 2014/2015. Los signos (+ y *) indican diferencias significativas en el número promedio de larvas de tamaño menor (<) y mayor (>) a 1,5 cm, respectivamente, entre los tratamientos (Test: Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$). Las flechas indican el tratamiento insecticida.

Durante el ciclo agrícola 2014/2015, se dieron los 2 picos poblacionales de *R. nu* en la soja No-Bt con mayor número de larvas grandes (>1,5 cm), diferenciándose significativamente del cultivar Bt ($W= 35$ y $p= 0,0210$), mientras que las larvas pequeñas (<1,5 cm), tuvieron 3 picos poblacionales en el cultivar No-BT, siendo significativamente diferente al cultivar Bt ($W= 35$ y $p=0,021$; $W= 28$ y $p= 0,0006$) (Fig. 2.12.a.). Por otro lado, para *A. gemmatalis*, se registró sólo un pico poblacional para cada tamaño larval en la soja No-Bt ($W= 28$ y $p=0,0006$ para larvas >1,5 cm; $W= 31,5$ y $p=0,0047$ para larvas <1,5 cm), diferenciándose significativamente del cultivar Bt (Fig. 2.12.b.).

En el ciclo agrícola 2015/2016, la población de orugas >1,5 cm de *R. nu* y *A. gemmatalis* fue mayor en el cultivar No-Bt durante R_3 y R_4 , respectivamente ($W= 35$ y $p=0,021$), con diferencias significativas respecto al cultivar Bt (Fig. 2.13.a. y b.). En tanto, para larvas de *A. gemmatalis* menores a 1,5 cm hubo diferencias significativas en R_5 y R_7 ($W= 35$ y $p=0,021$), registrando niveles superiores el cultivar No-Bt (Fig. 2.13.b.).



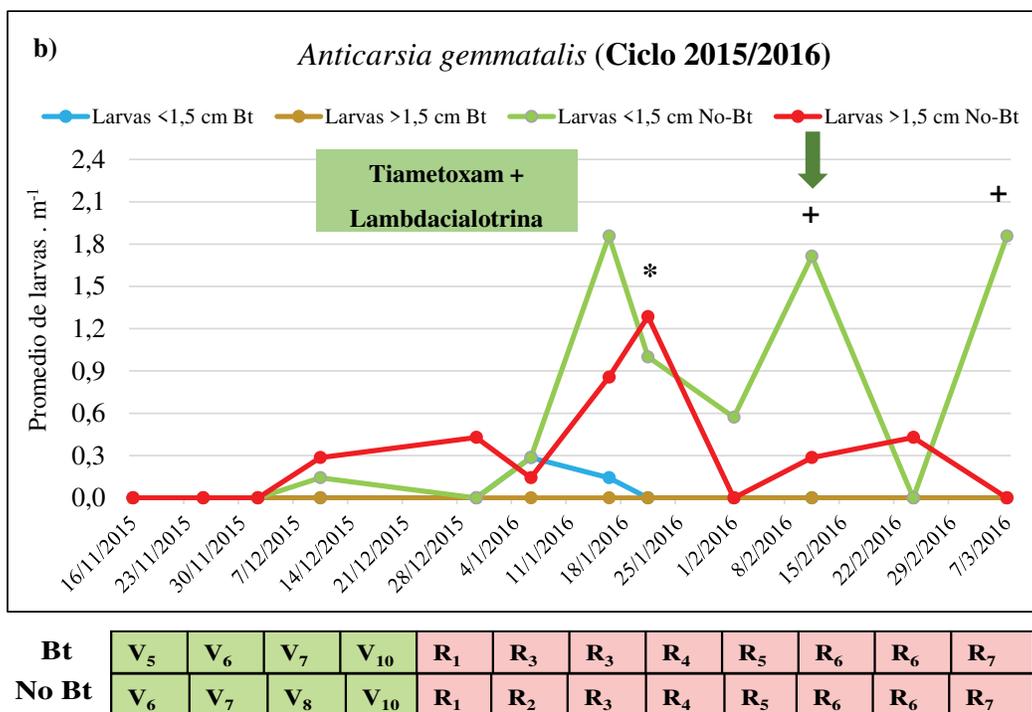
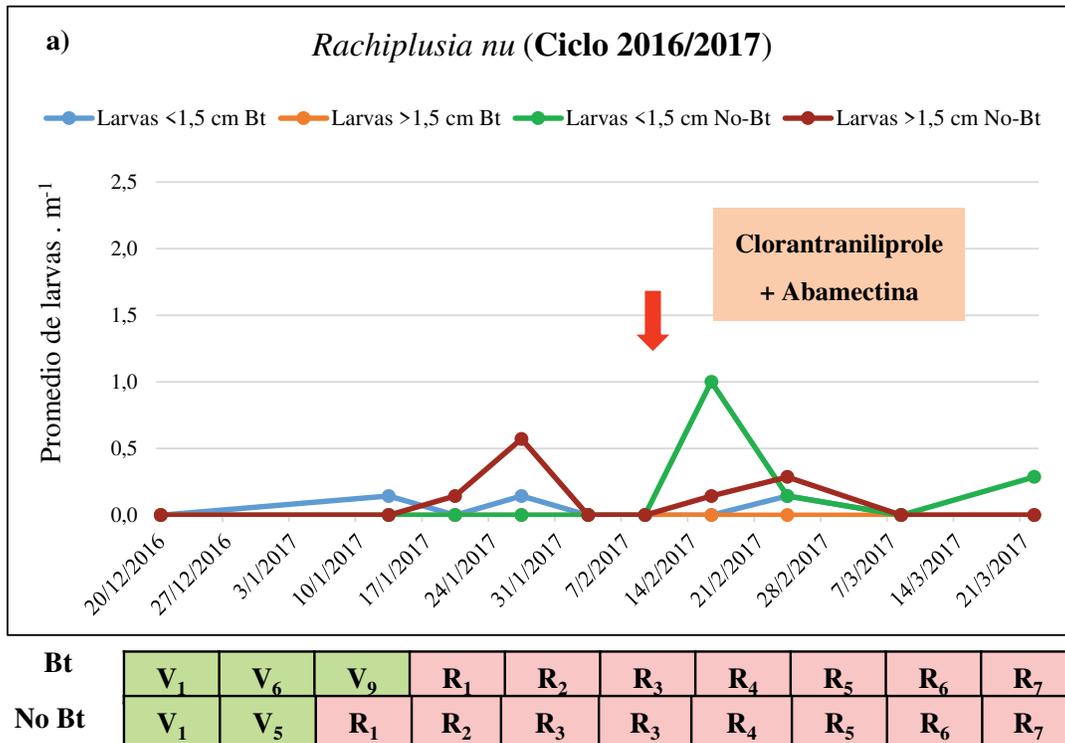


Figura 2.13 Dinámica poblacional de *Rachiplusia nu* (a) y *Anticarsia gemmatalis* (b) en cultivos de soja Bt y No-Bt durante el ciclo agrícola 2015/2016. Los signos (+ y *) indican diferencias significativas en el número de larvas de tamaño menor (<) y mayor (>) a 1,5 cm, respectivamente, entre los tratamientos (Test: Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$). Las flechas indican el tratamiento insecticida.

En el tercer ciclo agrícola (2016/2017), no se registraron diferencias significativas en la población de larvas de *R. nu* entre ambos cultivares, siendo igualmente la población muy baja (Fig. 2.14.a.). La oruga de las leguminosas presentó mayor nivel poblacional en el cultivar No-Bt, para ambos tamaños larvales registrados, en R₂ (W= 28 y p= 0,0006 en orugas >1,5 cm; W= 35 y p= 0,021 en orugas <1,5 cm), diferenciándose significativamente del cultivar Bt (Fig. 2.14.b.).

Durante los ciclos agrícolas 2015/2016 y 2016/2017, en el cultivar Bt se registraron larvas pequeñas L1 y L2 de *R. nu* y *A. gemmatalis* (Fig. 2.13 y Fig. 2.14). Luego, en la fecha de muestreo inmediatamente posterior, no se encontraban larvas en este cultivar, observándose sólo un raspado en las hojas, indicando que el consumo realizado fue suficiente para el control de las larvas, tal cual lo mencionaron Bernardi *et al.* (2012).

Los lotes fueron aplicados con bifentrin + imidacloprid (en ambos cultivares, y en estado R₃) y con tiametoxam + lambdacialotrina (en ambos cultivares, y en R₅) para control de chinches, durante el primer y segundo ciclo agrícola evaluados, respectivamente. En el tercer ciclo agrícola sólo se aplicó clorantraniliprole + abamectina el lote de soja No-Bt, en estado R₃ para el control de orugas defoliadoras (*A. gemmatalis*). En las tres campañas agrícolas, hubo una disminución de los niveles poblacionales de *R. nu* y *A. gemmatalis*, inmediatamente después de las aplicaciones de insecticidas (Fig. 2.12, 2.13 y 2.14).



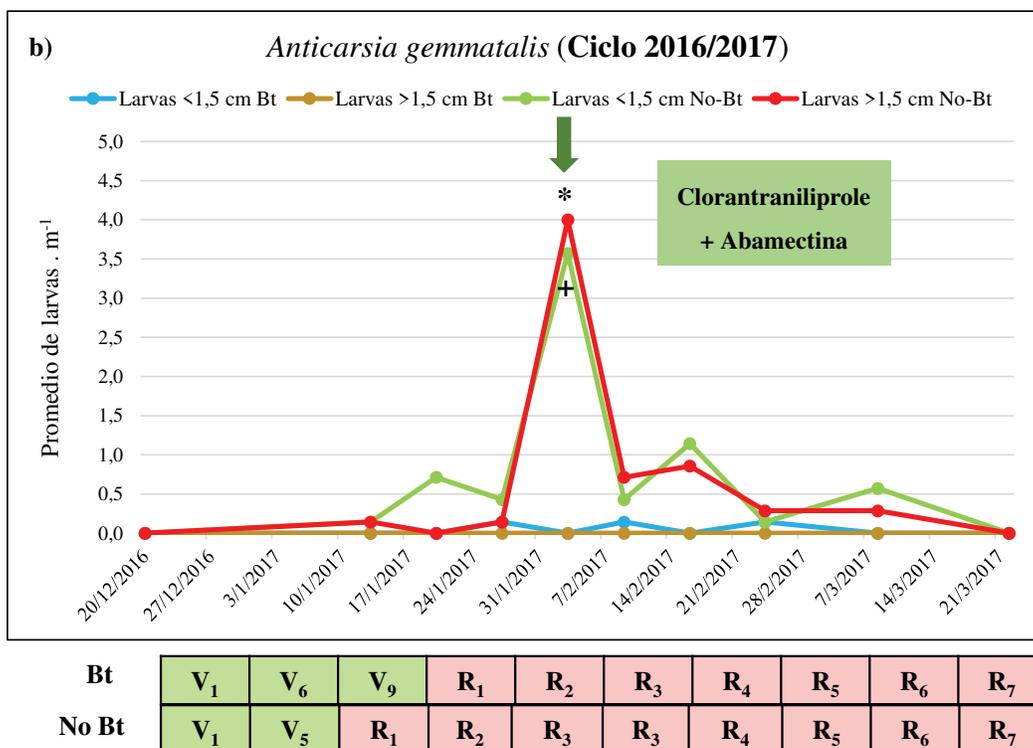


Figura 2.14. Dinámica poblacional de *Rachiplusia nu* (a) y *Anticarsia gemmatalis* (b) en cultivos de soja Bt y No-Bt durante el ciclo agrícola 2016/2017. Los signos (+ y *) indican diferencias significativas en el número de larvas de tamaño menor (<) y mayor (>) a 1,5 cm, respectivamente, entre los tratamientos (Test: Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$). Las flechas indican el tratamiento insecticida.

2.3.1.2 Complejo de chinches

La fluctuación poblacional del complejo de chinches fue similar entre los cultivares de soja Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas evaluados (sin diferencias significativas), con un incremento de la población hacia el final del ciclo del cultivo (R₆-R₇). Solo hubo mayor nivel poblacional en una fecha de muestreo, con diferencia significativa, en el cultivar No-Bt durante el ciclo 2015/2016, en estado fenológico R₆ (W= 36,5 y p=0,0466) (Fig. 2.15.b).

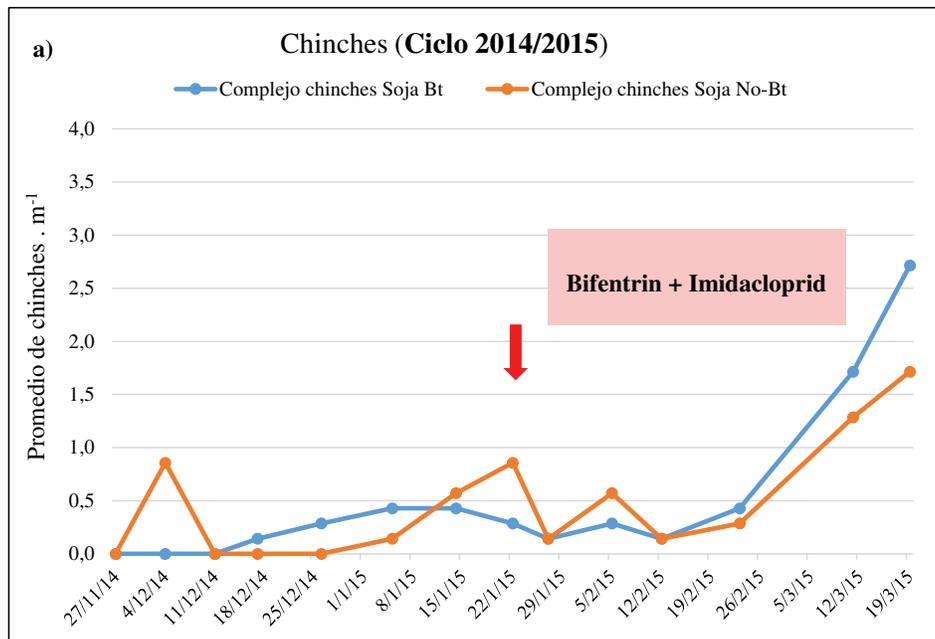
En el ciclo 2014/2015, las chinches fitófagas tuvieron baja densidad durante todo el ciclo del cultivo, sin diferencias significativas entre la soja Bt y No-Bt. En estado R₃ (22/1/2015) se aplicó Bifentrin + Imidacloprid en ambos cultivares, con un promedio de 0,29 y 0,86 chinches por metro lineal en el lote de soja Bt y No-Bt, respectivamente. Luego de la aplicación de insecticidas, los niveles poblacionales de chinches descendieron y se

mantuvieron relativamente bajos hasta fines de febrero y principios de marzo (año 2015), momento donde ambos cultivos ya pasaron el período crítico (R_6 y R_7) (Fig. 2.15.a.).

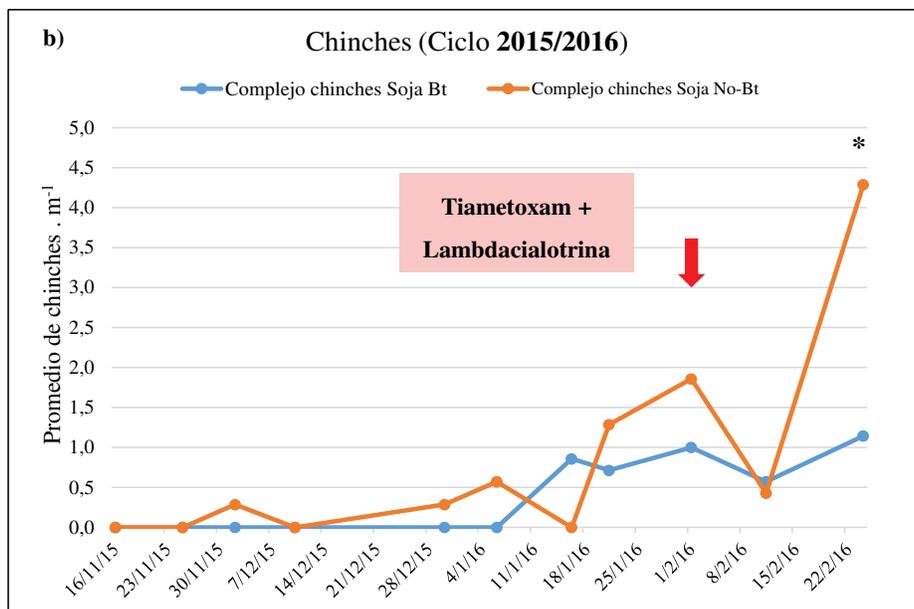
En la segunda campaña agrícola (2015/2016), la población de chinches presentó dos picos poblacionales en el cultivar convencional (No-Bt), alcanzando un pico de 4,29 chinches por metro lineal en estado R_6 , diferenciándose significativamente del cultivar Bt ($W= 36,5$ y $p=0,0466$) (Fig. 2.15.b.). Si tenemos en cuenta el UDE establecidos por Iannone (2007) para control químico, los valores registrados son mayores a los recomendados para *E. meditabunda*, especie más abundante en ambos cultivares durante esta campaña (UDE= 1,1 chinches promedio por metro lineal). Los dos lotes recibieron una sola aplicación en todo el ciclo (el 5 de febrero de 2016) de tiametoxam + lambdacialotrina en ambos cultivares (Bt y No-Bt), mezcla de neonicotinoides y piretroides recomendada para el control de chinches y orugas (CASAFE, 2019). Aunque el control fue eficiente, 18 días después de la aplicación se incrementó la población en ambos cultivares, con mayor densidad poblacional, con diferencias significativas en el cultivar No-Bt (Fig. 2.15.b.). Si bien la mezcla insecticida aplicada es recomendada por su alta residualidad (CASAFE, 2019), el incremento poblacional durante R_6 y R_7 podría estar relacionado a reinfestaciones dadas por migraciones de chinches de lotes aledaños de soja o alfalfa, o a nacimientos posteriores a la aplicación de insecticidas. Las chinches son polífagas y, en paisajes complejos, pueden alimentarse de un amplio rango de hospederos cultivados y silvestres, favoreciendo su dispersión entre cultivos y hábitats diferentes (Panizzi, 1997; Massoni & Frana, 2005; Tillman *et al.*, 2009; Zerbino *et al.*, 2012; Venugopal *et al.*, 2014; Miguel *et al.*, 2018).

En la última campaña (2016/2017), los niveles poblacionales del complejo de chinches no difirieron significativamente entre los dos tipos de cultivares (Fig. 2.15.c.). Se registraron poblaciones de 0,71 y 1,86 chinches promedio por metro lineal en soja Bt (R_2) y No-Bt (R_3) respectivamente, a principios de febrero, mientras que el cultivar No-Bt alcanzó una población de 4,43 chinches promedio por metro lineal en R_{5-6} . En la misma fecha hubo un incremento progresivo de la población de chinches en el cultivo de soja Bt, registrando 2,57 y 3,57 chinches por metro (Fig. 2.15.c.). El 9 de febrero de 2017, en el cultivar No-Bt, se aplicó clorantraniliprole + abamectina para el control de *A. gemmatalis*. Esta mezcla insecticida no está registrada para el control de hemípteros fitófagos (CASAFE, 2019), por

lo que las chinches alcanzaron altos niveles poblacionales en el cultivar No-Bt, y en el Bt (sin aplicación) (Fig. 2.15.c).



Bt	V ₆	V ₇	V ₈	V ₁₀	R ₁	R ₂	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₅	R ₆	R ₇	R ₇
No Bt	V ₅	V ₆	V ₈	V ₉	R ₂	R ₂	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₅	R ₆	R ₇	R ₇



Bt	V ₅	V ₆	V ₇	V ₁₀	R ₁	R ₃	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	R ₆	R ₇
No Bt	V ₆	V ₇	V ₈	V ₁₀	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	R ₆	R ₇

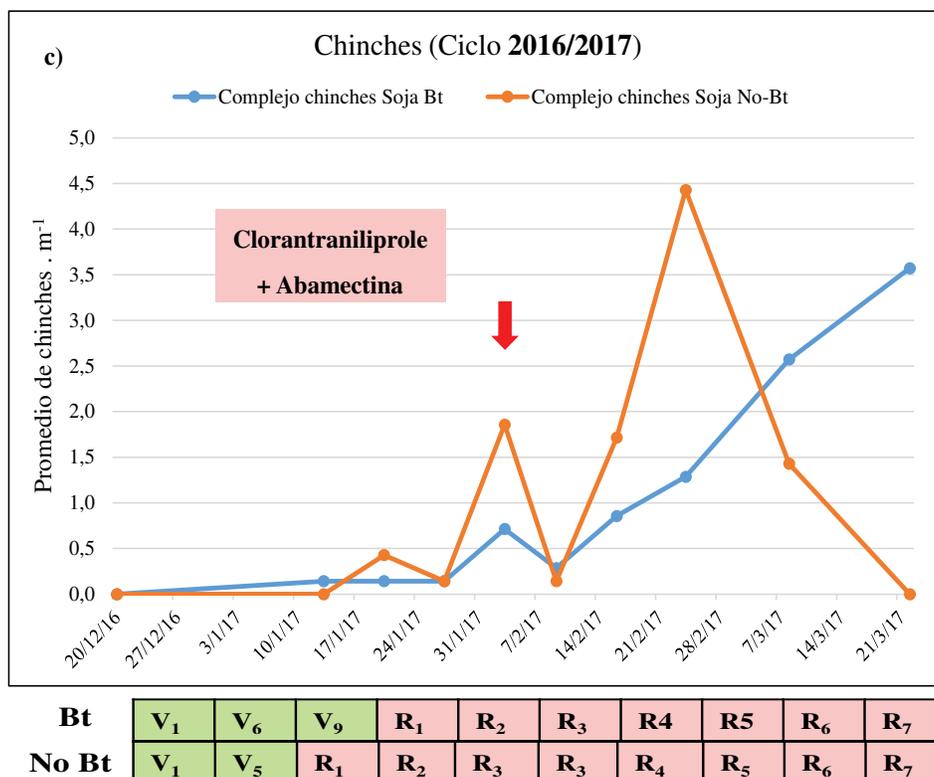


Figura 2.15 Dinámica poblacional del complejo de chinchas en cultivos de soja Bt y No-Bt en los ciclos agrícolas 2014/2015 (a), 2015/2016 (b) y 2016/2017 (c). El signo (*) indica diferencias significativas en el número promedio de chinchas (ninfas + adultos) entre los tratamientos (Test: Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$). Las flechas indican el tratamiento insecticida.

Aunque las chinchas no son blanco de la tecnología Bt, igualmente pueden ingerir la proteína Cry1Ac expresada por las plantas al alimentarse. En estudios realizados con diferentes especies de hemípteros, como áfidos y chicharritas, no se detectó proteína Cry o solo una pequeña cantidad de proteína Cry después de que se alimentaron con plantas Bt (Burgio *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2013). No obstante, se ha hallado proteína Cry1Ac en el aparato digestivo de algunas chinchas, tales como *Lygus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae), *Dolycoris baccarum* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) y *P. guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) (Brandt *et al.*, 2004; Yu *et al.*, 2014; Souza Almirón & Irigoyen Juárez, 2019). Además, los mismos autores también detectaron presencia de proteína Cry1Ac en las heces, confirmando, de esta forma, que las chinchas ingieren la toxina Bt cuando se alimentan de las vainas (Raps *et al.*, 2001; Torres *et al.*, 2006).

Sin embargo, a pesar de la confirmación de la ingestión y excreción de la toxina Cry, para que ésta pueda ejercer su acción insecticida, la proteína debe solubilizarse en un medio alcalino para romper las células epiteliales y llegar a la hemolinfa, proceso que no ocurre en los hemípteros porque su pH intestinal es 4,5 a 5. Además, luego de la solubilización, la proteína debe ser activada por proteasas y, posteriormente, reconocida por receptores específicos en las microvellosidades del intestino medio del insecto (Bravo *et al.*, 2007). En este sentido, Abbate Tadic (2022) no detectó restos de Cry1Ac en hemolinfa ni en tejidos corporales de *P. guildinii*, atribuyéndolo a la falta del proceso de activación debido a las características del intestino de la chinche, o a la ausencia de los receptores específicos. Además, según reportes de otros investigadores, la alimentación de las chinches con vainas de soja Bt tampoco causó modificaciones a nivel de ciclo biológico y reproductivo (Silva *et al.*, 2014; Sousa Almirón & Irigoyen Juárez, 2019). Por lo que, hasta el momento, la falta de susceptibilidad sitio-específica justificaría el comportamiento similar de las chinches observado a campo durante las tres campañas agrícolas en ambos cultivares (Bt y No-Bt). Igualmente, el posible incremento de la población de chinches en el cultivo Bt en relación al cultivar No-Bt, debido al uso de insecticidas en periodo vegetativo para el control de orugas, no ocurrió en las tres campañas agrícolas porque los picos poblacionales de orugas defoliadoras se dieron en etapas reproductivas del cultivo, en forma simultánea con las chinches.

La principal amenaza para la durabilidad de la soja Bt es el desarrollo de resistencia por parte de las especies objetivo, hecho que ya fue confirmado en cultivos de algodón y maíz (Tabashnik *et al.*, 2009). Recientemente, se detectaron ataques importantes de *R. nu* en lotes comerciales de soja Bt en los estados del sur de Brasil durante el ciclo agrícola 2020/2021, confirmándose una alteración genética en susceptibilidad a la toxina Cry1Ac expresada por estos cultivares (Horikoshi *et al.*, 2021a; Nardon *et al.*, 2021). En Argentina, Vera *et al.* (2022) obtuvieron una supervivencia mayor al 93% en larvas alimentadas con hojas de soja Bt en ensayos de laboratorio a partir de poblaciones de *R. nu* recolectadas en lotes de soja de la región del NOA, alertando sobre un cambio en la susceptibilidad a Cry1Ac. Según estos antecedentes, la aparición de resistencia se dio en regiones con alta presión de plagas y elevado uso de la tecnología Bt en soja (como el sur de Brasil y el NOA). En la

región centro de Santa Fe, según datos brindados por cooperativas y agronomías, el área sembrada con soja Bt no superó el 5 % del total destinada al cultivo de soja durante los años donde se realizaron los ensayos de campo, por lo cual es esperable el buen control observado a campo durante las campañas agrícolas evaluadas en esta tesis. Igualmente, es necesaria la implementación de medidas de manejo que aseguren la sostenibilidad de la tecnología Bt, de modo que el control de las especies objetivo se sostenga en el tiempo. La implementación de refugios y la incorporación de nuevos eventos apilados en los cultivares Bt son las herramientas más importantes disponibles en la actualidad para evitar y/o retrasar la aparición de resistencia en las especies objetivo de la soja GM con resistencia a insectos.

3. Capítulo 2

Efecto de la soja transgénica Bt sobre lepidópteros no blanco de la tecnología

3.1 INTRODUCCIÓN

La incorporación al mercado de cultivares de soja genéticamente modificada (GM) con actividad insecticida sobre lepidópteros (soja Bt), produjo una modificación del hábitat que favoreció especies plagas sobre las cuales la tecnología Bt no ejerce control como por ejemplo *Spodoptera cosmioides* (Walker) y *Spodoptera eridania* (Stoll) (Lepidoptera: Noctuidae), ambas con tolerancia a la proteína insecticida Cry1Ac (Bernardi *et al.*, 2014; Borttolotto *et al.*, 2014; Perotti *et al.*, 2016). Estas especies tienen una tolerancia 27 veces mayor a la proteína Cry1Ac que otros lepidópteros como *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Erebidae) y *Rachiplusia nu* Guenée (Noctuidae) (Zhao *et al.*, 2011; Sosa-Gómez *et al.*, 2012).

Si bien ambas especies son abundantes en los campos cultivados de Centroamérica y Brasil, en los últimos años se ha registrado, de manera cada vez más frecuente, larvas de *S. cosmioides* y *S. eridania* en la zona sojera de Argentina, incluso en cultivares de soja Bt (Massoni *et al.*, 2014; Lutz *et al.*, 2015; Kahl *et al.*, 2016; Bueno *et al.*, 2018; Lutz *et al.*, 2019; Justus *et al.*, 2022). Varios autores coinciden que la principal razón de este incremento poblacional es la tolerancia a la toxina Cry1Ac y la reducción de las aplicaciones de insecticidas para el control de larvas de lepidópteros a causa de la incorporación de los cultivares de soja Bt, además de la disponibilidad de nicho ecológico a causa del desplazamiento de las orugas objetivo por la tecnología Bt y la polifagia característica que presenta el género *Spodoptera* (Bueno *et al.*, 2018; Justus *et al.*, 2022).

3.1.1 *Spodoptera cosmioides* “oruga del yuyo colorado” y *S. eridania* “oruga militar del sur”

3.1.1.1 Distribución geográfica y plantas hospedantes

El género *Spodoptera* incluye especies plaga de gran importancia económica en varios cultivos (Bueno *et al.*, 2012). *Spodoptera cosmioides* “oruga del yuyo colorado” y *S. eridania* “oruga militar del sur” son las especies que se encuentran ocasionando daño en nuestro país. Se caracterizan por su comportamiento polífago, y están presentes tanto en malezas como en varios cultivos agrícolas como soja, algodón, maíz, frutales y ornamentales (Pastrana, 2004; Santos *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2022). Sin embargo, da Silva *et al.* (2016) determinaron que la soja y el algodón son las plantas hospederas más adecuadas para el desarrollo larvario y la oviposición de *S. eridania* y *S. cosmioides*. En nuestro país, se registra

mayor frecuencia poblacional de *S. comioides* en cultivos de soja y algodón en el NEA y NOA de Argentina debido a que manifiesta una mayor adaptabilidad a temperaturas más cálidas (Casmuz *et al.*, 2019; Parra *et al.*, 2022). Mientras que *S. eridania*, con un umbral de temperatura menor (no logra completar su desarrollo por encima de 34 °C), es más común de observarla atacando cultivos en regiones templadas como el área pampeana (Parra *et al.*, 2022).

3.1.1.2 Aspectos morfológicos, biología y comportamiento reproductivo

***Spodoptera cosmioides* “oruga del yuyo colorado”**

Las hembras oviponen en grupos de 200 a 500 huevos de color blanco o beige cubiertos por escamas que le brindan protección. Los huevos son colocados en el envés de las hojas del estrato medio de la planta, cerca de la nervadura central, tornándose color castaño claro antes de la eclosión (Santos *et al.*, 2010) (Fig. 3.1.a.). Tiene entre seis y ocho estadios larvales dependiendo de las condiciones ambientales y la calidad y cantidad de alimento (Bavaresco *et al.*, 2002; Zenker *et al.*, 2007; Esperk *et al.*, 2007). Las larvas poseen una coloración marrón oscura, con tres líneas longitudinales anaranjadas (una dorsal y dos laterales) y puntos blancos (Araújo, 2009) (Fig. 3.1.b.); además, tienen un abultamiento entre el tórax y el abdomen que luego de los primeros estadios desaparece. Las larvas de último estadio presentan una longitud que varía entre 40 y 50 mm, son robustas, de cabeza pequeña en relación al cuerpo y de movimientos lentos (Navarro *et al.*, 2009). En el dorso presentan manchas negras de forma triangular o de semicírculo, siendo muy nítidas en el último segmento abdominal. Son de aspecto aterciopelado y realizan movimientos lentos, dejándose caer y enroscándose al ser perturbadas (Santos *et al.*, 2010). Empupan en el suelo, entre 5 a 10 cm de profundidad, dentro de una celda desprovista de capullo de seda; su tamaño varía de 20 a 23 mm de longitud, son glabras, lustrosas, inicialmente de color verde y luego se tornan de coloración castaña rojiza (Zenker *et al.*, 2007).

El adulto es una polilla de hábito nocturno y con una envergadura alar de 40 mm. Las alas superiores son de color castaño, pero con manchas de color pardo oscuro y de forma irregular, mientras que las inferiores son blancas, con reflejos violáceos en ambas caras (Urretabizcaya *et al.*, 2010).

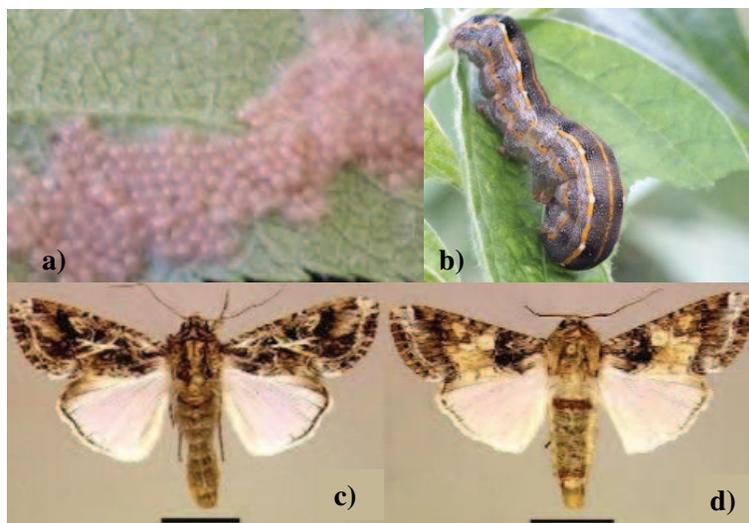


Figura 3.1. *Spodoptera cosmioides*. Detalle de la masa de huevos recubierta con escamas (a), larva de último estadio (b), dimorfismo sexual de estado adulto: hembra (c) y macho (d) (Adaptado de Araújo, 2009).

Spodoptera cosmioides presenta dimorfismo sexual en el primer par de alas: el macho tiene una banda terminal violácea paralela al margen externo, y un color pardo amarillento brillante en el espacio medio (Fig. 3.1.d.), mientras que la hembra presenta un aspecto reticulado claro y una mancha en forma de “4” cerca del borde superior (Fig. 3.1.c.) (Zenker *et al.*, 2007).

El ciclo desde huevo a adulto es variable según el tipo de alimentación y la temperatura, siendo de 39,8 a 46,7 días (Esperk *et al.*, 2007; Igarzábal *et al.*, 2014).

***Spodoptera eridania* “oruga militar del sur”**

La hembra adulta de la oruga militar del sur coloca los huevos en masa, y los cubre con los pelos y escamas para brindarle protección. Éstos son aplanados y de color verdoso, a diferencia de los de otras especies del género (Moscardi *et al.*, 2012; Teodoro *et al.*, 2013) (Fig. 3.2.a.). La capacidad de oviposición es de 800 huevos por hembra, dependiendo de la planta hospedera en la cual se desarrolla (Santos *et al.*, 2005). Las larvas son de coloración castaña a ceniza oscura, con tres líneas longitudinales sobre el dorso, las cuales generalmente son amarillas o anaranjadas. Además, exhiben un ensanchamiento del último segmento torácico y primero abdominal (“giba”), rasgo físico que comparte con *S. cosmioides* (Fig. 3.2.b.). Sin embargo, ambas especies se diferencian en la banda sub-espíracular que recorre

el abdomen y tórax: en *S. cosmiodes* es continua, mientras que en *S. eridania* se interrumpe y continúa en forma de línea suave en el tórax (Fig. 3.2.c.) (Igarzábal *et al.*, 2014; Lutz *et al.*, 2019).

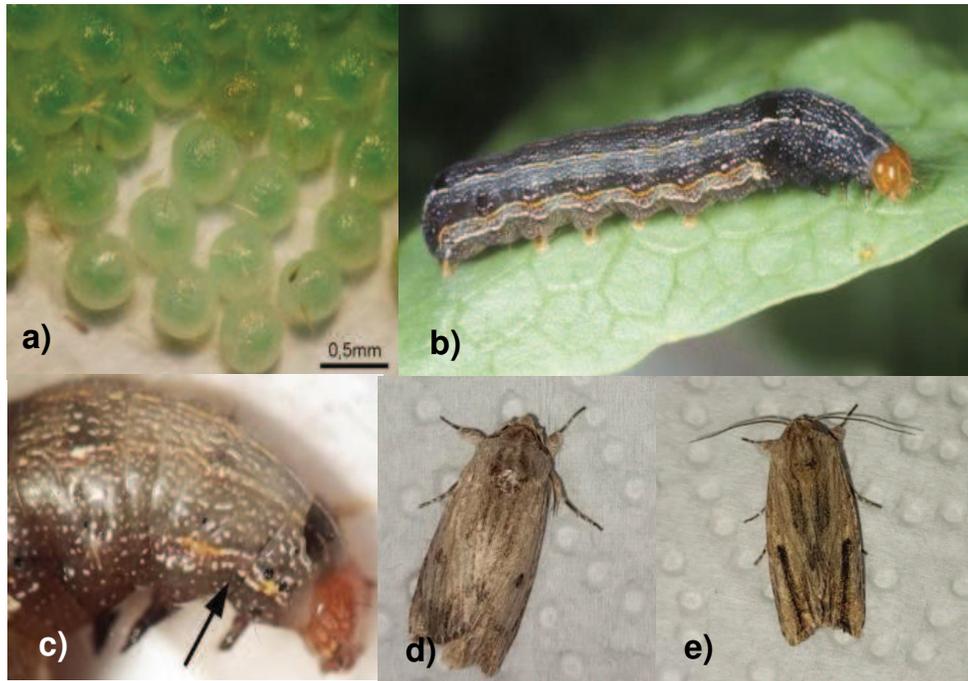


Figura 3.2. *Spodoptera eridania*. Detalle de la masa de huevos, de coloración verdosa característica y recubiertos con escamas (a); Larva de último estadio larval (b); Banda subespiracular discontinua, rasgo propio de la especie (c). Dimorfismo sexual de estado adulto: hembra (d) y macho (e) (Adaptado de Lutz *et al.*, 2019).

Las orugas normalmente pasan por seis estadios, aunque pueden alcanzar un séptimo estadio según el tipo la alimentación (Santos *et al.*, 2005); en el último estadio pueden medir hasta 40 mm (Igarzábal *et al.*, 2014). Las pupas son marrones, muy parecidas a las de *S. cosmiodes*; se desarrollan en el suelo, miden de 16 a 18 mm de largo y de 5 a 6 mm de ancho. Los adultos son polillas de 33 a 38 mm de expansión alar, siendo la hembra de tamaño más grande. Las alas anteriores son de una coloración crema o grisácea, con una mancha más oscura en el centro, y las posteriores son hialinas o translúcidas (Santos *et al.*, 2005). En el macho se puede notar una diferencia en las alas anteriores, las cuales presentan una mancha negra rectangular que se inicia en la parte central y se extiende hasta el margen externo (Fig. 3.2.e), mientras que en la hembra sólo se observa una mancha central (Fig. 3.2.d) (Sandoval-

Sunci3n & Castillo Carrillo, 2023. Luego de la oviposici3n, la hembra desprende escamas de su abdomen para cubrir sus huevos con la finalidad de protegerlos de los enemigos naturales.

3.1.1.3 Daño ocasionado al cultivo de soja

Ambas especies son defoliadoras, aunque *S. cosmioides* es m1s voraz que *S. eridania* y consume aproximadamente el doble del 1rea foliar en comparaci3n con otras especies de lepid3pteros de importancia del cultivo de soja (Bueno *et al.*, 2011; Moscardi *et al.*, 2012). Adem1s, poseen un elevado potencial herb3voro ya que, ambas especies, no solo consumen estructuras vegetativas, sino tambi3n flores y vainas, ocasionando daño directo y p3rdidas considerables de rendimiento (Hoffmann-Campo *et al.*, 2000; Molinari, 2010; Bueno *et al.*, 2011; Montezano *et al.*, 2014a; Favetti *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2019; Justus *et al.*, 2022) (Fig. 3.3.a. y b.).

Es com3n encontrar estas especies agregadas en los bordes de los cultivos, pr3ximas a lotes de alfalfa y/o bordes de terrazas enmalezadas (Igarz1bal *et al.*, 2014), donde “caen” en gran n3mero en los muestreos con paño vertical (Fig. 3.3.c.).



Figura 3.3. Defoliaci3n (a) y daño de vainas (b) ocasionado por orugas del g3nero *Spodoptera* en soja. Recuento de orugas del g3nero *Spodoptera* con el paño vertical (c).

La adopci3n de la soja Bt por parte de los productores es mayor en la regi3n sojera del NEA y NOA (70 %), debido a la alta presi3n de plagas. Seg3n datos actuales de los semilleros y de t3cnicos zonales (2023/2024), la adopci3n de este cultivar en la provincia de Santa Fe ronda alrededor del 30 % de la superficie destinada a este cultivo, siendo cada vez m1s com3n encontrar en los muestreos niveles elevados de *S. cosmioides* y *S. eridana*, tanto en cultivares convencionales (No-Bt) como en los Bt.

La exposición a insecticidas (o a un factor de estrés) puede disminuir la “aptitud biológica” de los insectos (capacidad de un organismo para competir con éxito y contribuir con sus genes a las generaciones posteriores), influyendo, de forma positiva o negativa, sobre la densidad poblacional y el potencial de la especie para convertirse en plaga y causar daño en los cultivos (Lowry & Sears, 1986; Morse & Zareh, 1991; Elzen, 2001; Solomon *et al.*, 2001). Y, aunque existen antecedentes de los efectos que ocasiona la proteína Cry1Ac en especies de lepidópteros plaga (De Sousa Ramalho *et al.*, 2011; Bortolotto *et al.*, 2014; Bortolotto *et al.*, 2015), hay poca información acerca del impacto que tiene la soja Bt sobre la dinámica poblacional, la capacidad herbívora (consumo), el ciclo biológico y la reproducción sobre *S. cosmioides* y *S. eridania* en nuestra región. El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto de la soja GM con resistencia a insectos (Bt) sobre el ciclo biológico y parámetros reproductivos, y la capacidad herbívora de lepidópteros no objetivo de la tecnología.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Dinámica poblacional a campo del complejo *Spodoptera*, especies no objetivo de la tecnología Bt

3.2.1.1 Cultivares y ubicación de lotes

Los lotes (ubicación) y cultivares de soja convencional y Bt (variedades y manejo fitosanitario) sobre los cuales se realizó el monitoreo semanal de larvas de *S. cosmioides* y *S. eridania*, durante los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, son los mismos que se describieron en la sección 2.2.2.1 de esta tesis (capítulo 2).

3.2.1.2 Muestreo de orugas no objetivo de la soja Bt

Semanalmente se recorrieron los lotes de soja Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas evaluados. Para el muestreo de orugas no objetivo de la tecnología Bt se utilizó el paño vertical, tal cual se describió en la sección 2.2.2.2 de esta tesis (capítulo 2). Se tomaron siete puntos de muestreo, distanciados al azar, por cada lote de soja y por fecha de muestreo. Se registraron las especies del complejo *Spodoptera* según el tamaño larval (menores y mayores a 1,5 cm de longitud).

Para determinar la fluctuación poblacional de las orugas no objetivo de la tecnología Bt, se tomó el promedio de los individuos del complejo *Spodoptera* registrados en cada fecha de muestreo. Debido a que los muestreos a campo fueron realizados en ciclos agrícolas previos a la identificación de *S. eridania* en la zona central de la provincia de Santa Fe (Lutz *et al.*, 2019), se incluyen dentro del complejo *Spodoptera* a *S. cosmioides* y *S. eridania*.

3.2.2 Determinación del consumo y los efectos subletales de la soja Bt sobre el ciclo biológico y reproductivo de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

El trabajo fue realizado en la cámara de cría del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral, ubicada en la ciudad de Esperanza, Provincia de Santa Fe, Argentina.

3.2.2.1 Cría de insectos y Material vegetal

Las larvas de *S. cosmioides* y *S. eridania* se recolectaron de lotes comerciales de soja RR (cultivar RA 549, con tolerancia al herbicida glifosato mediante el evento MON89788) antes de la aplicación de insecticidas y se trasladaron a la cámara de cría de la cátedra de Zoología agrícola (FCA-UNL), donde se alimentaron y mantuvieron en condiciones controladas. La cría se realizó de acuerdo a la metodología mencionada en la sección 2.2.1.1 de esta tesis (capítulo 2), hasta lograr una producción suficiente de larvas para ejecutar los bioensayos.

Las hojas utilizadas como alimento para las larvas de ambas especies de *Spodoptera* se obtuvieron de los cultivares de soja RA 5715 IPRO (Bt) y RA 549 (No-Bt) sembrados a partir del mes de noviembre, y cada 15 días, en parcelas de 3x2 m en el Campo Experimental Donnet de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNL), con el fin de asegurar disponibilidad de hojas y vainas necesarias para la realización de los respectivos bioensayos. Cada parcela se mantuvo libre de malezas a través de eliminación manual, no se aplicaron fitosanitarios.

3.2.2.2 Bioensayo 1: Determinación del consumo de hojas de soja Bt en *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

Larvas del segundo estadio (L2) de *S. cosmioides* y *S. eridania* se colocaron individualmente en cajas de Petri de 9 cm de diámetro cubiertas con papel absorbente en el piso para evitar el exceso de humedad y se le suministraron, según el tratamiento, hojas de soja Bt y No-Bt (Fig. 3.4.a.). Las hojas se extrajeron de plantas de soja en estado vegetativo

previo a la antesis, cuando el nivel de expresión de Cry1Ac es más alto (Yu *et al.*, 2013). Para estandarizar la edad de las hojas, solo se utilizaron aquellas que estaban expandidas totalmente del tercio superior de la planta, a las que se colocó un algodón embebido en agua en el pecíolo para evitar la deshidratación. A diario, el alimento fue renovado por hojas frescas y se realizó el recambio del papel absorbente y la limpieza de los desperdicios y heces, hasta que los individuos empuparon. El diseño experimental del ensayo fue completamente al azar, y se realizaron 30 repeticiones por especie y tratamiento (Fig. 3.4.b.).

Para cuantificar el consumo de área foliar (cm^2) de *S. cosmioides* y *S. eridania*, cada día se escanearon las hojas ofrecidas como alimento (Fig. 3.4.c.) y el remanente diario no consumido (Fig. 3.4.d.), con una impresora multifunción HP Deskjet F4280. Luego, las imágenes se analizaron mediante el software ImageJ ® para obtener la superficie foliar consumida por las larvas (Abràmoff *et al.*, 2004).



Figura 3.4. Consumo foliar de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*. Hoja de soja + larva de *Spodoptera* conformando la unidad experimental (a); serie de repeticiones realizadas (b); hojas ofrecidas como alimento larval (c); y tejido foliar remanente no consumido analizadas con el software ImageJ ® (d).

3.2.2.3 Bioensayo 2: Determinación del consumo de estructuras reproductivas de soja Bt en *Spodoptera eridania*

Este ensayo se realizó con *S. eridania* dada su mayor capacidad de dañar vainas en formación que *S. cosmioides* (Justus *et al.*, 2022), y debido a que no se logró criar de manera exitosa suficiente cantidad de larvas de la última especie en el momento del inicio del experimento. Se recolectaron vainas de soja Bt en estado fenológico R₄ (Fehr *et al.*, 1971), las cuales se colocaron de forma individual en cajas de Petri de 9 cm de diámetro y se le añadió una larva de *S. eridania* (L3) provenientes de la cámara de cría (Fig. 3.5.a.). Diariamente, y hasta que las larvas empuparon, se realizó el recambio de la vaina y la limpieza. A cada vaina se le colocó un algodón embebido en agua en el pecíolo para evitar la deshidratación.

Para determinar el consumo de estructuras reproductivas de *S. eridania* se realizó el pesaje de vainas antes de ofrecérselas a las larvas, y el remanente no consumido (Fig. 3.5.b.), utilizando para ello una balanza OHAUS-PIONNER de precisión de 0,0001 g. de sensibilidad. En el tratamiento control, las larvas recibieron vainas de soja No-Bt como alimento. El diseño experimental del ensayo fue completamente al azar, y se realizaron 20 repeticiones por tratamiento.



Figura 3.5. Consumo de estructuras reproductivas de soja en *Spodoptera eridania*. Vaina de soja + larva conformando la unidad experimental (a), y larva y remanente de vaina no consumida (b).

3.2.2.4 Bioensayo 3: Efecto de la soja Bt sobre el ciclo biológico y reproductivo de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

La evaluación de los efectos subletales de la toxina Cry1Ac sobre el ciclo biológico y reproductivo de *S. cosmioides* y *S. eridania* se realizó con los individuos provenientes del Bioensayo 1. Una vez que las larvas empuparon, se realizó la determinación del sexo mediante la observación de la porción terminal de la pupa (Butt & Cantu, 1962; Zenker *et al.*, 2007), utilizando una lupa estereoscópica Lancet 30x (Fig. 3.6.a.), y el pesaje de las mismas con balanza de precisión OHAUS – PIONNER de 0,0001 g. de sensibilidad. Se colocó una pareja de pupas por recipiente de oviposición, provisto de un trozo de tela de muselina para permitir la circulación de aire e impedir que los adultos escapen cuando eclosionaran, y de papel en su interior a modo de sustrato de oviposición (Fig. 3.6.b.). Diariamente, se suministró dieta líquida para adultos de lepidópteros (la misma que se utilizó en la cría masiva) a través de un algodón embebido. Se formaron 11 y 10 parejas de *S. cosmioides* para los tratamientos de soja Bt y No-Bt, respectivamente, y 13 y 10 parejas de *S. eridania*, para esos mismos tratamientos, respectivamente, las cuales se utilizaron para realizar los estudios del ciclo reproductivo (debido a que no todas las larvas que iniciaron el bioensayo 1 lograron llegar al mismo tiempo al estado de pupa, el número de parejas es desigual entre especies y tratamiento) (Fig. 3.6.c.). Las posturas de huevos realizadas por cada hembra se recolectaron a diario (Fig. 3.6.d.), y luego de contabilizados, fueron colocados en una caja de Petri con dieta artificial para alimentación de las larvas neonatas (Fig. 3.6.e.). A los 2 días de nacidas, las larvas fueron contabilizadas. El diseño experimental fue completamente al azar.

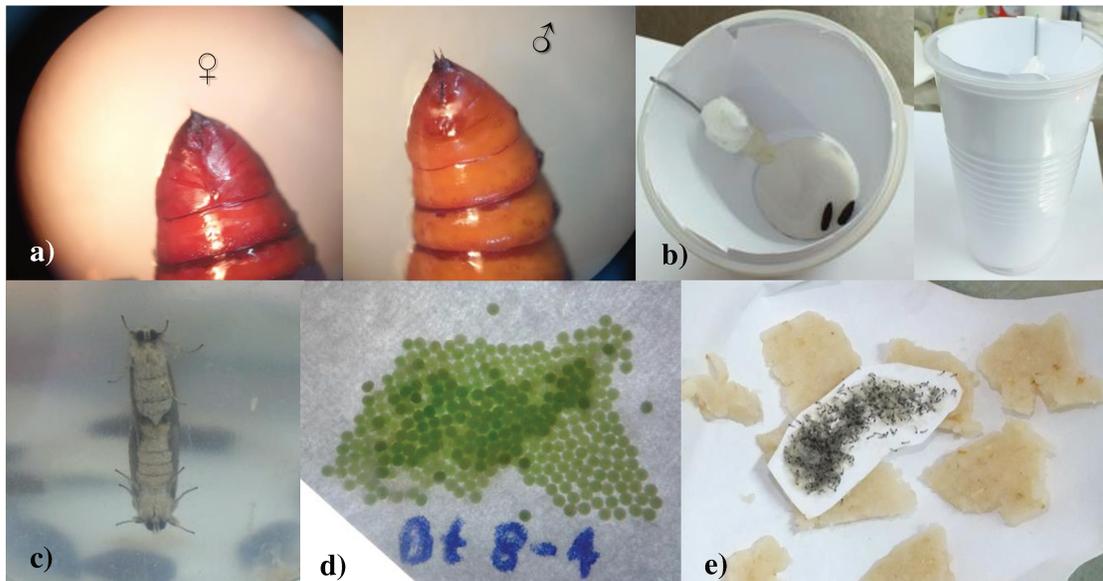


Figura 3.6. Efecto de la soja Bt sobre ciclo de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*. (a) Determinación sexual en estado pupal; (b) pareja de pupas y (c) adultos conformando la unidad experimental; (d) postura de huevo y (e) larvas neonatas recién eclosionadas.

Para la determinación de los efectos subletales producidos por la alimentación con soja Bt sobre el ciclo biológico y reproductivo de *S. cosmioides* y *S. eridania*, se registraron los siguientes parámetros: la duración de los estados larval, pupal, adulto y duración total del ciclo (días), el peso de pupa (g), la fecundidad (N° de huevos por hembra), fertilidad (% de huevos eclosionados) y la duración de los períodos de preoviposición (días desde emergencia de hembra adulta hasta la primera oviposición), oviposición (días desde la primera a última oviposición) y postoviposición (días desde la última oviposición hasta la muerte). Los huevos que no eclosionaron dentro de los 5 días posteriores a la oviposición, se consideraron no viables.

3.2.3 Análisis estadístico

La dinámica poblacional de orugas no objetivo de la tecnología Bt se analizó mediante la prueba de Wilcoxon (Mann-Whitney) ($\alpha= 0,05$). Para el análisis del consumo foliar y de vainas se realizó la comparación de medias con la prueba T para muestras independientes ($\alpha= 0,05$).

Los datos del efecto de la soja Bt sobre el ciclo biológico y reproductivo de *S. cosmioides* y *S. eridania* se sometieron al test de Shapiro-Wilks para corroborar su normalidad y las medias se compararon con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha= 0,05$). Mientras que, para el análisis del peso de pupa, la comparación de medias se hizo mediante el test de Tukey ($\alpha=0,05$). Se utilizó el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014).

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

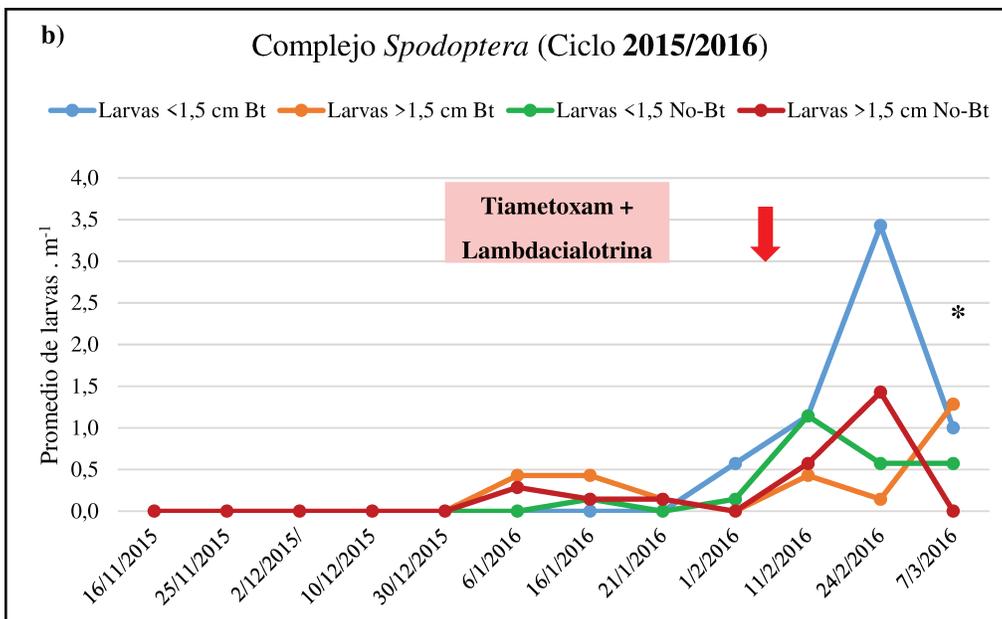
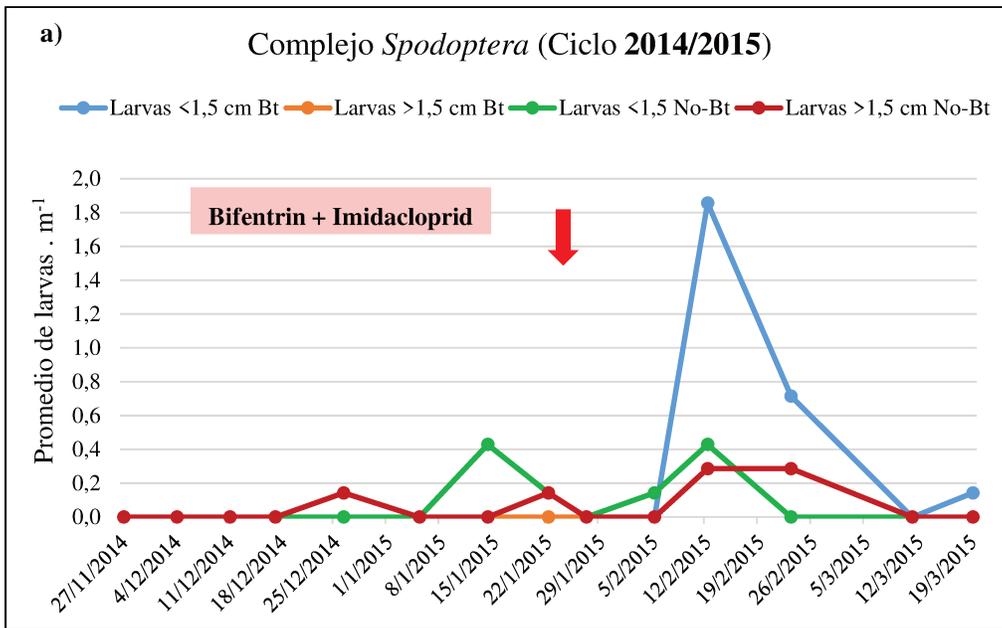
3.3.1 Fluctuación poblacional del complejo *Spodoptera*, especies no objetivo de la tecnología Bt

En los tres ciclos agrícolas evaluados la población de lepidópteros defoliadores no objetivo de soja GM con resistencia a insectos fue baja en ambos cultivares (Bt y No-Bt). La densidad poblacional del complejo *Spodoptera* tuvo un comportamiento similar durante los tres ciclos agrícolas (2014/2015; 2015/2016 y 2016/2017) hasta el estado reproductivo avanzado del cultivo (R_5 y R_6) en ambos cultivares. A partir de este, la población de *Spodoptera* < a 1,5 cm se incrementa en el cultivar Bt en el primer y segundo año evaluado, diferenciándose significativamente del cultivar No-Bt sólo en el ciclo agrícola 2015/2016 ($W= 70$ y $p=0,021$) (Fig. 3.7. a. y b.). Durante el ciclo 2016/2017, solamente el cultivar No-Bt recibió aplicación de insecticidas (clorantraniliprole + abamectina). Los mayores niveles poblacionales de *Spodoptera* ocurrieron en estados reproductivos de la soja Bt, aunque sin diferencias significativas con el cultivar No-Bt. A diferencia de las campañas anteriores, este pico poblacional fue de larvas > a 1,5 cm, debido a que no se aplicaron insecticidas en el cultivar Bt (Fig. 3.7.c.). Resultados similares fueron mencionados en el centro de la provincia de Santa Fe para el complejo *Spodoptera* en cultivares de soja Bt durante la campaña 2013/2014, donde los picos poblacionales se registraron en estados reproductivos (R_1 - R_6) del cultivo (Massoni *et al.*, 2014).

Los picos poblacionales de *Spodoptera* en la soja Bt, que históricamente se consideraban plagas secundarias del cultivo, pueden estar asociados, entre otras cosas, a la alta eficacia en el control de las especies objetivo y, por ende, a la menor competencia interespecífica con estos lepidópteros, a la reducción del uso de insecticidas en estos

cultivares Bt y a la elevada disponibilidad de alimento (hojas y vainas) durante todo el ciclo del cultivo (Justus *et al.*, 2022).

En la región de estudio, Massoni *et al.* (2014), registraron niveles poblacionales en soja Bt y No-Bt de *S. cosmioides* (1,3 y 2 orugas promedio por metro lineal) y *S. frugiperda* (0,3 y 1,1 orugas promedio por metro lineal) durante el período reproductivo del cultivo, sin repercusión en el rendimiento. Mientras que en el NOA, región de nuestro país con mayor presión de lepidópteros defoliadores, estudios realizados con diferentes niveles de infestación de larvas del tercer estadio (L3) de *S. cosmioides* (0, 5, 10 y 20 larvas por jaula de 0,26 m²), determinaron una defoliación significativa (cerca al 30%) cuando el nivel de infestación fue de 20 larvas, niveles significativos de daño en vainas con niveles de infestación de 10 y 20 larvas (10,2% y 25,1%, respectivamente), y pérdidas significativas en el rendimiento con estos niveles de infestación (10,1% y 30,1%) (Casmuz *et al.*, 2022). Durante los tres ciclos agrícolas evaluados en esta tesis, las densidades poblacionales de larvas del complejo *Spodoptera* y de las especies objetivo de la tecnología Bt no alcanzaron los UDE, por lo que los daños por defoliación que se observaron en los cultivares fueron menores al 5%.



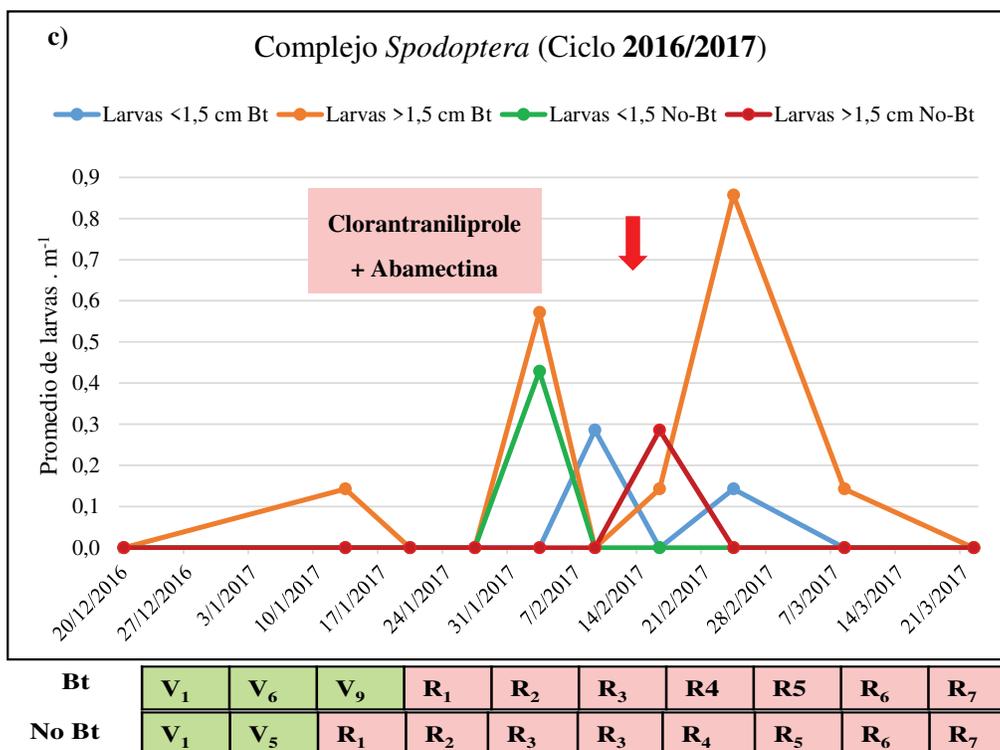


Figura 3.7 Dinámica poblacional del complejo *Spodoptera* en cultivos de soja Bt y No-Bt. Ciclos agrícolas 2014/2015 (a), 2015/2016 (b) y 2016/2017 (c). * indica diferencias significativas en el número de larvas de *Spodoptera* de tamaño mayor (>) a 1,5 cm entre los tratamientos (Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$).

3.3.2. Efecto de la soja Bt sobre el consumo foliar de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

El consumo total de área foliar de *S. cosmioides* fue mayor cuando las larvas se alimentaron con soja No-Bt ($T = -2,77$ y $p = 0,0081$), mientras que en *S. eridania*, no se hallaron diferencias significativas cuando las larvas fueron alimentadas con hojas de soja Bt y No-Bt ($T = 0,05$ y $p = 0,9585$) (Tabla 3.1). *Spodoptera cosmioides* es una especie muy voraz, llegando a consumir casi el doble de área foliar que *S. eridania*. En este sentido, Bueno *et al.* (2011) detectaron consumos foliares máximos de soja durante el período larval de $185,4 \text{ cm}^2$ en *S. cosmioides* y $107,2 \text{ cm}^2$ en *S. eridania*, observándose el mismo patrón de consumo en los resultados de este trabajo.

Tabla 3.1. Consumo de área foliar (cm²) (Media ± EE) de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania* alimentadas con hojas de soja Bt y No-Bt en condiciones de laboratorio.

<i>Spodoptera cosmioides</i>		
Tratamiento	n	Consumo (cm ²) *
Bt	26	343,11 ± 19,79 a
No-Bt	23	398,93 ± 21,04 b
<i>Spodoptera eridania</i>		
Tratamiento	n	Consumo (cm ²) *
Bt	29	149,70 ± 4,45 a
No-Bt	26	150,00 ± 3,75 a

*Medias con letras iguales en la misma columna no tienen diferencias significativas entre sí (Test: Prueba T, $\alpha \leq 0,05$)

Existen antecedentes de disminución del consumo foliar de lepidópteros causado por las proteínas Cry en el cultivo de maíz (Bortolotto *et al.*, 2015). Otros autores (da Silva *et al.* 2016) no obtuvieron diferencias en el consumo foliar de soja Bt y No-Bt para *S. cosmioides*, resultados similares a los obtenidos en este trabajo para *S. eridania*.

La cantidad y calidad de los alimentos consumidos por un individuo influye directamente en la preferencia por la planta hospedera y afecta sus características biológicas, fisiológicas y de comportamiento (da Silva *et al.*, 2016). Según Zurbrügg *et al.* (2010), la soja MON 8701 x MON 89788 (que expresa la toxina Cry1Ac y es resistente a glifosato), produce niveles más altos de carbohidratos y niveles más bajos de proteínas que el cultivar no transgénico, con posible influencia en la preferencia y cantidad de alimento ingerido por los insectos herbívoros, tal cual sucedió con *S. cosmioides* en esta tesis. El menor consumo significativo de hojas de soja Bt por parte de *S. cosmioides* en comparación con *S. eridania*, que no mostró diferencias significativas con el consumo de hojas de soja No-Bt, podría estar relacionado con la susceptibilidad diferencial de ambas especies a la toxina Cry1Ac. En este sentido, dos Santos *et al.* (2009) encontraron una mayor toxicidad de Cry1Ac en *S. cosmioides* en comparación con *S. eridania* (2,8 y 21 µg/ml, respectivamente) durante los ensayos de dosificación con proteínas Cry purificadas. Así, la mayor toxicidad de la toxina

Cry1Ac en *S. cosmioides* podría ser el factor que explica el menor consumo foliar de hojas de soja Bt por esta especie.

3.3.3 Efecto de la soja Bt sobre el consumo de estructuras reproductivas en *Spodoptera eridania*

El consumo de estructuras reproductivas en larvas de *S. eridania* fue similar en ambos tratamientos (Bt y No-Bt) ($T= 0,41$ y $p= 0,6880$) (Tabla 3.2). La supervivencia de las larvas al alimentarse de vainas de soja fue de un 15% con el cultivar Bt y del 70% con el cultivar No-Bt. Mortalidades de hasta un 100% fueron registradas en larvas de *S. eridania* alimentadas con vainas (R₃) de soja Bt (Justus *et al.*, 2022). Si bien esta especie es tolerante a la toxina Cry1Ac (Bernardi *et al.*, 2014), la menor sobrevivencia de larvas observada en el tratamiento Bt podría estar relacionada a la mala calidad nutricional de las estructuras reproductivas ofrecidas como alimento. Respecto a esto, varios autores coinciden en que la calidad nutricional de los cultivos transgénicos puede variar con respecto a la de su aislínica no transgénica, debido a cambios que ocurren durante la modificación genética y que alterarían el contenido de nutrientes, lo que podría repercutir en la supervivencia de las larvas (Faria *et al.*, 2007; Berman *et al.*, 2010).

Las larvas de *S. eridania* llegaron a consumir, durante el último estadio larval, una vaina en R₄ entera por día. Sin embargo, en ensayos previos, larvas de los primeros estadios (L1-L2) no pudieron alimentarse normalmente de las vainas y no sobrevivieron (datos no mostrados). Esto podría estar relacionado a que las larvas neonatas poseen mandíbulas rudimentarias, lo cual limitaría la capacidad para ingerir alimentos de mayor dureza, como lo son las vainas de soja (Lincoln *et al.*, 1993; Perkins *et al.*, 2010). Asimismo, el mayor grosor cuticular y la presencia de tricomas en las estructuras reproductivas pueden interferir con la alimentación de las larvas jóvenes (Reavey & Gaston, 1991; Vendramim & Guzzo, 2009).

Si bien, de acuerdo a los resultados obtenidos en este ensayo, el consumo de las larvas sobrevivientes fue de hasta una vaina por día, Justus *et al.* (2022) sostienen que los daños producidos por larvas de *S. eridania* en etapas reproductivas tempranas, no llegarían a ocasionar pérdidas significativas en el rendimiento debido a la compensación ejercida por el cultivo.

Tabla 3.2. Consumo de vainas (g) (Media \pm EE) de *Spodoptera eridania* alimentadas con vainas de soja Bt y No-Bt (desde L3 hasta que empuparon), en condiciones de laboratorio.

<i>Spodoptera eridania</i>	
Tratamiento	Consumo de vainas (g)*
Vainas Bt	2,25 \pm 0,29 a
Vainas No-Bt	2,12 \pm 0,13 a

*Medias con letras iguales no tienen diferencia significativa entre sí (Test: Prueba T, $\alpha \leq 0,05$).

3.3.3 Efectos subletales de la soja Bt sobre lepidópteros no objetivo de la tecnología Bt

3.3.3.1 Efecto de la soja Bt sobre el ciclo biológico de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

La alimentación de larvas de *S. cosmioides* con hojas de soja Bt no afectó significativamente la duración del estado larval comparado con el testigo (soja No-Bt), registrándose una duración de 20,46 y 19,48 días, respectivamente (H=0,64 y p=0,4160) (Tabla 3.3). Resultados similares fueron obtenidos por Bernardi *et al.* (2014) y da Silva *et al.* (2016), quienes observaron una duración similar cuando se alimentó con soja Bt y No-Bt durante el último estadio larval. En cambio, en *S. eridania* las diferencias fueron significativas (H=7,43 y p=0,0062), con una duración de 28,13 días cuando se alimentaron con hojas de soja Bt, y de 31,69 días con soja No-Bt, coincidiendo con Bortolotto *et al.* (2014) y Rabelo *et al.* (2020), quienes registraron un período larval menor en dos días en *S. eridania* cuando se alimentó de hojas de soja Bt.

La duración del estado pupal de *S. cosmioides* fue un 31% significativamente menor cuando la larva se alimentó con hojas de soja Bt (H=14,72 y p=0,0001). En *S. eridania*, si bien la duración de este período fue 8,13% mayor cuando el alimento fue soja No-Bt, las diferencias no fueron significativas entre los tratamientos (H=3,77 y p=0,0434 (Tabla 3.3). La duración del período pupal en ambas especies coincide con los valores reportados por otros autores (Bernardi *et al.*, 2014; da Silva *et al.*, 2016; Machado *et al.*, 2020).

Con respecto a la duración del estado adulto, no se hallaron diferencias significativas entre tratamientos en el caso de *S. cosmioides* ($H= 0,04$ y $p= 0,8485$; mientras que los adultos de *S. eridania* vivieron un 30% menos cuando el alimento fueron hojas de soja Bt, con diferencias significativas respecto al cultivar No-Bt ($H= 11,70$ y $p= 0.0005$) (Tabla 3.3). De este modo, el tiempo en que *S. eridania* permanece en estado adulto estaría desfasado temporalmente en aquellos individuos que se alimentaron de la soja que expresa la proteína Cry1Ac, con respecto a los individuos que consumieron soja No-Bt. Por consiguiente, en condiciones de campo, disminuiría el tiempo de posibles encuentros y cópulas entre los adultos de ambas poblaciones (Bt y No-Bt), poniendo en riesgo la eficacia de la estrategia de refugio (Jakka *et al.*, 2014; Murúa *et al.*, 2019).

Tabla 3.3. Duración media (días) de los estados larval, pupal, adulto, total del ciclo y peso de las pupas (g) (Media \pm EE) de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*, alimentadas con hojas de soja Bt y No-Bt en condiciones de laboratorio.

<i>Spodoptera cosmioides</i>						
Tratamiento	n	Larva (días)	Pupa (días)	Adulto (días)	Ciclo total (días)	Peso Pupas (g)
Bt	26	20,46 \pm 0,66 a	10,65 \pm 0,70 a	13,19 \pm 0,96 a	44,31 \pm 1,79 a	0,33 \pm 0,02 a
No-Bt	23	19,48 \pm 0,42 a	13,96 \pm 0,82 b	13,26 \pm 1,07 a	46,70 \pm 1,61 a	0,36 \pm 0,02 a
<i>Spodoptera eridania</i>						
Tratamiento	n	Larva (días)	Pupa (días)	Adulto (días)	Ciclo total (días)	Peso Pupas (g)
Bt	29	28,13 \pm 0,56 a	11,93 \pm 0,24 a	9,90 \pm 0,49 a	49,97 \pm 0,88 a	0,18 \pm 0,005 a
No-Bt	26	31,69 \pm 1,01 b	12,9 \pm 0,46 a	12,87 \pm 0,63 b	57,45 \pm 1,45 b	0,17 \pm 0,006 a

*Medias con letras iguales en la misma columna no tienen diferencia significativa entre sí (Test: Kruskal Wallis, $\alpha \leq 0,05$). Peso de pupa (Test: Tukey, $\alpha \leq 0,05$).

La duración total del ciclo de *S. cosmioides* fue de 44,31 días y 46,70 días, alimentadas con soja Bt y No-Bt, respectivamente, sin diferencias significativas entre los tratamientos ($H= 0,48$ y $p= 0,4881$ (Tabla 3.3). En el caso de *S. eridania*, la duración total del ciclo (de huevo a adulto) fue significativamente mayor cuando el alimento larval fue soja No-Bt que cuando se alimentó de soja Bt ($H= 13,89$ y $p= 0,0002$), siendo estos resultados semejantes a los hallados por Ramírez de López y Gómez López (2010), quienes evaluaron la duración del ciclo utilizando dieta artificial sin toxina Cry 1Ac (51,72 días).

Si bien en este trabajo se utilizaron hojas de soja, que constituyen el hospedero natural de las larvas de *Spodoptera*, pueden existir variaciones de los parámetros dentro de la misma especie, especialmente debido a las condiciones en que transcurre el experimento (temperatura, humedad y fotoperíodo) (Parra *et al.*, 1977; Bavaresco *et al.*, 2002; Busato *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2005; Farahani *et al.*, 2011). Además, es importante considerar la variación entre diferentes poblaciones que podría afectar los parámetros de desarrollo de la especie en estudio. En este sentido, Murúa *et al.* (2008) observaron alteraciones en los parámetros biológicos y reproductivos entre cohortes de *S. frugiperda* de diferentes ubicaciones y plantas hospederas en Argentina.

Cuando se analizó el peso de pupas, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en las dos especies estudiadas ($F= 0,95$ y $p= 0,3359$ para *S. cosmioides*; $F= 3,77$ y $p= 0,0577$ para *S. eridania*) (Tabla 3.3). Da Silva *et al.* (2016) registraron una disminución del peso pupal de *S. cosmioides* cuando se alimentó de hojas de soja Bt, con valores inferiores a los obtenidos en este trabajo (0,23 y 0,26 gramos cuando se alimentan de soja Bt y No-Bt, respectivamente), mientras que Aráujo (2009) y Muchut (2012) obtuvieron pesos de pupas mayores cuando larvas de esta especie fueron alimentadas con hojas de algodón Bt (0,64 y 0,45 g, respectivamente). Varios autores determinaron que el peso de pupas de los lepidópteros es un indicador indirecto de su aptitud física, y puede disminuir a causa de múltiples factores como la temperatura, la planta hospedera de la cual se alimentan, el canibalismo, la acción de virus entomopatógenos y exposición a concentraciones subletales de insecticidas ó toxinas de cultivos Bt (Miller, 1977; Joyner & Gould, 1985; Myers *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2010; Campos *et al.*, 2019). En este sentido, Storer *et al.* (2001) informaron una reducción en el peso de las pupas de *Helicoverpa*

zea (Boodie) en respuesta a la alimentación con maíz Bt. Sin embargo, en este trabajo, la acción de la proteína Bt no afectó el peso de las pupas de ambas especies de *Spodoptera*. Es decir, el consumo de tejido foliar durante el período larval fue el suficiente como para no repercutir negativamente en la masa pupal, incluso en *S. cosmioides* que presentó su capacidad de herbivoría disminuida cuando se alimentó de hojas de soja Bt.

3.3.3.2 Efecto de la soja Bt sobre parámetros reproductivos de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

La alimentación larval con hojas de soja Bt no afectó la fecundidad de ambas especies de *Spodoptera* ((Tabla 3.4). Resultados similares obtuvieron Muchut (2012) y da Silva *et al.* (2016), quienes no encontraron diferencias significativas en la fecundidad de *S. cosmioides* cuando se alimentaron de hojas de algodón Bt y de soja Bt durante el período larval, respectivamente. Por otro lado, Specht y Roque-Specht (2019) concluyeron que la fecundidad se ve influenciada por el número de cópulas: las hembras de *S. cosmioides* que se aparearon una o más veces colocaron 4,6 veces más huevos que las hembras que no se aparearon. Estos autores mencionan que, en esta especie, la fecundidad es muy variable, con aproximadamente 5000 huevos por hembra, siendo mayor que la registrada en otras especies del género *Spodoptera* (Busato *et al.*, 2006; Sorour *et al.*, 2011; Montezano *et al.*, 2013; Montezano *et al.*, 2014b).

Con respecto a *S. eridania*, la fecundidad fue menor a la obtenida por Montezano *et al.* (2013) cuando el alimento fue dieta artificial (1398 huevos), y a los registrados por Ramírez de López y Gomez López (2010) y Favetti *et al.* (2015) cuando emplearon diferentes cultivares de soja convencional. Sin embargo, otros autores mencionan una fecundidad similar a la obtenida en esta tesis en *S. eridania* alimentada con hojas de soja Bt y No-Bt durante el período larval (Santos *et al.*, 2005; Silva, 2013).

Si bien en este trabajo no hay diferencias significativas en la fecundidad de ambas especies de *Spodoptera* alimentadas con hojas de soja Bt y No-Bt durante el período larval, la alimentación durante el estado adulto juega un rol importante en la reproducción, donde la ingesta de carbohidratos y aminoácidos puede influir en la cantidad de posturas y huevos (Bueno *et al.*, 2012; Burton, 1969). Para ambas especies, se utilizó la dieta para adultos propuesta por Curis *et al.* (2017), a base de miel natural y rica en compuestos orgánicos, que

favorecen la fecundidad, una mayor puesta y eclosión de huevos, y la longevidad de los adultos.

Tabla 3.4. Fecundidad (N° de huevos colocados por hembras) y Fertilidad (% de huevos eclosionados) (Media \pm EE) de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania* alimentadas con hojas de soja Bt y No-Bt en condiciones de laboratorio.

<i>Spodoptera cosmioides</i>			
Tratamiento	n	N° Huevos *	Huevos eclosionados (%) *
Bt	11	3291,82 \pm 630,16 a	50,44 \pm 3,66 a
No-Bt	10	3049,0 \pm 586,78 a	52,08 \pm 3,38 a
<i>Spodoptera eridania</i>			
Tratamiento	n	N° Huevos *	Huevos eclosionados (%) *
Bt	14	841,79 \pm 104,53 a	70,75 \pm 4,37 a
No-Bt	10	830,70 \pm 112,81 a	60,85 \pm 3,86 a

*Medias con letras iguales en la misma columna no tienen diferencias significativas entre sí (Test: Kruskal Wallis, $\alpha \leq 0,05$).

La fertilidad en ambas especies de *Spodoptera* no se vio afectada significativamente por la acción de la proteína insecticida Cry1Ac ingeridas por las larvas (Tabla 3.4). En este sentido, ambos cultivares de soja ofrecidos como alimento durante el estado juvenil han permitido que el proceso reproductivo de *S. cosmioides* y *S. eridania* se desarrolle de manera normal. En otras especies de lepidópteros, como *H. zea*, tampoco se encontraron diferencias en la fecundidad y en la fertilidad cuando se evaluaron individuos provenientes de pupas recolectadas en cultivares de maíz convencional y transgénicos que expresaban las toxinas Cry1Ab, Cry1F, Cry1F + Cry1Ab, Cry1F + Cry1Ab + Vip3Aa20, Cry1A.105 + Cry2Ab2 y Cry1A.105 + Cry2Ab2 + Cry1F (Bilbo *et al.*, 2018).

3.3.3.3 Efecto de la soja Bt sobre los períodos de preoviposición, oviposición y postoviposición de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania*

El período de preoviposición y el de postoviposición fueron similares en ambas especies tanto cuando las larvas se alimentaron de hojas de soja Bt y No-Bt (Tabla 3.5), sin diferencias significativas (H=1,32 y p=0,2395; H=0,85 y p=0,34 para *S. cosmioides*; H=0,51 y p=0,446; H=2,25 y p=0,1238 para *S. eridania*, respectivamente). La oviposición de *S. cosmioides* fue similar en ambos tratamientos (H=0,48 y p=0,4815), sin embargo, el período de oviposición fue significativamente más corto en las hembras adultas de *S. eridania* emergidas de larvas alimentadas con hojas de soja Bt (H=4,62 y p=0,0293) (Tabla 3.5). No hay información disponible acerca de la duración del período de oviposición de *S. eridania* alimentada con cultivares Bt; sin embargo, algunos autores registraron períodos de oviposición muy variables que van desde los 4,2 días (Santos *et al.*, 2005), a los 6,75 días (Gómez López *et al.*, 2009), cuando se alimentaron durante el período larval de soja No-Bt. Si bien el período de postura fue significativamente menor en *S. eridania* alimentadas con hojas de soja Bt durante el período larval, esto no tuvo efecto sobre la fertilidad y fecundidad de la especie.

Tabla 3.5. Períodos de preoviposición, oviposición y postoviposición (días) (Media \pm DE) de *Spodoptera cosmioides* y *S. eridania* alimentadas con hojas de soja Bt y No-Bt en condiciones de laboratorio.

<i>Spodoptera cosmioides</i>				
Tratamiento	n	Preoviposición (días)	Oviposición (días)	Postoviposición (días)
Bt	11	4,18 \pm 0,69 a	9,18 \pm 0,94 a	1,09 \pm 0,37 a
No Bt	10	2,91 \pm 0,53 a	8,82 \pm 0,88 a	1,55 \pm 0,39 a
<i>Spodoptera eridania</i>				
Tratamiento	n	Preoviposición (días)	Oviposición (días)	Postoviposición (días)
Bt	13	3,00 \pm 0,33 a	4,29 \pm 0,35 a	3,21 \pm 0,32 a
No Bt	10	3,63 \pm 0,65 a	6,13 \pm 0,74 b	4,13 \pm 0,52 a

*Medias con letras iguales en la misma columna no tienen diferencia significativa entre sí (Test: Kruskal Wallis, $\alpha \leq 0,05$).

Los cultivos transgénicos que expresan las proteínas insecticidas Cry son una herramienta importante para el control de plagas que, además de ocasionar la muerte de las especies susceptibles, pueden ocasionar efectos subletales a través de la exposición directa o indirecta a la toxina Bt (Snow *et al.*, 2005). Estos efectos pueden estar relacionados a alteraciones en el normal desarrollo del ciclo de vida, dinámica poblacional, etapa reproductiva, comportamiento de alimentación o longevidad (Lee, 2000; Desneux *et al.*, 2007; Vinken, 2013; Guedes *et al.*, 2017). Si bien *S. cosmioides* y *S. eridania* presentan tolerancia a la proteína insecticida Cry1Ac (Rahman *et al.*, 2012; Pardo-López *et al.*, 2013; Bernardi *et al.*, 2014), en esta tesis se comprobó que la alimentación con hojas de soja Bt produjo efectos subletales en ambas especies. En *S. eridania* ocurrió una alteración en los estadios larval, adulto y ciclo total, disminuyendo considerablemente la duración de estos períodos y acelerándose el ciclo de desarrollo. Mientras que en *S. cosmioides* se observó una disminución considerable del período pupal y del área foliar consumida. En este sentido, varios autores coinciden en que, cuando los insectos están expuestos a un factor de estrés, como podría ser la exposición a la proteína Cry1Ac, no necesariamente se pueden generar consecuencias adversas, sino que podría ocurrir algún efecto para asegurar la aptitud (*fitness*) de la población expuesta (Guedes & Cutler, 2014; Cutler & Rix, 2015; Guedes *et al.*, 2017; Müller, 2018; Campos *et al.*, 2019). Este efecto pareciera haber ocasionado la soja Bt en *S. eridania*, que manifestó un desarrollo más rápido cuando se alimentó de hojas de soja GM con resistencia a insectos.

4. Capítulo 3

Impacto de la soja Bt sobre la población de depredadores y parasitoides naturales de larvas de lepidópteros plaga

4.1 INTRODUCCIÓN

El uso de cultivos genéticamente modificados (GM) con protección a insectos mediante la expresión de toxinas Bt es una herramienta fundamental para el manejo de plagas de cultivos como maíz, soja y algodón. Si bien estos cultivos son selectivos y tienen un rango estrecho de especies objetivo, en la comunidad científica se ha planteado gran preocupación sobre los riesgos potenciales que podrían ocasionar sobre artrópodos no blancos (ANB), entre ellos los depredadores y parasitoides (Tabashnik & Carrière, 2017). La depredación puede definirse como el consumo de un organismo vivo por otro organismo y, en un sentido más estricto, una interacción en la cual un animal consume a otro animal. Los depredadores son animales que matan y consumen su presa, en parte o totalmente, y requieren muchas presas para completar su desarrollo (Molinari, 2005; Price *et al.*, 2011). Los artrópodos depredadores constituyen uno de los grupos más importantes de enemigos naturales de plagas agrícolas (Hagen *et al.*, 1999), y pertenecen principalmente a las clases Insecta y Arachnida. Al necesitar más de una presa para completar su desarrollo, la mayor parte de las especies depredadoras requieren de dietas diversas que les proporcionen todos los nutrientes necesarios, por lo que son generalistas. Los insectos depredadores más frecuentes de encontrar en el cultivo de soja pertenecen a los órdenes Coleoptera, Hemiptera, Neuroptera, mientras que dentro de las arañas (Clase: Arachnida) el orden Araneae es el predominante.

Los coccinélidos *Eriopis connexa* (Germar), *Hippodamia convergens* (Guerin), *Coleomegilla quadrifasciata* var. *octodecimpustulata* (Mulsant) y *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae) se caracterizan por consumir variedad de presas, principalmente áfidos, aunque se los cita también como reguladores poblacionales de cochinillas, de larvas de lepidópteros, coleópteros, himenópteros, dípteros y tisanópteros (Molinari, 2005; Curis, 2014). Otros coleópteros depredadores son *Calosoma argentinensis* (Csiki), *Galerita collaris* (Dejean) y *Pterostichus* spp (Familia: Carabidae); son muy activos y voraces, llegando a consumir gran cantidad de orugas y de pupas (Molinari, 2005; Cividanes, 2021).

Por otro lado, entre los hemípteros, los géneros *Nabis*, *Geocoris* y *Orius* incluyen a chinches pequeñas que se alimentan de huevos y larvas de estadios iniciales de orugas

defoliadoras, trips, ácaros, mosca blanca y cochinillas. También hay chinches predadoras de mayor tamaño, pertenecientes a la familia Reduviidae y Pentatomidae, distinguiéndose dentro de ésta última las del género *Podisus* (Molinari, 2005).

Otro predador común en el cultivo de soja es *Chrysoperla externa* Hagen (Neuroptera: Chrysopidae), presente tanto en cultivos como en áreas no cultivadas; consumen preferentemente pulgones, pero también otros artrópodos de cuerpo blando como larvas de lepidópteros, cochinillas, mosca blanca y trips, mientras que los adultos se alimentan del polen y néctar de las plantas (Molinari, 2005; Meissle *et al.*, 2014).

Las arañas constituyen un grupo entomófago de gran potencial en el control biológico ya que están presentes durante todo el ciclo del cultivo y tienen un hábito alimenticio variado: son carnívoras obligadas y se alimentan de estados inmaduros y adultos de insectos herbívoros, parasitoides y depredadores, arañas de menor tamaño y todo tipo de artrópodos. Las familias más comunes de encontrar en cultivos de soja en Argentina son Salticidae, Araneidae, Lycosidae y Linyphiidae (Liljeström *et al.*, 2002; Argañarás, 2009; Almada *et al.*, 2016). Generalmente, son de tamaño pequeño a mediano, con distintos hábitos de captura; algunas son cazadoras y persiguen a la presa, mientras que otras tejen telas en los entresurcos para la captura de la presa (Molinari, 2005).

Los parasitoides juegan un papel destacado en el equilibrio de los ecosistemas terrestres por su capacidad para regular poblaciones de insectos fitófagos (La Salle & Gauld, 1993). A diferencia de los depredadores, tienen una alta especificidad con el organismo hospedero (Molinari, 2005). Su desarrollo inicial comienza con la eclosión de los huevos colocados sobre o dentro del huésped, transcurriendo los estadios larvales a expensas suya. Cuando el parasitoide llega al final de su desarrollo larvario, da muerte a su huésped, se transforma en pupa dentro o fuera del hospedero, y luego de la emergencia del adulto, se reinicia el ciclo (kainobiontes). Sin embargo, algunas especies de parasitoides, anestesian o matan al huésped, y viven y completan su ciclo a expensas de ese huésped (idiobiontes). En su vida adulta, viven libremente y se alimentan de néctar, de residuos vegetales, de fluidos del cuerpo del hospedero herido por la punción del ovipositor, de las heces de la presa rica en azúcares (*honeydew*), e incluso pueden ser depredadores (Badii & Abreu, 2006; Igarzábal *et al.*, 2014). Los parasitoides pueden clasificarse, de acuerdo al estado de desarrollo del hospedante al

momento de oviponer, en parasitoides de huevos, de larvas, de pupas o de adultos (Ávalos *et al.*, 2004).

Los órdenes Hymenoptera (avispa) y Diptera (moscas) reúnen la mayor cantidad de especies de parasitoides, tanto de lepidópteros como de chinchas, siendo las avispa el grupo más numeroso de parasitoides de plagas. Las hembras poseen un aparato ovipositor alargado que les permite encastrar los huevos en el huésped, atacando preferentemente huevos y larvas pequeñas de lepidópteros (Molinari, 2005). El orden Hymenoptera cuenta con la mayor biodiversidad y abundancia de especies parasitoides, siendo la familia Ichneumonidae la más diversa del planeta. Son avispa parasitoides, y durante su desarrollo larvario se alimentan de otros artrópodos y los matan en el proceso. Durante la oviposición, la hembra inyecta sobre el cuerpo del hospedero secreciones venenosas que ocasionan parálisis temporal, interrupción del desarrollo, detención de la muda e incluso pueden ocasionar la muerte del hospedero (Ruíz-Cancino *et al.*, 2014). Por otra parte, la familia Braconidae comprende numerosas especies benéficas de biología muy diversa, siendo después de Ichneumonidae, una de las familias de mayor riqueza taxonómica del orden Hymenoptera (Coronado Blanco & Zaldívar-Riverón, 2014). Los adultos son relativamente pequeños. Pueden atacar todos los estados de huéspedes, desde huevos hasta adultos (en el caso de especies que atacan huevos, las avispa adultas emergen de la larva o prepupa del huésped). Los parasitoides de la familia Encyrtidae atacan principalmente a Hemiptera, aunque también son parasitoides primarios o hiperparasitoides de una gran variedad de artrópodos, entre ellos Lepidoptera, y de Arachnida (Fernández & Sharkey, 2006). Los parasitoides *Cotesia* spp., *Rhogas* spp., *Chelonus* spp. (Familia: Braconidae), *Campoletis grioti*, *Casitaria plusiae* (Familia: Ichneumonidae), *Brachymeria* spp. (Familia: Chalcididae), y *Copidosoma floridanum* Ashmead (Familia: Encyrtidae) se registraron parasitando a larvas de *Rachiplusia nu*, *Colias lesbia*, *Anticarsia gemmatalis*, *Spodoptera frugiperda* y *S. cosmioides* en nuestro país (Luna & Sánchez, 1999; Molinari, 2005; Valverde & Virla., 2007; Valverde *et al.*, 2012; Igarzábal *et al.*, 2014).

Por otro lado, las moscas parasitan al huésped cuando está en estado avanzado de su desarrollo larval; las larvas de los taquínidos pasan por tres estadios larvales, que ocurren dentro del huésped y son verdaderos parásitos, consumiendo los cuerpos grasos sin producir daños serios a su hospedante. Sólo en el último estadio larval, las larvas de las moscas

parasitoides destruyen a su huésped (Vega, 2003; Stireman *et al.*, 2006). Las especies de moscas que parasitan larvas de lepidópteros y ninfas y adultos de chinches pertenecen en su mayoría a la familia Tachinidae. Los adultos son moscas que presentan colores oscuros, se pueden alimentar de secreciones azucaradas de pulgones y cochinillas, néctar de flores y jugos de vegetales. La gran mayoría de los huéspedes de los taquínidos son orugas de Lepidópteros (Stireman *et al.*, 2006). En Argentina, se ha registrado a *Archytas incertus* (Macquart), *Voria ayerzai* (Blanchard) y *Lespesia rufomaculata* (Blanchard) como parásitos de *R. nu*, *C. lesbia*, *S. frugiperda* y *Heliothis* spp. (Molinari, 2005).

Los cambios poblacionales de los enemigos naturales, en condiciones de campo, dependen de la presencia u ocurrencia de la presa y/o huésped, de las condiciones ambientales y de las prácticas de manejo empleadas por el productor para controlar las plagas, entre las que se incluyen los cultivos que expresan toxinas insecticidas (Lundgren *et al.*, 2009). Si bien los cultivos GM con resistencia a insectos presentan selectividad hacia los artrópodos no blanco (ANB), entre los que se encuentran los depredadores y parasitoides, puede esperarse un efecto sobre éstos debido a la constante exposición a la toxina Bt (al alimentarse de polen o partes de la planta Bt, o ingerir indirectamente la toxina a través de sus presas) (Romeis *et al.*, 2019). Según la bibliografía disponible, los cultivos transgénicos son altamente compatibles con los organismos controladores biológicos, e incluso, se ha registrado mayor abundancia de enemigos naturales en condiciones de campo debido al menor uso de insecticidas para el control de lepidópteros en los cultivos Bt (Naranjo, 2009). Y, aunque es esperable que en los cultivos Bt haya menor disponibilidad de presas (Marvier *et al.*, 2007; Naranjo, 2009; Naranjo, 2021b), la existencia de organismos plaga no objetivo de la tecnología aseguraría cantidad suficiente de alimento para los enemigos naturales, tal cual fue determinado por Justiniano *et al.* (2014) en el cultivo de soja, al observar mayor cantidad de coccinélidos, crisópidos y arañas predadoras en el cultivar Bt con respecto al No-Bt. Sin embargo, puede no ocurrir lo mismo con los parasitoides, ya que su población podría disminuir debido a la falta del huésped específico que es controlado por la tecnología Bt, como fue observado por Sharma *et al.* (2007) en algodón Bt y por Naranjo (2009) en maíz Bt.

El objetivo de este capítulo fue evaluar el impacto de la soja Bt sobre las poblaciones de depredadores y parasitoides asociados al cultivo en la zona centro de la Provincia de Santa Fe.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Fluctuación poblacional a campo de depredadores y parasitismo en cultivo de soja Bt

4.2.1.1 Cultivares y ubicación de lotes

Los lotes (ubicación) y cultivares de soja convencional y Bt (variedades y manejo fitosanitario) sobre los cuales se realizó el monitoreo semanal de depredadores y parasitismo, durante los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, son los mismos que se describieron en la sección 2.2.2.1 de esta tesis (capítulo 2).

4.2.1.2 Muestreo de enemigos naturales aéreos

Para el muestreo de enemigos naturales aéreos (depredadores y parasitoides) se utilizó el paño vertical (Drees & Rice, 1985; Gamundi, 1995). Las plantas de soja se golpearon con fuerza sobre la lámina vertical (desde el extremo superior de las plantas hacia abajo) (Fig. 4.1.a.). Primero se contabilizaron y registraron los insectos que pueden volar (depredadores adultos) y luego los estadios juveniles (Fig. 4.1.b.). En cada fecha de muestreo, se realizaron 7 muestreos por cultivar y las larvas de lepidópteros se recolectaron y llevaron a cámara de cría, donde se mantuvieron en condiciones controladas de temperatura ($24 \pm 2^\circ\text{C}$), HR (60%) y fotoperiodo (14:10 h de luz:oscuridad). Se alimentaron con dieta artificial que incluía germen de trigo, sémola y levadura nutricional entre sus ingredientes (adaptada de Poitout & Bues, 1974), hasta la emergencia de las mariposas o de los adultos del parasitoide (Fig. 4.1.c.), los cuales fueron conservados en frascos con alcohol 70% para su posterior determinación taxonómica. Debido a que los muestreos a campo fueron realizados en ciclos agrícolas previos a la identificación de *S. eridania* en la zona central de la provincia de Santa Fe (Lutz et al., 2019), se incluyen dentro del complejo *Spodoptera* a *S. cosmioides* y *S. eridania*.

El parasitismo aparente (%) total durante los tres ciclos agrícolas evaluados se determinó mediante la siguiente fórmula (Marston, 1980):

$$P = Pe / (We + Pe) * 100$$

Donde:

P= Porcentaje de parasitismo

Pe= número de parasitoides emergidos

We= número de larvas sanas



Figura 4.1 Uso del paño vertical para muestreo de enemigos naturales aéreos (a), detalle de los depredadores *Geocoris* sp. (adulto), *Crisoperla* sp. (ninfa) y *Eriopis* sp. (larva) (de arriba abajo) (b) y parasitoides hospederos de lepidópteros plaga, *Campoletis* sp. y *Copidosoma floridanum* (de izquierda a derecha) (c).

4.2.1.3 Muestreo de enemigos naturales terrestres

Para muestrear enemigos naturales de hábitos terrestres o epígeos se utilizaron trampas de caída tipo “*pitfall*” (Duelli *et al.*, 1999), las cuales consisten en un recipiente de plástico de 11,5 cm de alto, 8,9 cm de diámetro inferior y 11,9 cm de diámetro superior enterrado en el suelo con la parte superior a ras de la superficie, de modo que, los artrópodos caen en el recipiente contenedor (Fig. 4.2.a.). Cada recipiente fue relleno con una solución de ácido

acético (vinagre) al 6% y detergente como tensioactivo, con el fin de facilitar la conservación de los artrópodos hasta su recolección y evitar el escape (Fig. 4.2.b.). Los artrópodos recolectados de cada trampa (adultos y estados inmaduros) se colocaron en frascos debidamente rotulados, y se trasladaron al laboratorio de Sanidad Vegetal (FCA) donde se conservaron en recipientes con alcohol al 70 % hasta su posterior identificación. Semanalmente se realizó el recambio del contenido de las trampas *pitfall* (Fig. 4.2.c.).

Durante los 3 años evaluados, los lotes se muestrearon semanalmente durante todo el ciclo del cultivo. Se dispusieron 7 trampas por cada cultivar de soja (Bt y No-Bt), distribuidos al azar en el lote, según las recomendaciones de técnicas para el manejo integrado de plagas del cultivo de soja (Hoffmann-Campo *et al.*, 2000; Gamundi & Sosa, 2007; Massaro, 2010).

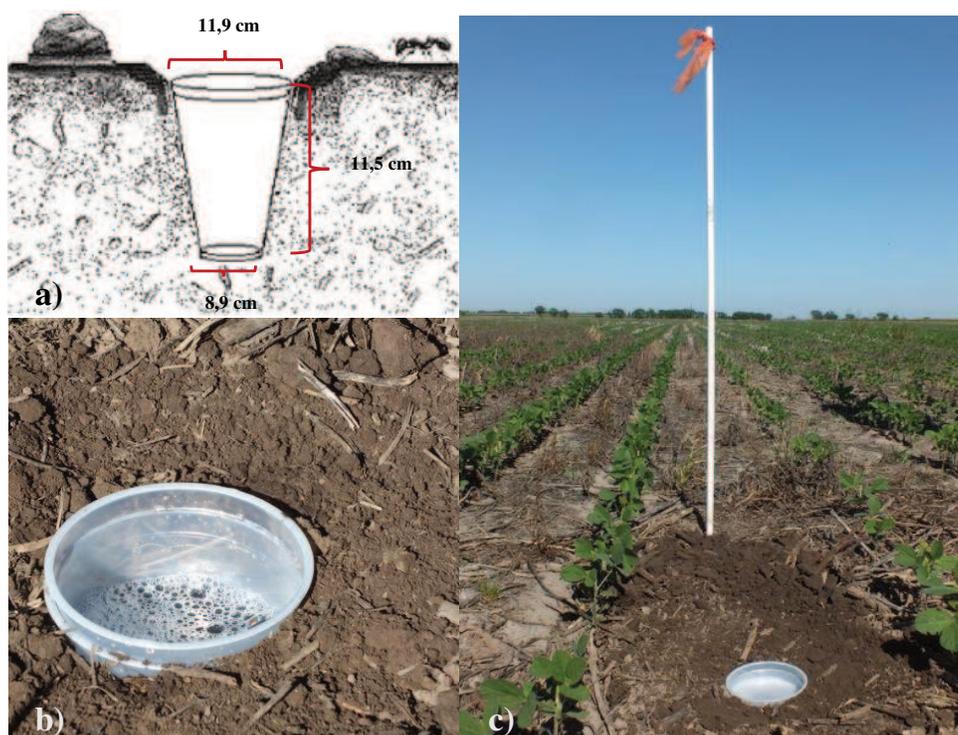


Figura 4.2 Muestreo de enemigos naturales terrestres con trampas de caída tipo “*pitfall*”. Detalles de las medidas de la trampa (a), contenido de la trampa para conservación de artrópodos (b), trampa de caída colocada en cultivo de soja (c).

La determinación taxonómica de depredadores se realizó con cuadernillos de identificación entomológica (Molina, 2008; Navarro *et al.*, 2009). Las muestras de los

microhimenópteros parasitoides se enviaron al Dr. Juan José Martínez (UNLPam-CONICET), mientras que las muestras de los dípteros parasitoides a la Dra. María Cecilia Gramajo (Fundación Miguel Lillo) para su identificación, la cual fue realizada en base a Whitfield *et al.* (1997), Wood & Zumbado (2010), Sandonato *et al.* (2010) y Shimbori & Martínez (2016).

4.2.2 Análisis estadístico

Para determinar la homogeneidad de las proporciones de poblaciones de depredadores totales en soja Bt y No-Bt se utilizó el test de Chi-Cuadrado ($\alpha= 0,05$); además, se realizaron los intervalos de confianza para el promedio de cada especie de depredador registrado durante las evaluaciones en cada cultivar. La dinámica poblacional de depredadores aéreos y epígeos se analizó mediante la prueba de Wilcoxon (Mann-Whitney) ($\alpha= 0,05$). Los datos de parasitismo aparente fueron sometidos a la prueba de Shapiro Wilks para verificar normalidad, y como no se ajustaron a una distribución normal, se realizó un análisis no paramétrico con el test de Kruskal Wallis ($\alpha= 0,05$). Se utilizó el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014).

4.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.3.1. Dinámica poblacional de depredadores

Las proporciones de poblaciones de depredadores en soja Bt y No-Bt no se diferenciaron en los tres ciclos agrícolas evaluados ($p=0,1803$; $p=0,2780$ y $p=0,7739$ para los ciclos 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente). En el análisis del intervalo de confianza de cada especie de depredador no se registraron diferencias significativas para soja Bt y No-Bt en los tres años evaluados (Tabla 4.1).

Tabla 4.1 Promedio poblacional (Media \pm EE) de cada especie de depredador (aéreos y epígeos) registrados en Soja Bt y No-Bt durante tres ciclos agrícolas.

CICLO AGRÍCOLA	2014/2015		2015/2016		2016/2017	
	Bt	No-Bt	Bt	No-Bt	Bt	No-Bt
<i>Lycosa sp.</i>	2,5 \pm 0,52 a	2,86 \pm 0,63 a	1,83 \pm 0,63 a	2 \pm 0,41 a	1,6 \pm 0,5 a	2,33 \pm 1,21 a
Arañas s/d total	4,71 \pm 0,66 a	6,5 \pm 1,43 a	7 \pm 1,53 a	5,42 \pm 1,08 a	7 \pm 1,59 a	3,44 \pm 0,71 a
<i>Eriopis connexa</i>	0,21 \pm 0,15 a	0,14 \pm 0,14 a	0 \pm 0 a	0,25 \pm 0,13 a	0,2 \pm 0,13 a	0,22 \pm 0,22 a
<i>Nabis sp.</i>	1,86 \pm 0,95 a	0,86 \pm 0,31 a	1,5 \pm 0,85 a	2,42 \pm 0,97 a	2,8 \pm 1,58 a	1,67 \pm 1,31 a
<i>Geocoris sp.</i>	3,14 \pm 0,51 a	3,5 \pm 0,72 a	3,75 \pm 1,18 a	1,67 \pm 0,64 a	2,4 \pm 0,76 a	1,44 \pm 0,67 a
<i>Orius sp.</i>	0,14 \pm 0,1 a	0,07 \pm 0,07 a	0,08 \pm 0,08 a	0,25 \pm 0,25 a	0,2 \pm 0,13 a	0,22 \pm 0,15 a
<i>Chrysoperla sp.</i>	0,71 \pm 0,32 a	0,93 \pm 0,35 a	0,92 \pm 0,36 a	0,33 \pm 0,26 a	0,4 \pm 0,22 a	0,78 \pm 0,43 a
<i>Podisus sp.</i>	0 \pm 0 a	0,29 \pm 0,16 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a
<i>Cycloneda sanguinea</i>	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	0,83 \pm 0,75 a	0,67 \pm 0,4 a	0,2 \pm 0,2 a	0,22 \pm 0,15 a
<i>Labidura riparia</i>	0,86 \pm 0,21 a	0,5 \pm 0,17 a	0,17 \pm 0,11 a	0,33 \pm 0,14 a	0 \pm 0 a	0,44 \pm 0,34 a
Myriápodos	5,43 \pm 2,24 a	4,43 \pm 0,69 a	2,67 \pm 0,4 a	3,33 \pm 0,63 a	0,5 \pm 0,27 a	2,67 \pm 1,07 a
<i>Galerita collaris</i>	1,57 \pm 0,68 a	0,86 \pm 0,25 a	0,92 \pm 0,29 a	0,67 \pm 0,14 a	0 \pm 0 a	0,33 \pm 0,17 a
<i>Photinus sp.</i>	0,07 \pm 0,07 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	2,7 \pm 1,87 a	0 \pm 0 a

*Medias con letras iguales en la misma fila de cada ciclo agrícola no tienen diferencias significativas entre sí ($\alpha \leq 0,05$).

Los depredadores registrados durante los tres ciclos agrícolas evaluados pertenecieron a los órdenes Hemiptera, Coleoptera, Dermaptera (todos pertenecientes a la clase Insecta), arañas (Clase Arachnida) y Myriapodos (Clase Chilopoda).

Para realizar un análisis objetivo de la fluctuación poblacional de los depredadores, se dividió esta categoría en depredadores aéreos (registrados con el paño vertical) y depredadores epígeos (capturados con trampas tipo *pitfall*).

La fluctuación poblacional de los depredadores aéreos manifiesta un comportamiento similar para ambos cultivares durante el ciclo agrícola 2014/2015, observándose una disminución del promedio poblacional de depredadores aéreos después de la aplicación de bifentrin + imidacloprid, efecto esperable ya que esta mezcla está clasificada como nociva (clase 4) para los enemigos naturales según la escala de la IOBC (Barroso *et al.*, 2023).

Hacia el final del ciclo del cultivo, el número de predadores aéreos es significativamente mayor en el cultivar No-Bt ($W= 37$ y $p=0,0251$; $W= 36,5$ y $p=0,0262$ en los estados fenológicos R_5 y R_7 , respectivamente) (Fig. 4.3.a.). *Geocoris* sp., *Chrysoperla* sp. y arañas fueron los depredadores aéreos más frecuentes, debido a la mayor cantidad de presas durante este período (principalmente larvas de *A. gemmatalis* durante el estado reproductivo del cultivo) (Tabla 1 del Anexo).

Respecto a los depredadores terrestres o epígeos, el cultivar Bt presentó, de forma significativa, mayor promedio poblacional durante el período vegetativo del cultivo ($W= 72$ y $p=0,105$) (Fig. 4.3.b.), siendo los miriápodos y *G. collaris* el grupo y especie más numerosos, respectivamente (Tabla 1 del Anexo). Durante el estado reproductivo del cultivo, el cultivar No-Bt registró mayor promedio de depredadores epígeos, respecto del cultivar Bt ($W= 31,5$ y $p=0,047$). Después de la aplicación de bifentrin + imidacloprid, insecticidas no selectivos de la fauna benéfica, el promedio de depredadores de suelo disminuyó en ambos cultivares, sin registrarse diferencias significativas.

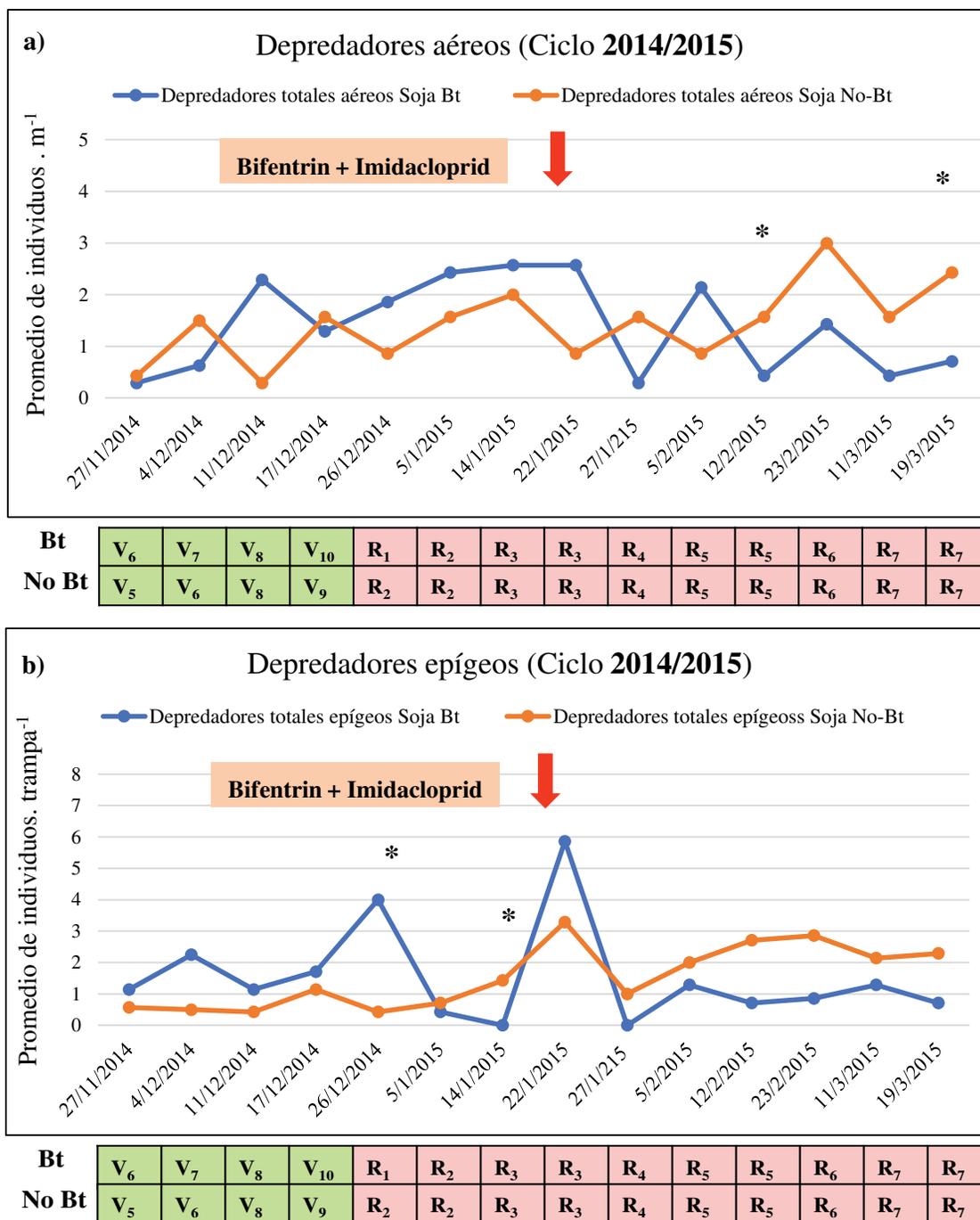


Figura 4.3 Fluctuación poblacional de depredadores aéreos (a) y epigeos (b) en cultivos de soja Bt y No-Bt durante el ciclo agrícola 2014/2015. * indica diferencias significativas en el número de depredadores entre cultivares por fecha de muestreo (Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$).

La fluctuación poblacional de depredadores aéreos manifiesta un comportamiento similar para ambos cultivares durante el ciclo agrícolas 2015/2016 (Fig. 4.4.a.), con diferencias significativas en una sola fecha de muestreo durante el estado vegetativo temprano del cultivar Bt ($W= 35,5$ y $p=0,0396$). En esta fecha, las arañas, coccinélidos y chinches predatoras fueron los representantes más frecuentes en el cultivar No-Bt (Tabla 1 del Anexo).

Además, después de la aplicación de tiametoxam + lambdacialotrina en ambos cultivares, se observa una disminución temporal de la densidad poblacional de depredadores aéreos, para luego ascender nuevamente, aunque sin diferencias significativas entre los cultivares. Esta mezcla insecticida fue clasificada como moderadamente tóxica (clase 3) según la escala de efectos de insecticidas sobre enemigos naturales propuesta por la Organización Internacional para el Control Biológico e Integrado (IOBC) (Pasini *et al.*, 2021). Además, varios trabajos confirmaron elevadas tasas de mortalidad y reducciones de las poblaciones de depredadores hasta 24 días después de la aplicación de esta mezcla insecticida (Roubos *et al.*, 2014; Gaber *et al.*, 2015; Pasini *et al.*, 2021).

Los depredadores epígeos siguieron un patrón de fluctuación poblacional similar en ambos cultivares durante el ciclo agrícola 2015/2016, sin diferencias significativas en las fechas de muestreo evaluadas (Fig. 4.4.b.).

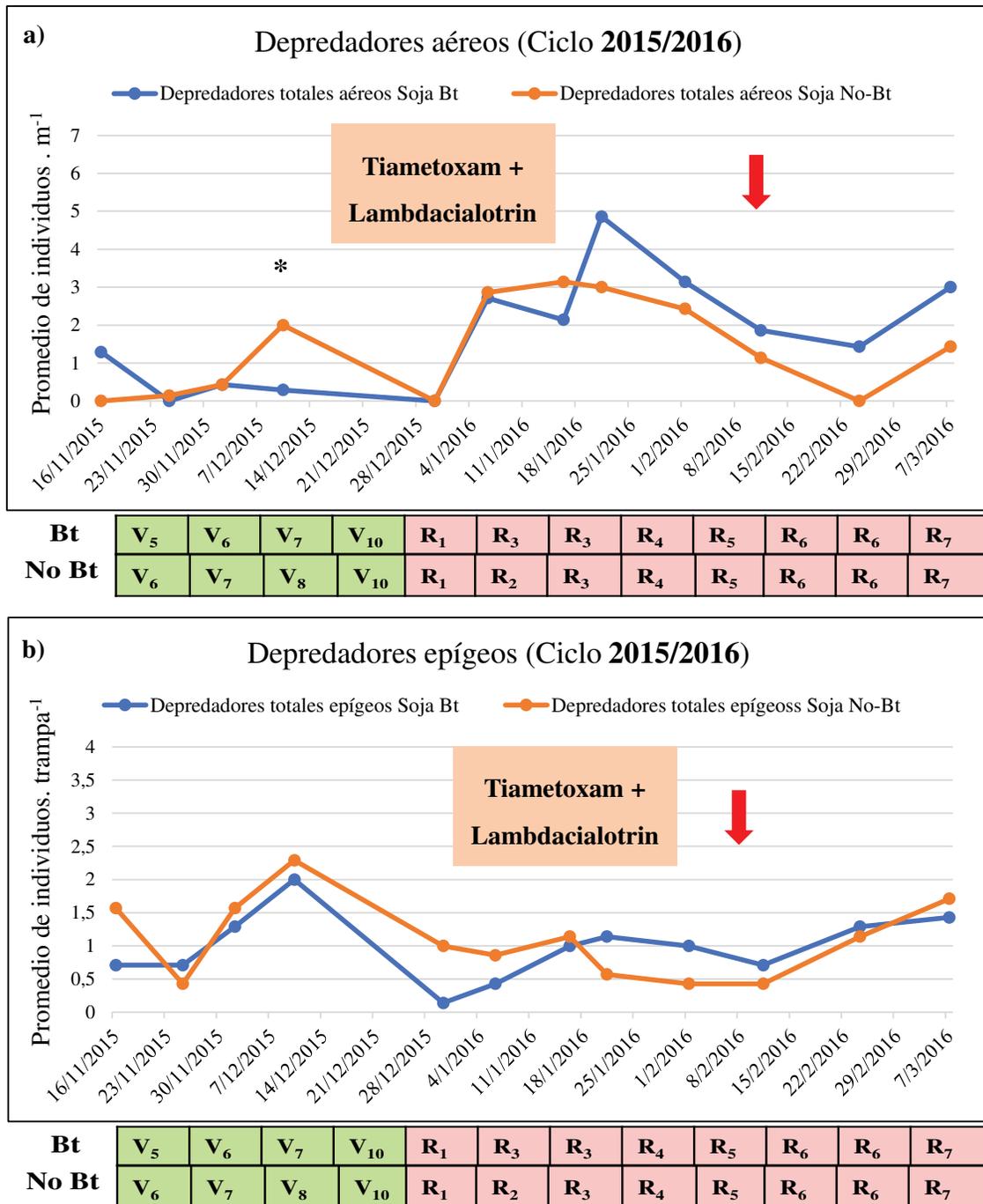
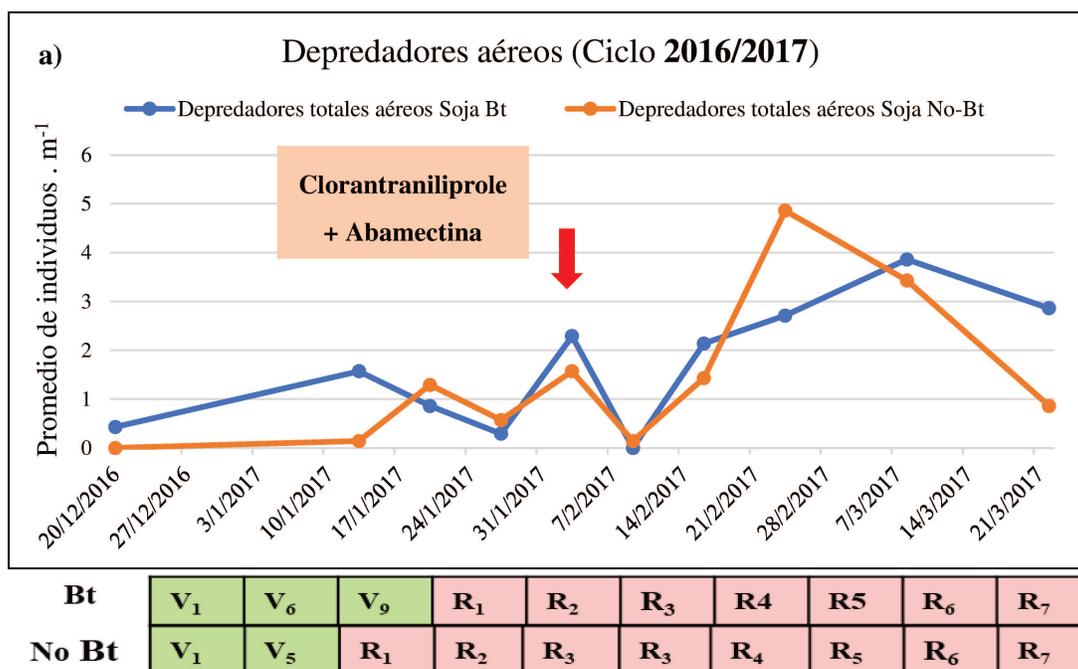


Figura 4.4 Fluctuación poblacional de depredadores aéreos (a) y epígeos (b) en cultivos de soja Bt y No-Bt durante el ciclo agrícola 2015/2016. * indica diferencias significativas en el número de depredadores entre cultivares por fecha de muestreo (Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$).

Durante el último ciclo agrícola evaluado (2016/2017), no se registraron diferencias significativas en la fluctuación poblacional de depredadores aéreos entre ambos cultivares (Fig. 4.5.a.). Después de la aplicación de la mezcla de insecticidas en el cultivar No-Bt (clorantraniliprole + abamectina), el promedio de depredadores aéreos disminuyó, al igual que en el cultivar Bt que no fue tratado con insecticidas en este ciclo agrícola. La mezcla insecticida que se aplicó en la soja No-Bt fue clasificada como levemente dañina (clase 1) para los enemigos naturales según la escala de la IOBC (Kaya & Kececi, 2021), reflejándose esto en la rápida recuperación de los niveles poblacionales de depredadores de ese año (Fig. 4.5.a.).

Para los depredadores epigeos, no se registraron diferencias significativas en la fluctuación poblacional, excepto en una fecha de muestreo al final del ciclo del cultivo No-Bt (W0 34 y $p=0,0181$) (Fig. 4.5.b.). En esta fecha de muestreo (8/3/2017), se observa mayor número de miriápodos, *Labidura riparia* y *G. collaris* en el cultivar No-Bt, con respecto al Bt (Tabla 1 del Anexo).



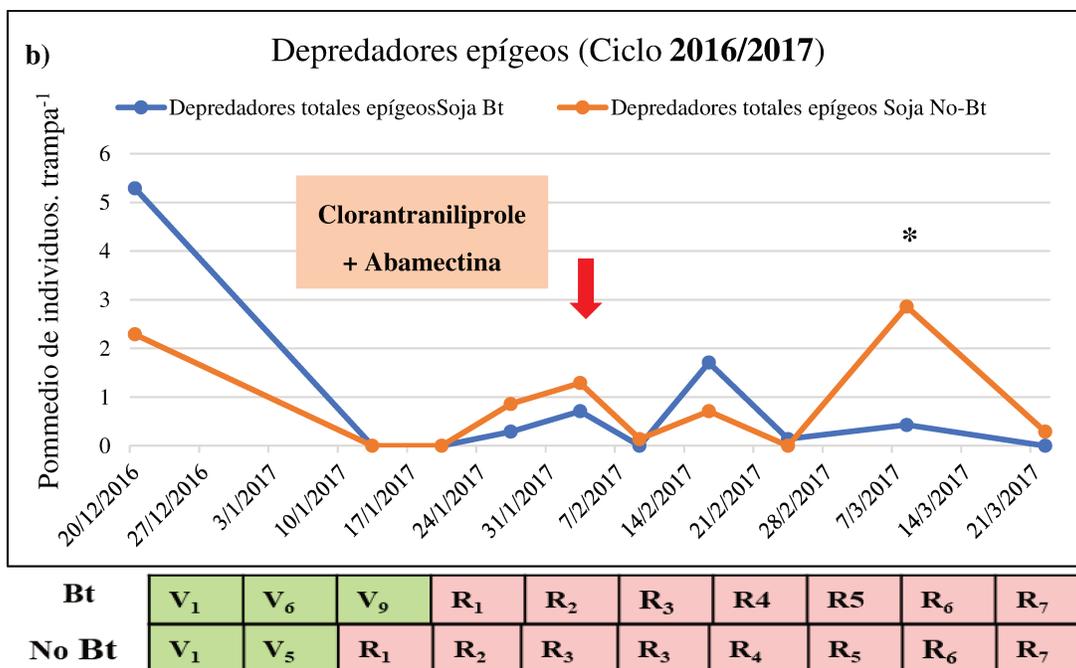


Figura 4.5 Fluctuación poblacional de depredadores aéreos (a) y epigeos (b) en cultivos de soja Bt y No-Bt durante el ciclo agrícola 2016/2017. * indica diferencias significativas en el número de depredadores entre cultivares por fecha de muestreo (Prueba de Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$).

Geocoris sp. (Familia: Geocoridae) y *Nabis* sp. (Familia: Nabidae) fueron los hemípteros depredadores que mayor densidad poblacional presentaron en ambos cultivares durante los tres ciclos agrícolas evaluados. Para ambas especies, después de las aplicaciones de insecticidas, la densidad poblacional disminuyó. Sin embargo, y debido a la disponibilidad de presas (larvas de lepidópteros, ver capítulos 2 y 3 de esta tesis), estos valores se incrementaron posteriormente (Tabla 1 del Anexo). La respuesta numérica (incremento de depredadores) en función de la abundancia respectiva de sus presas, también ha sido reportada en otros trabajos (Madeira *et al.*, 2022; Pons *et al.*, 2005). Por otro lado, en el cultivar Bt que no recibió aplicaciones de insecticidas (ciclo 2016/2017), las poblaciones de *Geocoris* sp. y *Nabis* sp. se mantuvieron en valores altos durante todo el ciclo del cultivo, comparado con los niveles registrados en ambos cultivares durante los ciclos 2014/2015 y 2015/2016, y en el cultivar No-Bt durante 2016/2017 que recibieron aplicaciones (Tabla 1 del Anexo).

Con respecto a los demás hemípteros depredadores, *Orius* sp. (Familia: Anthocoridae) y *Podisus* sp. (Familia Pentatomidae), tuvieron una ocurrencia esporádica, tanto en la soja Bt como en la soja convencional durante las tres campañas agrícolas evaluadas (Tabla 1 del Anexo).

Dentro de los coleópteros, *G. collaris*, depredador epigeo muy activo en estado larval y adulto, estuvo presente durante los ciclos agrícolas 2014/2015 y 2015/2016, con mayor densidad poblacional en el cultivar de soja Bt (Tabla 1 del Anexo). Mientras que *Photinus* sp. (Familia: Lampyridae), predador en estado juvenil y adulto de babosas, lombrices y caracoles (Lloyd, 2005; Lewis *et al.*, 2020), sólo se registró en el último año evaluado (2016/2017). Los adultos del género *Photinus* son más activos durante las noches húmedas de épocas lluviosas (Viviani, 2001), y en este ciclo agrícola, los lotes de soja Bt y No-Bt estuvieron alrededor de 20 días sobresaturados debido a abundantes precipitaciones ocurridas de manera puntual sobre el área rural donde se encontraba el lote de estudio. De este modo, las condiciones climáticas particulares de este ciclo agrícola explicarían la presencia del género *Photinus* en los lotes de soja debido a la mayor oferta de presas, y también la ausencia de *G. collaris*, predador de hábito terrestre exclusivo (Tabla 1 del Anexo).

Cycloneda sanguinea L. (Familia: Coccinellidae) y *Eriopis connexa* Germar (Familia: Coccinellidae), carnívoros muy voraces tanto en estado larval como adulto, fueron los coleópteros depredadores de hábitat aéreo que se registraron durante los tres ciclos agrícolas, aunque en menor densidad poblacional (Tabla 1 del Anexo). El grupo de los coccinélidos incluye a varias especies predatoras, preferentemente de hemípteros del suborden Sternorrhyncha (áfidos, mosca blanca, cochinillas, psílidos, entre otros) (Hodek & Honěk, 2009). Y, aunque en el cultivo de soja es poco habitual la presencia de estas especies plaga, los coccinélidos podrían alimentarse de huevos de lepidópteros y chinches, ácaros, trips y, de forma eventual, de otros insectos pequeños de cuerpo blando como larvas de lepidópteros o incluso hormigas. Además, también disponen de fuentes alternativas de alimentación como polen, savia y néctar (Lundgren, 2009).

Chrysoperla sp. (Familia: Crysopidae), es un género de depredadores generalistas de amplia distribución cuyo estado larval y adulto se caracteriza por su alta voracidad, tasa reproductiva, movilidad y capacidad de búsqueda. Tiene gran importancia en los sistemas

agrícolas ya que se alimenta de huevos, larvas neonatas, ácaros, pulgones, trips y otros artrópodos pequeños durante el estado juvenil y adulto (Carvalho & Sousa, 2002). En los ciclos agrícolas 2014/2015 y 2015/2016, la dinámica poblacional fue similar en ambos cultivares (Bt y No-Bt), con un descenso de número de individuos luego de la aplicación de insecticidas (Tabla 1 del Anexo). En el ciclo agrícola 2016/2017, *C. externa* estuvo presente en el cultivar Bt durante todo el ciclo del cultivo; sin embargo, en el cultivar No-Bt los niveles poblacionales disminuyeron después de la aplicación de insecticidas (Tabla 1 del Anexo). Según investigaciones realizadas por Medina *et al.* (2003), las crisopas presentan cierto grado de tolerancia a algunos insecticidas, especialmente durante las etapas de larva y pupa. Sin embargo, exposiciones de *Chrysoperla* sp. a insecticidas neonicotinoides y piretroides, principios activos aplicados en los cultivares de soja evaluados, determinaron elevada tasa de mortalidad en los individuos expuestos (Ail-Catzim *et al.*, 2015; Maia *et al.*, 2016).

El resto de los depredadores registrados durante los tres ciclos agrícolas en ambos cultivares de soja fueron *Labidura riparia* Pallas (Clase: Insecta; Orden: Dermaptera; Familia Labiduridae) y los quilópodos (Clase: Chilopoda), ambos de hábitos terrestre, y las arañas (Clase: Arachnida), de hábitos aéreos y terrestres. *Labidura riparia*, también conocida como “tijereta”, es cosmopolita, de hábito nocturno y depredador voraz, tanto en los estadios juveniles como en el adulto, insectos que viven en el suelo y en la superficie, incluyendo huevos, larvas y pulgones, llegando a consumir hasta casi 3 larvas de lepidópteros al día (Tian *et al.*, 2021). La dinámica poblacional de esta especie fue similar para ambos cultivares de soja (Bt y No-Bt) durante los 3 ciclos agrícolas evaluados. Sin embargo, durante el ciclo 2016/2017 no se registraron individuos desde mediados de enero hasta finales de marzo debido a las precipitaciones en exceso que anegaron los lotes (Mishra & Dash, 1980) (Tabla 1 del Anexo).

Por otro lado, los quilópodos, denominados vulgarmente “ciempiés”, cumplen una función importante en la comunidad biótica del suelo ya que se comportan como depredadores generalistas. Tienen garras venenosas que les permite atrapar y envenenar a sus presas, para luego succionarles su contenido predigerido (Bonato *et al.*, 2021). Durante los tres ciclos agrícolas relevados, los quilópodos fueron uno de los grupos de depredadores que presentó mayor abundancia total (Ver Capítulo 4 de esta tesis). La dinámica poblacional a

través de las fechas muestreadas durante el ciclo del cultivo de soja fue similar en cultivo Bt y No-Bt, excepto en el ciclo 2014/2015 donde se observó un pico poblacional promedio de 4,43 individuos por cada trampa de caída monitoreada (22/1/2015) en el cultivar Bt (Tabla 1 del Anexo). En esta fecha, si bien la cantidad de larvas en el cultivar Bt no fue elevada, la presencia de pupas de lepidópteros (del complejo *Spodoptera*) u otros insectos de suelo como presas explicaría su abundancia.

Las arañas, tanto las recolectadas a través de paño vertical como con trampa de caída, fueron uno de los grupos de depredadores que mayor abundancia registraron (Ver Capítulo 4 de esta tesis). Del total de arañas recolectadas, sólo se logró realizar la determinación del género *Lycosa* sp. (Familia: Lycosidae). Con respecto a la dinámica poblacional, se observó una reducción considerable de arañas inmediatamente después de la aplicación de insecticidas de los ciclos 2014/2015 (imidacloprid + bifentrin) y 2016/2017 (clorantniliprole + abamectina). Este hecho es esperable ya que, tanto bifentrin como abamectina tienen acción sobre arañas (Alzoubi & Cobanoglu, 2007; Arregui & Puriccelli, 2019). En el ciclo 2015/2016, el nivel poblacional de arañas disminuyó a los 15 días después de la aplicación de insecticidas, posiblemente debido a la disminución de presas ocasionado por el control químico realizado (Tabla 1 del Anexo).

Las interacciones dentro de las redes tróficas influyen de manera directa en la dinámica poblacional de los artrópodos: los organismos de un nivel trófico determinado dependen del nivel inferior que explotan y tienen que ajustar su ciclo para que coincida con el de su presa o huésped (Rosenblatt, 2018). Esto provocaría, en los depredadores en este caso, una alta dependencia de la presencia de presas, y repercutiría directamente en la dinámica poblacional año tras año (Bewick *et al.*, 2016). De este modo, y tal como ocurrió durante los años evaluados, es esperable que los niveles poblacionales de depredadores se reduzcan luego de las aplicaciones de insecticidas y la consecuente disminución de presas, además del efecto letal y/o subletal que los insecticidas pueden ocasionar sobre ellos mismos.

4.3.2 Parasitismo en larvas de lepidópteros

En ambos cultivares de soja (Bt y No-Bt), se recolectaron 428 larvas de lepidópteros durante los tres ciclos agrícolas evaluados, las cuales fueron criadas en condiciones controladas para determinar la ocurrencia de parasitismo. En el cultivar Bt, sólo se tomaron

muestras de larvas del complejo *Spodoptera* sp., constituido por *Spodoptera cosmioides* (Walker), *S. eridania* (Stoll) y *S. frugiperda* (Smith) (36,68% del total de las larvas recolectadas), único genero presente debido a su reconocida tolerancia a la toxina Cry1Ac expresada por este cultivar (Bernardi *et al.*, 2014; Montezano *et al.*, 2014a; Bortolotto *et al.*, 2015; Abbas, 2018; Machado *et al.*, 2020). Mientras que, en el cultivar No-Bt, se recolectaron larvas de *Rachiplusia nu* (Gueneé), *Anticarsia gemmatalis* Hübner y del complejo *Spodoptera* (20,3, 27,8 y 15,2% del total de las larvas recolectadas, respectivamente). Al analizar el parasitismo, no se registraron diferencias significativas entre los cultivares de soja Bt y No-Bt, para los ciclos agrícolas 2014/2015 (H=2,89; p=0,0939), 2015/2016 (H=0,05; p=0,8643) y 2016/2017 (H=0,08; p=0,6606), respectivamente (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Parasitismo aparente (%) (Media \pm EE) de larvas de lepidópteros registrados en Soja Bt y No-Bt durante tres ciclos agrícolas.

Ciclo agrícola	Tratamiento	
	Bt	No Bt
2014/2015	31,48 \pm 12,92 a	7,34 \pm 3,62 a
2015/2016	6,39 \pm 2,37 a	8,72 \pm 3,49 a
2016/2017	1,79 \pm 1,79 a	10,95 \pm 7,51 a

*Medias con letras iguales en la misma fila no tienen diferencias significativas entre sí (Test: Kruskal Wallis $\alpha \leq 0,05$).

Taxonómicamente, se identificaron dos géneros de parasitoides pertenecientes al orden Diptera (*Voria* sp. y *Paradydima* sp.), y seis géneros al orden Hymenoptera (*Cotesia* sp., *Aleiodes* sp., *Colpotrochia* sp., *Campoletis* sp., *Casinarina* sp. y *Copidosoma* sp.) (Tabla 4.3).

La mayoría de los himenópteros registrados son endoparasitoides, koinobiontes (no matan al huésped, permitiendo que continúe su crecimiento y lo eliminan sólo cuando alcanza su desarrollo) y solitarios, con excepción de *Copidosoma floridanum* (poliembriónico). Los

tachínidos, familia de dípteros, que le sigue al orden Hymenoptera en diversidad e importancia ecológica como parasitoides, fueron clasificados como endoparasitoides koinobiontes, con hábitos gregarios.

El parasitoide más común y frecuente fue *Campoletis* sp., constituyendo el 25% del total de parasitoides registrados (Fig. 4.4). *Campoletis* Förster, 1869 (Orden: Hymenoptera; Familia: Ichneumonidae), es un género relativamente numeroso de la subfamilia Campopleginae, que comprende 112 especies descritas (Riedel, 2017; Vas, 2019a; Vas, 2019b). Casi todas las especies atacan larvas de Noctuidae (Lepidoptera), constituyéndose de esta manera un controlador biológico de importancia en diversas plagas agrícolas (Townes & Townes, 1966). *Campoletis* sp. se encontró parasitando larvas de *Spodoptera* sp. y *A. gemmatalis* (Tabla 4.3). Fue el parasitoide más abundante en el cultivar Bt (33,33%), parasitando larvas de *Spodoptera* sp.; mientras que en el cultivar No-Bt representó el 20% de los parasitoides encontrados, y sus huéspedes fueron larvas de *Spodoptera* sp. y *A. gemmatalis* (Fig. 4.5).

Tabla 4.3 Especies y/o géneros de parasitoides determinados y huéspedes correspondientes.

Orden	Familia	Especie	Huéspedes registrados
Díptera	Tachinidae	<i>Voria</i> sp.	<i>R. nu</i>
		<i>Paradidyma</i> sp.	<i>Spodoptera</i> sp.
Hymenóptera	Braconidae	<i>Cotesia</i> sp.	<i>Spodoptera</i> sp.
		<i>Aleiodes brethesi</i>	<i>R. nu</i>
	Ichneumonidae	<i>Colpotrochia</i> sp.	<i>Spodoptera</i> sp.
		<i>Campoletis</i> sp.	<i>Spodoptera</i> sp.; <i>A. gemmatalis</i>
		<i>Casinarina</i> sp.	<i>Spodoptera</i> sp.; <i>A. gemmatalis</i>
	Encyrtidae	<i>Copidosoma floridanum</i>	<i>R. nu</i>

Colpotrochia sp. (Orden: Hymenoptera; Familia: Ichneumonidae; Subfamilia: Metopiinae) representó el 19% del total de parasitoides (Fig. 4.4). Este género posee distribución cosmopolita, y tiene más de 60 especies descritas (Martínez, 2008). Hay poca información sobre la biología de las especies de *Colpotrochia*; se menciona como sus huéspedes a los representantes de la familia Noctuidae (Lepidoptera) y, usualmente, se las asocia a ambientes umbríos (Townes & Townes, 1966; Yu & Horstmann, 1997; Porter, 1998; Gauld, 2000). Berta *et al.* (2009) citaron por primera vez a *Colpotrochia* sp. en Argentina parasitando larvas de *S. eridania*. En este trabajo, *Colpotrochia* sp. se encontró parasitando larvas de *Spodoptera* sp., representando el 25% del parasitismo en soja Bt y 15 % del parasitismo de soja No-Bt (Tabla 4.3 y Fig. 4.5).

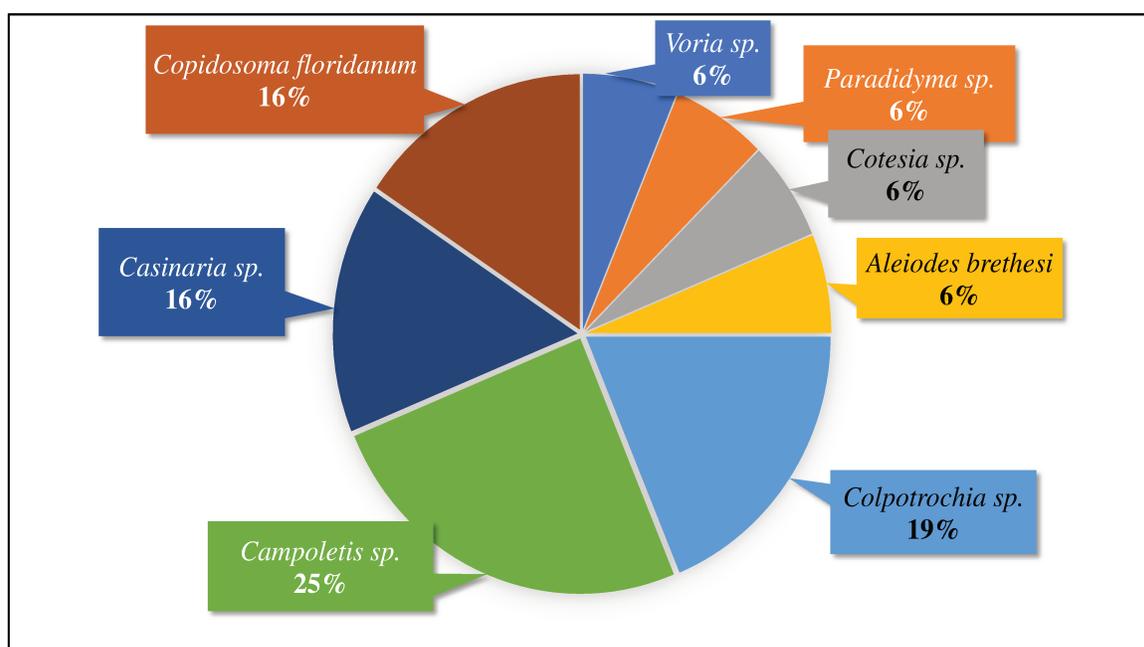


Figura 4.4 Proporción (%) total de parasitoides registrados durante los tres ciclos agrícolas evaluados en el cultivo de soja (Bt + No-Bt).

Copidosoma floridanum (Orden: Hymenóptera; Familia: Encyrtidae; Subfamilia: Encyrtinae) y *Casitaria* sp. (Orden: Hymenóptera; Familia: Ichneumonidae; Subfamilia: Campopleginae) son las dos especies de parasitoides que siguen en importancia

(16% de parasitismo total) (Figura 4.4). En el caso de *C. floridanum*, parasitoide multiembrionario exclusivo de lepidópteros de la subfamilia Plusiinae (Familia: Noctuidae), sólo fue registrado en el cultivar de Soja No-Bt parasitando larvas de *R. nu*, representando el 25% del total de parasitoides registrados (Fig. 4.5). *Copidosoma floridanum* produce una de las progenies más grandes entre las avispas poliembriónicas, con hasta 3000 crías emergidas de cada huésped parasitado (Resh & Cardé, 2009). La hembra deposita un huevo diminuto en un huevo del huésped. El huevo huésped eclosiona en 3 días y *C. floridanum* entra en la fase de proliferación dando origen a miles de embriones durante el primer a cuarto estadio del huésped. Algunos embriones experimentan morfogénesis durante este período y se convierten en larvas soldado (Gordon & Strand, 2009), mientras que la mayoría de los embriones inician sincrónicamente la morfogénesis al final del cuarto estadio de la larva huésped. Se desarrollan en larvas reproductivas que consumen rápidamente la hemolinfa y los órganos internos del huésped al final de su quinto estadio larval, pupan dentro del exoesqueleto restante del huésped y, posteriormente, emergen como avispas adultas (Resh & Cardé, 2009).

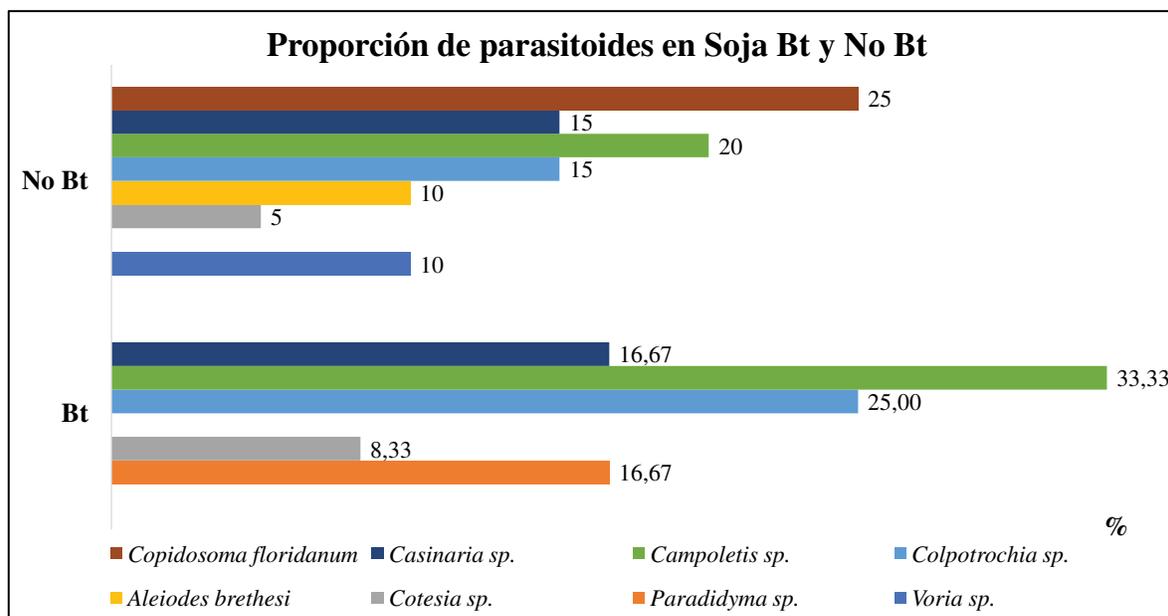


Figura 4.5 Proporción (%) de parasitoides registrados durante los tres ciclos agrícolas evaluados en el cultivo de soja Bt y No-Bt.

Casinaria sp., parasitó larvas de *Spodoptera* sp. en la soja Bt y larvas de *A. gemmatalis* y *Spodoptera* sp. en soja No-Bt (Tabla 4.3), representando el 16,67 y 15% del parasitismo en los cultivares Bt y No-Bt, respectivamente (Fig. 4.5).

La menor frecuencia de parasitismo total (6%) la registraron dos especies de himenópteros (*Aleiodes brethesi* y *Cotesia* sp.) y dos especies de dípteros (*Voria* sp. y *Paradidyma* sp.) (Figura 4.4). *Aleiodes brethesi* Shenefelt (Orden: Hymenoptera; Familia: Braconidae) ataca a orugas grandes que se alimentan libremente sobre la vegetación. Si bien parasitan a varias especies de lepidópteros (Fortier, 2000; Delfin-Gonzalez & Wharton, 2002; de Freitas *et al.*, 2019), en este trabajo se la encontró parasitando larvas de *R. nu* en el cultivo de soja No-Bt (Tabla 4.3), incidiendo en el 10% del parasitismo en este cultivar (Fig. 4.5). Los individuos de *A. brethesi* momifican a la oruga huésped y pupan en su interior. La “momia” está formada por la cutícula seca de la oruga huésped que se endurece y arruga, y está tapizada en su interior con seda producida por la larva parasitoide. Aunque en este trabajo sólo constató a *A. brethesi* parasitando larvas de oruga medidora en soja No-Bt, Valverde *et al.* (2012) reportaron a *Aleiodes laphygmae* (Viereck) parasitando larvas de *S. eridania* en Tucumán, por lo que podría ser factible encontrar este género parasitando orugas del complejo *Spodoptera* en cultivares de soja Bt y No-Bt.

El género *Cotesia* (Orden: Hymenoptera; Familia: Braconidae; Subfamilia: Microgastrinae) se registró parasitando larvas de *Spodoptera* sp. tanto en soja Bt como No-Bt, representando el 8,33 y 5% del parasitismo de cada cultivar, respectivamente (Fig. 4.5). Tiene una distribución cosmopolita, y es ampliamente utilizado en control biológico (Whitfield *et al.*, 2018), utilizándose con éxito en *Diatraea saccharalis* Fabricius (Lepidoptera: Crambidae), *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) y *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Erebidae) en Brasil (Parra, 2014; de Freitas *et al.*, 2019).

Voria sp. (Orden: Diptera; Familia: Tachinidae; Subfamilia: Dexiinae) fue registrada parasitando larvas de *R. nu* en soja No-Bt (Tabla 4.3), representando el 10% del parasitismo total de este cultivar (Fig. 4.5). Si bien, no se logró determinar la especie, varios autores coinciden en que la especie predominante en los sistemas agrícolas pampeanos es *Voria ruralis* Fallen, la cual fue observada parasitando larvas de *R. nu*, *C. lesbia* y *S. eridania* (Molinari & Ávalos, 1997; Avalos *et al.*, 2004; Berta *et al.*, 2009). Según Grant y Shepard

(1985), las larvas de lepidópteros parasitadas por *V. ruralis* consumen un 40% menos de área foliar de soja que larvas no parasitadas, de ahí la importancia de este género en la supresión y control de herbívoros. *Voria* sp. es un endoparasitoide gregario; la hembra deposita de 1 a 8 huevos embrionados muy próximos a eclosionar en el cuerpo del huésped, preferentemente sobre larvas de cuarto y quinto estadio. Cumplen los estados larvales dentro la oruga, y pupa en el interior de la larva vacía del huésped dando lugar a varios adultos (Molinari & Avalos, 1997).

Paradidyma sp. (Orden: Diptera; Familia: Tachinidae; Subfamilia: Tachininae) fue registrada parasitando larvas de *Spodoptera* sp. representando el 16,67% de parasitismo total de este cultivar de soja Bt, (Fig. 4.5). Existe muy poca información acerca de la biología y comportamiento de este género de díptero parasitoide en nuestro país. Gramajo *et al.* (2013), registraron por primera vez la presencia de *Paradidyma conica* Townsend en Argentina, al capturar adultos con trampas y redes de arrastre en ecosistemas naturales del Chaco semiárido (Santiago del Estero). Además, es un género muy poco común en estas latitudes, con mayor frecuencia en el hemisferio norte (O'Hara & Wood, 2003). Y, debido a que sólo se registraron 2 larvas de *Spodoptera* sp. parasitadas con *Paradidyma* sp., podrían llevarse a cabo estudios más exhaustivos en el futuro para estudiar la presencia y biología de este potencial parasitoide de plagas no objetivo de la soja Bt en la región.

Aun cuando los cultivos GM con resistencia a insectos presentan como principal ventaja la disminución de las aplicaciones de insecticidas, tienen contradicciones importantes en lo que respecta a la posibilidad de generar efectos no deseables sobre organismos no objetivo (Tabashnik & Carrière, 2017). Por esto, desde el inicio de la comercialización de estos cultivares GM, se han realizados estudios sobre los efectos nocivos de las toxinas insecticidas que expresan sobre los enemigos naturales. La evaluación los efectos adversos generalmente se realiza por etapas, siendo una de ellas desarrollada bajo condiciones controladas (laboratorio). En este sentido, los resultados son disímiles ya que van desde la no ocurrencia de efectos observables (Naranjo, 2009; Hilbeck *et al.*, 2015; Resende *et al.*, 2016; Dang *et al.*, 2017; Van Den Berg *et al.*, 2017; Pellegrino *et al.*, 2018; Tian *et al.*, 2018), hasta estudios donde se comprueban efectos nocivos como retraso del desarrollo, reducción

de masa corporal, cambios de comportamiento e incremento de la mortalidad en depredadores y parasitoides (Magalhães *et al.*, 2015; Ndolo *et al.*, 2018). Respecto a esto, varios autores demostraron que los coccinélidos ingieren cantidades relativamente altas de proteína Bt, mientras que las concentraciones detectadas en crisopas, chinches depredadoras y arañas fueron menores (Yu *et al.*, 2014; Romeis *et al.*, 2019). Hilbeck *et al.* (1998) registraron mayor mortalidad de *Crysoperla carnea* (Stephens) cuando la fuente de alimento de la presa eran plantas de maíz transgénico (Cry1Ab), planteando por primera vez la discusión acerca del daño potencial que pueden ocasionar los cultivos Bt sobre los enemigos naturales. Sharma *et al.* (2007) detectaron reducción en el peso y fecundidad de los adultos, y un período más prolongado de la etapa larvaria de *Campoletis chlorideae* Uchnida desarrolladas sobre orugas de *Helicoverpa armígera* que consumieron hojas de algodón Bt, mientras que, otros autores detectaron reducción del tamaño del adulto del bracónido *Cotesia marginiventris* cuando se desarrolló sobre larvas de *S. frugiperda* alimentadas con maíz Bt (Ramírez-Romero *et al.*, 2007).

Además, la proteína del cultivar Bt puede producir cambios en el comportamiento alimentario de los enemigos naturales, tal como ocurrió con *Podisus nigrispinus* (Dallas) que prefirió alimentarse de larvas de *S. frugiperda* criadas sobre maíz no transgénico, las cuales presentaban mayor tamaño comparadas a las alimentadas con maíz Bt (Vilela *et al.*, 2014). En este mismo sentido, se ha demostrado que los parasitoides pueden percibir a los insectos herbívoros que se alimentan de plantas Bt como presas de mala calidad, prefiriendo a aquellos huéspedes alimentados con plantas no transgénicas (Steinbrecher, 2004).

Los depredadores de hábito terrestre pueden estar expuestos a las toxinas Bt, a través de los exudados de las raíces o restos de descomposición de las plantas y, dado que la toxina Bt se adhiere a las partículas del suelo y persiste en la rizosfera, corren mayor riesgo al estar en contacto con las toxinas (Liu *et al.*, 2018; Miethling-Graff *et al.*, 2010). Sin embargo, se han detectado efectos nocivos insignificantes o nulos de las toxinas Bt en los organismos que habitan el suelo (Escher *et al.*, 2000; Saxena & Stotzky, 2001; Yaqoob *et al.*, 2016). Manachini *et al.* (1999) y Curis *et al.* (2019) no registraron diferencias significativas en los niveles poblacionales de carábidos en cultivos de maíces Bt.

Igualmente, aunque las evaluaciones de laboratorio determinen un bajo riesgo de los cultivos Bt sobre los enemigos naturales, los organismos reguladores requieren estudios de campo que permitan corroborar esta predicción, y aquí las condiciones pueden presentar mayor complejidad ecológica (García-Alonso, 2010; Romeis *et al.* 2011). En este sentido, varios autores reportaron poblaciones disminuidas de depredadores y parasitoides en diversos cultivos GM con resistencia a insectos (Men *et al.*, 2004; Daly & Buntin, 2005; Pilcher *et al.*, 2005; Whitehouse *et al.*, 2005). Sin embargo, también hay trabajos y revisiones científicas cuantitativas que han concluido que los efectos no deseados de los cultivos Bt sobre los organismos benéficos en condiciones de campo son mínimos e insignificantes, especialmente en comparación con el impacto negativo que genera el control de plagas con insecticidas sintéticos, posicionando a los cultivos Bt como una herramienta de manejo de plagas compatible y complementaria con la conservación de los enemigos naturales (Tian *et al.*, 2018; Romeis *et al.*, 2019).

Durante los ciclos agrícolas estudiados en esta tesis, la población promedio de depredadores aéreos tuvo un comportamiento similar durante todo el ciclo del cultivo, excepto en los ciclos 2014/2015 y 2015/2016 donde se registraron mayores niveles poblacionales durante el período reproductivo (R₅ y R₇) y vegetativo (V₆), respectivamente. Mientras que en los depredadores epígeos, si bien las fluctuaciones poblacionales fueron similares entre los cultivares, en el ciclo 2014/2015 se registró mayor densidad en el cultivar Bt durante R₁ y en el cultivar No-Bt durante R₂; en el último año evaluado (ciclo 2016/2017), el cultivar No-Bt presentó significativamente mayor densidad de depredadores terrestres hacia R₆ del cultivo. La disponibilidad de presas en el cultivar No-Bt y la presencia de larvas del género *Spodoptera*, tolerantes a la tecnología Bt, permitieron el desarrollo de enemigos naturales tanto de depredadores (aéreos y epígeos) como de parasitoides específicos de estas especies de lepidópteros. La expresión de la toxina Cry1Ac por el cultivo de soja no repercutió en el parasitismo de larvas de lepidópteros, siendo los parasitoides registrados en el cultivo Bt los específicos de lepidópteros no objetivo de la tecnología.

Adicionalmente, el uso de insecticidas para el control de especies no blanco de la tecnología (chinchas) también influyó en la dinámica poblacional de los enemigos naturales asociados al cultivo mediante la mortalidad de los mismos y de sus presas.

5. Capítulo 4

Impacto de la soja transgénica Bt sobre la abundancia y diversidad de artrópodos asociados al cultivo

5.1 INTRODUCCIÓN

Los cambios en el sistema de producción agrícola originados a través de la incorporación de nuevas tecnologías, como los cultivos genéticamente modificados (GM) con protección a insectos, pueden impactar de manera directa sobre la abundancia y diversidad de herbívoros, insectos de suelo y enemigos naturales. Aunque la soja Bt que expresa la proteína Cry1Ac es específica para lepidópteros (Yu *et al.*, 2011), existe preocupación sobre la seguridad de los cultivos Bt y el posible efecto de éstos en las comunidades de artrópodos no objetivo que están expuestos a las toxinas Bt (Yu *et al.*, 2014; Fan *et al.*, 2019).

Las comunidades de artrópodos constituyen una parte fundamental de los ecosistemas naturales y son importantes para el mantenimiento de funciones ecológicas de los sistemas agrícolas, como la polinización, el control de plagas, la descomposición de residuos biológicos, el mantenimiento de la humedad y la temperatura del suelo (Hilbeck & Schmidt, 2006). De acuerdo a esto, los artrópodos se pueden ordenar en diferentes grupos funcionales, según la afinidad taxonómica y el rol ecológico que ejercen en el ecosistema (Wilson, 1999). La clasificación más común, según los hábitos alimentarios, contempla a los depredadores, parasitoides, polinizadores, detritívoros y herbívoros (Frizzas *et al.*, 2018). Los depredadores se alimentan de insectos plaga en entornos agrícolas, ayudando a reducir su número de manera considerable (Meissle *et al.*, 2005).

Con la supuesta reducción de la aplicación de insecticidas de amplio espectro en los cultivos GM con protección a insectos, es esperable que la abundancia de artrópodos benéficos sea mayor en este tipo de cultivos, sobre todo de aquellos que son generalistas como los depredadores, que pueden alimentarse de especies no objetivo de la tecnología (Shelton *et al.*, 2002; Naranjo, 2005). Los depredadores más frecuentes en los agrosistemas son las arañas (Clase: Araneae), e insectos dípteros, hemípteros y coleópteros (Naranjo, 2005; Ponsard *et al.*, 2002). Los parasitoides son artrópodos que parasitan a otros organismos, por ejemplo, poniendo huevos encima o dentro de sus huéspedes. Al igual que los depredadores, los parasitoides son valiosos en los agrosistemas ya que pueden parasitar plagas de insectos económicamente importantes y reducir su número, siendo los himenópteros (orden) y los tachínidos (familia del orden Diptera) los más comunes (Wolfenbarger *et al.*, 2008). Otros

artrópodos actúan como polinizadores al transferir polen desde las anteras al estigma de una misma especie, siendo *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) la especie polinizadora más importante a nivel mundial (Breeze *et al.*, 2011; Shivashankara *et al.*, 2016). Por otro lado, los artrópodos detritívoros, intervienen en la degradación de materiales orgánicos, contribuyendo a la descomposición y reciclado de nutrientes, mejorando las propiedades físicas y químicas del suelo; y, debido a que comparten el ambiente edáfico con los cultivos, es probable que se vean afectados por las prácticas agronómicas, entre ellas las de manejo de plagas (Bitzer *et al.*, 2005). Y, por último, se encuentran los artrópodos herbívoros que se alimentan de material vegetal, considerándose especies plagas cuando ocasionan daños directos (consumo de estructuras reproductivas) e indirectos (defoliación, transmisión de enfermedades, etc.) que repercuten negativamente en la calidad y/o rendimiento del cultivo (Wolfenbarger *et al.*, 2008).

La diversidad de las comunidades de artrópodos presentes en un ecosistema puede medirse y refleja la complejidad y la estructura del sistema en cuestión, es decir, determina la relación existente entre los organismos y el medio ambiente, e identifica la presencia de especies dominantes y de especies raras o menos frecuentes (Pecenko, 1982; Thomas & Marshall, 1999). Estas últimas, por su escasa representatividad en la comunidad, son más sensibles a las perturbaciones ambientales. Por lo tanto, los cambios en la diversidad, ya sea en el número de especies, en la distribución de la abundancia de las especies o en la dominancia, indican procesos que estarían empobreciendo o enriqueciendo la comunidad (Moreno, 2000; Dutton *et al.*, 2002).

Para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas sobre la diversidad local, se recomienda separar la diversidad en componentes alfa y beta (Whittaker, 1972; Halffter, 1998). La diversidad alfa (α) es la riqueza de especies de una comunidad particular considerada homogénea, y está influenciada por las interacciones entre las poblaciones (competencia interespecífica, principalmente) y los factores ambientales locales (Halffter & Moreno, 2005); la diversidad beta (β) es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje (Whittaker, 1972). Así, el uso de índices refleja la diversidad de un ecosistema, y resume gran cantidad de información en un

solo valor, permitiendo la comparación de forma rápida entre distintos hábitats o dentro de un mismo hábitat a través del tiempo (Moreno, 2000).

Varios son los trabajos que aseguran que los cultivos Bt (maíz, algodón, soja) no afectan la diversidad y abundancia de enemigos naturales (Curis, 2014; Yu *et al.*, 2014; Marques *et al.*, 2017; Kaur *et al.*, 2021). Es más, Wu y Guo (2005) y Lu *et al.* (2012), consideran que las poblaciones de insectos benéficos podrían incrementarse significativamente en los cultivos Bt debido a la disminución de la aplicación de insecticidas no selectivos y, de este modo, mejoraría el control natural en condiciones de campo (Yu *et al.*, 2011). Sin embargo, otros autores sostienen que los cultivos que expresan la proteína insecticida Bt podrían causar efectos subletales en la comunidad de insectos benéficos debido a la calidad subóptima de las presas y huéspedes, o a la escasez de los mismos (Groot & Dicke, 2002; Pinheiro & de Faria, 2020). Esto podría ser una preocupación razonable para los parasitoides especialistas, que no pueden desarrollarse sobre huéspedes alternativos (como sí ocurre con los depredadores).

Además, los organismos que no son objetivo de la tecnología transgénica, como las especies del complejo *Spodoptera* o las chinches en el caso de la soja Bt, pueden modificar los índices de abundancia (Yu *et al.*, 2011). De acuerdo a lo mencionado anteriormente, el objetivo de este capítulo fue evaluar el impacto de la soja Bt sobre la abundancia y diversidad de las poblaciones de artrópodos asociados al cultivo.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1 Cultivares y ubicación de lotes

Los lotes (ubicación) y cultivares de soja convencional y Bt (variedades y manejo fitosanitario) sobre los cuales se realizó el monitoreo semanal de depredadores y parasitismo, durante los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, son los mismos que se describieron en la sección 2.2.2.1 de esta tesis (capítulo 2).

5.2.2 Muestreo de artrópodos

Para el muestreo de artrópodos aéreos (orugas defoliadoras, chinches y enemigos naturales depredadores) se utilizó el paño vertical (Drees & Rice, 1985; Gamundi, 1995). Las plantas de soja se golpearon con fuerza sobre la lámina vertical (desde el extremo superior

de las plantas hacia abajo), y se recolectaron los artrópodos que caían al tubo (Figura 5.1.a). Primero se registraron los insectos que pueden volar (chinchas y depredadores adultos) y después las orugas (Figura 5.1.b. y c). Se contabilizaron y registraron los artrópodos plaga y enemigos naturales depredadores presentes en cada sitio de muestreo (Figura 5.1.d). Las larvas se recolectaron y llevaron a cámara de cría, donde se mantuvieron en condiciones controladas de temperatura (24 ± 2 °C), HR (60 %) y fotoperiodo (14:10 h de luz:oscuridad). Se alimentaron con dieta artificial, adaptada de Poitout y Bues (1974), hasta la emergencia de las mariposas o de los adultos del parasitoide, los cuales fueron conservados en frascos con alcohol 70 % para su posterior determinación taxonómica.

Para el muestreo de artrópodos de suelo se utilizaron trampas *pitfall* descritas en el capítulo anterior.

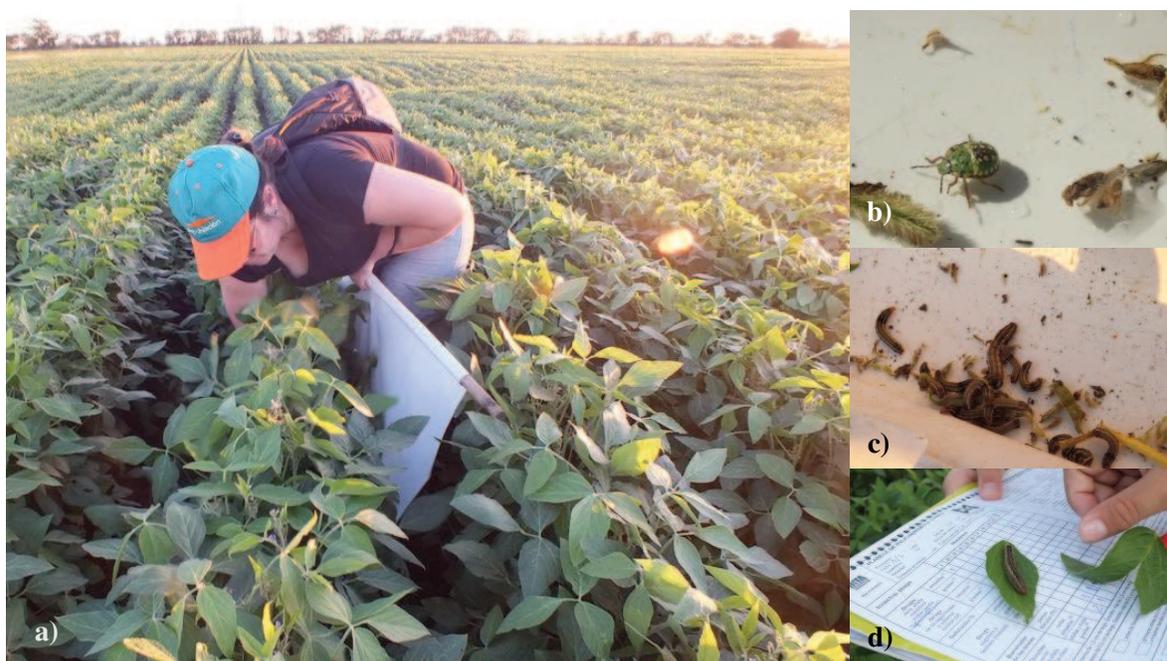


Figura 5.1 Uso del paño vertical para muestreo de artrópodos aéreos (a), detalle de chinchas (b) y orugas en el paño; (c) planilla de campo para el registro de artrópodos muestreados.

Los artrópodos recolectados de cada trampa se colocaron en frascos debidamente rotulados, y se trasladaron al laboratorio de Sanidad Vegetal (FCA) donde se conservaron en recipientes con alcohol al 70 % hasta su posterior identificación.

Durante el ciclo del cultivo y según recomendaciones técnicas mencionadas en los capítulos anteriores, los lotes se muestrearon con frecuencia semanal. Por cada cultivar de soja (Bt y No-Bt) se dispusieron 7 trampas, distribuidos al azar en el lote. El recambio del contenido de las trampas *pitfall* se realizó semanalmente.

5.2.3 Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al cultivo de soja

Los artrópodos recolectados a través de los muestreos semanales en los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017 se clasificaron en grupos funcionales según sus hábitos alimenticios: herbívoros (orugas objetivo y no objetivo de la tecnología Bt, complejo de chinches, coleópteros fitófagos, ortópteros fitófagos), depredadores, parasitoides y detritívoros. El análisis de la estructura de las comunidades se realizó a nivel de familia. Sin embargo, dentro de las familias fue posible, en algunos casos, determinar a los individuos a nivel de género o especie.

La determinación taxonómica de depredadores se realizó mediante cuadernillos de identificación entomológica (Molina, 2008; Navarro *et al.*, 2009). Las muestras de parasitoides se enviaron al Dr. Juan José Martínez (UNLPam; CONICET) y a la Dra. María Cecilia Gramajo (Fundación Miguel Lillo) para su identificación, la cual fue realizada de acuerdo a Whitfield *et al.* (1997), Wood & Zumbado (2010), Sandonato *et al.* (2010) y Shimbori & Martínez (2016).

5.2.4 Análisis de datos

5.2.4.1 Abundancia relativa y Abundancia total anual

A partir de los artrópodos muestreados con ambos métodos (pañó vertical y trampas de caída) se confeccionaron gráficos de abundancia relativa (%) según grupo funcional y abundancia total anual según las especies de cada grupo funcional para los cultivos de soja Bt y No-Bt, incluyendo los tres ciclos agrícolas evaluados. Para determinar diferencias de abundancias anuales totales entre las especies presentes en los cultivares Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas evaluados, se realizó la prueba t de Student para muestras independientes ($\alpha=0,05$). La abundancia total anual de parasitoides se analizó mediante la prueba de Wilcoxon (Mann-Whitney) ($\alpha=0,05$). Se utilizó el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014).

5.2.4.2 Índices de diversidad

Los índices de diversidad alfa y beta se determinaron de acuerdo al género y especie y/o grupo de artrópodos (arañas y quilópodos) muestreados con ambos métodos (pañó vertical y trampa *pitfall*) durante los tres ciclos agrícolas evaluados.

Diversidad alfa

a) Riqueza específica (S): es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta la importancia de las mismas (Begon *et al.*, 2006).

Riqueza específica (S) = Número total de especies
obtenidas en el muestreo.

b) Diversidad de Shannon-Wiener (H'): mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra S de especies y N individuos (Peet, 1974; Magurran, 1988). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Por lo tanto, será igual a cero cuando la muestra contenga una sola especie (menor diversidad), y será máximo cuando todas las especies estén representadas por el mismo número de individuos, o sea, cuando la comunidad tenga una distribución de abundancia perfectamente equitativa (Magurran, 1988). Se calcula según la siguiente fórmula:

$$(H') = -\sum p_i \ln (p_i)$$

Donde:

p_i : es la proporción de individuos representados por la especie i .

c) Índice de diversidad de Simpson (D): Este índice describe la probabilidad de que los individuos de una comunidad pertenezcan a la misma especie. También se conoce como medida de dominancia o uniformidad, ya que está influido por la importancia de las especies más dominantes (Magurran, 2021). La diversidad de Simpson puede calcularse como:

$$\lambda = \sum p_i^2$$

Donde:

p_i = es la abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido por el número total de individuos de la muestra.

Los valores de λ varían de 0 a 1, entre nula y máxima dominancia de especies en la comunidad (Moreno, 2000). Es decir, cuanto más se acerca el valor de este índice a la unidad, existe una mayor posibilidad de dominancia de una especie y de una población; y cuanto más se acerque el valor de este índice a cero mayor es la biodiversidad de un hábitat. Dado que esta interpretación es un poco contradictoria, el índice de diversidad de Simpson (a veces llamado índice de dominancia), frecuentemente se calcula como $1 - D$. Cuanto mayor sea el valor de este índice, mayor será la diversidad de especies.

d) Índice de Equidad de Pielou (J): mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Los valores del índice van de 0 a 1, donde 1 indica uniformidad completa (Magurran, 2021), y se calcula de la siguiente manera:

$$J = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

Diversidad beta

a) Índice de reemplazo de especies de Whittaker (B_w): mide el reemplazo de especies entre dos comunidades diferentes. Éste índice ha probado ser el más robusto para medir el reemplazo entre comunidades (Wilson & Schmida, 1984; Magurran, 1988). Se calcula mediante:

$$BW = \frac{S_c}{S_{promedio}} - 1$$

Donde:

S_c = número de especies total en el conjunto de muestras

$S_{promedio}$ = número promedio de especies en las muestras.

Éste índice mide el cambio o reemplazo de especies entre dos comunidades, en este caso los cultivos de soja Bt y No-Bt. El valor de este índice varía entre 0, cuando el promedio de especies de dos comunidades es idéntico entre sí, y 1 cuando son completamente diferentes (Moreno & Halffter, 2001).

Los valores de los índices de diversidad alfa y beta se calcularon con el software PAST (Hammer *et al.*, 2001), para cada fecha de muestreo. Los índices estuvieron sujetos a análisis de normalidad con prueba de Shapiro-Wilks, y se utilizó el test no paramétrico de Kruskal Wallis para determinar la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos. Se utilizó el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014).

5.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.3.1 Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al cultivo de soja

La estructura de las comunidades se analizó a nivel grupos funcionales según hábitos alimenticios, y de los 4304 artrópodos muestreados, 2170 fueron herbívoros, 1348 depredadores, 39 parasitoides y 677 detritívoros. Los herbívoros fueron el grupo más diverso de artrópodos (18 especies), mientras que los depredadores y parasitoides contabilizaron 13 y 6 especies, respectivamente. Se registraron sólo 3 especies de artrópodos detritívoros (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Clasificación de los artrópodos asociados al cultivo de soja según grupo funcional y total de individuos muestreados.

Grupo funcional	Orden	Familia	Especie	N° total de individuos muestreados
Orugas objetivo Bt	Lepidoptera	Erebidae	<i>Anticarsia gemmatalis</i>	285
		Noctuidae	<i>Rachiplusia nu</i>	150
Orugas no objetivo Bt	Lepidoptera	Noctuidae	<i>Spodoptera</i> sp.	186
Complejo de chinches	Hemiptera	Pentatomidae	<i>Edessa meditabunda</i>	192
			<i>Nezara viridula</i>	74
			<i>Diceraeus furcatus</i>	60
			<i>Piezodorus guildini</i>	70
	Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Megascelis</i> sp.	378

Coleópteros fitófagos			<i>Diabrotica</i> sp.	13
		Scarabaeidae	<i>Cyclocephala</i> sp.	39
			<i>Diloboderus abderus</i>	50
		Elateridae	<i>Conoderus</i> sp.	16
Ortópteros fitófagos	Orthoptera	Acrididae	Tucuras	342
		Gryllidae	<i>Anurogryllus muticus</i>	205
			<i>Gryllus argentinus</i>	86
		Gryllotalpidae	<i>Scapteriscus</i> sp.	24
Depredadores	Araneae	Lycosidae	<i>Lycosa</i> sp.	159
		sd.	sd.	408
	Coleoptera	Coccinellidae	<i>Cycloneda sanguinea</i>	22
			<i>Eriopis connexa</i>	13
		Carabidae	<i>Galerita collaris</i>	56
		Lampyridae	<i>Photinus</i> sp.	28
	Hemiptera	Nabidae	<i>Nabis</i> sp.	138
		Geocoridae	<i>Geocoris</i> sp.	192
		Anthocoridae	<i>Orius</i> sp.	11
		Pentatomidae	<i>Podisus</i> sp.	4
	Neuroptera	Chrysopidae	<i>Chrysoperla externa</i>	49
	Dermaptera	Labduridae	<i>Labidura riparia</i>	29
	Quilopoda		Ciempíes	239
Parasitoides	Díptera	Tachinidae	<i>Voria</i> sp.	3
			<i>Paradidyma</i> sp.	3
	Hymenoptera	Braconidae	<i>Cotesia</i> sp.	3
			<i>Aleiodes brethesi</i>	4
		Ichneumonidae	<i>Colpotrochia</i> sp.	4
			<i>Campoletis</i> sp.	10
			<i>Casinaria</i> sp.	6

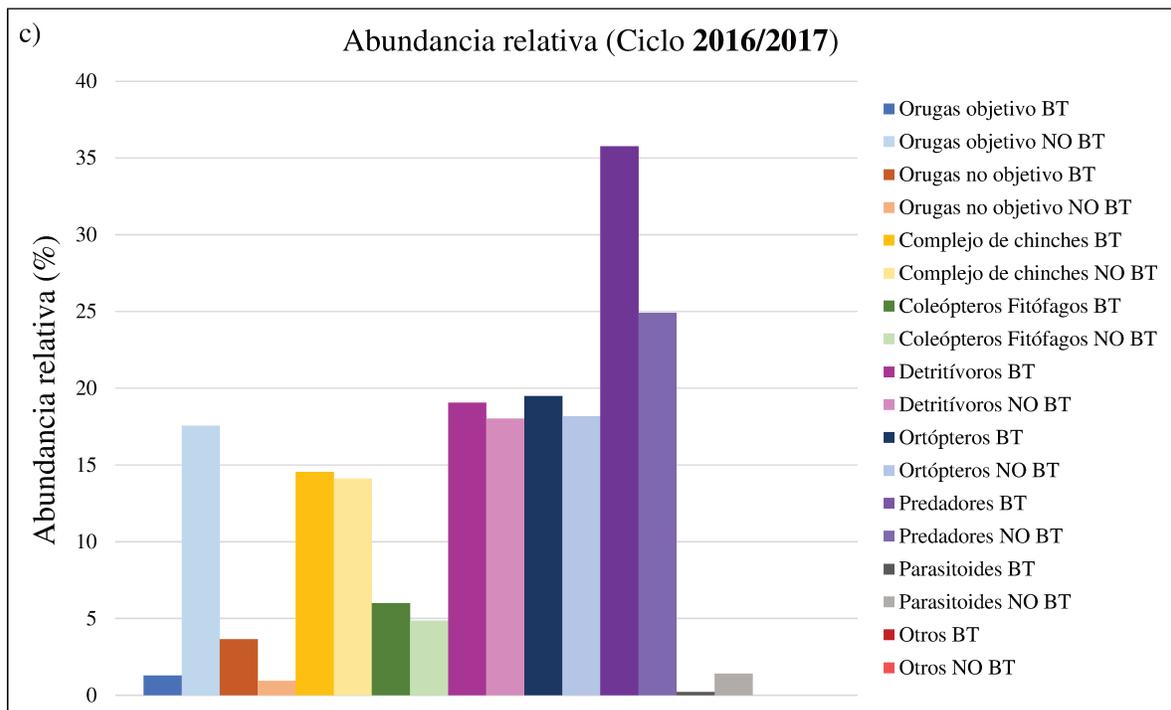
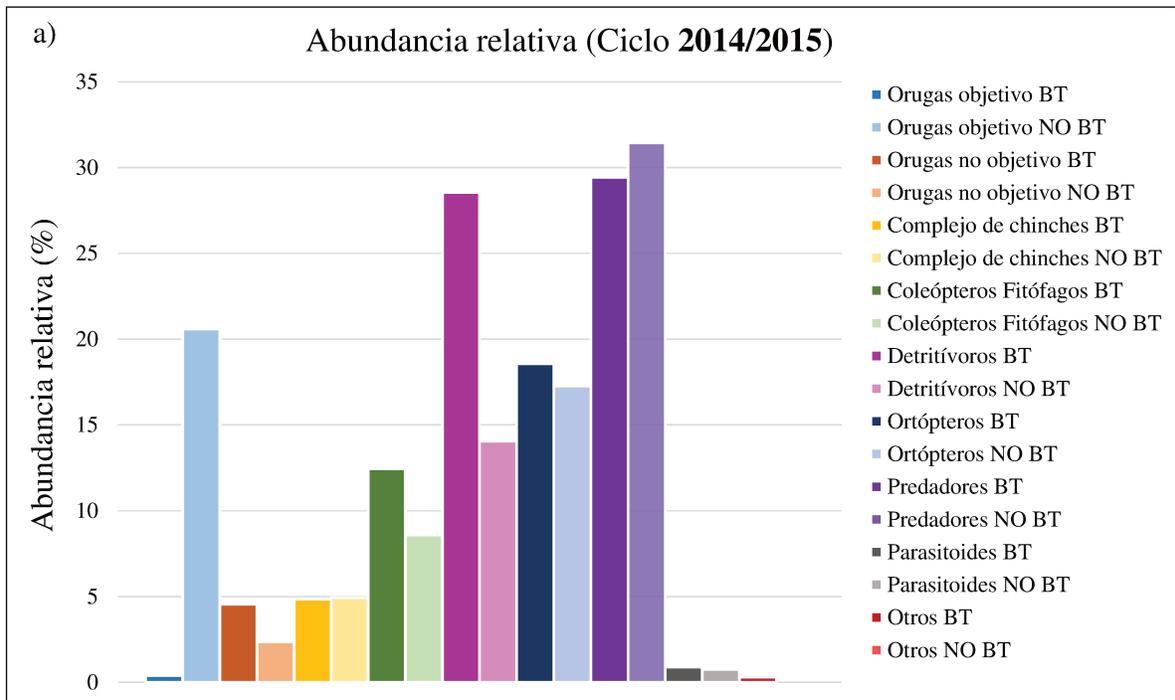
		Encyrtidae	<i>Copidosoma floridanum</i>	6
Detritívoros	Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Ontherus sulcator</i>	539
			<i>Phanaeus milon</i>	138
	Blattodea		Cucarachas	67
Otros	Isopoda	Armadillidiidae	<i>Armadillidium vulgare</i>	3
TOTAL				4304

Referencia: sd. = Sin identificar

5.3.2 Abundancia relativa de artrópodos en cultivos de soja Bt y No-Bt

Para determinar la abundancia relativa (%), los artrópodos recolectados durante los 3 años de muestreo se agruparon en 9 grupos funcionales (Fig. 5.2.a.b. y c.).

En los tres ciclos agrícolas (2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017), los depredadores constituyen el grupo funcional con mayor abundancia relativa tanto en el cultivo de soja Bt (29,45%; 40% y 35,76%) como en el de soja No-Bt (31%; 29,84% y 25%) (Fig. 5.2. a. b. y c.). Los restantes grupos funcionales tuvieron cada año abundancias diferentes. En el ciclo agrícola 2014/2015, los grupos funcionales predominantes fueron los detritívoros en soja Bt (28,5%), las orugas objetivo en soja No-Bt (20,6%) y los ortópteros tanto en soja Bt (18,5%) como en soja No-Bt (17,2%) (Fig. 5.2.a). En la campaña 2015/2016, los coleópteros fitófagos fueron el grupo funcional más importante en soja Bt (20,43%) y No-Bt (16,78%), seguidos por las orugas objetivo en soja No-Bt (16,21%) y el complejo de chinches en soja No-Bt (14,78%) (Fig. 5.2.b.). Mientras que en la campaña 2016/2017, la abundancia fue homogénea entre los grupos funcionales (Fig. 5.2.c).



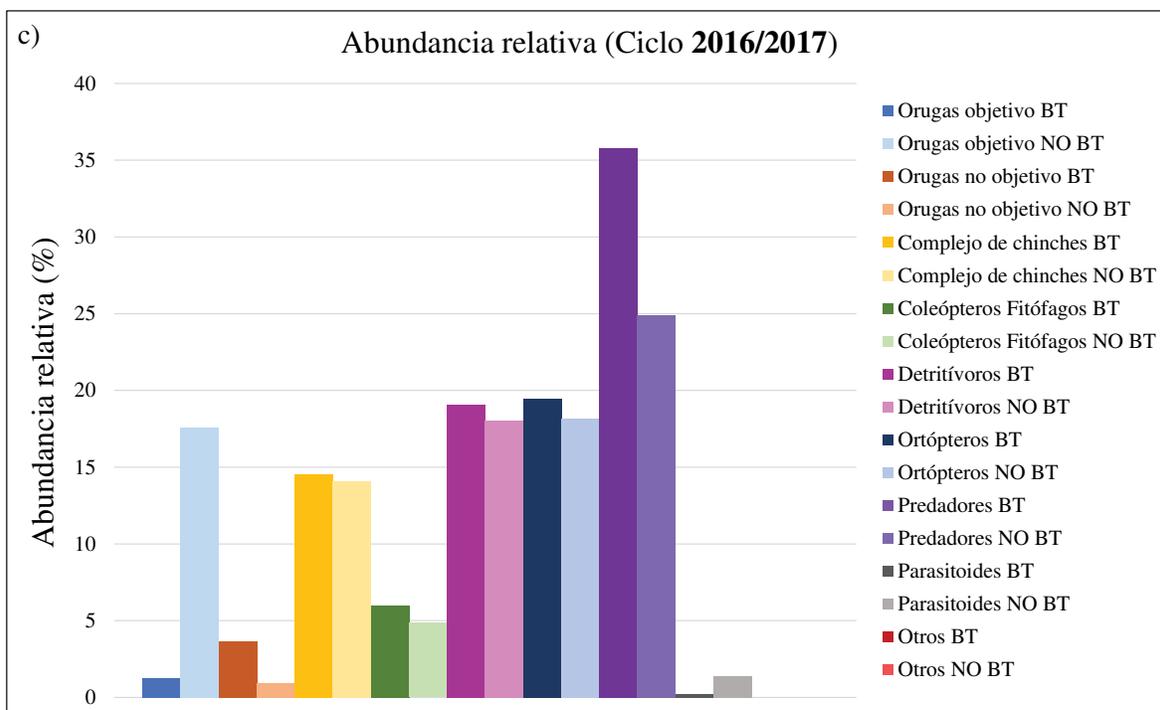


Figura 5.2 Abundancia relativa (%) de grupos funcionales de artrópodos en cultivos de soja Bt y No-Bt. Ciclos agrícolas 2014/2015 (a), 2015/2016 (b) y 2016/2017 (c).

A continuación, se detalla la abundancia de las especies que integran cada grupo funcional para los tres ciclos agrícolas evaluados.

5.3.2.1 Orugas objetivo de la tecnología Bt

Anticarsia gemmatalis y *Rachiplusia nu*, plagas clave del cultivo de soja en nuestro país, se incluyen en este grupo funcional.

En los tres años, *A. gemmatalis* tuvo una mayor abundancia en los cultivos de soja No-Bt ($T = -0,14$ y $p = 0,0022$; $T = -5,8$ y $p = 0,0001$; $T = -4,07$ y $p = 0,0001$, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente), comportamiento también observado en *R. nu* ($T = -6,24$ y $p = 0,0001$; $T = -3,76$ y $p = 0,0003$; $T = -2,08$ y $p = 0,0406$ para los tres ciclos agrícolas, respectivamente) (Figura 5.3).

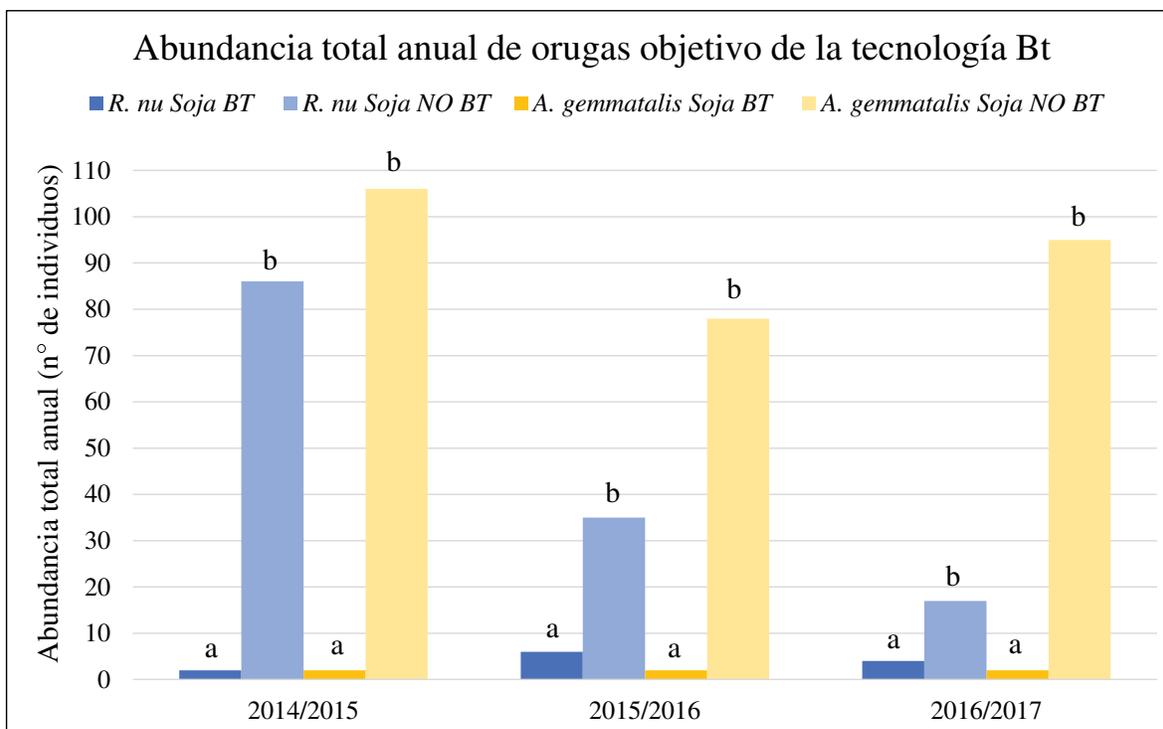


Figura 5.3 Abundancia total anual de orugas objetivo de la tecnología Bt en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de artrópodo (*R. nu* y *A. gemmatalis*) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Ambas especies causan daños de igual magnitud al alimentarse del tejido foliar de la planta de soja, siendo la oruga medidora de aparición más temprana (Igarzábal, 2014). Si bien *A. gemmatalis* es más común de encontrar en el norte de la provincia de Santa Fe (Sosa, 1991), desde hace algunos años se viene observando mayor frecuencia de aparición en la zona núcleo, tal cual se ocurrió durante los tres ciclos agrícolas evaluados, presentando un adelanto en el pico poblacional y llegando a niveles poblacionales elevados durante el período más crítico del cultivo (Perotti & Gamundi, 2009).

Los individuos de *R. nu* y *A. gemmatalis* registrados en el cultivar de soja Bt en los tres ciclos agrícolas correspondieron a larvas neonatas, las cuales no llegaron a consumir tejido foliar en cantidad suficiente para alcanzar la concentración letal de la toxina Cry1Ac expresada por el cultivar Bt (Bel *et al.*, 2017).

5.3.2.2 Orugas no objetivo de la tecnología Bt

En este grupo funcional se incluyeron las tres especies del género *Spodoptera* (*Spodoptera cosmioides*, *S.a eridania* y *S. frugiperda*), todas con comprobada tolerancia a la toxina Cry1Ac (Bernardi *et al.*, 2014). La determinación taxonómica de *S. eridania* y primer reporte en la zona central de Santa Fe fue posterior a la realización de los ensayos de campo (Lutz *et al.*, 2019), y debido a que las tres especies se comportan de manera similar con respecto a su hábito alimenticio (las larvas se alimentan de las hojas durante la etapa vegetativa de la soja, pero tienen preferencia por flores y vainas en las etapas reproductivas, lo que puede resultar en pérdidas significativas de rendimiento), nos referiremos a estas especies como “complejo *Spodoptera*”.

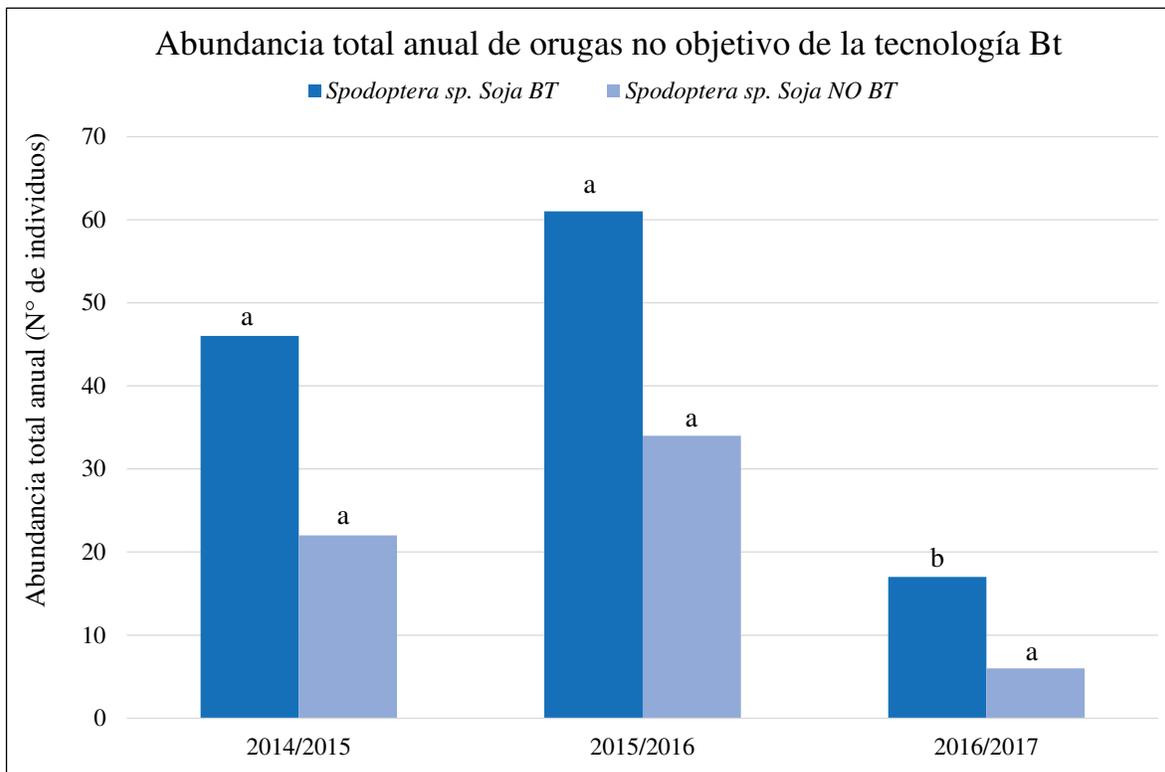


Figura 5.4 Abundancia total anual de orugas no objetivo de la tecnología Bt en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Si bien en las tres campañas agrícolas estudiadas las especies no objetivo registran mayor población en el cultivar Bt, sólo hay diferencias significativas en el ciclo agrícola

2016/2017, siendo *Spodoptera* sp. un 65% más abundante en el cultivar Bt ($T= 1,98$ y $p= 0,05$) (Fig. 5.4).

5.3.2.3 Complejo de chinches

El grupo funcional “complejo de chinches” incluye a las cuatro especies más abundantes en el cultivo de soja en Argentina: *Edessa meditabunda*, *Nezara viridula*, *Diceraeus furcatus* y *Piezodorus guildinii*, y representan el 9,2% de la totalidad de los artrópodos muestreados. Sobre un total de 396 chinches muestreadas durante los tres años de ensayos de campo, *E. meditabunda* representó el 48,48%, *N. viridula* el 18,68%, *D. furcatus* el 15,15% y *P. guildinii* el 17,67% de la abundancia total de chinches. *Edessa meditabunda* fue la especie más abundante registrada en los tres años, tanto en soja Bt como en soja No-Bt, aunque no se registraron diferencias significativas entre los cultivares ($T= -1,09$ y $p= 0,2757$; $T= -1,29$ y $p= 0,1994$; $T= -1$ y $p= 0,3175$, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.5). Además, es la única representante del complejo de chinches que tuvo mayor abundancia en el cultivar Bt durante todos los años de estudio. El resto de las especies de chinches se comportaron de manera diferente cada año evaluado. *Piezodorus guildinii* registró una abundancia significativamente mayor en el cultivar No-Bt del ciclo agrícola 2015/2016 ($T= -2,27$ y $p= 0,0251$), mientras que los ciclos agrícolas restantes no hubo diferencias entre ambos cultivares ($T= 1,5$ y $p= 0,1352$; $T= 0,13$ y $p= 0,8939$ para los ciclos agrícolas 2014/2015 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.5). *Diceraeus furcatus* y *N. viridula* no presentaron diferencias significativas en la abundancia total anual entre los cultivares ($T= -0,18$ y $p= 0,8557$; $T= -0,37$ y $p= 0,7098$; $T= -0,59$ y $p= 0,555$ en *D. furcatus*; $T= 0,45$ y $p= 0,6515$; $T= -1,7$ y $p= 0,0927$; $T= -0,65$ y $p= 0,5195$ en *N. viridula*, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.5).

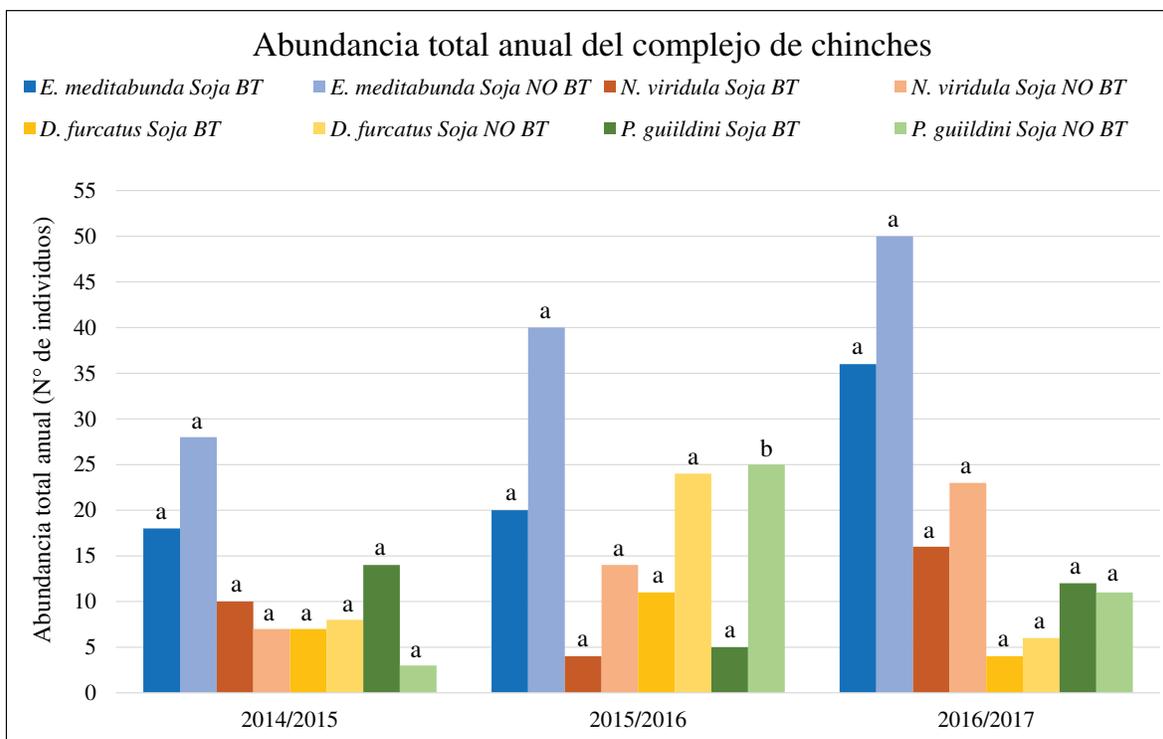


Figura 5.5 Abundancia total anual del complejo de chinches en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de artrópodo (*E. meditabunda*, *N. viridula*, *D. furcatus* y *P. guildinii*) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Las chinches fitófagas son plagas clave del cultivo de soja durante la etapa reproductiva y, como consecuencia de los cambios ocurridos desde hace varios años en el sistema productivo (siembra directa, modificaciones en el espaciamiento entre surcos, elección de grupos de madurez y cultivares, etc.), la abundancia relativa de las diferentes especies de hemípteros se ha modificado en grado diferente según las distintas áreas geográficas (Gamundi & Sosa, 2007). En general, desde principios de los años '70 y hasta 1995, la especie predominante fue *N. viridula*. Según Gamundi *et al.* (2007), cerca de 80% de la población de chinches del sur de Santa Fe estaba constituido por *N. viridula* y *P. guildinii* en proporciones similares, mientras que en la región norte de Santa Fe la especie predominante era *P. guildinii*. Y en la región centro de Santa Fe, la especie de mayor importancia era *P. guildinii*, seguida por *E. meditabunda* (Frana *et al.*, 2006). En este sentido, Liljesthröm *et al.* (2014) afirman que la presencia de parasitoides específicos de los estados inmaduros y adulto

de *N. viridula* (*Trichopoda. giacomelli*) y parasitoides oófagos de pentatómidos (*Telenomus podisi* y *Trissolcus urichi*) podrían explicar la disminución de la densidad poblacional de la chinche verde y el incremento de *P. guildinii* en los cultivos de soja de nuestro país, la cual sólo es atacada por parasitoides de huevos.

Durante el período reproductivo del cultivo de soja, las estructuras reproductivas se tornan nutricionalmente adecuadas para el desarrollo de las chinches (Panizzi & Vivan, 1997), y es esperable que su población se incremente durante el llenado de granos, como ocurrió durante los tres ciclos agrícolas evaluados (Capítulo 2).

La mayor abundancia de *E. meditabunda* registrada en ambos tipos de cultivares (Bt y No-Bt) durante los tres ciclos agrícolas evaluados en este trabajo, podría estar relacionada con las características del hábito alimenticio de esta especie, que puede alimentarse de tallos de soja y hojas, situación que no ocurre con las otras especies del complejo de chinches que prefieren estructuras reproductivas (Smaniotto & Panizzi, 2015; Panizzi *et al.*, 2022). Además, el estilete más corto que presenta *E. meditabunda* con respecto a las otras especies de chinches fitófagas, explica la dificultad para alimentarse de semillas (ésta queda fuera de su alcance debido a que están protegidas por la vaina) (Panizzi, 2000).

5.3.2.4 Coleópteros fitófagos

Este grupo funcional incluye tres familias diferentes de coleópteros, todas con comportamiento fitófago: Chrysomelidae (*Megascelis* sp. y *Diabrotica* sp.), Scarabaeidae (*Ciclocephala* sp. y *Diloboderus abderus* Storm) y Elateridae (*Conoderus* sp.). Sobre un total de 496 individuos de coleópteros herbívoros muestreados durante los tres ciclos agrícolas evaluados, el 76,2% correspondió a *Megascelis* sp., siendo la especie más abundante en todos los ciclos agrícolas, registrando diferencia significativa entre los cultivares sólo el primer ciclo evaluado (T= 3,33 y p= 0,0011; T= -0,37 y p= 0,7104; T= 0,44 y p= 0,6618, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.6).

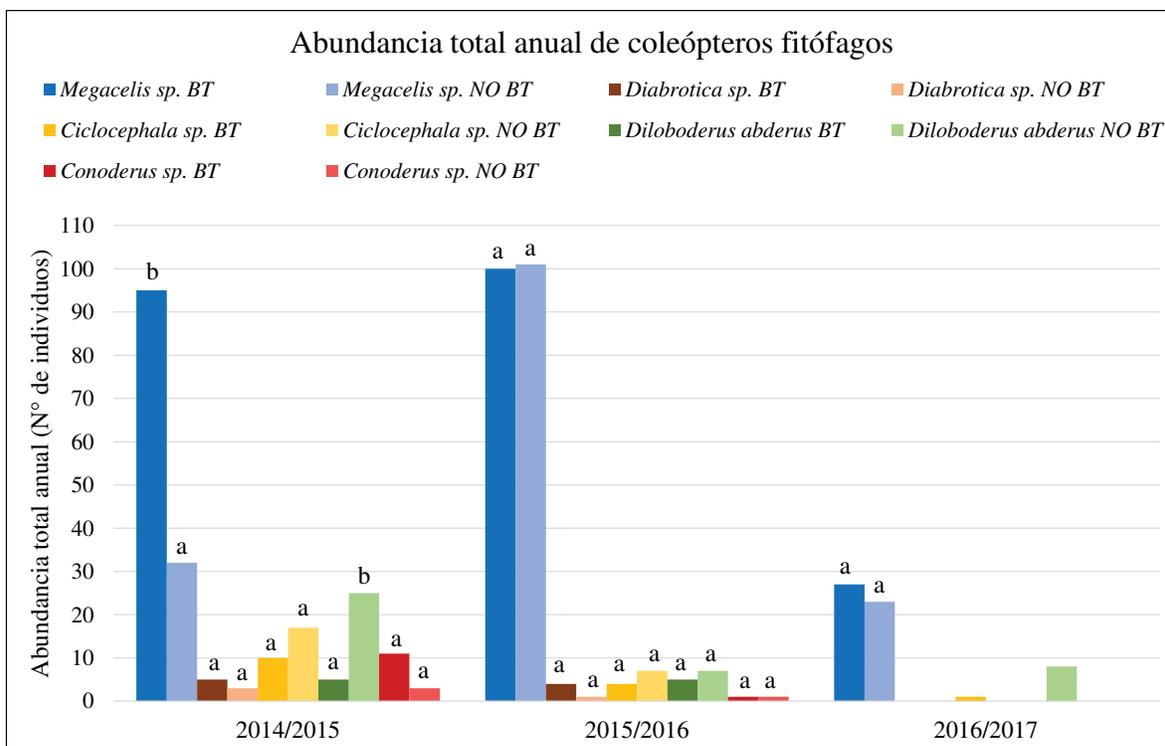


Figura 5.6 Abundancia total anual de coleópteros fitófagos en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de coleóptero fitófago (*Megascelis* sp., *Diabrotica* sp., *Cyclocephala* sp., *Diloboderus abderus* y *Conoderus* sp.) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Este crisomélido, también conocido como “vaquita defoliadora de la soja”, presenta una coloración verde-azulada metalizada (Fig. 5.7.a.), y ocasiona daño en estado adulto al alimentarse de los folíolos, cotiledones, brotes y vainas (Saluso, 2015). Las lesiones en los folíolos comienzan por sus bordes, son de aspecto circular y de bordes irregulares (Fig. 5.7.b. y c.). Cuando los daños ocurren en etapas vegetativas tempranas, como sucedió durante los tres ciclos agrícolas evaluados, produce un retraso en el crecimiento y desarrollo de la planta de soja (Cabrera *et al.*, 2002). Solo en el ciclo 2014/2015, la abundancia de *Megascelis* sp. fue mayor en el cultivar de soja Bt. Según Salvadori *et al.* (2007), la vaquita defoliadora de la soja tiene gran capacidad de vuelo y coloniza cabeceras y perímetros de lotes de soja, por lo que su población podría provenir de lotes cercanos implantados con gramíneas (maíz o trigo).

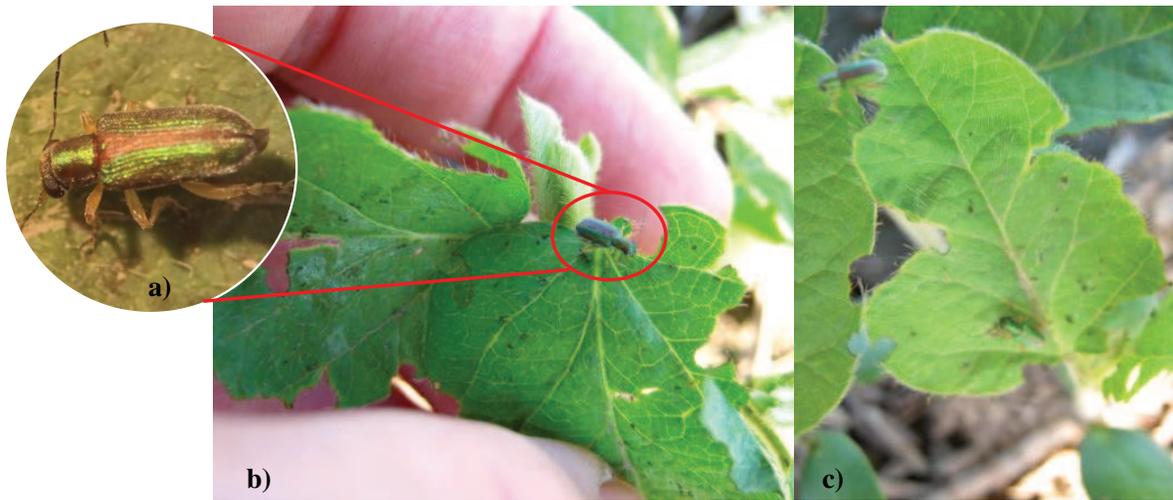


Figura 5.7 Adulto de *Megascelis* sp (a); daño típico en folíolos en estado vegetativo temprano de soja por *Megascelis* sp. (b y c).

Diabrotica sp., *Ciclocephala* sp., *D. abderus* y *Conoderus* sp. constituyen el resto de los coleópteros fitófagos registrados en los cultivos de soja Bt y No-Bt (Fig. 5.6).

La familia Scarabaeidae reúne a varias especies que conforman la fauna del suelo, denominándose “gusanos blancos” en su estadio larval. En los últimos años se ha incrementado su densidad poblacional, beneficiados por técnicas como la siembra directa, asociándose el aumento poblacional con el aumento de cobertura y ausencia de remoción en el suelo. *Diloboderus abderus*, también conocido como “bicho torito” o “bicho candado”, fue la segunda especie más abundante de los coleópteros fitófagos: sobre un total de 496 individuos de coleópteros herbívoros muestreados durante los tres ciclos agrícolas evaluados, el 10,08% correspondió a *D. abderus* (adultos). Al comparar la abundancia por tipo de cultivar, ésta fue significativamente mayor en el cultivar No-Bt durante los ciclos agrícolas 2014/2015 y 2016/2017 respecto del cultivar Bt ($T = -3,34$ y $p = 0,0011$; $T = -2,2$ y $p = 0,0315$, respectivamente), mientras que en el ciclo agrícola 2015/2016 no hubo diferencias significativas entre los cultivares ($T = -0,55$ y $p = 0,5839$) (Fig. 5.6). Esta especie ocasiona daños en estado larval al alimentarse de las raíces de los cultivos. Si bien el mayor daño es esperable que ocurra en cultivos de invierno, puede ocasionar inconvenientes en cultivos de soja de siembra temprana (soja de primera sembrada al inicio de la primavera). Tiene una

sola generación anual, culminando el período larval en el mes de noviembre (Morey & Alzugaray, 1982), razón por la cual no ocasiona daño en los cultivos de soja de nuestra región, donde predominan las siembras de segunda (Zubiaga & Vanzolini, 2019).

Cyclocephala sp. es otro género de gusanos de suelos presentes en la zona núcleo de nuestro país (Frana, 2002), aunque su abundancia fue menor a la de *D. abderus* (7,86% del total de coleópteros fitófagos adultos). Durante los tres ciclos agrícolas, no se registraron diferencias significativas en la abundancia de *Cyclocephala* sp. entre ambos tipos de cultivares (T= -1,29 y p= 0,198; T= -0,93 y p= 0,3525; T= 1 y p= 0,3208, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.6).

Diabrotica speciosa (Germar) y *Conoderus* sp. fueron los coleópteros fitófagos que menor abundancia registraron en ambos tipos de cultivares de soja, representando el 2,62% y 3,22% de los coleópteros fitófagos muestreados durante los tres ciclos agrícolas (Figura 5.6). *Diabrotica speciosa*, conocida vulgarmente como “vaquita”, es una especie polífaga que está documentada en la mayoría de los cultivos en América del Sur, siendo considerada plaga de cultivos en estado larval (maíz, maní y papa) y en estado adulto (cultivos hortícolas y plantas jóvenes de algunos cultivos extensivos como soja y girasol, entre otros) (Ávila & Parra, 2002; Walsh *et al.*, 2020). En densidades poblacionales elevadas (poco común en nuestra región), provocan defoliaciones en estadios tempranos del cultivo de soja al alimentarse de brotes tiernos. En los tres ciclos agrícolas evaluados, aunque sin diferencias significativas, fue más abundante en el cultivar Bt (Fig. 5.6), aunque no alcanzó nivel poblacional elevado. Curis (2014) reportó, en la zona de estudio, abundancias 2,5 veces mayores de *D. speciosa* en cultivos de maíz Bt que en lotes de maíz convencional, atribuyendo este mayor nivel poblacional a un resurgimiento de la especie debido a la menor aplicación de insecticidas.

Por otro lado, *Conoderus* sp. o también conocido como “gusano alambre”, tuvo baja presencia en los ciclos 2014/2015 y 2015/2016, mientras que, en el último ciclo agrícola, en el cual los lotes estuvieron anegados a causa de abundantes precipitaciones, no fue detectado (Fig. 5.6).

5.3.2.5 Ortópteros fitófagos

Dentro del grupo de ortópteros fitófagos se incluyen 3 especies de grillos (*Anurogryllus muticus* De Geer, *Gryllus argentinus* Sauss, y *Scapteriscus* sp.) y las denominadas tucuras.

El 52% de los ortópteros fitófagos muestreados estuvo representado por la familia Acrididae (tucuras) (Figura 5.8). Según Aragón (2002), *Dichroplus maculipennis* Blanchard o “tucura de alas manchadas” y *Rhammatocerus pictus* Bruner o “tucura pintada” son las especies más comunes de encontrar en la región de estudio. De los tres ciclos agrícolas evaluados, se observó mayor abundancia de tucuras en el ciclo 2014/2015 en la soja Bt, con diferencias significativas respecto al cultivar No-Bt ($T= 2,75$ y $p= 0,0067$). En los ciclos agrícolas 2015/2016 y 2016/2017 no hubo diferencias significativas en la abundancia de tucuras entre los cultivares de soja ($T= -0,94$; $p= 0,348$ y $T= 1,28$ y $p= 0,2029$, respectivamente). Las tucuras oviponen en áreas no perturbadas y desde allí atacan a los cultivos, por lo que las infestaciones pueden provenir de lugares fuera de los lotes de estudio. La mayoría de las tucuras son polífagas, presentan una marcada preferencia por los vegetales de hoja fina como maíz y sorgo. Aunque, ante la falta de estas especies, atacan otros cultivos como alfalfa o soja, donde también producen daño, sobre todo en períodos prolongados de sequía y en lotes bajo siembra directa (Aragón, 2002).

El resto de los ortópteros fitófagos (grillos), si la comparación se realiza a nivel de especie, tuvieron menor abundancia que tucuras tanto en los lotes de soja Bt como No-Bt en los tres ciclos agrícolas evaluados (Fig. 5.8). La especie de mayor importancia es *A. muticus* (Familia: Gryllidae), también denominada “grillo subterráneo” o “grillo marrón”, la cual representó el 31,2% del total de ortópteros fitófagos muestreados en los tres ciclos agrícolas, aunque no hubo diferencias significativas en la abundancia total anual entre los cultivares Bt y No-Bt ($T= -1,09$ y $p= 0,2766$; $T= -0,6$ y $p= 0,5465$; $T= -0,33$ y $p= 0,7388$, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente). Las ninfas alcanzan el estado adulto en noviembre y diciembre, que es el período de mayor daño de la plaga. Su incidencia se ha incrementado con la siembra directa, causando daño en plántulas de soja, maíz y sorgo, las cuales corta y transporta a galerías subterráneas donde pone sus huevos (Aragón, 2002).

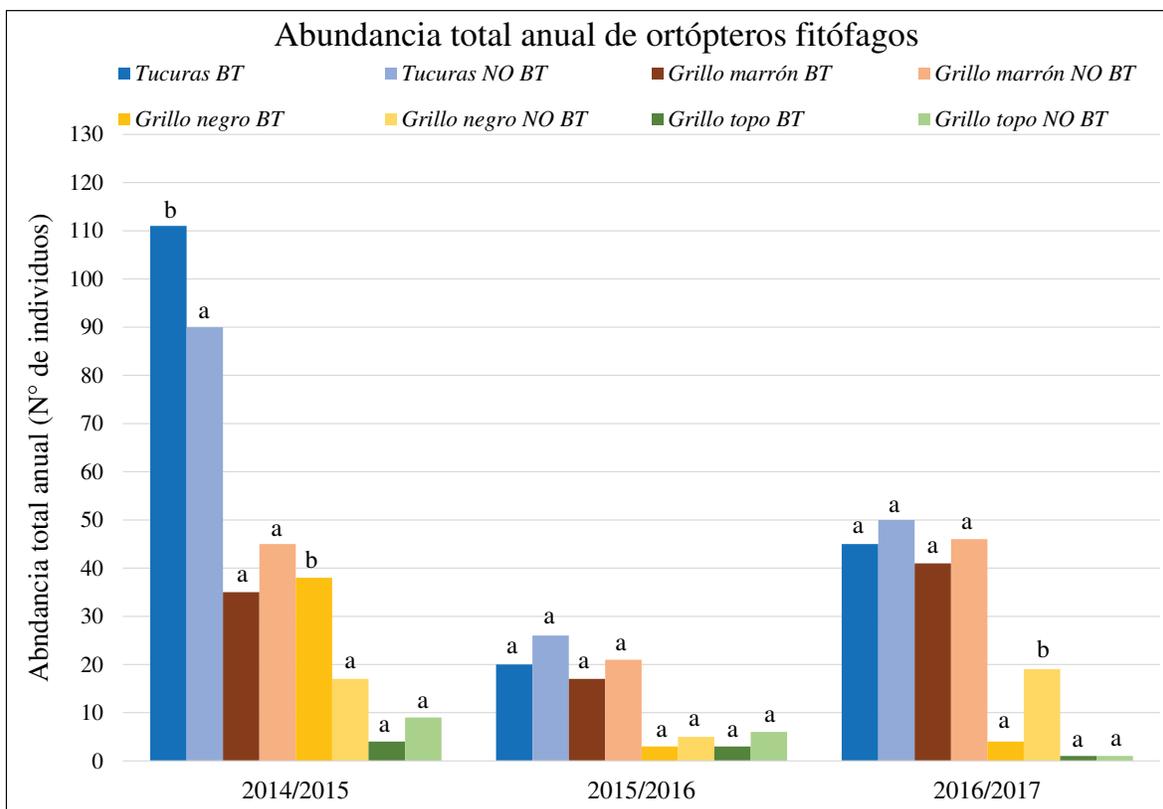


Figura 5.8 Abundancia total anual de ortópteros fitófagos en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de artrópodo detritívoro (Tucuras, Grillo marrón, Grillo negro y Grillo topo) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Gryllus argentinus (Familia Gryllidae), vulgarmente conocido como “grillo negro”, fue significativamente más abundante en el cultivar Bt durante el ciclo 2014/2015 ($T= 2,09$ y $p= 0,0381$) y en el cultivar No-Bt durante el ciclo 2016/2017 ($T= -2,21$ y $p= 0,0298$), mientras que en el segundo ciclo evaluado las abundancias fueron similares entre ambos cultivares ($T= -0,72$ y $p= 0,4717$) (Fig. 5.8); esta especie representó el 13,1% de los ortópteros registrados durante los tres ciclos agrícolas. Por otro lado, *Scapteriscus* sp. (Familia Gryllotalpidae), también llamados “grillo topo”, tuvieron una abundancia total de 3,65% para los años evaluados (Figura 5.8), sin registrar diferencias significativas entre cultivares ($T= -1,43$ y $p= 0,1531$; $T= -1,03$ y $p= 0,307$; $T= 0$ y $p= >0,9999$), para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente). Ambas especies de grillos

ocasionan daño en los cultivos al alimentarse de las raíces y cavar galerías, pero son más comunes de encontrar en parques, canchas de césped, huertas y jardines (Aragón, 2002).

5.3.2.6 Detritívoros

La familia Scarabaeidae incluye escarabajos detritívoros que se alimentan principalmente de excrementos de mamíferos (especies coprófagas) y de animales muertos (especies carroñeras). Dentro de ésta, *Ontherus sulcator* (Fabricius) representó el 72,45% del total de insectos detritívoros muestreados durante los tres ciclos agrícolas evaluados. Durante el ciclo agrícola 2014/2015, registró una abundancia significativamente mayor en el lote de soja Bt ($T= 2,79$ y $p= 0,0061$), mientras que los dos ciclos agrícolas siguientes no se registraron diferencias significativas entre la abundancia de ambos cultivares ($T= 0,77$ y $p= 0,4435$; $T= -0,21$ y $p= 0,8313$, para los ciclos agrícolas 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.9). La mayor población en el primer ciclo agrícola evaluado puede deberse a las mayores precipitaciones registradas (Tabla 2 del Anexo). En este sentido, Damborsky *et al.* (2015), al estudiar la abundancia de coleópteros detritívoros en diferentes ambientes del Chaco húmedo, observaron que *O. sulcator* prefiere ambientes de mayor humedad como los bosques por lo que su abundancia está directamente relacionada a las precipitaciones, tal cual se observó durante el ciclo 2014/2015 (Fig. 5.9). Además, si bien el cultivo antecesor de ambos lotes de soja fue trigo en los tres ciclos agrícolas, el lote de soja Bt en el año 2014/2015 provenía de pasturas de alfalfa. En este sentido, varios autores registraron mayor densidad de detritívoros en lotes provenientes de pasturas que en aquellos procedentes de rotación agrícola (Stinner & House, 1990; Bedano *et al.*, 2000; Gizzi *et al.*, 2009), atribuyendo la mayor cantidad de estos organismos al microclima y abundante biomasa radicular de las pasturas que proporciona mayor disponibilidad de alimento y refugios a este tipo de organismos (Wardle *et al.*, 1999).

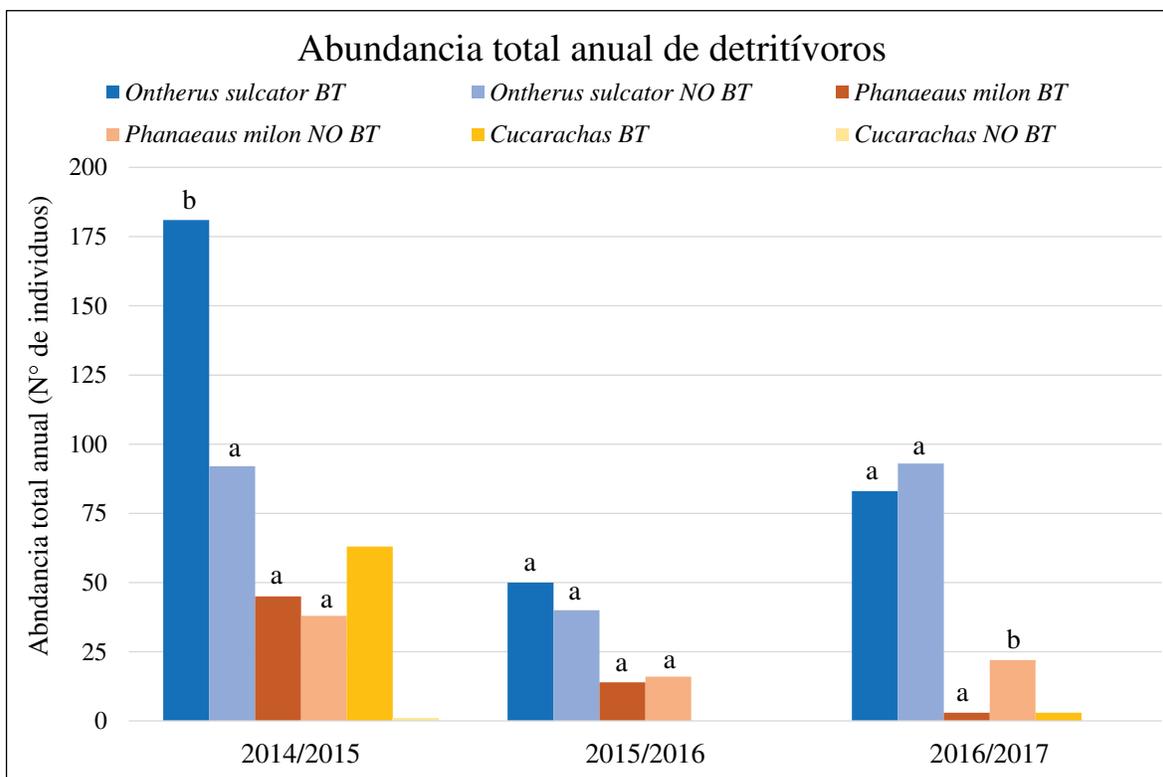


Figura 5.9 Abundancia total anual de detritívoros en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de artrópodo detritívoro (*Ontherus sulcator* y *Phanaeus milon*) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Por otro lado, *Phanaeus milon* (Blanchard) es la otra especie de la familia Scarabaeidae que sigue en abundancia dentro de los detritívoros registrados (18,54%). En el ciclo 2016/2017 se observó una abundancia significativamente mayor de este escarabajo en el lote de soja No-Bt ($T = -2,29$ y $p = 0,0248$), mientras el resto de los años evaluados la abundancia fue similar en ambos cultivares ($T = 0,67$ y $p = 0,5035$; $T = -0,37$ y $p = 0,7106$, para los ciclos agrícolas 2014/2015 y 2015/2016, respectivamente) (Fig. 5.9). En general, y según la bibliografía disponible, no se registran efectos de los cultivos Bt sobre la abundancia de escarabajos detritívoros (Campos & Hernández., 2015a). Los mismos autores también evaluaron aspectos del comportamiento y reproducción, y concluyeron que la tasa de incorporación de materia orgánica en el suelo, realizada por los escarabajos, y los parámetros

reproductivos fueron similares cuando se alimentaron de heces de cerdos que recibieron maíz Bt y convencional como alimento (Campos & Hernández, 2015b).

También se registró la presencia de cucarachas (Orden Blattodea) durante el primer ciclo agrícola muestreado (Fig. 5.9).

La degradación de las proteínas Cry, provenientes de los cultivos GM con resistencia a insectos, ocurre en el suelo después de su liberación a partir de los exudados de las raíces o la descomposición del material vegetal, y depende de las condiciones ambientales y las prácticas de manejo aplicadas en el cultivo (Zwahlen *et al.*, 2003). Sin embargo, no se ha demostrado la persistencia o acumulación a largo plazo de estas toxinas en el suelo (Muhammad *et al.*, 2010), y los estudios realizados no revelaron efectos perjudiciales significativos de estas toxinas sobre la macrofauna del suelo (Weinert *et al.*, 2010). Igualmente, las prácticas de manejo, las condiciones ambientales y el uso de fitosanitarios para el control químico de plagas son factores que podrían tener impacto en la abundancia y ocurrencia de estas especies, incluso más que los cultivos GM con resistencia a insectos que expresan toxinas insecticidas (Griffiths & Plilippot, 2013).

5.3.2.7 Depredadores y parasitoides

A continuación, se detalla la abundancia de depredadores en cultivos de soja Bt y No-Bt según el orden taxonómico.

Hemípteros depredadores

En los tres ciclos agrícolas evaluados, *Geocoris sp.* (Familia Geocoridae) y *Nabis sp.* (Familia Nabidae) fueron las especies más abundantes en ambos cultivares, representando el 55,65% y 40% del total de hemípteros depredadores, respectivamente. *Nabis sp.* no registró diferencias significativas en la abundancia entre los cultivares ($T= 1,64$ y $p= 0,1022$; $T= -1,13$ y $p= 0,259$; $T= 0,16$ y $p= 0,8719$ para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente); sin embargo, *Geocoris sp.* fue significativamente más abundante en el cultivar Bt en el ciclo 2015/2016 ($T= 2,13$ y $p= 0,0351$), y no presentó diferencias en la abundancia entre cultivares en los restantes ciclos agrícolas estudiados ($T= -0,45$ y $p= 0,6545$; $T= 1,68$ y $p= 0,0956$, para 2014/2015 y 2016/2017, respectivamente) (Fig. 5.10).

Por otro lado, *Orius sp.* (Familia Anthocoridae) y *Podisus sp.* (Familia Pentatomidae), fueron menos abundantes tanto en la soja Bt como en la soja convencional (Fig. 5.10), sin diferencias significativas entre cultivares para la primera especie de hemíptero depredador (T= 0,58 y p= 0,5631; T= -1,01 y p= 0,3147; T= 0 y p>0,9999) (la abundancia de *Podisus sp.* no pudo analizarse estadísticamente ya que sólo estuvo presente en el cultivar No-Bt durante un solo ciclo agrícola).

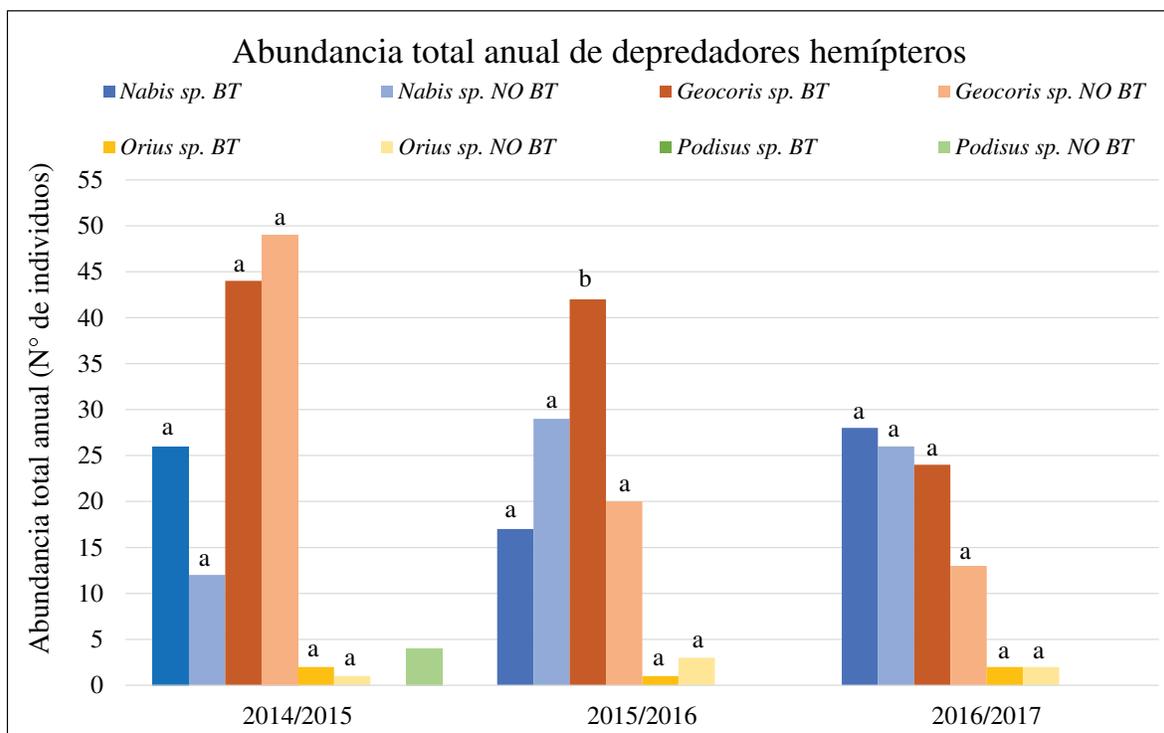


Figura 5.10 Abundancia total anual de hemípteros depredadores en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de depredador hemíptero (*Nabis sp.*, *Geocoris sp.*, *Orius sp.* y *Podisus sp.*) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Coleópteros depredadores

La abundancia total registrada, en orden creciente, fue la siguiente: *Galerita collaris* Latr. (Familia: Carabidae), *Photinus sp.* (Familia: Lampyridae), *Cycloneda sanguinea* L. (Familia: Coccinellidae) y *Eriopis connexa* Germar (Familia: Coccinellidae), representando el 47,05%; 23,5%; 18,48% y 10,92% de los coleópteros depredadores muestreados,

respectivamente (Fig. 5.11). Sin embargo, no se registraron diferencias significativas en la abundancia entre cultivares de *G. collaris* ($T= 1,58$ y $p= 0,1166$; $T= 0,73$ y $p= 0,4679$; $T= -1,76$ y $p= 0,0832$) y *E. connexa* ($T= 0,38$ y $p= 0,7047$; $T= -1,75$ y $p= 0,0832$; $T= 0$ y $p > 0,9999$) en los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente (Fig. 5.11).

Los coleópteros depredadores *C. sanguinea* y *Photinus sp* *Photinus sp*. no se registraron en todos los cultivares en todos los años evaluados (Fig. 5.11).

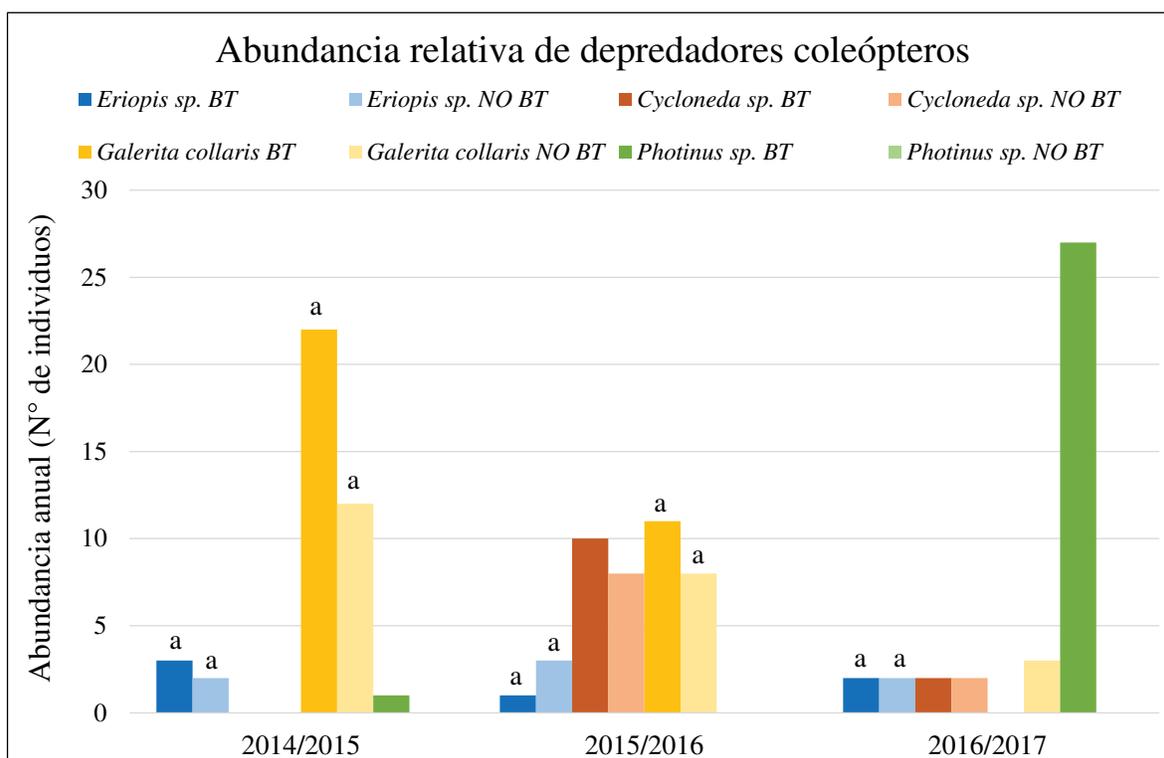


Figura 5.11 Abundancia total anual de coleópteros depredadores en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para cada especie de depredador coleóptero (*E. connexa* y *G. collaris*) en los ciclos agrícolas correspondientes (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Arañas

El complejo de arañas compone la mitad de los depredadores registrados en soja, constituyendo un grupo importante de controladores biológicos (Beltramo *et al.*, 2006). Se

alimentan de estados inmaduros y adultos de consumidores primarios, son generalistas, están presentes en muchos cultivos y consumen múltiples presas (Molinari, 2005).

El género *Lycosa* sp. (Familia Lycosidae), son depredadores muy voraces, con hábito nocturno y patas largas que le permiten deambular de manera muy activa sobre la superficie terrestre (Pearce & Zalucki, 2006), representó el 28% del total de arañas recolectadas, siendo su abundancia similar en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas evaluados (Fig. 5.12) ($T = -0,45$ y $p = 0,6562$; $T = -0,26$ y $p = 0,7933$; $T = -0,66$ y $p = 0,5103$ para 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente). Para el resto de las arañas la abundancia fue más heterogénea según el año y cultivar, aunque no se presentaron diferencias significativas ($T = -1,5$ y $p = 0,1348$; $T = 1,13$ y $p = 0,195$; $T = 1,17$ y $p = 0,2441$, para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017, respectivamente) (Figura 5.12).

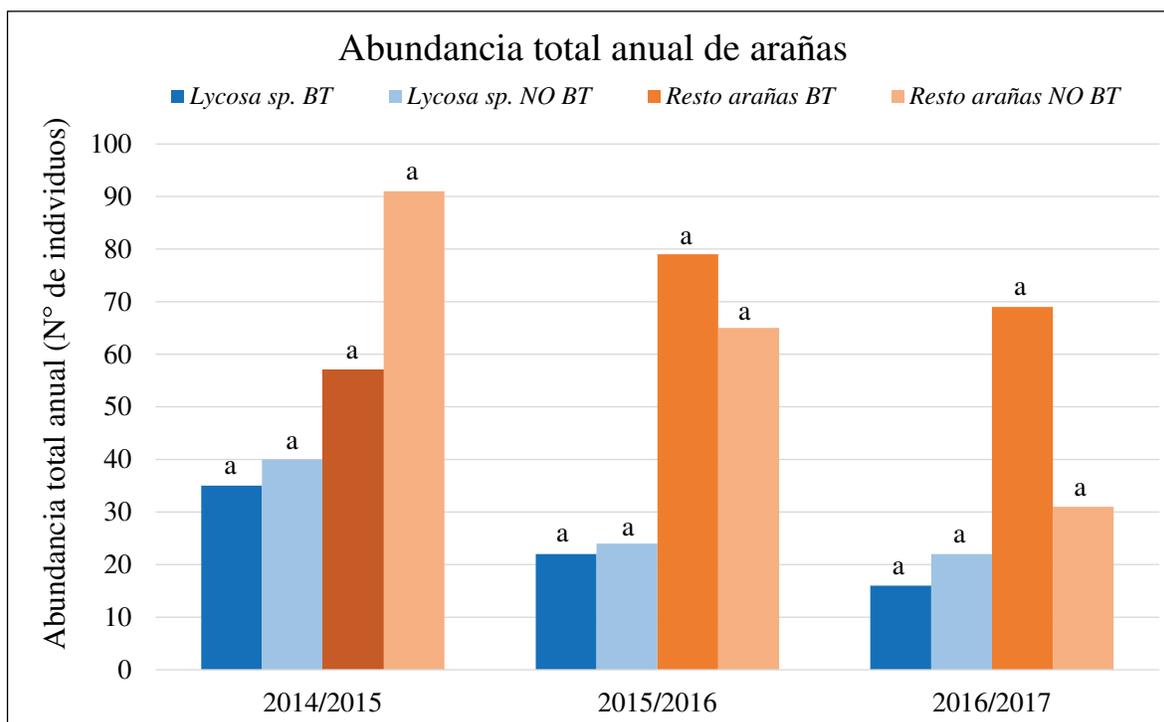


Figura 5.12 Abundancia total anual de arañas en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para *Lycosa* sp. y el resto de arañas (sin identificar) en cada ciclo agrícola evaluado (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Varios autores estudiaron los efectos de los cultivos Bt sobre la abundancia de arañas, sin encontrar diferencias significativas (Candolfi *et al.*, 2004; Farinós *et al.*, 2008; Almada *et al.*, 2012). La abundancia de arañas está relacionada con características específicas de la vegetación, lo que sugiere que la disponibilidad de hábitats es importante para la colonización y establecimiento de las arañas (Rypstra & Carter, 1995). De acuerdo a esto, áreas de refugio, sitios de reproducción y disponibilidad de presas son factores que determinan la presencia o la ausencia de este grupo de depredadores: cuando éstas disminuyen a causa de las aplicaciones de insecticidas o por la finalización del ciclo del cultivo, las arañas migran a los bordes o a lotes con pasturas perennes donde hay disponibilidad de presas (Abbate Tadic *et al.*, 2022b). Además, el tipo de laboreo de suelo también influye en la abundancia de los artrópodos, siendo la siembra directa un método poco disruptivo que favorece la presencia de presas y depredadores en los suelos, incluidas las arañas (Beltramo *et al.*, 2006).

Resto de depredadores

Este grupo funcional comprende especies de diferente clase, orden y hábito: las especies de insectos predadores *Chrysoperla* sp. Hagen (Familia: Chrysopidae; hábito aéreo), *Labidura riparia* Pallas (Familia Labiduridae; hábito terrestre), y a los artrópodos conocidos como ciempiés (Clase: Chilopoda; hábito terrestre), siendo éstos últimos los que presentaron mayor abundancia total (Fig. 5.13). No hubo diferencias significativas en la abundancia total anual de *Chrysoperla* sp. ($T = -0,56$ y $p = 0,5753$; $T = 1,77$ y $p = 0,0778$; $T = -1,46$ y $p = 0,1477$) y *L. riparia* ($T = 1,2$ y $p = 0,2298$; $T = -0,83$ y $p = 0,4088$; $T = -1,27$ y $p = 0,2082$) entre ambos cultivares y para los tres ciclos agrícolas evaluados (Fig. 5.13). Mientras que, la abundancia total anual de quilópodos fue significativamente mayor en el cultivar No-Bt en el ciclo agrícola 2016/2017 ($T = -2,39$ y $p = 0,019$) (Fig. 5.13). Bhatti *et al.* (2005), al evaluar la abundancia de la fauna de suelo durante tres años en maíz Bt, no observaron diferencias en la cantidad de quilópodos con respecto al cultivar convencional (No-Bt). Durante el ciclo agrícola 2016/2017, los lotes estuvieron anegados, y la disposición de las trampas *pitfall* podría haber tenido efecto sobre la mayor abundancia registrada en el cultivar No-Bt. En el resto de los ciclos agrícolas, aunque sin diferencias significativas, se registraron mayor número total de quilópodos ($T = 0,61$ y $p = 0,5403$, y $T = -0,88$ y $p = 0,5403$ para 2014/2015 y 2015/2016, respectivamente) (Tabla 2 del Anexo).

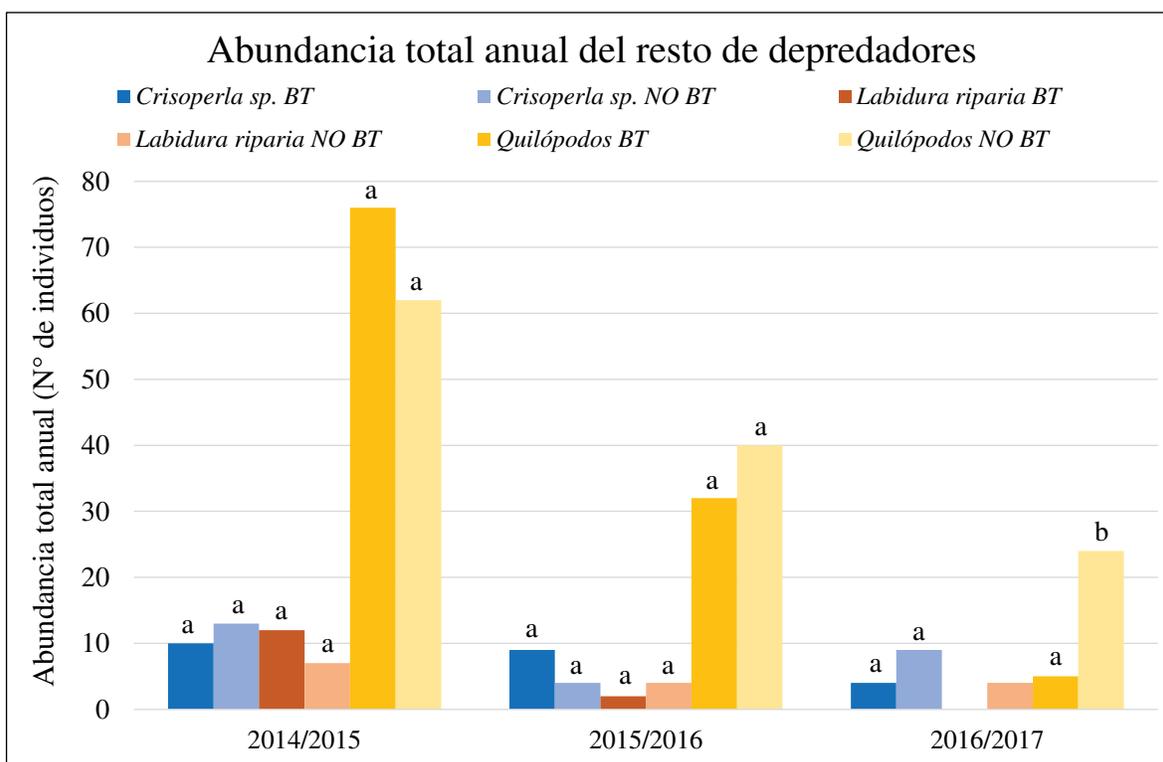


Figura 5.12 Abundancia total anual del resto de depredadores en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para *Chrysoperla sp.*, *Labidura riparia* y quilópodos en los ciclos agrícolas correspondientes (Test: Prueba t, $\alpha \leq 0,05$).

Parasitoides

Se registró la presencia de representantes de cuatro familias de parasitoides de lepidópteros, incluidas en dos órdenes: Díptera (Familia Tachinidae) e Hymenoptera (Familias Ichneumonidae, Braconidae y Encyrtidae).

Dentro de los dípteros parasitoides, *Paradidyma sp.* fue el género más abundante registrado parasitando sobre larvas de *Spodoptera* en la soja Bt durante el ciclo agrícola 2014/2015 (Fig. 5.13). Este género fue citado para la Argentina hace algunos años (Gramajo *et al.*, 2013), por lo que se conoce poco de su biología y ésta sería la primera vez que se la cita parasitando a estados larvales del género *Spodoptera*. Mientras que *Voria sp.* se ha registrado en el cultivar No-Bt parasitando larvas de *R. nu* (Figura 5.13). La abundancia de

ambas especies de dípteros parasitoides no analizó estadísticamente debido que no se registraron en ambos cultivares (Bt y No-Bt) en todos los ciclos agrícolas evaluados.

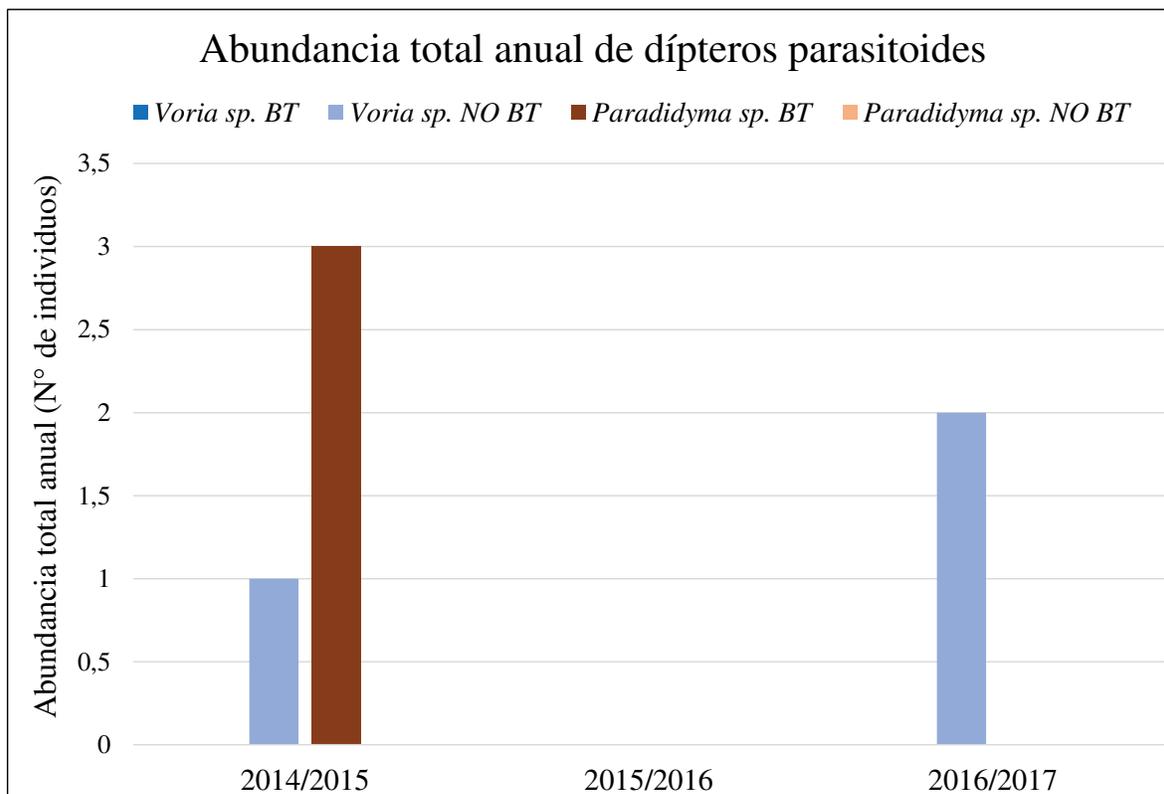


Figura 5.13 Abundancia total anual de dípteros parasitoides en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados.

Respecto a los parasitoides himenópteros, se registró a *Colpotrochia* sp. parasitando larvas de *Spodoptera* sp. en ambos cultivares de soja durante el ciclo 2014/2015, sin diferencias significativas entre ambos cultivares ($W= 203,50$ y $p= 0,9590$); mientras que en el ciclo agrícola 2015/2016 sólo estuvo presente en el cultivar Bt (Fig. 5.14). Se identificó a *Campoletis* sp. parasitando larvas de *Spodoptera* sp. en el cultivar Bt durante el año 2014/2015 y larvas de *Spodoptera* sp. y *A. gemmatalis* en la soja convencional en 2015/2016), sin diferencias significativas en su abundancia entre cultivares ($W= 204$ y $p= 0,9397$; $W= 134$ y $p= 0,8519$ para los ciclos 2014/2015 y 2015/2016, respectivamente) (Fig. 5.14). La abundancia total anual de *Casinarina* sp., identificada parasitando larvas de *A. gemmatalis* y *Spodoptera* sp. en la soja Bt y No-Bt durante el ciclo 2015/2016, no presentó

diferencias significativas ($W= 143$ y $p= 0,3045$); también se observó *Casinaría* sp. en el cultivar Bt durante 2014/2015 (Fig. 5.14).

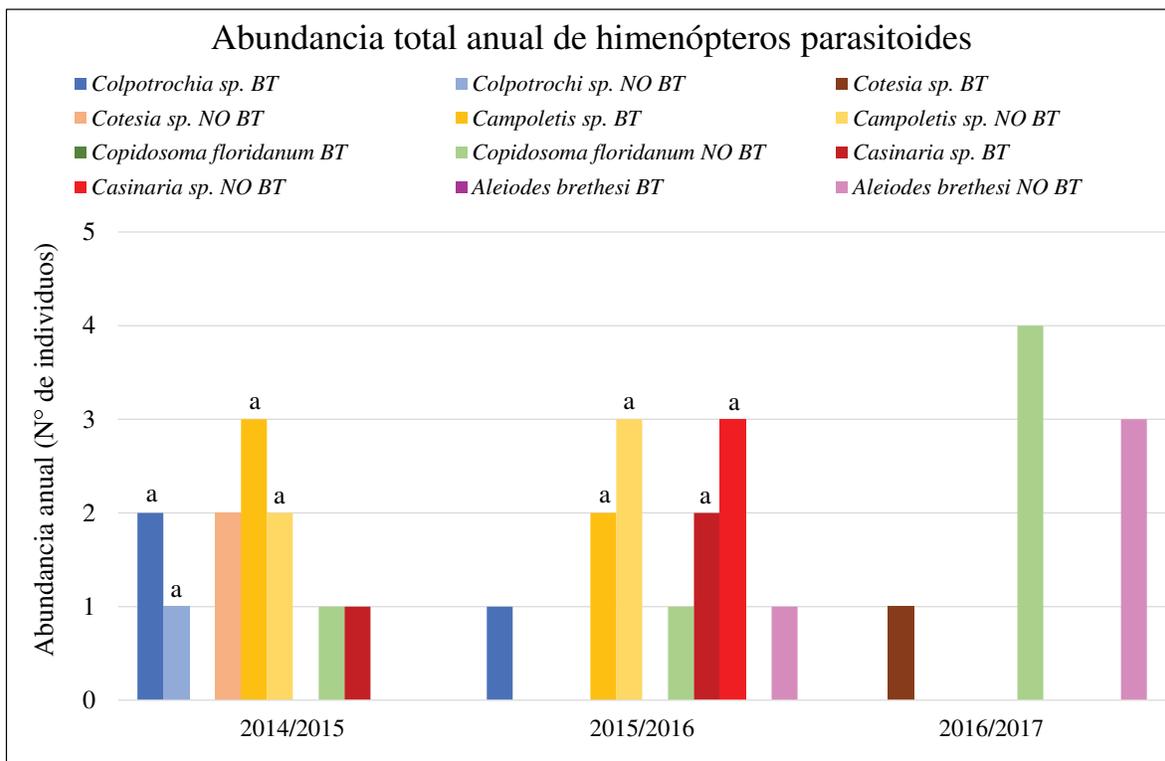


Figura 5.14 Abundancia total anual de himenópteros parasitoides en cultivos de soja Bt y No-Bt durante los ciclos agrícolas evaluados. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos (Bt y No-Bt) para *Colpotrochia* sp., *Campoletis* sp. y *Casinaría* sp. en los ciclos agrícolas correspondientes (Test: Wilcoxon, $\alpha \leq 0,05$).

Abundancias más esporádicas tuvieron *Aleioides brethesi* (parasitando larvas de *R. nu* en soja No-Bt durante el ciclo 2016/2017) y *Cotesia* sp. (parasitando larvas de *Spodoptera* sp. en el cultivar No-Bt durante 2014/2015 y en el cultivar Bt en el último ciclo agrícola evaluado) (Figura 5.14). *Copidosoma floridanum* Ashmead (Familia: Encyrtidae) se observó durante los ciclos agrícolas 2014/2015 y 2016/2017 en el cultivo de soja No-Bt (Figura 5.14). Este himenóptero es poliembriónico, cosmopolita y es un parasitoide coinobionte huevo-larval obligado de orugas de la subfamilia Plusiinae (Familia: Noctuidae) (Grbic *et al.*, 1997); por lo tanto, sólo estuvo en el cultivo de soja convencional parasitando larvas de *R. nu*. Es un importante controlador biológico de gran potencial reproductivo, ya que de una larva

parasitada por *C. floridanum* pueden emerger entre 2900 a 3055 adultos del parasitoide, de los cuales, las hembras adultas, iniciarán nuevamente el ciclo en otra larva hospedera (Ode & Strand, 1995).

Varios son los autores que señalan posibles efectos negativos ocasionados por los cultivos que expresan las toxinas Bt sobre los enemigos naturales que podrían determinar una disminución de su abundancia (Fan *et al.*, 2019; Kaur *et al.*, 2021; Meissle *et al.*, 2022). Sin embargo, estos efectos negativos son mínimos comparados con los efectos ocasionados por los insecticidas utilizados para el control de plagas en los cultivos convencionales (Musser & Shelton, 2003). Incluso, existe evidencia que los cultivos Bt pueden incrementar la abundancia de algunos insectos beneficiosos y mejorar el control natural de ciertas especies de plagas, como ha ocurrido con *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae) en algodón Bt (Cry1Ac) (Sisterson *et al.*, 2007; Yu *et al.*, 2011; Marques *et al.*, 2018).

A pesar de la reducción del número de presas (Naranjo, 2005), en el cultivo de soja Bt se encuentran disponibles huevos de especies objetivo y tolerantes a la proteína Cry, y larvas de especies tolerantes, que son una importante fuente de alimento para los depredadores generalistas (de Sene Pinto & de Freitas Bueno, 2019). Es más, los depredadores también pueden hallar presas alternativas en el cultivar Bt, como los trips y las arañuelas (Abbate Tadic *et al.*, 2022b).

Además, el incremento de la abundancia de insectos benéficos en el cultivo transgénico también estaría influenciado por el tipo de manejo de estos cultivares: la disminución de la aplicación de insecticidas de amplio espectro para el control de lepidópteros, y la implementación de áreas de refugio (superficie del lote donde se debe sembrar cultivar No-Bt para impedir la generación de resistencia de las especies objetivo de la tecnología), propiciarían una mayor disponibilidad de alimento para los depredadores (Abbate Tadic *et al.*, 2022a; Meissle *et al.*, 2022).

Por otro lado, varios autores manifiestan que los compuestos volátiles emitidos por los herbívoros juegan un rol clave en la abundancia de los enemigos naturales en los cultivos (Ibrahim *et al.*, 2008; Hilker & Fatouros, 2015; Greenberg *et al.*, 2022). Estos compuestos actuarían como mecanismos de defensa directa, al disminuir la tasa de oviposición de las

especies herbívoras, y como mecanismos de defensa indirecta al atraer a los enemigos naturales (De Moraes *et al.*, 1998). En el cultivar Bt, al tener menor abundancia de lepidópteros herbívoros, no habría emisión suficiente de volátiles, por lo que los enemigos naturales no se sentirían igual de atraídos por este cultivar (Dean & De Moraes 2006; Ibrahim *et al.*, 2008; Curis, 2014; Liu *et al.*, 2015; Nascimento *et al.*, 2021).

5.3.3 Diversidad en cultivos de soja Bt y No-Bt

5.3.3.1 Diversidad alfa

Los índices de riqueza, diversidad y equidad de especies se calcularon para la comunidad de artrópodos presentes en el cultivo de soja Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas evaluados (Tabla 5.2). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos No-Bt y Bt para ninguno de los índices de diversidad.

Tabla 5.2. Riqueza específica e índices de diversidad y equidad de los artrópodos presentes en cultivos de soja Bt y No-Bt.

Índices de biodiversidad	Tratamientos	
	Soja Bt	Soja No-Bt
Riqueza específica (S)	12,33 ± 4,42 a	14,00 ± 4,78 a
Diversidad de Simpson (1-D)	0,82 ± 0,08 a	0,83 ± 0,08 a
Diversidad de Shannon-Wiener (H)	2,04 ± 0,38 a	2,17 ± 0,41 a
Equidad de Pielou (J)	0,84 ± 0,07 a	0,85 ± 0,07 a

*Valores con letras iguales en la misma fila no tienen diferencia significativa entre sí (Test: Kruskal Wallis: $\alpha \leq 0,05$).

El cultivar No-Bt cuenta con una especie más que la soja Bt; sin embargo, esta diferencia no fue significativa ($H = 2,06$ y $p = 0,1499$). Los lepidópteros plaga susceptibles a la toxina Cry (*R. nu* y *A. gemmatalis*) estuvieron presentes en el cultivar Bt en pequeñas cantidades y en estados larvales iniciales, corroborando la eficiencia de control en condiciones de campo de la soja Bt sobre las plagas objetivo durante los tres ciclos agrícolas.

La menor aplicación de insecticidas sintéticos en los cultivos Bt debería relacionarse con una mayor abundancia de los artrópodos. Sin embargo, no necesariamente implicaría un incremento de la riqueza debido a que ésta última está muy ligada a la especie del hospedero y sus características. Varios son los autores que coinciden en que la intensificación del uso del suelo constituye una amenaza para la biodiversidad, resultando en una pérdida de especies (Kehoe *et al.*, 2015; Beckmann *et al.*, 2019). De acuerdo a esto, los campos cultivados son ambientes muy simplificados, con un único recurso vegetal, por los que es esperable que la soja Bt y No-Bt tengan la misma riqueza, pero no las mismas abundancias.

Al observar el índice de diversidad de Shannon-Wiener, ambos cultivares (Bt y No-Bt) presentan diversidades similares ($H=1,22$ y $p= 0,2697$), situación esperable debido a la equitatividad de los ambientes. Es decir, cada individuo tiene la misma posibilidad de pertenecer a una especie determinada y encontrarse en el cultivo Bt o en el cultivo No-Bt. El índice de Shannon (H) toma valores entre 0,5 y 5. Valores inferiores a 2 se consideran bajos en diversidad, mientras que valores superiores a 3 son altos en diversidad de especies o más diversos. De acuerdo a los resultados obtenidos en esta tesis, ambos cultivares presentan baja diversidad (Tabla 5.2). Otros autores obtuvieron valores de diversidad similares en el sur de Brasil ($H=2$ y $H=1,4$ en soja Bt y No-Bt) y más bajas en Sudáfrica ($H= 1,37$ y $H= 1, 12$ en soja Bt y No-Bt) (Justiniano *et al.*, 2014; Schutte, 2020).

El índice de Simpson (1-D) también indica la diversidad de una comunidad, y representa la probabilidad de que dos individuos, dentro de una comunidad, seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie. Mientras más alto sea su valor, mayor es la diversidad de la comunidad en cuestión y menor la dominancia de una especie en particular. En este trabajo, no se observaron diferencias significativas entre ambos cultivares ($H= 1,17$ y $p= 0,2796$) (0,82 y 0,83 para las comunidades de soja Bt y No-Bt, respectivamente) (Tabla 5.2).

El índice de equidad de Pielou (J) posee valores que pueden variar de 0 a 1, siendo cercanos a 1 los que corresponden a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes. El resultado de la aplicación de este índice en cultivos de soja Bt y No-Bt es de 0,84 y 0,85, respectivamente, y no se observaron diferencias significativas entre ambos cultivares ($H= 0,39$ y $p= 0,5319$) (Tabla 5.2). Esto significa que para ambos cultivares, la diversidad observada es cercana a la máxima diversidad esperada ($J=1$). Por lo tanto, de

acuerdo a lo observado anteriormente, la similitud de las comunidades de artrópodos en el cultivo de soja Bt y No-Bt fue alta.

5.3.3.2 Diversidad Beta

El valor del índice de Whittaker hallado en esta tesis fue 0,096, indicando que el reemplazo de especies entre ambas comunidades (soja Bt y No-Bt) es bajo, es decir, presentan el mismo conjunto de especies (valores cercanos a 0 indican que el promedio de especies de dos comunidades es similar) (Moreno & Halffter, 2001).

Varios son los factores que inciden en la diversidad entre comunidades, entre ellos se pueden mencionar al lapso entre la toma de muestras y la heterogeneidad entre los ambientes en el cual se encuentra cada comunidad. En este caso, ambos tipos de cultivares se localizaron en ambientes similares, y los muestreos de artrópodos se realizaron con la misma frecuencia (Halffter & Moreno, 2005).

La influencia de los cultivos Bt en la estructura de la comunidad y la diversidad de artrópodos fue ampliamente estudiada, sin registrarse efectos negativos de la toxina Cry expresada por estos cultivares (Li *et al.*, 2014; Truter *et al.*, 2014; Svobodova *et al.*, 2016; Resende *et al.*, 2016; Frizzas *et al.*, 2018; Sousa *et al.*, 2019). Curis (2014), al analizar la diversidad de artrópodos asociados al cultivo de maíz durante 5 años en el centro de Santa Fe, no observó efectos del maíz con genotipo Bt sobre la diversidad, como así tampoco entre las comunidades de artrópodos.

Debido a su aparición más tardía en el mercado, hay menor disponibilidad de información acerca de los efectos que podría ocasionar la soja GM con protección a insectos sobre los artrópodos asociados al cultivo. Según los datos surgidos en esta tesis, la soja Bt no tiene efectos sobre la riqueza y diversidad de las comunidades de artrópodos asociados al cultivo en la zona centro de la Provincia de Santa Fe.

6. Capítulo 5

Discusión general

En los tres ciclos agrícolas evaluados (2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017) el cultivo de soja Bt tuvo una alta eficiencia de control (condiciones de campo), tanto para *Rachiplusia nu* como *Anticarsia gemmatalis*, donde solo hubo presencia de estadios L1 de estas especies.

La oruga medidora (*R. nu*) fue de aparición más temprana que la oruga de las leguminosas (*A. gemmatalis*), cuyos picos poblacionales ocurrieron durante el período reproductivo del cultivo. La eficiencia de control de *R. nu* en condiciones de laboratorio fue baja, con una mortalidad de sólo el 20%, hecho atribuible a la menor susceptibilidad del estado larval L3 utilizado en el ensayo. El consumo foliar y de estructuras reproductivas de soja Bt en *R. nu* fue 7,8% y 70% significativamente menor con respecto a la soja No-Bt, respectivamente (ensayos en condiciones controladas).

Las chinches, grupo de insectos plaga no objetivo de la soja GM con resistencia a insectos, tuvieron una fluctuación poblacional similar en ambos cultivares (Bt y No-Bt), con el manejo fitosanitario realizado por el productor, por lo que no hay efecto del cultivar Bt sobre éstas. En el último ciclo evaluado (2016/2017), donde el cultivar Bt no recibió aplicaciones de insecticidas, y los niveles de chinches se incrementaron notablemente a partir de R₅.

El complejo *Spodoptera*, tolerante a la toxina Cry1Ac, registró los mayores niveles poblacionales durante el estado reproductivo en ambos cultivares (Bt y No-Bt), período importante en cuanto al daño que pueden ocasionar estas especies ya que se alimentan tanto de tejido foliar como de vainas en formación.

La alimentación con hojas de soja Bt durante el período larval del complejo *Spodoptera* ocasionó efectos subletales, registrándose menor consumo de área foliar y acortamiento del período pupal en *S. cosmioides*, y disminución de la duración de los períodos larval, adulto, de larva a adulto y período de oviposición en *S. eridania*. La fertilidad y fecundidad de ambas especies no se vieron alteradas por la soja Bt.

En algunas fechas de muestreo, en ambos cultivares, se observaron diferencias significativas con respecto a la fluctuación poblacional de depredadores aéreos y epígeos, las cuales estaban relacionadas a la disponibilidad de presas y a las aplicaciones de insecticidas realizadas en los cultivares durante los tres ciclos agrícolas evaluados.

El parasitismo aparente (%) fue similar en la soja Bt y No-Bt durante los tres ciclos agrícolas estudiados. Los parasitoides registrados en la soja Bt fueron *Campoletis* sp,

Colpotrochia sp., *Casinaria* sp., *Paradidyma* sp., y *Cotesia* sp., todos parasitando larvas del complejo *Spodoptera*. En el cultivar No-Bt, *Copidosoma floridanum* fue el parasitoide más frecuentemente encontrado sobre larvas de *R. nu*; también se registraron *Campoletis* sp. y *Casinaria* sp. (ambas parasitando a larvas de *Spodoptera* sp. y *A. gemmatalis*), *Colpotrochia* sp. (sobre *Spodoptera* sp.), *Aleiodes brethesi* y *Voria* sp. (en *R. nu*) y *Cotesia* sp. (sobre *Spodoptera* sp.).

Los depredadores fueron el grupo funcional con mayor abundancia relativa, tanto en el cultivar Bt como en No-Bt durante los tres ciclos agrícolas evaluados. Las orugas del complejo *Spodoptera* fueron más abundantes en la soja Bt, mientras que los lepidópteros susceptibles (*A. gemmatalis* y *R. nu*) lo fueron en el cultivar No-Bt, en los tres ciclos agrícolas estudiados.

La soja GM modificada con protección a insectos no afectó la riqueza, la diversidad ni la equidad de especies (diversidad alfa), y tampoco el índice de reemplazo de especies (diversidad beta), indicando que el cultivo de soja Bt no tuvo impacto en la diversidad de artrópodos asociados al cultivo en el periodo estudiado.

Estos resultados proporcionan información valiosa sobre la fluctuación poblacional y diversidad de las comunidades de artrópodos asociados al cultivo de soja del centro de la provincia de Santa Fe. Además, quedó demostrado la baja de eficiencia de control de la soja que expresa la toxina insecticida Cry1Ac sobre especies objetivo de la tecnología, aspecto a tener en cuenta para cuidar la nueva soja Bt incorporada al mercado recientemente, que expresa dos proteínas (Cry1F + Cry1Ac). Las especies de lepidópteros no objetivo, aunque estuvieron presentes en ambos cultivares, presentaron efectos subletales a causa de la alimentación con soja Bt, mientras que las diferencias observadas en las chinches se debieron al manejo fitosanitario que tuvieron los cultivares (aplicación de insecticidas). Sin embargo, el cultivar GM con resistencia a insectos no repercutió en la diversidad de los artrópodos asociados al cultivo, por lo que es compatible con los enemigos naturales presentes en el agroecosistema.

ANEXO

Tabla 1. Promedio poblacional de especies de depredadores en los cultivos de soja Bt y No-Bt para los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017.

Año	Tratamiento	Fecha	<i>Lycosa</i> sp.	Arañas s/d	<i>Eriopis</i> sp.	<i>Nabis</i> sp.	<i>Geocoris</i> sp.	<i>Orius</i> sp.	<i>Crisoperla</i> sp.	<i>Podisus</i> sp.	<i>Cicloneda</i> sp.	<i>Labidura</i> sp.	Miriápo- dos	<i>Gallerita</i> sp.	<i>Photinus</i> sp.	
2014/15	Bt	27/11/2014	0,14	0,43	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,29	0,14	0,00	
		4/12/2014	0,71	0,29	0,14	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	1,29	0,29	0,00	
		11/12/2014	0,14	1,14	0,29	0,00	1,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,14	0,43	0,14	0,00	
		17/12/2014	0,71	0,86	0,00	0,14	0,57	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,43	0,14	0,00	
		26/12/2014	0,71	1,14	0,00	0,57	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	2,00	0,71	0,00	
		5/1/2015	0,14	1,29	0,00	0,29	0,57	0,00	0,29	0,00	0,00	0,14	0,14	0,00	0,00	
		14/1/2015	0,00	0,57	0,00	1,00	0,57	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		22/1/2015	0,71	0,57	0,00	1,71	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,43	1,29	0,00
		27/1/2015	0,00	0,14	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		5/2/2015	0,29	1,00	0,00	0,00	0,71	0,14	0,43	0,00	0,00	0,00	0,14	0,57	0,14	0,00
		12/2/2015	0,57	0,43	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,14
		23/2/2015	0,43	0,57	0,00	0,00	0,71	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00
		11/3/2015	0,14	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,86	0,29	0,00
		19/3/2015	0,29	0,57	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00
	No-Bt	27/11/2014	0,14	0,29	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00
		4/12/2014	0,14	0,43	0,29	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00
		11/12/2014	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00
		17/12/2014	0,29	1,14	0,00	0,29	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,00	0,00
		26/12/2014	0,14	0,14	0,00	0,14	0,57	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00

2015/16		5/1/2015	0,00	1,14	0,00	0,14	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	0,00	0,00
		14/1/2015	0,29	0,00	0,00	0,43	0,86	0,14	0,57	0,00	0,00	0,29	0,71	0,14	0,00
		22/1/2015	0,29	1,43	0,00	0,43	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	1,29	0,14	0,00
		27/1/2015	0,43	0,86	0,00	0,00	0,57	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00
		5/2/2015	0,86	0,86	0,00	0,00	0,14	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,71	0,14	0,00
		12/2/2015	0,86	1,00	0,00	0,00	0,57	0,00	0,29	0,14	0,00	0,14	1,14	0,14	0,00
		23/2/2015	1,00	1,29	0,00	0,29	1,43	0,00	0,29	0,14	0,00	0,14	0,86	0,43	0,00
		11/3/2015	0,71	1,57	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,86	0,29	0,00
		19/3/2015	0,57	2,86	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,71	0,14	0,00
	Bt	16/11/2015	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,29	0,00	0,57	0,14	0,00
		25/11/2015	0,14	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00
		2/12/2015/	0,14	0,43	0,00	0,14	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,43	0,43	0,00
		10/12/2015	0,43	0,57	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,14	0,14	0,71	0,14	0,00
		30/12/2015	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00
		6/1/2016	0,29	1,00	0,00	0,29	0,86	0,14	0,43	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00
		16/1/2016	0,29	1,71	0,00	0,14	0,43	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00
		21/1/2016	0,43	1,71	0,00	1,43	1,57	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,43	0,14	0,00
		1/2/2016	0,14	2,00	0,00	0,57	0,57	0,00	0,43	0,00	0,00	0,14	0,29	0,00	0,00
		11/2/2016	0,14	1,86	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00
No-Bt	24/2/2016	0,29	0,57	0,00	0,00	1,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,29	0,00	
	7/3/2016	0,43	1,71	0,00	0,00	1,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	0,29	0,00	
	16/11/2015	0,29	0,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00	
	25/11/2015	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,14	0,14	0,00	
	2/12/2015/	0,29	0,14	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,86	0,14	0,00	
	10/12/2015	0,71	0,86	0,14	0,29	0,29	0,00	0,14	0,00	0,57	0,14	1,00	0,14	0,00	
30/12/2015	0,43	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00		
6/1/2016	0,14	0,86	0,14	1,14	0,00	0,00	0,43	0,00	0,43	0,00	0,43	0,14	0,00		

2016/17		16/1/2016	0,14	1,57	0,14	1,29	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,86	0,14	0,00
		21/1/2016	0,00	1,14	0,00	0,43	1,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,14	0,29	0,14	0,00
		1/2/2016	0,14	1,29	0,00	0,86	0,57	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		11/2/2016	0,29	1,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00
		24/2/2016	0,29	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	0,14	0,00
		7/3/2016	0,57	1,14	0,00	0,14	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,57	0,14	0,00
	Bt	20/12/2016	0,57	1,86	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,29	0,00	2,57
		13/1/2017	0,00	1,00	0,14	0,00	0,14	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		20/1/2017	0,00	0,71	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		27/1/2017	0,29	0,00	0,00	0,14	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		3/2/2017	0,57	1,14	0,00	0,43	0,57	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14
		9/2/2017	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		16/2/2017	0,43	1,14	0,00	0,14	0,71	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	1,14
		24/2/2017	0,14	1,86	0,00	0,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		8/3/2017	0,14	0,43	0,00	2,29	1,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00
22/3/2017		0,00	1,86	0,14	0,14	0,57	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
No-Bt		20/12/2016	0,14	0,71	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	1,29	0,00	0,00
		13/1/2017	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		20/1/2017	0,00	0,14	0,00	0,00	0,43	0,14	0,43	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00
		27/1/2017	0,14	0,57	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	0,00	0,00
	3/2/2017	1,00	0,57	0,00	0,14	0,71	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	
	9/2/2017	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	
	16/2/2017	0,29	0,43	0,00	0,29	0,57	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,43	0,00	0,00	
	24/2/2017	0,00	1,00	0,29	1,71	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	
8/3/2017	1,43	0,71	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,43	0,86	0,14	0,00		

Tabla 2. Variables agrometeorológicas registradas durante los ciclos agrícolas 2014/2015, 2015/2016 y 2016/2017 por la Estación meteorológica de la Facultad de Ciencias Agrarias (Esperanza, Santa Fe) (Latitud: 31° 26' 31,29'' S; Longitud: 60° 56' 23,87'' O; Altura s.n.m.: 40 mts).

Ciclo agrícola 2014/2015						
Fecha	TMAX (°C)	TMED (°C)	TMIN (°C)	PATM (hPa)	LLUVIA (mm)	HR (%)
26/11/2014 00:00	29	21,9	15,4	1007,7	0	78
27/11/2014 00:00	32,4	24,3	14	1009,2	0	67
28/11/2014 00:00	32,7	25,3	17,2	1006,5	0	70
29/11/2014 00:00	38	29	21,3	998,1	30,75	78
30/11/2014 00:00	19,8	16,2	13,8	1004,1	9,5	97
1/12/2014 00:00	21,8	17,4	14,4	1009,7	4	87
2/12/2014 00:00	26,8	20,2	13,5	1007,4	0	76
3/12/2014 00:00	33,4	23,9	14	1007,1	0	68
4/12/2014 00:00	33,2	26,1	16,3	1009,8	0	68
5/12/2014 00:00	34	27,4	19	1007	0	68
6/12/2014 00:00	36,4	30,3	22,2	1001,8	0	74
7/12/2014 00:00	30,8	26,3	21	1004,3	13,5	89
8/12/2014 00:00	30,3	23,4	17,4	1005,4	16,75	93
9/12/2014 00:00	36,1	28,6	20,8	998,7	0	84
10/12/2014 00:00	28,5	24	19,6	1004,8	45,25	87
11/12/2014 00:00	28,7	22,7	16,4	1010,7	0	79
12/12/2014 00:00	28,7	22,9	18,4	1007,4	4,5	82
13/12/2014 00:00	33	26,1	17,7	1007	0	73
14/12/2014 00:00	30,5	24,9	18,5	1009,2	0	75
15/12/2014 00:00	29,1	24,2	20,8	1008,1	4,5	82
16/12/2014 00:00	25,9	21,6	17,9	1007,9	17,75	92
17/12/2014 00:00	31,5	24,9	18,3	1007,1	0	77
18/12/2014 00:00	33,9	26,3	18,2	1006,3	0	72
19/12/2014 00:00	34,2	27,4	19,1	1000,4	0	73
20/12/2014 00:00	26,2	23,3	18,7	995,4	16,25	90
21/12/2014 00:00	25,5	21	17,6	1002,9	2,5	74
22/12/2014 00:00	25,2	19,5	11	1013,7	0	62
23/12/2014 00:00	27,7	20,2	9,9	1016	0	63

24/12/2014 00:00	30,4	22,3	12,1	1008,5	0	67
25/12/2014 00:00	35,1	27,3	18,7	1005,4	0	78
26/12/2014 00:00	36,9	27,6	21,5	1005,4	34,75	88
27/12/2014 00:00	29,8	23,6	19,4	1005,1	0	93
28/12/2014 00:00	32,6	26,6	21,9	1003,9	0	85
29/12/2014 00:00	32,8	26,7	20,2	1002,8	0	83
30/12/2014 00:00	33	26,4	19,4	1001,2	21,5	80
31/12/2014 00:00	30	26,1	22,2	998,3	0	89
1/1/2015 00:00	23,7	20,7	14,6	1002,4	0	83
2/1/2015 00:00	26,2	20	12,7	1010,6	0	72
3/1/2015 00:00	31	23,1	14,2	1010,1	0	71
4/1/2015 00:00	33,2	26,2	17,4	1009,4	0	74
5/1/2015 00:00	35,5	28,4	20,5	1005,2	0	78
6/1/2015 00:00	36,4	29,1	20,2	1002,7	42	85
7/1/2015 00:00	28,6	23,8	19,8	1005,7	9	91
8/1/2015 00:00	32,5	26,8	20,9	1004,9	0	87
9/1/2015 00:00	35,3	29,6	24,4	1003,1	18,25	83
10/1/2015 00:00	33,3	26,9	21,6	1004,1	13,5	92
11/1/2015 00:00	30	24,9	20,7	1005,6	11,5	89
12/1/2015 00:00	34,3	27,5	19,6	1004,8	0	84
13/1/2015 00:00	27,3	24,4	21,5	1002,4	15,5	98
14/1/2015 00:00	31,4	26,2	21,6	1006	0	88
15/1/2015 00:00	32,1	27,2	22,8	1011,2	0	84
16/1/2015 00:00	34,4	28	22,3	1007,4	0	82
17/1/2015 00:00	33,8	28,7	22,6	1007,1	0	83
18/1/2015 00:00	35	28,9	23,9	1005,6	0	84
19/1/2015 00:00	35,8	26,4	21	1006,1	21	91
20/1/2015 00:00	26,2	22,3	20,1	1013,6	0	88
21/1/2015 00:00	30,3	24,4	18,4	1014,2	0	79
22/1/2015 00:00	30,6	24,8	19	1011,9	0	78
23/1/2015 00:00	32,3	26,2	20,8	1009	0	80
24/1/2015 00:00	34,3	27,8	19,6	1006	0	78
25/1/2015 00:00	35,6	28,2	20,5	1004,5	0	79
26/1/2015 00:00	36,9	30,2	23,7	1002,2	0	79
27/1/2015 00:00	37	30,9	25,3	1001,3	0	78
28/1/2015 00:00	28,8	24,6	21,6	1003,8	10,5	91
29/1/2015 00:00	28,9	23,2	18,8	1011,9	0	82
30/1/2015 00:00	30,2	23,9	17,4	1012,8	0	74
31/1/2015 00:00	31,2	24,6	17,1	1010,4	0	74

1/2/2015 00:00	33,4	26,1	17,7	1007,9	0	80
2/2/2015 00:00	33,5	27,8	22,9	1007,6	3	83
3/2/2015 00:00	25,2	23,6	22,3	1005,8	25	98
4/2/2015 00:00	34,2	27,7	22,2	1003,4	0	84
5/2/2015 00:00	35,8	29,5	23	1003,8	0	80
6/2/2015 00:00	36,2	29,6	23,3	1004	0	79
7/2/2015 00:00	35	27,6	23,6	1004,2	0	87
8/2/2015 00:00	32,6	23,6	19,3	1003,4	12	93
9/2/2015 00:00	34,1	25,8	17,5	1002,5	0	81
10/2/2015 00:00	25,5	21,7	18,5	1007,8	2	90
11/2/2015 00:00	31,9	23,5	15,5	1009,2	0	81
12/2/2015 00:00	33,1	25,6	16,7	1008,1	0	81
13/2/2015 00:00	30,1	24,4	18,3	1012,3	0	73
14/2/2015 00:00	33,2	26,1	18,2	1009,8	0	77
15/2/2015 00:00	30,8	25,9	21,1	1009,1	0	80
16/2/2015 00:00	33,2	27,2	23	1008,1	0	79
17/2/2015 00:00	30	24,6	21,6	1006,5	17	91
18/2/2015 00:00	24,4	21,6	20	1001,8	16	98
19/2/2015 00:00	24,5	20,4	15,5	1005,4	0	79
20/2/2015 00:00	27	20,1	13,3	1011,5	0	79
21/2/2015 00:00	27,7	21,6	15	1013,2	0	79
22/2/2015 00:00	32,3	25,1	18,1	1011,6	0	78
23/2/2015 00:00	36,1	28	19,6	1009,5	0	77
24/2/2015 00:00	34,9	28,7	22,8	1006,2	1	84
25/2/2015 00:00	26,3	22,9	20,5	1005,5	176	99
26/2/2015 00:00	27,7	23,6	21,4	1006,4	0	95
27/2/2015 00:00	29	24,3	20,7	1008,5	0	91
28/2/2015 00:00	30,8	24,2	18,6	1009,9	2	86
1/3/2015 00:00	28,5	22,7	19,3	1006,7	51	95
2/3/2015 00:00	32,6	25,5	19	1005,2	0	90
3/3/2015 00:00	25,8	22,3	20	1004,1	142	99
4/3/2015 00:00	27,7	22,9	18,5	1005,7	0	93
5/3/2015 00:00	30,4	26,1	21,9	1007,6	0	88
6/3/2015 00:00	33,2	27,8	23,3	1007,2	0	88
7/3/2015 00:00	33,6	27,8	22,3	1007,2	0	86
8/3/2015 00:00	33,1	26,9	20,6	1007,4	0	84
9/3/2015 00:00	32,7	25,8	19,4	1008,1	0	82
10/3/2015 00:00	33,9	26,9	20,2	1007,8	0	82
11/3/2015 00:00	33,7	27,5	21,5	1007,5	0	81

12/3/2015 00:00	33	26	20	1005,6	0	78
13/3/2015 00:00	32,9	25,5	18,7	1003,9	0	80
14/3/2015 00:00	30,1	23,5	19,7	1006,5	0,5	93
15/3/2015 00:00	30,9	25,5	22,1	1009,4	0	89
16/3/2015 00:00	34,8	27,4	21,1	1008,6	0	82
17/3/2015 00:00	35,4	28,4	23,6	1009,7	0	80
18/3/2015 00:00	33,2	26,5	21,8	1009,7	0	78
19/3/2015 00:00	32,6	25,2	17,3	1008,1	0	83
Ciclo agrícola 2015/2016						
Fecha	TMAX	TMED	TMIN	PATM	LLUVIA	HR
16/11/2015 00:00	32,2	25,4	19,5	1000,1	0	79
17/11/2015 00:00	32,5	25,3	20,5	999,4	0	81
18/11/2015 00:00	33,9	25,6	19,6	999,9	15,75	81
19/11/2015 00:00	22,8	18	13,1	1001,9	37,25	88
20/11/2015 00:00	23,9	17,2	11,8	1010,2	0	70
21/11/2015 00:00	26,4	19,2	10,4	1006,4	0	72
22/11/2015 00:00	29,2	22,5	15,1	1007,1	0	75
23/11/2015 00:00	29,7	23,6	17,7	1006,4	0	72
24/11/2015 00:00	28,2	22,1	17,6	1003,8	1,25	74
25/11/2015 00:00	29,8	24	18	1004,4	0	76
26/11/2015 00:00	28	23,7	19,7	1003,7	2,5	86
27/11/2015 00:00	26,4	22,4	18,1	1002,2	39,5	89
28/11/2015 00:00	28,2	22	15,6	1009,5	0	73
29/11/2015 00:00	29,5	22,5	16	1013,7	0	65
30/11/2015 00:00	30,1	23,1	14,9	1012,9	0	65
1/12/2015 00:00	31,5	24	16,2	1009,8	0	70
2/12/2015 00:00	31,2	25	14,3	1010,1	0	66
3/12/2015 00:00	32,5	25,5	21,3	1006,9	1,25	82
4/12/2015 00:00	32,5	26,2	19,7	1005,6	0	75
5/12/2015 00:00	29,4	25,5	21,2	1010,1	0	78
6/12/2015 00:00	29,1	23,4	18,3	1011,9	0	72
7/12/2015 00:00	32,4	24	16,3	1008,2	0	61
8/12/2015 00:00	35,1	25,5	17,7	1003,4	0	70
9/12/2015 00:00	27,9	21,8	17,5	1006,8	5	85
10/12/2015 00:00	34,4	25,6	15,2	1006,2	0	68
11/12/2015 00:00	35,1	26,7	17,6	1002,9	0	70
12/12/2015 00:00	35,9	25	20,7	999,5	12	87
13/12/2015 00:00	32,9	26,2	19,6	999,5	0	82
14/12/2015 00:00	28,6	23,6	20,2	1002,1	0	91

15/12/2015 00:00	31,9	25,4	19,1	1010,2	0	78
16/12/2015 00:00	32,3	26,5	19,7	1006,7	0	73
17/12/2015 00:00	26,1	23,1	19,5	999,4	32,75	95
18/12/2015 00:00	26,6	22,8	16,8	1006	8,75	72
19/12/2015 00:00	26,7	21	14,5	1013,1	0	61
20/12/2015 00:00	30,4	23,7	16,4	1009,8	0	69
21/12/2015 00:00	34	26,9	22,7	1003	0	85
22/12/2015 00:00	29,9	25,3	22,6	999,6	2	95
23/12/2015 00:00	26,3	23,1	20,4	1002,4	7,75	93
24/12/2015 00:00	32,6	25,3	18,4	1009,1	0	77
25/12/2015 00:00	33,5	27,1	19,5	1009,4	0	80
26/12/2015 00:00	33,7	27,7	22,6	1005,7	0	81
27/12/2015 00:00	35,8	28,5	19,9	1001,8	0	79
28/12/2015 00:00	35,5	29,5	24,6	1001,9	0	82
29/12/2015 00:00	33,1	27,9	24,5	1003	25,75	90
30/12/2015 00:00	33,1	27,5	21,8	1002,8	0	83
31/12/2015 00:00	30,3	26,2	23,4	1004	16,5	94
1/1/2016 00:00	33,3	27,6	20,9	1004,6	0	81
2/1/2016 00:00	34,7	29,5	24,2	1006	0	82
3/1/2016 00:00	33	27	22,4	1004,3	27	90
4/1/2016 00:00	34,8	27,1	22,1	1003,8	27,5	90
5/1/2016 00:00	30,8	26,1	21	1007,6	0	84
6/1/2016 00:00	29,2	25,7	22,1	1010,9	0	91
7/1/2016 00:00	30,1	24,5	18,7	1010	0	81
8/1/2016 00:00	33	26,4	20,1	1006,9	0	82
9/1/2016 00:00	33,7	27,5	22	1008,5	0	80
10/1/2016 00:00	33,3	27,8	22,5	1006	0	83
11/1/2016 00:00	35,4	28,6	21,7	1004,3	0	76
12/1/2016 00:00	36	26,2	21,6	1001,8	7,25	90
13/1/2016 00:00	31,6	26,3	20,4	1007,7	0	84
14/1/2016 00:00	35	27,4	20,2	1006,5	0	75
15/1/2016 00:00	35,5	28,7	20,4	1006	0	72
16/1/2016 00:00	37	29	20,8	1006,3	0	67
17/1/2016 00:00	36,9	26,8	20,1	1006,4	6	80
18/1/2016 00:00	35,5	28,4	20,9	1009,1	0	78
19/1/2016 00:00	39,1	30,6	23,1	1007,4	0	69
20/1/2016 00:00	39,7	31,4	23,3	1007,1	0	68
21/1/2016 00:00	38,5	31,7	25,2	1007,4	0	68
22/1/2016 00:00	40	31,6	24,1	1004,5	0	69

23/1/2016 00:00	40,5	32,1	25,1	1004,8	0	69
24/1/2016 00:00	38,8	31	24,5	997,4	0	62
25/1/2016 00:00	32,5	24,5	17,9	1003,3	16,75	78
26/1/2016 00:00	31,4	25,8	20	1008,2	1,75	75
27/1/2016 00:00	32,6	26,1	19,8	1009,1	0	66
28/1/2016 00:00	34,3	27	19	1007,2	0	71
29/1/2016 00:00	32,6	26,5	23,3	1006,5	0,75	86
30/1/2016 00:00	27,2	23,7	20,7	1009,3	0,5	96
31/1/2016 00:00	32,6	25,8	19,3	1012,8	0	76
1/2/2016 00:00	29,8	23	16,1	1014,8	0	67
2/2/2016 00:00	33,5	23,8	17,7	1011,4	0	57
3/2/2016 00:00	31	25,3	20	1007	0	74
4/2/2016 00:00	36,1	26,5	16,3	1005,4	0	73
5/2/2016 00:00	35,7	27,9	21,8	1008,2	0	79
6/2/2016 00:00	37,8	30,4	22,9	1009,2	0	81
7/2/2016 00:00	37,7	30,7	24,9	1004	0	83
8/2/2016 00:00	29,6	25,2	21,2	1002,6	85,5	91
9/2/2016 00:00	33	27,1	22,3	1007,9	0	70
10/2/2016 00:00	35,8	28,9	22,4	1008,8	0	82
11/2/2016 00:00	35,3	29,7	24,2	1005,8	0	84
12/2/2016 00:00	37	31,2	26,3	1001	0	86
13/2/2016 00:00	29,6	25,5	21,7	1002,6	15,5	95
14/2/2016 00:00	33,4	27,2	20,3	1005,2	0	85
15/2/2016 00:00	34,4	29,5	25,7	1003,7	0,5	87
16/2/2016 00:00	33,7	28,8	24,7	999,2	0	92
17/2/2016 00:00	28,8	23,6	20,1	1002,4	55,5	94
18/2/2016 00:00	32,6	26,7	22,3	1005,6	0,5	91
19/2/2016 00:00	28,2	24,7	20,5	1005,5	65,25	93
20/2/2016 00:00	30,7	25,1	19,5	1008,8	0	87
21/2/2016 00:00	32,6	27,4	22,1	1006,6	0	86
22/2/2016 00:00	34,5	29,5	25,5	1005,5	0	84
23/2/2016 00:00	34	29	25	1006,7	0	81
24/2/2016 00:00	35,6	28,6	21,4	1004,1	0	81
25/2/2016 00:00	32,4	27,4	23,2	1003	0	92
26/2/2016 00:00	26,6	22,7	19,5	1000,1	41,75	98
27/2/2016 00:00	28,8	22	15,7	1007,2	0	76
28/2/2016 00:00	31,5	23,2	15,5	1010,4	0	79
29/2/2016 00:00	33,4	26,1	19	1010,3	0	80
1/3/2016 00:00	26,1	23,6	21,3	1009,9	3,25	96

2/3/2016 00:00	27,9	22,9	19	1011,2	0	90
3/3/2016 00:00	29,7	23,7	18,4	1009,9	0	83
4/3/2016 00:00	31,2	24,3	17,7	1008,6	0,25	81
5/3/2016 00:00	26,2	21,4	17,5	1010,8	1	89
6/3/2016 00:00	28,6	21,1	13,6	1011,1	0	80
7/3/2016 00:00	27,7	21,6	17,1	1011,6	0	81
Ciclo agrícola 2016/2017						
Fecha	TMAX	TMED	TMIN	PATM	LLUVIA	HR
20/12/2016 00:00	34,5	25,9	15,8	1005,5	0	69
21/12/2016 00:00	36,6	28,1	18	1002,1	0	70
22/12/2016 00:00	37,8	30,9	24,6	1002,4	10,75	70
23/12/2016 00:00	28,2	22,5	18,7	1005,7	52	93
24/12/2016 00:00	26	23	20,9	1004	22,5	98
25/12/2016 00:00	36,3	29	23,3	995,4	6	89
26/12/2016 00:00	27,2	22,1	20	999,7	76,5	98
27/12/2016 00:00	27,8	23,7	20,9	1006,6	0,25	95
28/12/2016 00:00	30,9	26,1	20,4	1008,6	0	86
29/12/2016 00:00	32	25,6	19,2	1005,9	30,5	85
30/12/2016 00:00	35,4	29,1	22,4	1002,3	0	86
31/12/2016 00:00	37,4	31,1	24,5	1000,3	0	81
1/1/2017 00:00	29,5	24,7	21,1	1004,1	18,75	99
2/1/2017 00:00	29,2	25,1	22,3	1005,6	15	95
3/1/2017 00:00	38,2	28,7	24	998,3	1,25	90
4/1/2017 00:00	24,6	22,6	20,5	1001	78	99
5/1/2017 00:00	31,3	25,7	20,8	1006	0,25	82
6/1/2017 00:00	30	25,6	20,8	1008,2	0,5	90
7/1/2017 00:00	34,6	29,1	24,6	1004,4	0	88
8/1/2017 00:00	29,2	25,4	21,6	1001,8	20,75	99
9/1/2017 00:00	27	23	21	998,7	16,75	96
10/1/2017 00:00	29,1	23,8	19,4	1005,9	0	83
11/1/2017 00:00	32,7	25,6	17,4	1008,4	0	80
12/1/2017 00:00	34,8	28,5	22,1	1006,5	0	83
13/1/2017 00:00	35,4	30	25,4	1003,3	0	87
14/1/2017 00:00	33,8	27,7	23,4	1002,9	1,25	90
15/1/2017 00:00	27,4	23,7	18,7	999,6	56	99
16/1/2017 00:00	28,1	22,5	18	1000,7	1,5	93
17/1/2017 00:00	32,6	26,5	21	1002,3	0	87
18/1/2017 00:00	35,7	28,5	21,6	1005,8	0	78
19/1/2017 00:00	35,8	29,1	21,5	1008,6	0	80

20/1/2017 00:00	35,9	29,1	23,5	1010,7	0	76
21/1/2017 00:00	37	29,3	22,5	1009,8	0	81
22/1/2017 00:00	35	28,8	23	1007,6	0	80
23/1/2017 00:00	35,2	28,7	22,3	1006,7	0	76
24/1/2017 00:00	35,3	28,3	20,5	1004,1	0	78
25/1/2017 00:00	29,8	24,8	18,8	1009,6	0	75
26/1/2017 00:00	27	21,6	15,1	1016	0	73
27/1/2017 00:00	29,8	21,9	13,3	1015	0	72
28/1/2017 00:00	33,9	24,9	14,9	1011,8	0	73
29/1/2017 00:00	35,3	27	18,4	1009,1	0	73
30/1/2017 00:00	38,3	30	21,3	1005,9	0	71
31/1/2017 00:00	35,9	29,2	24,1	1004,5	0	80
1/2/2017 00:00	25,6	23,1	20,1	1004,5	20	97
2/2/2017 00:00	32,7	25,2	18,3	1003,4	0	83
3/2/2017 00:00	35,4	27,9	21,3	1002,9	0	79
4/2/2017 00:00	24,5	22	19,5		42,75	
5/2/2017 00:00	26,5	20	13,5		0	
6/2/2017 00:00	27	19,25	11,5		0	
7/2/2017 00:00	29	22	15		0	
8/2/2017 00:00	31,5	25,3	19		0	
9/2/2017 00:00	32,5	26,8	21		13,25	
10/2/2017 00:00	30,5	24,8	19		0,25	
11/2/2017 00:00	25,9	22,9	21	1005,3	17,25	98
12/2/2017 00:00	27,9	22,8	20,8	1004,6	5	92
13/2/2017 00:00	27	21,1	17,9	1005,2	0	90
14/2/2017 00:00	27,3	23	19,7	1006,2	0	93
15/2/2017 00:00	33,5	25,8	18,5	1009	0	85
16/2/2017 00:00	31,1	25,9	21,9	1006,1	0	91
17/2/2017 00:00	29,6	24,7	20,6	1002,5	9,5	96
18/2/2017 00:00	23,8	20,6	18,6	1005,6	33,25	97
19/2/2017 00:00	29,6	23,6	16,9	1009,5	0	90
20/2/2017 00:00	34,5	27,6	21	1009,5	0,25	90
21/2/2017 00:00	34,6	27,2	23,9	1008,6	7,25	94
22/2/2017 00:00	34,9	28,3	22	1006,8	0	88
23/2/2017 00:00	36,1	29,7	24,2	1006	0	86
24/2/2017 00:00	37	30,1	24	1006,1	0	83
25/2/2017 00:00	36,5	30	24	1006,1	0	82
26/2/2017 00:00	35	29,7	25,3	1006,1	0	85
27/2/2017 00:00	36,4	29,3	23,9	1004,3	1	84

28/2/2017 00:00	35	27,7	22,8	1001,5	0	85
1/3/2017 00:00	35,6	28,5	21,6	999,3	0	83
2/3/2017 00:00	35,8	29,6	23,5	999,7	0	84
3/3/2017 00:00	27	23,3	19,5	1006	0,25	97
4/3/2017 00:00	26,7	22,6	19,7	1005,7	0	92
5/3/2017 00:00	29,8	24,1	18,5	1007	0	84
6/3/2017 00:00	31,2	25,3	21	1008,3	0	88
7/3/2017 00:00	32,8	26,4	20,1	1009,5	0	77
8/3/2017 00:00	30,8	25,8	21,6	1001,9	0	92
9/3/2017 00:00	27,6	24,9	19,6	998,3	2,25	95
10/3/2017 00:00	28	21,5	15,1	1009,7	0	73
11/3/2017 00:00	27,8	20,6	14,2	1006,5	1	83
12/3/2017 00:00	25,2	18,9	12	1011,7	0	75
13/3/2017 00:00	30,7	19,5	8	1010,2	0	73
14/3/2017 00:00	30,5	22,3	14	1006,9	0	73
15/3/2017 00:00	20,7	18,5	17,2	1004,6	29,25	95
16/3/2017 00:00	21,7	17,7	14	1013,5	0,25	85
17/3/2017 00:00	25	17	9,4	1016,7	0	81
18/3/2017 00:00	27,1	18,5	10,7	1015,1	0	82
19/3/2017 00:00	27,6	20,5	13,2	1014	0,25	80
20/3/2017 00:00	28,3	21,2	14,8	1014,3	0	86
21/3/2017 00:00	27,9	22,2	17	1013,6	0	92

7. BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- AAPRESID (2023). Soja Bt: preocupación por posible 'quiebre' en su eficacia. Disponible en: <https://www.aapresid.org.ar/blog/soja-bt-preocupacion-posible-quiebre-eficacia> (Acceso: Febrero, 2023).
- Abbas, M. S. T. (2018). Genetically engineered (modified) crops (*Bacillus thuringiensis* crops) and the world controversy on their safety. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 28 (1), 1-12. <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0051-2>.
- Abbate Tadic, S. L. (2022). *Factores locales y de paisaje determinantes de la abundancia y riqueza de insectos plaga y artrópodos depredadores en soja Bt y no Bt*. Tesis Doctoral. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía. Unidad de Posgrados y Educación Permanente. Disponible en: <https://hdl.handle.net/20.500.12008/35426>.
- Abbate Tadic, S. L., Madeira, F., Bentancur, O., Altier, N., & Pons, X. (2022a). Refuge areas favor the presence of predators and herbivores in Bt soybean: a landscape perspective. *J Pest Sci*, 96, 1133–1147. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01580-7>.
- AbbateTadic, S. L., Madeira, F., Silva, H., Altier, N., & Pons, X. (2022b). Association between landscape composition and the abundance of predator and herbivore arthropods in Bt and non-Bt soybean crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 336, 108027. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108027>.
- Abel, C. A., & Adamczyk Jr, J. J. (2004). Relative concentration of Cry1A in maize leaves and cotton bolls with diverse chlorophyll content and corresponding larval development of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae) on maize whorl leaf profiles. *Journal of Economic Entomology* 97 (5), 1737-1744. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-97.5.1737>.
- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11 (7), 36-42.
- Adamczyk Jr, J. J., & Sumerford, D. V. (2001). Potential factors impacting season-long expression of Cry1Ac in 13 commercial varieties of Bollgard® cotton. *Journal of Insect Science* 1 (1), 1-13. <https://doi.org/10.1093/jis/1.1.13>.

- Addison, S. J., & John Rogers, D. (2010). Potential impact of differential production of the Cry2Ab and Cry1Ac proteins in transgenic cotton in response to cold stress. *Journal of Economic Entomology* 103 (4), 1206-1215. <https://doi.org/10.1603/EC09369>.
- Agrobaseapp (2024). Isoca medidora. Disponible en: <https://agrobaseapp.com/argentina/pest/isoca-medidora> (Acceso: Julio, 2024).
- Ail-Catzim, C. E., Cerna-Chávez, E., Landeros-Flores, J., Ochoa-Fuentes, Y., García-López, A. M., & González, R. E. R. (2015). Efecto de insecticidas sobre la mortalidad y depredación de *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Southwestern Entomologist*, 40 (3), 565-574. <https://doi.org/10.3958/059.040.0315>.
- Ali, A., & Young, S.Y. (1996). Activity of *Bacillus thuringiensis* Berliner against different ages and stages of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) on cotton. *Journal of Entomological Science*, 31 (1), 1-8. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-31.1.1>.
- Almada, M. S., González, A., & Corronca, J. A. (2016). Cambios en la comunidad de arañas (Arachnida: Araneae) en períodos de barbecho y de cultivos de soja en el norte de Santa Fe, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 115 (1-7), 55-65. ISSN: 0041-8676. e-ISSN: 1669-9513.
- Almada, M. S., Sosa, M. A., & Gonzalez, A. (2012). Arachnofauna (Araneae: Araneae) in transgenic and conventional cotton crops (*Gossypium hirsutum*) in the North of Santa Fe, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 60 (2), 611-623.
- Alzoubi, S., & Cobanoglu, S. (2007). Effects of sublethal dose of different pesticides on the two-spotted spider mite "*Tetranychus urticae* Koch" and its predatory mites under greenhouse conditions. *World Journal of Agricultural Sciences*, 3 (6), 764-770.
- Anazonwu, D. L., & Johnson, S. J. (1986). Effects of host and density on larval color, size, and development of the velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 15 (4), 779-783. <https://doi.org/10.1093/ee/15.4.779>.
- Angulo, A. O., & Weigert, G. T. (1975). Noctuidae (Lepidoptera) de interés económico del Valle de Ica, Perú: clave para estados inmaduros. *Revista Peruana de Entomología*, 18 (1), 98-103.

- Aparicio, V., De Geronimo, E., Hernandez Guijarro, K., Perez, D., Portocarrero, D., & Vidal, C. (2015). *Los plaguicidas agregados al suelo y su destino en el ambiente*. INTA Ediciones. Buenos Aires, Argentina. 74 p.
- Aragón, J., Molinari, A., & Llorenzatti De Diez, S. (1997). Manejo Integrado de Plagas. En: Giorda, L. & Baigorri, H. (eds.), *El cultivo de la soja en Argentina* (pp. 247-288). INTA. Centro Regional Córdoba, EEA Marcos Juárez, EEA Manfredi, Argentina.
- Aragón, J. C., & Flores, F. (2006). *Control integrado de plagas en soja en el sudeste de Córdoba*. En: <http://inta.gob.ar/documentos/control-integrado-de-plagas-en-soja-en-elsudeste-de-cordoba/> (Acceso: Mayo, 2020).
- Aragón, J. R. (2002). Insectos Perjudiciales de la Soja. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. EEA Marcos Juarez. *Revista de Información sobre investigación y Desarrollo Agropecuario* (IDIA XXI). N° 3, Oleaginosas, Sección Soja. Pp. 75-82.
- Araújo, C. R. D. (2009). Aspectos biológicos de *Spodoptera cosmioides* Walker, 1858 (Lepidoptera: Noctuidae) nas cultivares de algodoeiro DeltaOPAL e NuOPAL (Bollgard I). Dissertação (mestrado). Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias. <http://hdl.handle.net/11449/91382> (Acceso: Septiembre, 2022).
- Argañarás, M. F. (2009). *Efecto de la heterogeneidad del hábitat sobre la diversidad y fenología de arañas (Arachnida, Araneae), asociadas a un cultivo de soja (Glycine max) en la provincia de Tucumán, Argentina*. Tesis de Maestría en Entomología Aplicada. Universidad Nacional de La Rioja. La Rioja, Argentina. 124p.
- ArgenBio. 2019. *Los cultivos transgénicos en Argentina*. [En línea] Disponible en <http://argenbio.org> (Acceso: Diciembre, 2019).
- Arregui, M. C., & Puricelli, E. C. (2019). *Mecanismos de acción de plaguicidas*. 3a edición. Editorial Universidad Nacional de Rosario. Rosario, Santa Fe, Argentina. 248 p.
- Artigas, J. N. (1972). Ritmos poblacionales en lepidópteros de interés agrícola para Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 45, 38-41.
- Avalos, S., Mazzuferi, V., La Porta, N., Serra, G., & Berta, C. (2004). El complejo parasítico (Hymenoptera y Diptera) de larvas de *Anticarsia gemmatalis* Hüb. y *Rachiplusia nu* Guené. (Lepidoptera: Noctuidae) en alfalfa y soja. *Agriscientia*, 21 (2), 67-75.

- Ávila, C. J., & Parra, J. R. P. (2002). Desenvolvimento de *Diabrotica speciosa* (Germar) (Coleoptera: Chrysomelidae) em diferentes hospedeiros. *Ciência Rural*, 32, 739-743. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782002000500001>
- Badii, M. H., & Abreu, J. L. (2006). Control biológico una forma sustentable de control de plagas (Biological control a sustainable way of pest control). *Daena: International Journal of Good Conscience*, 1 (1), 82-89.
- Baines, D., Schwartz, J. L., Sohi, S., Dedes, J., & Pang, A. (1997). Comparison of the response of midgut epithelial cells and cell lines from lepidopteran larvae to CryIA toxins from *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Insect Physiology*, 43 (9), 823-831. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(97\)00027-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(97)00027-9)
- Barrionuevo, M. J. (2011). Redescrición de los estados preimaginales de *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 70 (3-4), 169-184. Versión impresa ISSN 0373-5680.
- Barrionuevo, M. J., Murúa, M. G., Goane, L., Meagher, R., & Navarro, F. (2012). Life table studies of *Rachiplusia nu* (Guenée) and *Chrysodeixis (=Pseudoplusia) includens* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) on artificial diet. *Florida Entomologist*, 95 (4), 944-951. <https://doi.org/10.1653/024.095.0419>
- Barroso, G., Godoy, L. L., Iost Filho, F. H., Yamada, M., Santana, E. D. R., Pazini, J. D. B., Oliveira, L. V. D. Q., & Yamamoto, P. T. (2023). Predator-Unfriendly Pesticides Harm the Beneficial Mite *Neoseiulus idaeus* Denmark & Muma (Acari: Phytoseiidae). *Agronomy*, 13 (4), 1061. <https://doi.org/10.3390/agronomy13041061>.
- Bavaresco, A., Garcia, M. S., Gruetzmacher, A. D., Foresti, J., & Ringenberg, R. (2002). Biología e exigências térmicas de *Spodoptera cosmioides* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotropical Entomology*, 31, 49-54. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000100007>.
- Beckmann, M., Gerstner, K., Akin-Fajjiye, M., Ceauşu, S., Kambach, S., Kinlock, N. L., Phillips, H. R. P., Verhagen, W., Gurevitch, J., Klotz, S., Newbold, T., Verburg, P. H., Winter, M., & Seppelt, R. (2019). Conventional land-use intensification reduces species richness and increases production: A global meta-analysis. *Global Change Biology*, 25(6), 1941-1956. <https://doi.org/10.1111/gcb.14606>

- Bedano, J. C., Cantu, M., & Doucet, M. E. (2000). La influencia de distintos sistemas productivos en las comunidades de fauna edáfica en agrosistemas del sur de Córdoba. In *Actas XVII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo*. Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Begon, M.; Harper, J. L., & Townsend, C. R. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystem. Fourth edition*. Blackwell Scientific Publications Ltd. Oxford, U.K. 738 p.
- Behmer, S. T. (2009). Insect herbivore nutrient regulation. *Annual review of entomology*, 54, 165-187. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090537>.
- Bel, Y., Sheets, J. J., Tan, S. Y., Narva, K. E., & Escriche, B. (2017). Toxicity and binding studies of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac, Cry1F, Cry1C, and Cry2A proteins in the soybean pests *Anticarsia gemmatalis* and *Chrysodeixis (Pseudoplusia) includens*. *Applied and Environmental Microbiology*, 83 (11), e00326-17. <https://doi.org/10.1128/AEM.00326-17>.
- Beltramo, J., Bertolaccini, I., & González, A. (2006). Spiders of soybean crops in Santa Fe province, Argentina: influence of surrounding spontaneous vegetation on lot colonization. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 891-898. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000500015>.
- Berman, K. H., Harrigan, G. G., Riordan, S. G., Nemeth, M. A., Hanson, C., Smith, M., Sorbet, R., Zhu, E., & Ridley, W. P. (2010). Compositions of forage and seed from second-generation glyphosate-tolerant soybean MON 89788 and insect-protected soybean MON 87701 from Brazil are equivalent to those of conventional soybean (*Glycine max*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58 (10), 6270-6276. <https://doi.org/10.1021/jf1003978>.
- Bernardi, O., Malvestiti, G. S., Dourado, P. M., Oliveira, W. S., Martinelli, S., Berger, G. U., Head, G. P., & Omoto, C. (2012). Assessment of the high-dose concept and level of control provided by MON 87701 × MON 89788 soybean against *Anticarsia gemmatalis* and *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Pest Management Science*, 68, 1083-1091. <https://doi.org/10.1002/ps.3271>.
- Bernardi, O., Sorgatto, R. J., Barbosa, A. D., Domínguez, F. A., Dourado, P. M., Carvalho, R. A., Martinelli, S., Head, G. P., & Omoto, C. (2014). Low susceptibility of

- Spodoptera cosmioides*, *Spodoptera eridania* and *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to genetically-modified soybean expressing Cry1Ac protein. *Crop Protection*, 58, 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2014.01.001>.
- Bernays, E. A., & Chapman, R. E. (1994). Behavior: the process of host-plant selection. En: *Host-Plant selection by phytophagous insects* (pp.: 95-165). Contemporary Topics in Entomology, vol 2. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-0-585-30455-7_5.
- Berta, D. C., Colomo, M. V., Valverde, L., Romero Sueldo, M., & Dode, M. (2009). Aportes al conocimiento de los parasitoides de larvas de Noctuidae (Lepidoptera) en el cultivo de soja, en Tucumán, Argentina. Fundación Miguel Lillo. *Acta Zoologica Lilloana*, 53, 1-2.
- Bewick, S., Cantrell, R. S., Cosner, C., & Fagan, W. F. (2016). How resource phenology affects consumer population dynamics. *The American Naturalist*, 187 (2), 151-166. <https://doi.org/10.1086/684432>.
- Bhatti, M. A., Duan, J., Head, G., Jiang, C., McKee, M. J., Nickson, T. E., Pilcher, C. L., & Pilcher, C. D. (2005). Field evaluation of the impact of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae)-protected Bt corn on ground-dwelling invertebrates. *Environmental Entomology*, 34(5), 1325-1335. <https://doi.org/10.1093/ee/34.5.1325>
- Bilbo, T. R., Reay-Jones, F. P. F., Reisig, D. D., Musser, F. R., & Greene, J. K. (2018). Effects of Bt Corn on the Development and Fecundity of Corn Earworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 111 (5), 2233-2241. <https://doi.org/10.1093/jee/toy203>.
- Bjerge, K., Nielsen, J. B., Sepstrup, M. V., Helsing-Nielsen, F., & Høye, T. T. (2021). An automated light trap to monitor moths (Lepidoptera) using computer vision-based tracking and deep learning. *Sensors*, 21(2), 343. https://doi.org/10.1007/978-981-15-0794-6_8
- Bitzer, R. J., Rice, M. E., Pilcher, C. D., Pilcher, C. L., & Lam, W. K. F. (2005). Biodiversity and community structure of epedaphic and euedaphic springtails (Collembola) in transgenic rootworm Bt corn. *Environmental Entomology*, 34 (5), 1346-1376. <https://doi.org/10.1093/ee/34.5.1346>.

- Board, J. E., Wier, A. T., & Boethel, D. J. (1994). Soybean yield reductions caused by defoliation during mid to late seed filling. *Agronomy Journal*, 86 (6), 1074-1079. <https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600060027x>.
- Boerma, H. R., & Specht, J. (2004). *Soybeans: Improvement, production and uses*. Madison, Wisconsin, USA: American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., and Soil Science Society of America, Inc. 453-454.
- Bonato, L., Peretti, E., Sandionigi, A., & Bortolin, F. (2021). The diet of major predators of forest soils: A first analysis on syntopic species of Chilopoda through DNA metabarcoding. *Soil Biology and Biochemistry*, 158, 108264. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108264>.
- Bortolotto, O. C., Silva, G. V., de Freitas Bueno, A., Pomari, A. F., Martinelli, S., Head, G. P., Carvalho, R. A., & Barbosa, G. C. (2014). Development and reproduction of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) and its egg parasitoid *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) on the genetically modified soybean (Bt) MON 87701 × MON 89788. *Bulletin of Entomological Research*, 104, 724–730. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000546>
- Bortolotto, O. C., de Freitas Bueno, A., de Queiroz, A. P., Vieira Silva, G., & Caselato Barbosa, G. (2015a). Larval development of *Spodoptera eridania* (Cramer) fed on leaves of Bt maize expressing Cry1F and Cry1F + Cry1A.105 + Cry2Ab2 proteins and its non-Bt isolate. *Revista Brasileira de Entomologia*, 59 (3), 7-11. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2014.12.001>
- Bortolotto, O. C., Pomari-Fernandes, A., Bueno, R. D. F., Bueno, A. D. F., da Kruz, Y. K. S., Queiroz, A. P., Sanzovo, A. & Ferreira, R. B. (2015b). The use of soybean integrated pest management in Brazil: a review. Embrapa Soja-Artigo em periódico indexado (ALICE). *Agronomy Science and Biotechnology*, 1 (1), 25–32. ISSN: 2359-1455.
- Bozinovic, F., Veloso, C., & Rosenmann, M. (1988). Cambios del tracto digestivo de *Abrothrix andinus* (Cricetidae): efecto de la calidad de dieta y requerimientos de energía. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61, 245-251.

- Brandt, S. L., Coudron, T. A., Habibi, J., Brown, G. R., Ilagan, O. M., Wagner, R. M., Wright, M. K., Backus, E. A., & Huesing, J. E. (2004). Interaction of two *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxins with the digestive system of *Lygus hesperus*. *Current Microbiology*, 48 (1), 1-9. <https://doi.org/10.1007/s00284-003-4056-y>.
- Bravo, A., Gill, S. S., & Soberón, M. (2007). Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control. *Toxicon*, 49, 423-435. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.11.022>.
- Bravo, A., Likitvivanavong, S., Gill, S. S., & Soberón, M. (2011). *Bacillus thuringiensis*: A story of a successful bioinsecticide. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 41, 423-431. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2011.02.006>.
- Breeze, T. D., Bailey, A. P., Balcombe, K. G., & Potts, S. G. (2011). Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142 (3-4), 137-143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>.
- Broderick, N. A., Raffa, K. F., & Handelsman, J. (2006). Midgut bacteria required for Bt insecticidal activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (41), 196-199. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604865103>.
- Brookes, G., & Barfoot, P. (2018). Farm income and production impacts of using GM crop technology 1996–2016. *GM Crops Food*, 9, 59–89. <https://doi.org/10.1080/21645698.2018.1464866>.
- Bueno, A. F., Justus, C. M., & Pasini, A. (2018). Diferenças no manejo Cultivar Grandes. *Culturas*, 234, 22-25.
- Bueno, R. C. O. F., Bueno, A. F., Moscardi, F., Parra, J. R. P. & Hoffmann-Campo, C. B. (2011). Lepidopteran larva consumption of soybean foliage: basis for developing multiple-species economic thresholds for pest management decisions. *Pest Management Science*, 67, 170-174. <https://doi.org/10.1002/ps.2047>.
- Bueno, R. C. O. F., Siqueira, J. R., Bueno, A. F., Vieira, S. S., Gobbi, A. L., Lobo, R. S. V., & Vasco, F. R. (2012). Características biológicas de *Spodoptera cosmioides* (Walker, 1858) (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes hospedeiros. *VI Congresso brasileiro de Soja*. Cuiabá. Brasil.

- Bueno, A. F., Paula-Moraes, S. V., Gazzoni, D. L., & Pomari, A. F. (2013). Economic thresholds in soybean-integrated pest management: old concepts, current adoption, and adequacy. *Neotropical Entomology*, 42, 439-447. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0167-8>
- Burgio, G., Dinelli, G., Marotti, I., Zurla, M., Bosi, S., & Lanzoni, A. (2011). Bt-toxin uptake by the non-target herbivore, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae), feeding on transgenic oilseed rape in laboratory conditions. *Bulletin of Entomological Research*, 101 (2), 241-247. <https://doi.org/10.1017/S0007485310000441>.
- Burton, R.L. (1969). A low-cost artificial diet for the corn earworm. *Journal of Economic Entomology*, 63 (6), 89-90. <https://doi.org/10.1093/jee/63.6.1969>.
- Busato, G. R., Garcia, M. S., Loeck, A. E., Zart, M., Nunes, A. M., Bernardi, O., & Andersson, F. S. (2006). Adequação de uma dieta artificial para biótipos “milho” e “arroz” de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bragantia*, 65 (2), 317-323. <https://doi.org/10.1590/S0006-87052006000200014>.
- Busato, G. R., Grützmacher, A. D., Garcia, M. S., Giolo, F. P., Zotti, M. J., & Bandeira, J. D. M. (2005). Exigências térmicas e estimativa do número de gerações dos biótipos "milho" e "arroz" de *Spodoptera frugiperda*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 40, 329-335. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2005000400003>.
- Butt, B. & Cantu, E. (1962) Sex determination of lepidopterous pupae. Washington, D.C: US Department of Agriculture. 33 p.
- Cabrera N., Lietti M., Vignaroli L., & Montero, G. (2002). *Megascelis* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae: Megascelinae). *Sistema de Información Técnica*. Cátedra de Zoología Agrícola - Servicio de Identificación de Insectos de Ambientes Urbanos y Agrícolas. Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Rosario. Santa Fe, Argentina.
- Calzada, Julio. (2022). Anuario Estadístico 2021. Bolsa de Comercio de Rosario. ISSN 2250-8988.
- Campos, R. C., & Hernández, M. I. (2015a). Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic Forest fragments adjacent to transgenic maize crops. *Ecological Indicators*, 49, 216-227. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.043>.

- Campos, R. C., & Hernández, M. I. M. (2015b). The importance of maize management on dung beetle communities in Atlantic Forest fragments. *PloS one*, 10 (12), e0145000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145000>.
- Campos, S. O., Santana, I. V., Silva, C., Santos-Amaya, O. F., Guedes, R. N. C., & Pereira, E. J. G. (2019). Bt-induced hormesis in Bt-resistant insects: Theoretical possibility or factual concern?. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 183, 109577. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109577>.
- Candolfi, M. P., Brown, K., Grimm, C., Reber, B., & Schmidli, H. (2004). A faunistic approach to assess potential side-effects of genetically modified Bt-corn on non-target arthropods under field conditions. *Biocontrol Science and Technology*, 14 (2), 129-170. <https://doi.org/10.1080/09583150310001655701>.
- Carrera, C. S., Rosas, M. B., Gontijo Mandarino, J. M., Leite, R. S., Raspa, F., Fava, F., Dardanelli, J. & Andrade, F. (2022). Partial and total defoliation during the filling period affected grain industrial and nutraceutical quality in soybean. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 102 (10), 4109-4120. <https://doi.org/10.1002/jsfa.11760>.
- Carvalho, C. F., & Souza, B. (2002). Potencial de insetos depredadores no controle biológico aplicado. Em: Parra, J. R. P., Botelho, P. S. M., Corrêa Ferreira, B. S., & Bento, J. S. M. (eds.), *Controle Biológico no Brasil* (pp.: 191-208). 1ª edição. Ed. Manole. Barueri, Brazil.
- CASAFE (Cámara de Sanidad Agropecuaria y Fertilizantes) (2019). *Guía de productos fitosanitarios*. Edición 2017/2019. Buenos Aires, Argentina. 1200 p.
- CASAFE (Cámara de Sanidad Agropecuaria y Fertilizantes) (2022). *Guía Online de Productos Fitosanitarios*. <https://guiaonline.casafe.org/> (Acceso: Diciembre, 2022).
- Casmuz, A. S., Fadda, L. A., Tuzza, M. F., Jadur, A, Fernández, C, Díaz Arnijas, G., Vera, M. A., Cazado, L. E., Orce, J. D., Murúa, M. G., Herrero, M. I., Dami, L. C., Daniel, F., & Gastaminza, G. A. (2016). Manejo de plagas en soja Intacta y RR1. En: El cultivo de la soja en el noroeste argentino. *Publicación Especial Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombes*, 52, 134-142.

- Casmuz, A. S., Scalora, F. S., Cazado, L. E., Aralde, M. R., Aybar Guchea, M., Gómez, M., Fadda, L., Colledani, A., Fernández, J., Vera, A., Gómez, H., Gastaminza, G., & Moa, D. (2013). Evaluación de diferentes alternativas para el control del complejo de orugas defoliadoras y el impacto de estas sobre el rendimiento del cultivo de soja. En: El cultivo de la soja en el noroeste argentino. *Publicación Especial Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres*, 47, 151-157.
- Casmuz, A. S., Vera, M. A., Díaz Arnijas, G., Cejas Marchi, E., Villafañe, D.A.; Defagot, I. A., Marcial, J. A., Candela, T. B., Assaf, S., Martínez, J. O., Murúa, M. G., Herrero, M. I., Dami, L. C. & Gastaminza, G. A. (2019). Plagas en soja Intacta: evolución y alternativas de manejo. Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres. *El cultivo de la soja en el Noroeste Argentino*, 10: 111-117.
- Casmuz, a. S., Vera, M. A., Medrano, C. M., Suárez, L. L., Cejas Marchi, E., Álvarez Paz, P., Giménez Sardi, J. A., Murúa, M. G., Gastaminza, G. A., Scalora, F. S., & Devani, M. R. (2022). *Impacto de Spodoptera cosmioides (Walker) en soja Bt. El cultivo de soja. Campaña 2021/2022*. Publicación Estación Experimental Obispo Colombres: 101-106. Disponible en: https://www.eeaoc.gob.ar/wp-content/uploads/2022/09/D3_compressed.pdf.
- Catarino, R., Ceddia, G., Areal, F. J., & Park, J. (2015). The impact of secondary pests on *Bacillus thuringiensis* (Bt) crops. *Plant Biotechnology Journal*, 13 (5), 601-612. <https://doi.org/10.1111/pbi.12363>.
- Chen, D., Ye, G., Yang, C., Chen, Y., & Wu, Y. (2005). The effect of high temperature on the insecticidal properties of Bt cotton. *Environmental and Experimental Botany*, 53(3), 333-342. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.04.004>.
- Chougule, N. P., & Bonning, B. C. (2012). Toxins for transgenic resistance to hemipteran pests. *Toxins*, 4 (6), 405-429. <https://doi.org/10.3390/toxins4060405>.
- Cividanes, F. J. (2021). Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and biological control of agricultural pests in Latin America. *Annals of the Entomological Society of America*, 114 (2), 175-191. <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa051>.
- Cividanes, F. J., & Parra, J. R. (1994). Zoneamento ecológico de *Nezara viridula* (L.), *Piezodorus guildinii* (West.) e *Euschistus heros* (Fabr.) (Heteroptera: Pentatomidae)

- em quatro estados produtores de soja do Brasil. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*, 23, 219-226.
- Comas, C., Lumbierres, B., Pons, X., & Albajes, R. (2014). No effects of *Bacillus thuringiensis* maize on nontarget organisms in the field in southern Europe: a meta-analysis of 26 arthropod taxa. *Transgenic Research*, 23(1), 135-143. <https://doi.org/10.1007/s11248-013-9737-0>.
- Coronado Blanco, J. M., & Zaldívar-Riverón, A. (2014). Biodiversidad de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 372-378. <https://doi.org/10.7550/rmb.32000>.
- Corrêa-Ferreira, B. S. C., & Panizzi, A. R. (1978). Distribuição de ovos e lagartas de *Anticarsia gemmatalis* Hübner em plantas de soja. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 7, 54-59. <https://doi.org/10.37486/0301-8059.v7i1.141>
- Corrêa-Ferreira, B. S., & De Azevedo, J. (2002). Soybean seed damage by different species of stink bugs. *Agricultural and Forest Entomology*, 4 (2), 145-150. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00136.x>.
- Corrêa-Ferreira, B. S., & Panizzi, A. R. (1999) Percevejos da soja e seu manejo. EMBRAPA-CNPSO, *Circular Técnica*, 24,1-45.
- Costa, J. J., Margheritis, A. E., & Marsico, O. J. (1974). *Introducción a la terapéutica vegetal*. 1º Ed. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina. 533 p.
- Crickmore, N., Zeigler, D. R., Feitelson, J., Schnepf, E., & Van Rie, J. (1998). Revision of the nomenclature for the *Bacillus thuringiensis* pesticidal crystal proteins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 62, 807-813. <https://doi.org/10.1128/MMBR.62.3.807-813.1998>.
- Curis, M. C. (2014). *Efecto de los maíces Bt sobre las plagas claves, secundarias y los enemigos naturales*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral. Biblioteca Virtual UNL. <http://hdl.handle.net/11185/702>
- Curis, M. C., Bertolaccini, I., & Lutz, A. (2017). Efecto de dietas en adultos de *Spodoptera cosmioides* (Lepidoptera: Noctuidae) sobre la fertilidad, fecundidad y longevidad del adulto. *Revista FAVE-Ciencias Agrarias*, 16 (2), 17-24. <https://doi.org/10.14409/fa.v16i2.7015>.

- Curis, M. C., Bertolaccini, I., Lutz, A., & Trod, M. A. (2019). Diversidad de carábidos (Orden: Coleoptera) y arañas (Clase: Arachnida), en maíces Bt y convencionales en el centro de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences*, 35(3), 214-223. <http://dx.doi.org/10.4067/S0719-38902019005000401>.
- Cutler, G. C., & Rix, R. R. (2015). Can poisons stimulate bees? Appreciating the potential of hormesis in bee-pesticide research. *Pest Management Science*, 71 (10), 1368-1370. <https://doi.org/10.1002/ps.4042>.
- Da Luz, P. M. C., de Azevedo Filho, W. S., & Specht, A. (2014). Caracterização morfológica dos estágios imaturos de *Rachiplusia nu* (Guenée, 1852) (Lepidoptera: Noctuidae: Plusiinae) e lista de plantas hospedeiras. *Caderno de Pesquisa*, 26 (3), 65-76. <https://doi.org/10.17058/cp.v26i3.5586>.
- Da Silva, G. V., de Freitas Bueno, A., Bortolotto, O. C., dos Santos, A. C., & Pomari-Fernandes, A. (2016). Biological characteristics of black armyworm *Spodoptera cosmioides* on genetically modified soybean and corn crops that express insecticide Cry proteins. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60, 255-259. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.04.005>.
- Daly, T., & Buntin, G. D. (2005). Effect of *Bacillus thuringiensis* transgenic corn for lepidopteran control on nontarget arthropods. *Environmental Entomology*, 34 (5), 1292-1301. <https://doi.org/10.1093/ee/34.5.1292>.
- Damborsky, M. P., Alvarez Bohle, M. C., Ibarra Polesel, M. G., Porcel, E. A., & Fontana, J. L. (2015). Spatial and temporal variation of dung beetle assemblages in a fragmented landscape at eastern humid Chaco. *Neotropical Entomology*, 44, 30-39. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0257-2>
- Dang, C., Lu, Z., Wang, L., Chang, X., Wang, F., Yao, H., Peng, Y., Stanley, D., & Ye, G. (2017). Does Bt rice pose risks to non-target arthropods? Results of a meta-analysis in China. *Plant Biotechnology Journal*, 15 (8), 1047-1053. <https://doi.org/10.1111/pbi.12698>.

- De França, S. M., Breda, M. O., Barbosa, D. R. S., Araujo, A. M. N., & Guedes, C. A. (2017). The sublethal effects of insecticides in insects. [Internet]. *Biological Control of Pest and Vector Insects*. <http://dx.doi.org/10.5772/66461>.
- De Freitas, J. G. D., Takahashi, T. A., Figueiredo, L. L., Fernandes, P. M., Camargo, L. F., Watanabe, I. M., Foerster, L. A., Fernández-Triana, J., & Shimbori, E. M. (2019). First record of *Cotesia scotti* in *Spodoptera cosmioides* (Walk, 1858) and *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 63, 238-244. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2019.05.001>.
- De Jesus, F. G., Boiça, A. L., Alves, G. C., & Zanuncio, J. C. (2014). Behavior, development, and predation of *Podisus nigrispinus* (Hemiptera: Pentatomidae) on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed transgenic and conventional cotton cultivars. *Annals of the Entomological Society of America*, 107 (3), 601-606. <https://doi.org/10.1603/AN13100>.
- De Moraes, C. M., Lewis, W. J., Pare, P. W., Alborn, H. T., & Tumlinson, J. H. (1998). Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393 (6685), 570-573. <https://doi.org/10.1038/31219>.
- De Petre, A. A., Espino, L. M., Sevesco, M. A., & Perman, S. (1977). *Carta de suelos del Departamento Las Colonias. Santa Fe*. Min. de Agr. y Ganadería de la Provincia de Santa Fe. Dirección Gral. De Suelos y Agua. 122 p.
- De Sene Pinto, A., & de Freitas Bueno, R. C. O. (2019). Soybean. En: Souza, B., Vázquez, L. L., & Marucci, R. C. (eds), *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems* (pp.: 397-412). 1st ed. Springer Cham. New York, USA. https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1_32.
- De Sousa Ramalho, F., Azeredo, T. L., Bezerra de Nascimento, A. R., Sales Fernandes, F., Nascimento Júnior, J. L., Malaquias, J. B., da Vieira Silva, C. A. D., & Cola Zanuncio, J. (2011). Feeding of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, on Bt transgenic cotton and its isoline. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139 (3), 207-214. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01121.x>.

- Dean, J. M., & De Moraes, C. M. (2006). Effects of genetic modification on herbivore-induced volatiles from maize. *Journal of Chemical Ecology*, 32, 713-724. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9040-0>.
- Delfín-González, H., & Wharton, R. A. (2002). Distribution of species and species-groups of *Aleiodes* (Hymenoptera: Braconidae) in Mexico. *Folia Entomológica Mexicana*, 41 (2), 215-227.
- Depieri, R. A., & Panizzi, A. R. (2011). Duration of feeding and superficial and in-depth damage to soybean seed by selected species of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*, 40, 197-203. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000200007>.
- Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J. M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52 (1), 81-106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440>.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2014). *InfoStat versión 2014*. Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Dong, H. Z., & Li, W. J. (2007). Variability of endotoxin expression in Bt transgenic cotton. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 193 (1), 21-29. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2006.00240.x>.
- dos Santos, K. B., Neves, P., Meneguim, A. M., dos Santos, R. B., dos Santos, W. J., Boas, Drees, B. M., & Rice, M. E. (1985). The vertical beat sheet: a new device for sampling soybean insects. *Journal of Economic Entomology*, 78 (6), 1507-1510. <https://doi.org/10.1093/jee/78.6.1507>.
- dos Santos, K.B., Neves, P., Meneguim, A.M., dos Santos, R.B., dos Santos, W.J., Boas, G.V., Dumas, V., Martins, E., Praça, I.B., Queiroz, P., Berry, C., & Monnerat, R. (2009). Selection and characterization of the *Bacillus thuringiensis* strains toxic to *Spodoptera eridania* (Cramer), *Spodoptera cosmioides* (Walker) and *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera:Noctuidae). *Biological Control*, 50(2), 157-163. [doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.03.014](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.03.014)

- Drees, B. M., & Rice, M. E. (1985). The vertical beat sheet: a new device for sampling soybean insects. *Journal of Economic Entomology*, 78 (6), 1507-1510. <https://doi.org/10.1093/jee/78.6.1507>.
- Duelli, P., Obrist, M. K., & Schmatz, D. R. (1999). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 33-64. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00029-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00029-8).
- Dutton, A., Klein, H., Romeis, J., & Bigler, F. (2002). Uptake of Bt-toxin by herbivores feeding on transgenic maize and consequences for the predator *Chrysoperla carnea*. *Ecological Entomology*, 27 (4), 441-447. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00436.x>.
- Dutton, A., Romeis, J., & Bigler, F. (2003). Assessing the risks of insect resistant transgenic plants on entomophagous arthropods: Bt-maize expressing Cry1Ab as a case study. *BioControl*, 48, 611–636. <https://doi.org/10.1023/A:1026313719424>.
- Elzen, G. W. (2001). Lethal and sublethal effects of insecticide residues on *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Economic Entomology*, 94, 55-59. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-94.1.55>.
- Escher, N., Käch, B., & Nentwig, W. (2000). Decomposition of transgenic *Bacillus thuringiensis* maize by microorganisms and woodlice *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda). *Basic and Applied Ecology*, 1(2), 161-169. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00024>.
- Esperk, T., Tammaru, T., & Nylin, S. (2007). Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *Journal of Economic Entomology*, 100 (3), 627-645. <https://doi.org/10.1093/jee/100.3.627>.
- Fan, C., Wu, F., Dong, J., Wang, B., Yin, J., & Song, X. (2019). No impact of transgenic cry1Ie maize on the diversity, abundance and composition of soil fauna in a 2-year field trial. *Scientific reports*, 9, 10333. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46851-z>.
- Farahani, S., Naseri, B., & Talebi, A. A. (2011). Comparative life table parameters of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) on five host plants. *Journal of the Entomological Research Society*, 13 (1), 91. Disponible en:

- <https://www.entomol.org/journal/index.php/JERS/article/view/291> (Acceso: Abril, 2020).
- Faria, C. A., Wäckers, F. L., Pritchard, J., Barrett, D. A., & Turlings, T. C. (2007). High susceptibility of Bt maize to aphids enhances the performance of parasitoids of lepidopteran pests. *PLoS One*, 2 (7), e600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000600>.
- Farinós, G. P., de la Poza, M., Hernández-Crespo, P., Ortego, F., & Castañera, P. (2008). Diversity and seasonal phenology of aboveground arthropods in conventional and transgenic maize crops in Central Spain. *Biological Control*, 44 (3), 362-371. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.11.007>.
- Favetti, B. M., Butnariub, A. R., & Foerster, L. A. (2015). Biology and reproductive capacity of *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera, Noctuidae) in different soybean cultivars. *Revista Brasileira de Entomologia*, 59, 89-95. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.03.002>.
- Fehr, W. R., Caviness, C. E., Burmood, D. T., & Pennington, J. S. (1971). Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine Max* (L.) Merrill 1. *Crop Science*, 11 (6), 929-931. <https://doi.org/10.2135/cropsci1971.0011183X001100060051x>.
- Felton, G. W. (1996). Nutritive quality of plant protein: sources of variation and insect herbivore responses. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America*, 32 (1), 107-130. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6327\(1996\)32:1<107::AID-ARCH7>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(1996)32:1<107::AID-ARCH7>3.0.CO;2-X).
- Fernández, F., & Sharkey, M. J. (2006). Introducción a los Hymenoptera de la Región. *Neotropical Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Humboldt, Colombia*. ISBN:958-701-708-0.
- Ferré, J., & Van Rie, J. (2002). Biochemistry and genetics of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annual Review of Entomology*, 47 (1), 501-533. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145234>.
- Fescemyer, H. W., & Hammond, A. M. (1986). Effect of density and plant age on color phase variation and development of larval velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatilis*

- Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 15 (4), 784-789. <https://doi.org/10.1093/ee/15.4.784>.
- Fichetti, P. del C. (2003). *Caracterización de Lepidoptera perjudiciales en cultivos de la región central argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 255 p.
- Ford, B. J., Strayer, J. R., Reid, J., Blount, V. N., & Riddle, T. C. (1975). *The literature of arthropods associated with soybean, a bibliography of the velvetbean caterpillar. Anticarsia gemmatalis*. Urbana: Illinois National History Survey, United States, 15 p.
- Formentini, A. C., Sosa-Gómez, D. R., Paula-Moraes, S. V. D., Barros, N. M. D., & Specht, A. (2015). Lepidoptera (Insecta) associated with soybean in Argentina, Brazil, Chile and Uruguay. *Ciência Rural*, 45, 2113-2120. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20141258>.
- Fortier, J. C. (2000). Description of a new gregarious species of *Aleiodes* Wesmael (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae). *Journal of Hymenoptera Research*, 9, 288-291.
- Frana, J. E. (2002). Clave para la identificación de larvas de Scarabaeidae que habitan en el suelo de la Región Central de Santa Fe. Publicación Miscelánea N° 99. E.E.A INTA Rafaela. 5 p.
- Frana, J. E., Astegiano, E., Villar, J., Hermann, O. M., & Massoni, F. (2006). Análisis de la densidad del complejo de chinches de la soja en la región central de Santa Fe. Experiencia RIIA. En: *Actas del Congreso MercoSoja 2006* (pp.: 374-377). Mesas Científico-Técnicas. Resúmenes Expandidos. T99 Protección Vegetal. Rosario, Santa Fe, Argentina.
- Frizzas, M. R., Oliveira, C. M. D., & Omoto, C. (2018). Diversity of insects under the effect of Bt maize and insecticides. *Arq. Inst. Biol.*, 84, 1-8, e0062015. <https://doi.org/10.1590/1808-1657000062015>
- Gaber, A. S., Abd-Ella, A. A., Abou-Elhagag, G. H., & Abdel-Rahman, Y. A. (2015). Field efficiency and selectivity effects of selected insecticides on cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididea) and its predators. *Journal of*

Phytopathology and Pest Management, 2 (1), 22-35.
<https://ppmj.net/index.php/ppmj/article/view/24>.

- Gad, M., Aref, S., Abdelhamid, A., Elwassimy, M., & Abdel-Raheem, S. (2021). Biologically active organic compounds as insect growth regulators (IGRs): introduction, mode of action, and some synthetic methods. *Current Chemistry Letters*, 10 (4), 393-412. [10.5267/j.ccl.2021.5.004](https://doi.org/10.5267/j.ccl.2021.5.004).
- Gamundi, J. C. (1995). Evaluación de técnicas de muestreo de insectos plaga y depredadores en cultivos de soja con diferentes sistemas de siembra y labranza. En: 1° *Congreso Nacional de Soja, 2° Reunión Nacional de Oleaginosos*. AIANBA. Bolsa de Cereales de Pergamino. Buenos Aires. 2 (4): 43-50.
- Gamundi, J. C. (1997). Evaluación de técnicas de muestreo de insectos plaga y depredadores en cultivos de soja con diferentes sistemas de siembra y labranza. Campaña 1996-1997. Publicaciones Regionales INTA EEA Oliveros. *Para mejorar la producción Soja*, 18, 71-76.
- Gamundi, J. C., & Buhmann, M. E. (1983). Some biological aspects of the leaf-eating caterpillar *Rachiplusia nu* Guenee in soybean (*Glycine max*) under laboratory conditions. En *5° Jornadas Fitosanitarias Argentinas* (7 al 9 de septiembre). Rosario, Santa Fe, Argentina.
- Gamundi, J. C., & M. A. Sosa. (2007). Caracterización de daños de chinches en soja y criterios para la toma de decisiones de manejo. En: E.V. TRUMPER & J.D. EDELSTEIN (eds), *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*, Ediciones INTA, Manfredi, 19 pp. Disponible en: http://www.rednpv.org.ar/arc_up/Publicaciones/4921acf352c25.pdf. (Acceso: Diciembre, 2022).
- Gamundi, J. C., Andriani, M., Bacigalupo, D., Lago, M., Lenzi, L., Randazzo, P., & Bodrero, M. (2003). Incidencia del complejo de chinches en el cultivo de soja con diferentes espaciamientos entre líneas. Publicaciones Regionales INTA EEA Oliveros. *Para mejorar la producción Soja*, 24, 79-86.

- Gamundi, J. C., Perotti, E., & Molinari, A. (2007). Evaluación de insecticidas para el control de chinches en cultivos de soja. Soja. EEA INTA Oliveros. Publicaciones Regionales. *Para mejorar la producción*, 36, 112-114.
- Garcés Fiallos, F. R., & Alberto Forcelini, C. (2011). Peso de hojas como herramienta para estimar el área foliar en soja. *Ciencia y Tecnología*, 4 (1), 13–18. <https://doi.org/10.18779/cyt.v4i1.97>.
- García, M., Ortego, F., Castañera, P., & Farinós, G. P. (2010). Effects of exposure to the toxin Cry1Ab through Bt maize fed-prey on the performance and digestive physiology of the predatory rove beetle *Atheta coriaria*. *Biological Control*, 55 (3), 225-233. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.08.002>.
- García-Alonso, M. (2010). Current challenges in environmental risk assessment: the assessment of unintended effects of GM crops on non-target organisms. *Current challenges in environmental risk assessment: the assessment of unintended effects of GM crops on non-target organisms*, 52, 57-63. <http://www.iobc-wprs.org/pub/bulletin>.
- Gauld, I. D. (2000). The Ichneumonidae of Costa Rica. Introduction and keys to species of the subfamilies Brachycyrtinae, Cremastinae, Labeninae and Oxytorinae, and with an appendix on the Anomaloninae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 63, 1-453.
- Gizzi, A. H., Álvarez Castillo, H. A., López, A. N., Clemente, N. L., & Studdert, G. A. (2009). Caracterización de la meso y macrofauna edáfica en sistemas de cultivo del sudeste bonaerense. *Ciencia del Suelo*, 27 (1), 1-9. http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1850-20672009000100001&lng=es&tlng=es (Acceso: Noviembre, 2023).
- Gómez López, V. A., Cabral Antunez, C. C., & Ramirez de López, M. B. (2009). *Aspectos biológicos de Spodoptera eridania (Lepidoptera: Noctuidae) criadas en diferentes tipos de dieta*. Departamento de Proyección Vegetal. UNA-FCA. 40p. Disponible en: <http://www.agr.una.py//index.php/libros/catalog/view/4/3/334-1> (Acceso: Abril, 2020).

- González-Cabrera, J., & Ferré, J. (2008). Bacterias entomopatógenas. En: Jacas, J. A. y Urbajeja, A. (eds.). *Control biológico de plagas agrícolas* (86-97 p.). ISBN: 978-84-935247-2-2. Phytoma-España.
- Gordon, S. D., & Strand, M. R. (2009). The polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum* produces two castes by differentially parceling the germ line to daughter embryos during embryo proliferation. *Development Genes and Evolution*, 219, 445-454. <https://doi.org/10.1007/s00427-009-0306-8>.
- Gramajo, M. C., Diodato, L., & Fuster, A. (2013). Tachinidae (Diptera) de ecosistemas naturales del Chaco semiárido de Santiago del Estero, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 57 (2), 212-216.
- Grant, J. F., & Shepard, M. (1985). Influence of three soybean genotypes on development of *Voria ruralis* (Diptera: Tachinidae) and on foliage consumption by its host, the soybean looper (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomologist*, 68 (4), 672-677. <https://doi.org/10.2307/3494872>
- Grbic, M., Rivers, D., & Strand, M. R. (1997). Caste formation in the polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum* (Hymenoptera: Encyrtidae): in vivo and in vitro analysis. *Journal of Insect Physiology*, 43 (6), 553-565. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(97\)00004-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(97)00004-8).
- Greenberg, L. O., Huigens, M. E., Groot, A. T., Cusumano, A., & Fatouros, N. E. (2022). Finding an egg in a haystack: Variation in chemical cue use by egg parasitoids of herbivorous insects. *Current Opinion in Insect Science*, 55, 101002. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.101002>.
- Greene, G. L., Reid, J. C., Blount, V. N., & Riddle, T. C. (1973). Mating and oviposition behavior of the velvetbean caterpillar in soybeans. *Environmental Entomology*, 2 (6), 1113-1115. <https://doi.org/10.1093/ee/2.6.1113>.
- Griffiths, B. S., & Philippot, L. (2013). Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*, 37 (2), 112-129. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00343.x>.

- Groot, A. T., & Dicke, M. (2002). Insect-resistant transgenic plants in a multi-trophic context. *The Plant Journal*, 31 (4), 387-406. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01366.x>.
- Gross, K., & Rosenheim, J. A. (2011). Quantifying secondary pest outbreaks in cotton and their monetary cost with causal-inference statistics. *Ecological Applications*, 21 (7), 2770-2780. <https://doi.org/10.1890/11-0118.1>.
- Guedes, R. N. C., & Cutler, G. C. (2014). Insecticide-induced hormesis and arthropod pest management. *Pest Management Science*, 70, 690-697. <https://doi.org/10.1002/ps.3669>.
- Guedes, R. N. C., Walse, S. S., & Throne, J. E. (2017). Sublethal exposure, insecticide resistance, and community stress. *Current Opinion in Insect Science*, 21, 47-53. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.04.010>.
- Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G. & Mcmurtry, J.A. (1999). Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests (pp. 383-461). En: Bellows, T.S., Fisher, T.W. (Eds.). Handbook of biological control. Principles and Applications of Biological Control. Academic Press, San Diego, USA.
- Halffter, G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36, 3-17.
- Halffter, G., & Moreno, C. E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gama (pp.: 5-18). En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P., & Melic, A. (eds.), *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Ed. Monografías del tercer Milenio. Volumen 4. Zaragoza, España.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1), 9.
- Hart, C. (2017). The economic evolution of the soybean industry. En: Nguyen, H., Bhattacharyya, M. (eds.), *The Soybean Genome*. Compendium of Plant Genomes. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-64198-0_2.
- Heckel, D. G. (2020). How do toxins from *Bacillus thuringiensis* kill insects? An evolutionary perspective. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 104 (2), e21673. <https://doi.org/10.1002/arch.21673>.

- Hilbeck, A., & Schmidt, J. E. (2006). Another view on Bt proteins—how specific are they and what else might they do. *Biopesticides international*, 2 (1), 1-50.
- Hilbeck, A., Baumgartner, M., Fried, P. M., & Bigler, F. (1998). Effects of transgenic Bt corn-fed prey on immature development of *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 27 (2), 480-487. <https://doi.org/10.1093/ee/27.2.480>.
- Hilbeck, A., Binimelis, R., Defarge, N., Steinbrecher, R., Székács, A., Wickson, F., Antoniou, M., Bereano, P. L., Clark, E. A., Hansen, M., Novotny, E., Heinemann, J., Meyer, H., Shiva, V., & Wynne, B. (2015). No scientific consensus on GMO safety. *Environmental Sciences Europe*, 27 (1), 1-6. <https://doi.org/10.1186/s12302-014-0034-1>.
- Hilbeck, A., Defarge, N., Lebrecht, T., & Bøhn, T. (2020). *Insecticidal Bt crops*. EFSA's risk assessment approach for GM Bt plants fails by design. 44 p.
- Hilker, M., & Fatouros, N. E. (2015). Plant responses to insect egg deposition. *Annual Review of Entomology*, 60, 493-515. [10.1146/annurev-ento-010814-020620](https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020620).
- Hirose, E., Panizzi, A. R., & Cattelan, A. J. (2006). Effect of relative humidity on emergence and on dispersal and regrouping of first instar *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*, 35, 757-761. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2006000600006>.
- Hodek, I., & Honěk, A. (2009). Scale insects, mealybugs, whiteflies and psyllids (Hemiptera, Sternorrhyncha) as prey of ladybirds. *Biological control*, 51 (2), 232-243. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.018>.
- Hoffmann-Campo, C. B., Moscardi, F., Ferreira, B. C., Oliveira, L. J., Sosa, D. R. G., Panizzi, A. R., Corso, I. C., Gazzoni, D. L. & Oliveira, E. B. (2000). *Pragas da soja no Brasil e seu manejo integrado*. EMBRAPA. Dourados, Brazil. 67 p. ISSN 1516-7860.
- Höfte, H., & Whiteley, H. R. (1989). Insecticidal crystal proteins of *Bacillus thuringiensis*. *Microbiology Review*, 53, 242-255. <https://doi.org/10.1128/mr.53.2.242-255.1989>.
- Homrich, M. S., Passaglia, L. M. P., Pereira, J. F., Bertagnolli, P. F., Pasquali, G., Zaidi, M. A., Altoasar, I., & Bodanese-Zanettini, M. H. (2008). Resistance to *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera, Noctuidae) in transgenic soybean (*Glycine max*

- (L.) Merrill Fabales, Fabaceae) cultivar IAS5 expressing a modified Cry1Ac endotoxin. *Genetics and Molecular Biology*, 31, 522-531. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572008000300020>.
- Horikoshi, R. J., Dourado, P. M., Berger, G. U., Fernandes, D. S., Omoto, C., Willse, A., Martinelli, S., Head, G. P., & Corrêa, C. S. (2021a). Resistance status of lepidopteran soybean pests following large-scale use of MON 87701 × MON 89788 soybean in Brazil. *Scientific Reports*, 11 (1), 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00770-0>.
- Horikoshi, R. J., Dourado, P. M., Berger, G. U., de S Fernandes, D., Omoto, C., Willse, A., Martinelli, S., Head, G. P., & Corrêa, A. S. (2021b). Large-scale assessment of lepidopteran soybean pests and efficacy of Cry1Ac soybean in Brazil. *Scientific Reports*, 11 (1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95483-9>.
- Huseth, A. S., Koch, R. L., Reisig, D., Davis, J. A., Paula-Moraes, S. V., & Hodgson, E. W. (2021). Current distribution and population persistence of five lepidopteran pests in US soybean. *Journal of Integrated Pest Management*, 12 (1), 11. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmab004>.
- Iannone, N. (2007). Chinchas en soja. Niveles de decisión para su control según especies y estado del cultivo. En: Sistema de alerta de plagas. INTA Pergamino.
- Ibrahim, M. A., Stewart-Jones, A., Pulkkinen, J., Poppy, G. M., & Holopainen, J. K. (2008). The influence of different nutrient levels on insect-induced plant volatiles in Bt and conventional oilseed rape plants. *Plant Biology*, 10 (1), 97-107. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2007.00013.x>.
- Igarzábal, D. A., Galvez M. C., Aldrey, M. C., Peralta, C. R., Cacciavillani, J. I., & Gassen, D. N. (2014). Orugas y chinchas en soja. Edición Dupont – Summitagro. 271 p.
- INDEC (Instituto Nacional de Estadísticas y Censos) (2023). Complejos exportadores. Primer semestre de 2023. Comercio exterior, 7 (14), 1-30.
- Jakka, S. R. K., Knight, V. R., & Jurat-Fuentes, J. L. (2014). Fitness costs associated with field-evolved resistance to Bt maize in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 107 (1), 342-351. <https://doi.org/10.1603/EC13326>.

- Jeanguenat, A. (2013). The story of a new insecticidal chemistry class: the diamides. *Pest Management Science*, 69 (1), 7-14. <https://doi.org/10.1002/ps.3406>.
- Jiang, L., Duan, L., Tian, X., Wang, B., Zhang, H., Zhang, M., & Li, Z. (2006). NaCl salinity stress decreased *Bacillus thuringiensis* (Bt) protein content of transgenic Bt cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 55 (3), 315-320. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.01.003>.
- Joyner, K., & Gould, F. (1985). Developmental consequences of cannibalism in *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 78 (1), 24-28. <https://doi.org/10.1093/aesa/78.1.24>.
- Jurat-Fuentes, J. L., Heckel, D. G., & Ferré, J. (2021). Mechanisms of resistance to insecticidal proteins from *Bacillus thuringiensis*. *Annual Review of Entomology*, 66, 121-140. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-052620-073348>.
- Justiniano, W., Fernandes, M. G., & Viana, C. L. T. P. (2014). Diversity, composition and population dynamics of arthropods in the genetically modified soybeans roundup ready® RR1 (GT 40-3-2) and intacta RR2 PRO® (MON87701× MON89788). *Journal of Agricultural Science (Toronto)*, 6 (2), 33-44.
- Justus, C. M., Paula-Moraes, S. V., Pasini, A., Hoback, W. W., Hayashida, R., & de Freitas Bueno, A. (2022). Simulated soybean pod and flower injuries and economic thresholds for *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) management decisions. *Crop Protection*, 155, 105936. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.105936>.
- Kahl, M., Kleisinger, G., & Crespo, A. (2016). *Spodoptera cosmiodes* vulgarmente conocida como “oruga del yuyo colorado” u “oruga militar grande”, se la encuentra cada vez más frecuentemente en lotes de producción de nuestra región. *Serie de Extensión INTA Paraná*, 78, 1-8.
- Kaur, J., Aggarwal, N., & Kular, J. S. (2021). Abundance and diversity of arthropods in transgenic Bt and non-Bt cotton fields under Indian conditions. *Phytoparasitica*, 49 (1), 61-72. <https://doi.org/10.1007/s12600-020-00874-9>.
- Kaya, H. Y., & Keçeci, M. (2021). Non-target effects of insecticides commonly used against lepidopteran pests on the predator, *Nesidiocoris tenuis* (Reuter, 1895) (Hemiptera:

- Miridae), under greenhouse conditions. *Turkish Journal of Entomology*, 45 (1), 115-124. <https://doi.org/10.16970/entoted.766331>.
- Kehoe, L., Kuehmerle, T., Meyer, C., Levers, C., Václavík, T., & Kreft, H. (2015). Global patterns of agricultural land-use intensity and vertebrate diversity. *Diversity and Distributions*, 21(11), 1308–1318. <https://doi.org/10.1111/ddi.12359>
- Khan, Z. R., Ward, J. T., & Norris, D. M. (1986). Role of trichomes in soybean resistance to cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 42(2), 109-117. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1986.tb01010.x>.
- Koch, R. L., & Pahl, T. (2014). Species composition, abundance, and seasonal dynamics of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) in Minnesota soybean fields. *Environmental Entomology*, 43 (4), 883-888. <https://doi.org/10.1603/EN14082>.
- Kogan, M. (1998). Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annual Review of Entomology*, 43 (1), 243-270. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.243>.
- Kranthi, K. R., Naidu, S., Dhawad, C. S., Tatwawadi, A., Mate, K., Patil, E., Bharose, A. A., Behere, G. T., Wadaskar, R. M., & Kranti, S. (2005). Temporal and intra-plant variability of Cry1Ac expression in Bt-cotton and its influence on the survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Noctuidae: Lepidoptera). *Current Science*, 89 (2), 291-298. <https://www.jstor.org/stable/24110575>.
- Kumar, K., Gambhir, G., Dass, A., Tripathi, A. K., Singh, A., Jha, A. K., Yadava, J., Choudhary, M., & Rakshit, S. (2020). Genetically modified crops: current status and future prospects. *Planta*, 251 (4), 1-27. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03372-8>.
- La Porta, N. C. (2012). *Estudio del sistema Pentatomidae (Hemiptera) - Scelionidae (Hymenoptera) - cultivo de soja (Glicine max, (L.) Merrill) en dos zonas agroclimáticas de Córdoba. Aporte para el control biológico de los pentatómidos en soja*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- La Salle, J., & Gauld, I. D. (1993). Hymenoptera: their biodiversity, and their impact on the diversity of other organisms. *Hymenoptera and Biodiversity*, 82, 1-26.

- Lahm, G. P., Selby, T. P., Freudenberger, J. H., Stevenson, T. M., Myers, B. J., Seburyamo, G., Smith, B. K., Flexner, L., Clark, C. E., & Cordova, D. (2005). Insecticidal anthranilic diamides: a new class of potent ryanodine receptor activators. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, 15 (22), 4898-4906. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2005.08.034>.
- Latham, J. R., Love, M., & Hilbeck, A. (2017). The distinct properties of natural and GM cry insecticidal proteins. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*, 33 (1), 62-96. <https://doi.org/10.1080/02648725.2017.1357295>.
- Lee, C. Y. (2000). Sublethal effects of insecticides on longevity, fecundity and behaviour of insect pests: a review. *Journal of Bioscience*, 11 (1), 107-112.
- Lee, J. H., & Johnson, S. J. (1990). Microhabitat distribution of velvetbean caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae) pupae in soybean fields in Louisiana. *Environmental Entomology*, 19 (3), 740-745. <https://doi.org/10.1093/ee/19.3.740>.
- Levin, D. A. (1973). The role of trichomes in plant defense. *The quarterly review of biology*, 48 (1, 1), 3-15. <https://doi.org/10.1086/407484>.
- Lewis, S. M., Wong, C. H., Owens, A., Fallon, C., Jepsen, S., Thancharoen, A., Wu, C., De Cock, R., Novák, M., López-Palafox, T., Khoo, V., & Reed, J. M. (2020). A Global Perspective on Firefly Extinction Threats. *Bioscience*, 70 (2): 157–167. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz157>.
- Li, F. F., Ye, G. Y., Wu, Q., Peng, Y. F., & Chen, X. X. (2014). Arthropod abundance and diversity in Bt and non-Bt rice fields. *Environmental Entomology*, 36 (3), 646-654. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[646:AAADIB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[646:AAADIB]2.0.CO;2).
- Liao, C., Heckel, D. G., & Akhurst, R. (2002). Toxicity of *Bacillus thuringiensis* insecticidal proteins for *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae), major pests of cotton. *Journal of Invertebrate Pathology*, 80 (1), 55-63. [https://doi.org/10.1016/S0022-2011\(02\)00035-6](https://doi.org/10.1016/S0022-2011(02)00035-6).
- Liljesthröm, G. G., Cingolani, M. F., & Roggiro, M. F. (2014). Susceptibility of *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) egg masses of different sizes to parasitism by *Trissolcus basalis* (Woll.) (Hymenoptera: Platygasteridae) in the Field. *Neotropical Entomology*, 43 (1), 78-84. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0177-6>.

- Liljeström, G., Minervino, E., Castro, D., & Gonzalez, A. (2002). La comunidad de arañas del cultivo de soja en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotropical Entomology*, 31, 197-209. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000200005>.
- Lincoln, D. E., Fajer, E. D., & Johnson, R. H. (1993). Plant-insect herbivore interactions in elevated CO₂ environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 8 (2), 64-68. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90161-H](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90161-H).
- Liu, L., Wu, L., & Eickhorst, T. (2018). Accumulation of Cry1Ab/Ac proteins released from transgenic Bt-rice in the rhizosphere of a paddy soil. *Rhizosphere*, 6, 39-46. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.02.002>.
- Liu, Q., Romeis, J., Yu, H., Zhang, Y., Li, Y., & Peng, Y. (2015). Bt rice does not disrupt the host-searching behavior of the parasitoid *Cotesia chilonis*. *Scientific Reports*, 5 (1), 15295. <https://doi.org/10.1038/srep15295>.
- Liu, Z., Gong, P., Li, D., & Wei, W. (2010). Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: pupal weight is important. *Journal of Insect Physiology*, 56 (12), 1863-1870. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.08.007>.
- Lloyd, J. E. (2005). Pointy-Lobed Firefly, *Photinus acuminatus*. *Digital Collection South Carolina State Documents Depository*. <http://hdl.handle.net/10827/10985>.
- Lowry, D. T., & Sears, M. K. (1986). Stimulation of reproduction of the green peach aphid (Homoptera: Aphididae) by azinphosmethyl applied to potatoes. *Journal of Economic Entomology*, 79, 1530-1533. <https://doi.org/10.1093/jee/79.6.1530>.
- Lu, Y., Wu, K., Jiang, Y., Guo, Y., & Desneux, N. (2012). Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature*, 487 (7407), 362-365. <https://doi.org/10.1038/nature11153>.
- Luna, M. G., & Sánchez, N. E. (1999). Parasitoid assemblages of soybean defoliator Lepidoptera in north-western Buenos Aires province, Argentina. *Agricultural and Forest Entomology*, 1 (4), 255-260.
- Luna, M. J., & Iannone, N. (2013). Efecto de la chinche de los cuernos *Diceraeus furcatus* [F.] sobre la calidad de la semilla de soja. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Plata*, 112 (2), 141-145.

- Lundgren, J. G. (2009). Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*, 51 (2), 294-305. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.016>.
- Lundgren, J. G., Gassmann, A. J., Bernal, J., Duan, J. J., & Ruberson, J. (2009). Ecological compatibility of GM crops and biological control. *Crop Protection*, 28 (12), 1017-1030. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2009.06.001>
- Lutz, A. L., Bertolaccini, I., Scotta, R. R., Mántica, F., Magliano, M. F., Sanchez, P. D., & Curis, M. C. (2019). Primer reporte de *Spodoptera eridania* (Stoll) (Lepidoptera: Noctuidae) en el centro de la provincia de Santa Fe. *Revista Fave. Sección Ciencias Agrarias*, 18 (2), 19-24. <https://doi.org/10.14409/fa.v19i2>.
- Lutz, A., Scotta, R., Curis, C., Bertolaccini, I., Rosetti, L. & Domizi, L. (2015). *Efecto de la soja Bt en la población de artrópodos plagas y benéficos en el Centro de la Provincia de Santa Fe*. XV Jornadas Fitosanitarias Argentinas. Santa Fe, Argentina.
- Machado, E. P., dos S Rodrigues Junior, G. L., Somavilla, J. C., Führ, F. M., Zago, S. L., Marques, L. H., Santos, A. C., Nowatzki, T., Dahmer, M. L., Omoto, C., & Bernardi, O. (2020). Survival and development of *Spodoptera eridania*, *Spodoptera cosmioides* and *Spodoptera albula* (Lepidoptera: Noctuidae) on genetically-modified soybean expressing Cry1Ac and Cry1F proteins. *Pest Management Science*, 76 (12), 4029-4035. <https://doi.org/10.1002/ps.5955>
- Macrae, T. C., Baur, M. E., Boethel, D. J., Fitzpatrick, B. J., Gao, A. G., Gamundi, J. C., Harrison, L. A., Kabuye, V. T., Mcpherson, R. M., Miklos, J. A., Paradise, M. S., Toedebush, A. S., & Viegas, A. (2005). Laboratory and field evaluations of transgenic soybean exhibiting high-dose expression of a synthetic *Bacillus thuringiensis* cry1A gene for control of Lepidoptera. *Journal of Economic Entomology*, 98 (2), 577-587. <https://doi.org/10.1093/jee/98.2.577>.
- Madeira, F., Clemente-Orta, G., Alomar, O., Batuecas, I., Sossai, S., & Albajes, R. (2022). Land use alters the abundance of herbivore and predatory insects on crops: the case of alfalfa. *Journal of Pest Science*, 95 (1), 473-491. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01395-y>.

- Magalhães, G. O., Vacari, A. M., Laurentis, V. L., De Bortoli, S. A., & Polanczyk, R. A. (2015). Interactions of *Bacillus thuringiensis* bioinsecticides and the predatory stink bug *Podisus nigrispinus* to control *Plutella xylostella*. *Journal of Applied Entomology*, 139 (1-2), 123-133. <https://doi.org/10.1111/jen.12180>.
- Magrini, E. A., Silveira Neto, S., Parra, J. R. P., & Botelho, P. S. (1996). Efeito da temperatura sobre a capacidade de postura e longevidade de *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera Noctuidae) em laboratório. *Revista de Agricultura*, 71(1), 93-103.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Magurran, A. E. (2021). Measuring biological diversity. *Current Biology*, 31 (19), R1174-R1177. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.049>.
- Maia, J. B., Carvalho, G. A., Medina, P., Garzón, A., Gontijo, P. D. C., & Viñuela, E. (2016). Lethal and sublethal effects of pesticides on *Chrysoperla carnea* larvae (Neuroptera: Chrysopidae) and the influence of rainfastness in their degradation pattern over time. *Ecotoxicology*, 25, 845–855. <https://doi.org/10.1007/s10646-016-1641-y>.
- Manachini, B., Agosti, M., & Rigamonti, I. (1999). Environmental impact of Bt-corn on non-target entomofauna: synthesis of field and laboratory studies. p. 11-15. En: Proceedings of the XI Symposium on Pesticide Chemistry. Cremona, Italy.
- Margheritis, A. E., & Rizzo, H. F. E. (1965). *Lepidópteros de interés agrícola. Orugas, Isocas y otras larvas que dañan los cultivos*. Editorial Sudamericana. 186 p.
- Marques, L. H., Santos, A. C., Castro, B. A., Moscardini, V. F., Rossetto, J., Silva, O. A. N., Zobiolo, L. H. S., Valverde-García, P., Babcock, J. M., Storer, P. N., Rule, D. M., & Fernandes, O. A. (2017). Field evaluation of soybean transgenic event DAS-81419-2 expressing Cry1F and Cry1Ac proteins for the control of secondary lepidopteran pests in Brazil. *Crop Protection*, 96, 109-115. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.02.014>.
- Marques, L. H., Santos, A. C., Castro, B. A., Storer, N. P., Babcock, J. M., Lepping, M. D., Moscardini, V.F., Rule, D. M., & Fernandes, O. A. (2018). Impact of transgenic soybean expressing Cry1Ac and Cry1F proteins on the non-target arthropod

- community associated with soybean in Brazil. *PloS one*, 13 (2), e0191567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191567>.
- Marston, N. L. (1980). Sampling parasitoids of soybean insect pests. En: Kogan, M., & Herzog, D. C. (eds.), *Sampling methods in soybean entomology*. Springer New York. New York, NY. USA.
- Martínez, J. J. (2008). Redescrición de *Colpotrochia flava* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Metopiinae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67 (3-4), 147-149.
- Martins-Salles, S., Machado, V., Massochin-Pinto, L., & Fiuza, L. M. (2017). Genetically modified soybean expressing insecticidal protein (Cry1Ac): Management risk and perspectives. *Facets*, 2 (1), 496-512. <https://doi.org/10.1139/facets-2017-0006>.
- Marvier, M., McCreedy, C., Regetz, J., & Kareiva, P. (2007). A meta-analysis of effects of Bt cotton and maize on nontarget invertebrates. *Science*, 316 (5830), 1475-1477. [DOI: 10.1126/science.113920](https://doi.org/10.1126/science.113920).
- Massaro, R. (2008). Plagas insectiles del cultivo de soja. En: Fernández Alsina, M. (ed.). Publicaciones Regionales INTA EEA Oliveros. *Para mejorar la producción Soja*, 45, 95-101.
- Massaro, R. (2010). Plagas insectiles del cultivo. En: *Cuaderno de actualización soja* (pp.: 63-70). CREA. Buenos Aires, Argentina.
- Massaro, R. A. (2004). Caracterización de fitófagos plaga del cultivo de soja. Apunte para cursos de Profesionales sobre Manejo Integrado de Plagas Insectiles de la Soja. INTA EEA Oliveros. Santa Fe, Argentina.
- Massaro, R. A., Mai, A., Rossi, G., & Prieto, G. (1992). Evolución de poblaciones de insectos fitófagos en soja con sistemas de labranza mínima y siembra directa, en el sur de la Provincia de Santa Fe. Ciclo 1991/1992. VIII Jornadas Fitosanitarias Argentinas (8 al 11 de Septiembre). Paraná, Entre Ríos.
- Massoni, F. A., Schlie, G., & Frana, J. (2014). Cultivo de soja Bt (RR2 PRO) y convencional (RR1) expuestos a poblaciones naturales de organismos plaga y depredadores. Información Técnica de Cultivos de Verano. Campaña 2013/2014. EEA INTA Rafaela. Ediciones INTA. *Publicación Miscelánea*, 128, 82-89.

- Massoni, F., & Frana, J. (2005). Si no es en soja, las chinches dónde están? Información Técnica de Cultivos de Verano. Ed. INTA. *Publicación Miscelánea*, 104, 100-102.
- Massoni, F., & Frana, J. (2006). Duración de los estados inmaduros de la chinche de la alfalfa (*Piezodorus guildinii*) en el cultivo de soja. Información Técnica de Cultivos de Verano. Ed. INTA. *Publicación Miscelánea*, 106, 159-162.
- McGaughey, W. H. (1978). Response of *Plodia interpunctella* and *Ephestia cautella* larvae to spores and parasporal crystals of *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Economic Entomology*, 71 (4), 687-688. <https://doi.org/10.1093/jee/71.4.687>.
- Medina, P., Smaghe, G., Budia, F., Tirry, L., & Vinuela, E. (2003). Toxicity and absorption of azadirachtin, diflubenzuron, pyriproxyfen, and tebufenozide after topical application in predatory larvae of *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 32 (1), 196-203. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.1.196>.
- Meissle, M., Naranjo, S. E., & Romeis, J. (2022). Does the growing of Bt maize change abundance or ecological function of non-target animals compared to the growing of non-GM maize? A systematic review. *Environmental Evidence*, 11 (1), 1-36. <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00272-0>.
- Meissle, M., Vojtech, E., & Poppy, G. M. (2004). Implications for the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) when developing in Bt maize-fed *Spodoptera littoralis* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *IOBC wprs Bulletin*, 27 (3), 117-124.
- Meissle, M., Vojtech, E., & Poppy, G.M. (2005). Effects of Bt maize-fed prey on the generalist predator *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera: Carabidae). *Transgenic Research*, 14, 123-132. <https://doi.org/10.1007/s11248-004-6458-4>.
- Meissle, M., Zünd, J., Waldburger, M., & Romeis, J. (2014). Development of *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae) on pollen from Bt-transgenic and conventional maize. *Scientific reports*, 4 (1), 5900. <https://doi.org/10.1038/srep05900>.
- Men, X., Ge, F., Edwards, C. A., & Yardim, E. N. (2004). Influence of pesticide applications on pest and predatory arthropods associated with transgenic Bt cotton and

- nontransgenic cotton plants. *Phytoparasitica*, 32, 246-254.
<https://doi.org/10.1007/BF02979819>
- Michaud, J. P., & Grant, A. K. (2003). IPM-compatibility of foliar insecticides for citrus: indices derived from toxicity to beneficial insects from four orders. *Journal of Insect Science*, 3 (1), 18. <https://doi.org/10.1093/jis/3.1.18>.
- Miethling-Graff, R., Dockhorn, S., & Tebbe, C. C. (2010). Release of the recombinant Cry3Bb1 protein of Bt maize MON88017 into field soil and detection of effects on the diversity of rhizosphere bacteria. *European Journal of Soil Biology*, 46 (1), 41-48. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.02.002>.
- Miguel, L., Panizzi, A. R., & Zerbino, M. S. (2018). Dispersión de adultos de *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) entre cultivos de soja y de alfalfa. *Agrociencia (Uruguay)*, 22 (2), 58-67. <https://doi.org/10.31285/agro.22.2.3>.
- Miklos, J. A., Alibhai, M. F., Bledig, S. A., Connor-Ward, D. C., Gao, A. G., Holmes, B. A., Kolacz, K. H., Kabuye, V. T., MacRae, T. C., Paradise, M. S, Toedebusch, A. S., & Harrison, L. A. (2007). Characterization of soybean exhibiting high expression of a synthetic *Bacillus thuringiensis* Cry1A transgene that confers a high degree of resistance to lepidopteran pests. *Crop Science*, 47 (1), 148-157. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.07.0463>.
- Milano, P., Berti Filho, E., Parra, J. R., Oda, M. L., & Cónsoli, F. L. (2010). Effects of adult feeding on the reproduction and longevity of Noctuidae, Crambidae, Tortricidae and Elachistidae species. *Neotropical Entomology*, 39, 172-180. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000500005>.
- Miller, W. E. (1977). Weights of *Polia Grandis* Pupae Reared at Two Constant Temperatures (Lepidoptera: Noctuidae). *The Great Lakes Entomologist*, 10 (2), 2. <https://doi.org/10.22543/0090-0222.1294>.
- Mishra, A., & Dash, M. C. (1980). Population dynamics of *Nala lividipes* (Dermaptera: Labiduridae). *Oriental Insects*, 14 (1), 63-71. <https://doi.org/10.1080/00305316.1980.10434584>.

- Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, 90 (3), 517-524. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900310.x>.
- Molina, A. R. (2008). *El suelo y sus insectos: y otros organismos benéficos y perjudiciales*. Primera edición. Buenos Aires, Argentina. ISBN 978-987-05-5426-4. 96p.
- Molinari, A. (2010). Compendio de estudios biológicos de lepidópteros perjudiciales. *Boletín Manejo Integrado de Plagas*, N° 19. INTA.
- Molinari, A. M. (2005). *Control biológico. Especies entomófagas en cultivos agrícolas*. Centro Regional Santa Fe. EEA Oliveros. Ediciones INTA. 16 p.
- Molinari, A. M., & Ávalos, D. S. (1997). Contribución al conocimiento de taquínidos (Diptera) parasitoides de defoliadoras (Lepidoptera) del cultivo de soja. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 56. 1-4.
- Monsanto. 2014. Intacta SOJA RR2Y + BT. Una tecnología revolucionaria que está mudando o jeito de cultivar soja no Brasil. Disponible en: <http://intactarr2pro.com.br/> (Acceso: Febrero, 2014).
- Montezano, D. G., Specht, A., Sosa-Gómez, D. R., Roque-Specht, V. F., & Barros, N. M. D. (2013). Biotic potential and reproductive parameters of *Spodoptera eridania* (Stoll) (Lepidoptera, Noctuidae) in the laboratory. *Revista Brasileira de Entomologia*, 57, 340-345. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000026>.
- Montezano, D. G., Specht, A., Sosa-Gómez, D. R., Roque-Specht, V. F., & de Barros, N. M. (2014a). Immature stages of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae): developmental parameters and host plants. *Journal of Insect Science*, 14, 1-11. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu100>
- Montezano, D. G., Specht, A., Sosa-Gómez, D. R., Roque-Specht, V. F., Bortolin, T. M., Fronza, E., Pezzi, P. P., Luz, P. C., & Barros, N. M. (2014b). Biotic potential, fertility and life table of *Spodoptera albula* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), under controlled conditions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86 (2),723-732. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201402812>.
- Moreno, C. (2000). *Métodos para medir diversidad*. M&T Manuales y Tesis. SEA. I, 84p.

- Moreno, C.E. & Halffter, G. (2001). Spatial and temporal analysis of the α , β , and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10: 367-382. <https://doi.org/10.1023/A:1016614510040>.
- Morey, C. S., & Alzugaray, R. (1982). Biología y comportamiento de *Diloboderus abderus* (Sturm) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Montevideo: Dirección de Sanidad Vegetal*. 44p.
- Morse, J. G., & Zareh, N. (1991). Pesticide-induced hormoligosis of citrus thrips (Thysanoptera: Thripidae) fecundity. *Journal of Economic Entomology*, 84, 1169-1174. <https://doi.org/10.1093/jee/84.4.1169>.
- Moscardi, F., Bueno, A. D. F., Sosa-Gómez, D. R., Roggia, S., Hoffmann-Campo, C. B., Pomari, A. F., Corso, I. C., & Yano, S. A. C. (2012). Artrópodos que atacan as folhas da soja. En: Hoffmann-Campo, C. B., Côrrea-Ferreira, B. S., Moscardi, F. (eds), *Soja: manejo integrado de insetos e outros artrópodos-praga* (pp.: 213–334). Embrapa. Brasília, DF, Brasil.
- Muchut, S. E. (2012). *Crecimiento y desarrollo de Spodoptera cosmíoides (Lepidoptera: Noctuidae) alimentada con algodón convencional y genéticamente modificado*. Tesina de grado. Facultad de Humanidades y Ciencias. Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe. Argentina.
- Muhammad, N., Shahid, A. A., Husnain, T., & Riazuddin, S. (2010). Risk assessment and Biosafety studies of transgenic Bt rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Science with Technological Application*, 4 (4), 1-9.
- Müller, C. (2018). Impacts of sublethal insecticide exposure on insects - Facts and knowledge gaps. *Basic and Applied Ecology*, 30, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.05.001>.
- Murúa, M. G., Vera, M. A., Michel, A., Casmuz, A. S., Fatoreto, J., & Gastaminza, G. (2019). Performance of field-collected *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains exposed to different transgenic and refuge maize hybrids in Argentina. *Journal of Insect Science*, 19 (6), 21:1-7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez110>.
- Murúa, M. G., Vera, M. T., Abraham, S., Juárez, M. L., Prieto, S., Head, G. P., & Willink, E. (2008). Fitness and mating compatibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:

- Noctuidae) populations from different host plant species and regions in Argentina. *Annals of the Entomological Society of America*, 101 (3), 639-649. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[639:FAMCOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[639:FAMCOS]2.0.CO;2).
- Musser, F. R., & Shelton, A. M. (2003). Bt sweet corn and selective insecticides: impacts on pests and predators. *Journal of Economic Entomology*, 96 (1), 71-80. <https://doi.org/10.1093/jee/96.1.71>.
- Myers, J. H., Malakar, R., & Cory, J. S. (2000). Sublethal nucleopolyhedrovirus infection effects on female pupal weight, egg mass size, and vertical transmission in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology*, 29 (6), 1268-1272. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.6.1268>.
- Naranjo, S. E. (2005). Long-term assessment of the effects of transgenic Bt cotton on the function of the natural enemy community. *Environmental Entomology*, 34 (5), 1211-1223. <https://doi.org/10.1093/ee/34.5.1211>.
- Naranjo, S. E. (2009). Impacts of Bt crops on non-target invertebrates and insecticide use patterns. *CABI Reviews*, 1-11. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20094>.
- Naranjo, S. E. (2021a). Effects of GE Crops on Non-target Organisms. *Plant Biotechnology: Experience and future prospects*, 127-144. [10.1007/978-3-030-68345-0_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-68345-0_10).
- Naranjo, S. E. (2021b). Effects of GM Crops on Non-target Organisms. En: Ricoch, A., Chopra, S., & Kuntz, M. (Eds.). (2021). *Plant biotechnology: experience and future prospects*. Springer Nature.
- Nardon, A. C., Mathioni, S. M., dos Santos, L. V., & Rosa, D. D. (2021). Primeiro registro de *Rachiplusia nu* (Guenée, 1852) (Lepidoptera: Noctuidae) sobrevivendo em soja Bt no Brasil. *Entomological Communications*, 3, ec03028-ec03028. <https://doi.org/10.37486/2675-1305.ec03028>.
- Nascimento, P. T., Fadini, M. A. M., Rocha, M. S., Souza, C. S. F., Barros, B. A., Melo, J. O. F., Von Pinho, R. G., & Valicente, F. H. (2021). Olfactory response of *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to volatiles induced by transgenic maize. *Bulletin of Entomological Research*, 111 (6), 674-687. <https://doi.org/10.1017/S0007485321000341>.

- Navarro, F. R., Saini, E. D., & Leiva, P. D. (2009). *Clave pictórica de polillas de interés agrícola, agrupadas por relación de semejanza*. Primera Edición. EEA INTA PERGAMINO e IMyZA-CNIA Castelar y Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo”, Universidad Nacional de Tucumán. Ediciones INTA. Buenos Aires, Argentina. 100 p.
- Ndolo, D. O., Songa, J. M., & Lövei, G. L. (2018). Tri-Trophic Impacts of Bt-Transgenic Maize on Parasitoid Size and Fluctuating Asymmetry in Native vs. Novel Host-Parasitoid Interactions in East Africa. *Insects*, 9 (2), 38. <https://doi.org/10.3390/insects9020038>.
- Nicolia, A., Manzo, A., Veronesi, F., & Rosellini, D. (2014). An overview of the last 10 years of genetically engineered crop safety research. *Critical Reviews in Biotechnology*, 34 (1), 77-88. <https://doi.org/10.3109/07388551.2013.823595>.
- Nwanze, K. F., Partida, G. J., & McGaughey, W. H. (1975). Susceptibility of *Cadra cautella* and *Plodia interpunctella* to *Bacillus thuringiensis* on wheat. *Journal of Economic Entomology*, 68 (6), 751-752. <https://doi.org/10.1093/jee/68.6.751>.
- Obrist, L. B., Dutton, A., Albajes, R., & Bigler, F. (2006). Exposure of arthropod predators to Cry1Ab toxin in Bt maize fields. *Ecological Entomology*, 31 (2), 143-154. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2006.00762.x>.
- O'Callaghan, M., Glare, T. R., Burgess, E. P., & Malone, L. A. (2005). Effects of plants genetically modified for insect resistance on nontarget organisms. *Annual Review of Entomology*, 50, 271-292. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130352>.
- Ode, P. J., & Strand, M. R. (1995). Progeny and sex allocation decisions of the polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum*. *Journal of Animal Ecology*, 64 (2), 213-224. <https://doi.org/10.2307/5756>.
- O'Hara, J. E., & Wood, D. M. (2003). *Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico*. Associated Publishers, Gainesville, Florida. USA.
- Owen, L. N., Catchot, A. L., Musser, F. R., Gore, J., Cook, D. C., Jackson, R., & Allen, C. (2013). Impact of defoliation on yield of group IV soybeans in Mississippi. *Crop Protection*, 54, 206-212. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.08.007>.

- Palma, L., Muñoz, D., Berry, C., Murillo, J., & Caballero, P. (2014). *Bacillus thuringiensis* toxins: an overview of their biocidal activity. *Toxins*, 6 (12), 3296-3325. <https://doi.org/10.3390/toxins6123296>.
- Panizzi, A. R. (1997). Wild hosts of pentatomids: ecological significance and role in their pest status on crops. *Annual review of entomology*, 42 (1), 99-122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.99>.
- Panizzi, A. R. (2000). Suboptimal nutrition and feeding behavior of hemipterans on less preferred plant food sources. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29, 1-12. <https://doi.org/10.1590/S0301-80592000000100001>.
- Panizzi, A. R., & Slansky Jr, F. (1985). Review of phytophagous pentatomids (Hemiptera: Pentatomidae) associated with soybean in the Americas. *Florida Entomologist*, 68, 184-214. <https://doi.org/10.2307/3494344>.
- Panizzi, A. R., & Smith, J. G. (1977). Biology of *Piezodorus guildinii*: oviposition, development time, adult sex ratio, and longevity. *Annals of the Entomological Society of America*, 70 (1), 35-39. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.1.35>.
- Panizzi, A. R., & Vivan, L. M. (1997). Seasonal abundance of the neotropical brown stink bug, *Euschistus heros*, in overwintering sites, and the breaking of dormancy. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82, 213-217. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00132.x>.
- Panizzi, A. R., Lucini, T., & Aldrich, J. R. (2022). Dynamics in pest status of phytophagous stink bugs in the Neotropics. *Neotropical Entomology*, 51 (1), 18-31. <https://doi.org/10.1007/s13744-02100928-5>.
- Panizzi, A. R., McPherson, J. E., James, D. G., Javahery, M., & McPherson, R. M. (2000). Stink bugs (Pentatomidae). En: Schaefer, C. W., & Panizzi, A. R. (eds.), *Heteroptera of Economic Importance* (pp.: 421-474). CRC Press. Boca Raton. Florida, USA.
- Panizzi, A. R., Oliveira, L. J., & Silva, J. J. (2004). Survivorship, larval development and pupal weight of *Anticarsia gemmatilis* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on potential leguminous host plants. *Neotropical Entomology*, 33, 563-567. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000500004>.

- Panizzi, A. R., Parra, J. R., & Silva, F. A. (2012). Insect bioecology and nutrition for integrated pest management (IPM) (pp.: 687-704). En: Panizzi, A. R., & Parra, J.R.P. (eds.), *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*. CRC Press. New York, USA.
- Pardo-Lopez, L., Soberon, M., & Bravo, A. (2013). Toxinas Cry de tres dominios insecticidas de *Bacillus thuringiensis*: modo de acción, resistencia a los insectos y consecuencias para la protección de los cultivos. *Revisiones de Microbiología FEMS*, 37 (1), 3-22.
- Parra, J. R. P. (2014). Biological control in Brazil: an overview. *Scientia Agricola*, 71, 420-429. <https://doi.org/10.1590/0103-9016-2014-0167>.
- Parra, J. R. P., Coelho, A., Cuervo-Rugno, J. B., Garcia, A. G., de Andrade Moral, R., Specht, A., & Neto, D. D. (2022). Important pest species of the *Spodoptera* complex: Biology, thermal requirements and ecological zoning. *Journal of Pest Science*, 95, 169–186. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01365-4>.
- Parra, J. R. P., Precetti, A. A. C. M., & Karsten Jr, P. (1977). Aspectos biológicos de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em soja e algodão. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 6 (1), 147-155.
- Parrott, W. A., All, J. N., Adang, M. J., Bailey, M. A., Boerma, H. R., & Stewart, C. N. (1994). Recovery and evaluation of soybean plants transgenic for a *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* insecticidal gene. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 30, 144-149. <https://doi.org/10.1007/BF02632204>.
- Pasini, R. A., Rakes, M., Castilhos, R. V., Silva de Armas, F., de Bastos Pasini, J., Zantedeschi, R., & Grützmacher, A. D. (2021). Residual action of five insecticides on larvae and adults of the neotropical predators *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae) and *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ecotoxicology*, 30, 44–56. <https://doi.org/10.1007/s10646-020-02314-0>.
- Pastrana, J. A. (2004). *Los Lepidópteros argentinos. Sus plantas hospedadoras y otros sustratos alimenticios*. Ed. Sociedad Entomológica Argentina. ISBN 987-21319-0-2. 334 p.

- Pearce, S., & Zalucki, M. P. (2006). Do predators aggregate in response to pest density in agroecosystems? Assessing within-field spatial patterns. *Journal of Applied Ecology*, 43, 128-140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01118.x>.
- Pecenko, Y. A. (1982). Principios y métodos de análisis cuantitativo en investigaciones faunísticas. *Editorial Nauka, Moscú*.
- Peet, R. K. (1974). The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 285-307.
- Pellegrino, E., Bedini, S., Nuti, M., & Ercoli, L. (2018). Impact of genetically engineered maize on agronomic, environmental and toxicological traits: a meta-analysis of 21 years of field data. *Scientific reports*, 8 (1), 3113. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21284-2>.
- Pereyra, P. C. (1998). Consumo foliar de soja por la oruga medidora *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 57, 1-4.
- Perkins, L. E., Cribb, B. W., Hanan, J., & Zalucki, M. P. (2010). The movement and distribution of *Helicoverpa armigera* (Hübner) larvae on pea plants is affected by egg placement and flowering. *Bulletin of Entomological Research*, 100 (5), 591-598. <https://doi.org/10.1017/S0007485309990654>.
- Perotti, E., & Gamundi, J. C. (2007). Evaluación del daño provocado por lepidópteros defoliadores en cultivares de soja determinados e indeterminados (GM III, IV, V) con diferentes espaciamientos entre líneas de siembra. Publicaciones Regionales INTA EEA Oliveros. *Para mejorar la producción Soja*, 36, 119-125.
- Perotti, E., & Gamundi, J. C. (2009). La importancia de saber proteger oportunamente las hojas del cultivo de soja. INTA EEA Oliveros. *Para Mejorar la Producción*, 42, 113-117.
- Perotti, E., Boero, L., Tamag-None, M., Maccari, G., Escude, B., & Gamundi, J. (2016). Evaluación de tres estrategias de manejo del complejo de plagas del cultivo de soja. EEA INTA Oliveros. INTA. 8 p.
- Perotti, E., Fernandez, G. B., Trumper, E. V., & Gamundi, J. C. (2020). Evaluación de tácticas de manejo de refugio en soja Bt sobre la supervivencia de adultos de

- Anticarsia gemmatalis* (Hübner). EEA Oliveros, INTA. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/8546>.
- Perotti, E., Gamundi, J. C., & Lago, M. E. (2011). Evaluación del daño múltiple de tres adversidades biológicas: *Anticarsia gemmatalis* (Hübner), *Caliothrips phaseoli* (Hood) y *Cercospora sojina* Hara, en soja. *Publicaciones Regionales INTA EEA Oliveros. Para mejorar la producción Soja*, 46, 129-132.
- Peterson, B., Bezuidenhout, C. C., & Van den Berg, J. (2017). An overview of mechanisms of Cry toxin resistance in lepidopteran insects. *Journal of Economic Entomology*, 110 (2), 362-377. <https://doi.org/10.1093/jee/tow310>.
- Pilcher, C. D., Rice, M. E., & Obrycki, J. J. (2005). Impact of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn and crop phenology on five nontarget arthropods. *Environmental Entomology*, 34 (5), 1302-1316. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2005\)034\[1302:IOTBTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2005)034[1302:IOTBTC]2.0.CO;2)
- Pinheiro, P. V., & de Faria, J. C. (2020). GMOs–impact on non-target arthropods. *GMOs: Implications for Biodiversity Conservation and Ecological Processes*, 87-127.
- Poitout, S., & Bues, R. (1974). Elevage de chenilles de vingt-huit espèces de lépidoptères Noctuidae. *Annales de Zoologie Ecologie Animale*, 6, 341-411.
- 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 (3), 519. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.074>.
- Ponsard, S., Gutierrez, A. P., & Mills, N. J. (2002). Effect of Bt-toxin (Cry1Ac) in transgenic cotton on the adult longevity of four heteropteran predators. *Environmental Entomology*, 31 (6), 1197-1205. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.6.1197>.
- Porter, C. C. 1998. *Guía de los géneros de Ichneumonidae en la región neantártica del sur de Sudamérica*. Opera Lilloana 42. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. 234 p.
- Rabelo, M. M., Matos, J. M. L., Santos-Amaya, O. F., França, J. C., Gonçalves, J., Paula-Moraes, S. V., Guedes, R. N. C., & Pereira, E. J. G. (2020). Bt-toxin susceptibility and hormesis-like response in the invasive southern armyworm (*Spodoptera*

eridania). *Crop Protection*, 132, 105129.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105129>.

- Rahman, K., Abdullah, M. A. F., Ambati, S., Taylor, M. D., & Adang, M. J. (2012). Differential protection of Cry1Fa toxin against *Spodoptera frugiperda* larval gut proteases by cadherin orthologs correlates with increased synergism. *Applied and Environmental Microbiology*, 78 (2), 354-362. <https://doi.org/10.1128/AEM.06212-11>.
- Ramírez de López, M. B., & Gómez López, V. A. (2010). Biología de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera; Noctuidae) en dieta natural y artificial, en condiciones de laboratorio. *Investigación Agraria*, 12 (1), 17-21. ISSN: 2305-0683.
- Ramirez-Romero, R., Bernal, J. S., Chaufaux, J., & Kaiser, L. (2007). Impact assessment of Bt-maize on a moth parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae), via host exposure to purified Cry1Ab protein or Bt-plants. *Crop Protection*, 26 (7), 953-962. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.09.001>.
- Ranjithkumar, L., Patil, B. V., & Vijaykumar, N. G. (2011). Impact of irrigation and fertilizer levels on Cry1Ac protein content in Bt cotton. *Research Journal of Agricultural Sciences*, 2, 33-35.
- Raps, A., Kehr, J., Gugerli, P., Moar, W. J., Bigler, F., & Hilbeck, A. (2001). Immunological analysis of phloem sap of *Bacillus thuringiensis* corn and of the nontarget herbivore *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) for the presence of Cry1Ab. *Molecular Ecology*, 10 (2), 525-533. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01236.x>.
- Reavey, D., & Gaston, K. J. (1991). The importance of leaf structure in oviposition by leaf-mining microlepidoptera. *Oikos*, 19-28. <https://doi.org/10.2307/3545403>.
- Resende, D. C., Mendes, S. M., Marucci, R. C., Silva, A. D. C., Campanha, M. M., & Waquil, J. M. (2016). Does Bt maize cultivation affect the non-target insect community in the agro ecosystem?. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60, 82-93. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.12.001>.
- Resende, D. C., Mendes, S. M., Marucci, R. C., Silva, A. D. C., Campanha, M. M., & Waquil, J. M. (2016). Does Bt maize cultivation affect the non-target insect community in the

- agro ecosystem?. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60, 82-93.
<https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.12.001>.
- Resh, V. H., & Cardé, R. T. (eds.). (2009). *Encyclopedia of insects*. Academic Press. Elsevier. 1169 p.
- Riedel, M. (2017). The Western Palaearctic species of the genus *Campoletis* Förster (Hymenoptera, Ichneumonidae, Campopleginae). *Spixiana*, 40 (1), 95–137.
- Rocha, P. J., & Villalobos, V. M. (2012). Estudio comparativo entre el cultivo de soja genéticamente modificada y el convencional en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de Argentina Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. MAGP, IICA – San José, C.R.: IICA, 90 p. Disponible en: <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A7623E/A7623E.PDF> (Acceso: Enero, 2014).
- Rojas, M. G., & Morales-Ramos, J. A. (2014). Juvenile coloration as a predictor of health in *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) rearing. *Journal of Entomological Science*, 49 (2), 166-175. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-49.2.166>.
- Romeis, J., Hellmich, R. L., Candolfi, M. P., Carstens, K., De Schrijver, A., Gatehouse, A. M., Herman, R. A., Huesing, J. E., McLean, M. A., Raybould, A., Shelton, A. M., & Waggoner, A. (2011). Recommendations for the design of laboratory studies on non-target arthropods for risk assessment of genetically engineered plants. *Transgenic Research*, 20, 1-22. <https://doi.org/10.1007/s11248-010-9446-x>.
- Romeis, J., McLean, M. A., & Shelton, A. M. (2013). When bad science makes good headlines: Bt maize and regulatory bans. *Nature Biotechnology*, 31 (5), 386–387. <https://doi.org/10.1038/nbt.2578>.
- Romeis, J., Meissle, M., & Bigler, F. (2006). Transgenic crops expressing *Bacillus thuringiensis* toxins and biological control. *Nature biotechnology*, 24 (1), 63-71. <https://doi.org/10.1038/nbt1180>.
- Romeis, J., Naranjo, S. E., Meissle, M., & Shelton, A. M. (2019). Genetically engineered crops help support conservation biological control. *Biological Control*, 130, 136-154. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.10.001>.

- Rosenblatt, A. E. (2018). Shifts in plant nutrient content in combined warming and drought scenarios may alter reproductive fitness across trophic levels. *Oikos*, 127 (12), 1853-1862. <https://doi.org/10.1111/oik.05272>.
- Roubos, C. R., Rodriguez-Saona, C., Holdcraft, R., Mason, K. S., & Isaacs, R. (2014). Relative toxicity and residual activity of insecticides used in blueberry pest management: mortality of natural enemies. *Journal of economic entomology*, 107 (1), 277-285. <https://doi.org/10.1603/EC13191>.
- Ruíz-Cancino, E., Rafaelevich-Kasparyan, D., González-Moreno, A., Khalaim, A. I., & Coronado-Blanco, J. M. (2014). Biodiversidad de Ichneumonidae (Hymenoptera) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 385-391. <https://doi.org/10.7550/rmb.32448>.
- Rypstra, A. L. & Carter, P. E. (1995). The web-spider community of soybean agroecosystems in Southwestern Ohio. *Journal of Arachnology*, 23, 135–144.
- Sagadin, I. M., & Gorla, D. E. (2002). Eficiencia de captura de adultos de Lepidoptera plagas de maíz (*Zea mays*) y de soja (*Glicine max*) en trampas de luz de vapor de mercurio y de luz negra en la región central de la provincia de Córdoba (Argentina). *Ecología austral*, 12(2), 99-104.
- Sagadin, M. I. (2004). Colonización de cultivos de maíz (*Zea mays*) y soja (*Glicine max*) por Lepidóptera y evaluación de pérdidas de cosecha en el centro de la provincia de Córdoba, Argentina. Tesis de Doctorado en Cs. Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina.
- Salim, M., Gökçe, A., Naqqash, M. N., & Bakhsh, A. (2020). Gene pyramiding: an emerging control strategy against insect pests of agronomic crops. *Agronomic Crops: Stress Responses and Tolerance*, 3, 285-312. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-0025-1>.
- Saluso, A. (2015). *Presencia de vaquita defoliadora en soja*. Boletín Entomológico del Sistema de Alerta en Red N° 182. Estación Experimental Agropecuaria INTA Paraná. 4 p.
- Saluso, A. (2019). *Preferencias de oviposición y alimentación, parámetros poblacionales y dinámica temporal de *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae), en girasol y soja*

- bajo distintos escenarios ecofisiológicos*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Buenos Aires, Argentina.
- Salvadori, J. R., Pereira, P. D. S., & Corrêa-Ferreira, B. S. (2007). Pragas ocasionais em lavouras de soja no Rio Grande do Sul. Documentos *online*. EMBRAPA. www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do91.pdf.
- Sanchez, D., Scotta, R., & Arregui, M. C. (2005). Evolución de la población de chinches y oruga de las leguminosas en sistemas de siembra convencional y directa de soja en la región central de Santa Fe. *Revista FAVE, sección Ciencias Agrarias*, 4 (1-2), 7-13. <https://doi.org/10.14409/fa.v4i1/2.1308>.
- Sanchez, N. E., & Pereyra, P. C. (1995). Life tables of the soybean looper *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae) in the laboratory. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 54 (1-4), 89-96.
- Sandonato, D. L., Onody, H. C., & Penteado-Dias, A. M. (2010). Fauna de *Campopleginae* (Hymenoptera, Ichneumonidae) em hortas orgânicas em Araraquara e São Carlos, SP, Brasil. *Biota Neotropica*, 10, 117-121. <https://doi.org/10.1590/S167606032010000200014>
- Sandoval-Sunci3n, S. S., & CastilloCarrillo, P. S. (2023). Biología de *Spodoptera eridania* (Stoll) en el cultivo de uva (*Vitis vinifera* L.) en condiciones de laboratorio. *Manglar*, 20(4), 301-308. <http://dx.doi.org/10.57188/manglar.2023.034>.
- Santos, K. B. D., Meneguim, A. M., & Neves, P. M. (2005). Biología de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes hospedeiros. *Neotropical Entomology*, 34, 903-910. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000600005>.
- Santos, K. D., Meneguim, A. M., Santos, W. D., Neves, P. M. O. J., & Santos, R. D. (2010). Caracteriza3o dos danos de *Spodoptera eridania* (Cramer) e *Spodoptera cosmioides* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) a estruturas de algodoeiro. *Neotropical Entomology*, 39 (4), 626-631. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000400025>.
- Satorre, E. H., & Andrade, F. H. (2021). Cambios productivos y tecnológicos de la agricultura extensiva argentina en los últimos quince años. *Ciencia Hoy*, 29 (173), 39-47.
- Sauka, D. H., Basurto-Rios, R. E., Ibarra, J. E., & Benintende, G. B. (2010). Characterization of an Argentine Isolate of *Bacillus thuringiensis* similar to the HD-1 Strain.

- Neotropical Entomology*, 39, 767-773. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000500016>.
- Saxena, D., & Stotzky, G. (2001). *Bacillus thuringiensis* (Bt) toxin released from root exudates and biomass of Bt corn has no apparent effect on earthworms, nematodes, protozoa, bacteria, and fungi in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 (9), 1225-1230. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00027-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00027-X).
- Schnepf, E., Crickmore, N. V., Van Rie, J., Lereclus, D., Baum, J., Feitelson, J., Zeigler, D.R., & Dean, D. (1998). *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 62 (3), 775-806. <https://doi.org/10.1128/MMBR.62.3.775-806.1998>.
- Schoonhoven, L. M., Jermy, T., & Van Loon, J. J. A. (1998). Plants as insect food: not the ideal (pp. 83-120). En: Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J. A., & Dicke, M. (eds.), *Insect-plant biology*. Springer. USA.
- Schünemann, R., Knaak, N., & Fiuza, L. M. (2014). Mode of action and specificity of *Bacillus thuringiensis* toxins in the control of caterpillars and stink bugs in soybean culture. *International Scholarly Research Notices*, Article ID 135675, 12 p. <https://doi.org/10.1155/2014/135675> (pp. 83-120)
- Schutte, N. C. (2020). Comparative diversity of arthropods on conventional and genetically modified Bt soybean plants in field trials in South Africa [Tesis Doctoral, North-West University (South Africa)].
- Scriber, J. M. (1977). Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia*, 28, 269-287. <https://doi.org/10.1007/BF00751605>.
- Sgarbi, C., Margaría, C. B., & Ricci, E. M. (2023). Effect of Chlorantraniliprole on Beneficial Fauna Associated with Soybean Cultivation. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 24 (2). https://doi.org/10.21930/rcta.vol24_num2_art:2802.
- Sharma, H. C., & Ortiz, R. (2000). Transgenics, pest management, and the environment. *Current Science*, 79 (4), 421-437. <https://www.jstor.org/stable/24104411>.

- Sharma, H. C., Arora, R., & Pampapathy, G. (2007). Influence of transgenic cottons with *Bacillus thuringiensis* cry1Ac gene on the natural enemies of *Helicoverpa armigera*. *BioControl*, 52 (4), 469-489. <https://doi.org/10.1007/s10526-006-9032-6>.
- Shelton, A. M., Zhao, J. Z., & Roush, R. T. (2002). Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annual Review of Entomology*, 47 (1), 845-881. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145309>.
- Shimbori, E. M., & Martínez, J. J. (2016). *Aleiodes* Wesmael (Hymenoptera, Braconidae, Rogadinae) species described by Bréthes: taxonomic clarification. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 51 (2), 128-134. [10.1080/01650521.2016.1198587](https://doi.org/10.1080/01650521.2016.1198587).
- Shivashankara, R. M., Subbanna, A. R. N. S., Kumar, J., & More, S. P. (2016). Diversity of insect pollinators and foraging behavior of native honey bees on coriander. *Environment & Ecology*, 34 (4), 1315-1319.
- Shurtleff, W., & Aoyagi, A. (2021). *History of Edamame, Vegetable Soybeans, and Vegetable-Type Soybeans (1000 BCE to 2021): Extensively Annotated Bibliography and Sourcebook*. Soyinfo Center. 1139 p.
- Silva, A., Baronio, C.A., Galzer, E.C. W., Garcia, M.S., & Botton, M. (2019). Development and reproduction of *Spodoptera eridania* on natural hosts and artificial diet. *Brazilian Journal of Biology*, 79 (1): 80-86. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.177219>.
- Silva, F. A. C., Da Silva, J. J., Depieri, R. A., & Panizzi, A. R. (2012). Feeding activity, salivary amylase activity, and superficial damage to soybean seed by adult *Edessa mediatubunda* (F.) and *Euschistus heros* (F.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*, 41 (5), 386-390. <https://doi.org/10.1007/s13744-012-0061-9>.
- Silva, G. V. (2013). Efeito das plantas Bt de soja e milho sobre pragas não-alvo e seus inimigos naturais. Dissertação, Mestrado em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba. Disponible en: <http://hdl.handle.net/1884/30348> (Acceso: Febrero, 2020).
- Silva, G. V., Pasini, A., Bueno, A. D. F., Bortolotto, O. C., Barbosa, G. C., & Cruz, Y. K. S. (2014). No impact of Bt soybean that express Cry1Ac protein on biological traits of

- Euschistus heros* (Hemiptera, Pentatomidae) and its egg parasitoid *Telenomus podisi* (Hymenoptera, Platygasteridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 58, 285-290. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262014000300010>.
- Silva, R. F. P. (1981). Aspectos biológicos e nutrição de *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) em meios natural e artificial e influência da temperatura e fotoperíodo no seu desenvolvimento. Piracicaba, Dissertação de mestrado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 130p.
- Singh, R. J. (2017). Botany and Cytogenetics of Soybean. En: Nguyen, H., Bhattacharyya, M. (eds.), *The Soybean Genome*. Compendium of Plant Genomes. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-64198-0_2.
- Sisterson, M. S., Biggs, R. W., Manhardt, N. M., Carrière, Y., Dennehy, T. J., & Tabashnik, B. E. (2007). Effects of transgenic Bt cotton on insecticide use and abundance of two generalist predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124 (3), 305-311. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00584.x>.
- Smaniotta, L. F., & Panizzi, A. R. (2015). Interactions of selected species of stink bugs (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) from leguminous crops with plants in the Neotropics. *Florida Entomologist*, 98 (1), 7-17. <http://www.jstor.org/stable/24364166>
- Snow, A. A., Andow, D. A., Gepts, P., Hallerman, E. M., Power, A., Tiedje, J. M., & Wolfenbarger, L. L. (2005). Genetically engineered organisms and the environment: current status and recommendations. *Ecological Applications*, 15 (2), 377-404. <https://doi.org/10.1890/04-0539>.
- Solomon, P. E., Berg, L. R., & Martin, D. W. (2001). *Biología*. 5º edición en Español. Ed. McGraw-Hill Interamericana. D.F., México. 1237 p.
- Soria, M. F., Degrande, P. D., & Panizzi, A. R. (2010). Maior incidência de percevejos fitófagos na cultura do algodão. *Cultivar: Grandes Culturas*, 131 (4), 18-20.
- Sorour, M. A., Khamiss, O., El-Wahab, A. S. E., El-Sheikh, M. A. K., & Abul-Ela, S. (2011). An economically modified semi-synthetic diet for mass rearing the Egyptian cotton leaf worm *Spodoptera littoralis*. *Academic Journal of Entomology*, 4 (3), 118-123.

- Sosa, M. A. (1991). Dinámica de la población de orugas defoliadoras en el cultivo de soja en el noreste de la provincia de Santa Fe. EEA Reconquista. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. *Publicación Técnica*, 6, 1-14.
- Sosa, M. A., & Gamundi, J. C. (2007). Control de hemípteros fitófagos en el cultivo de soja. En: E.V. Trumper y J.D. Edelstein (eds), *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*. Ediciones INTA. 21 p.
- Sosa-Gómez, D. R., Omoto, C., & Hoffmann-Campo, C. B. (2012). Resistência a inseticidas e outros agentes de controle em artrópodes associados à cultura da soja. Soja: manejo integrado de insetos e outros artrópodes-praga. Embrapa, Brasília, Brazil, 675-723.
- Sousa, M. F. D., Fernandes, M. G., & Guimarães, A. J. D. S. (2019). Influence of Bt Maize on Diversity and Composition of Non-target Arthropod Species. *Journal of Agricultural Science*, 11 (2), 201. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n2p201>
- Souza Almirón, G. D., & Irigoyen Juárez, L. D. (2019). *Detección de la proteína CryIA (c) en el tracto digestivo de Piezodorus guildinii (Hemiptera: Pentatomidae) alimentados con vainas de soja Bt*. Tesis de grado. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. Paysandú, Uruguay. 42 p. Disponible en: <https://hdl.handle.net/20.500.12008/29470>.
- Sparks, T. C., & Nauen, R. (2015). IRAC: Mode of action classification and insecticide resistance management. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121, 122-128. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2014.11.014>.
- Specht, A., & Roque-Specht, V. F. (2019). Biotic potential and reproductive parameters of *Spodoptera cosmioides* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) in the laboratory. *Brazilian Journal of Biology*, 79 (3), 488-494. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.184595>.
- Steinbrecher, I. (2004). *Effects of Bt transgenes on herbivorous insect-parasitoid interactions* (Doctoral dissertation, Göttingen, Univ., Diss.). <http://dx.doi.org/10.53846/goediss-1918>.
- Stewart Jr., C. N., Adang, M. J., All, J. N., Boerma, H. R., Cardineau, G., Tucker, D., & Parrott, W. A. (1996). Genetic transformation, recovery, and characterization of

- fertile soybean transgenic for a synthetic *Bacillus thuringiensis* CryIAc gene. *Plant physiology*, 112 (1), 121-129. <https://doi.org/10.1104/pp.112.1.121>.
- Stinner, B. R., & House, G. J. (1990). Arthropods and other invertebrates in conservation-tillage agriculture. *Annual Review of Entomology*, 35 (1), 299-318. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.35.010190.001503>.
- Stireman, J. O., O'Hara, J. E., & Wood, D. M. (2006). Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology*, 51, 525-555. [10.1146/annurev.ento.51.110104.151133](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151133).
- Storer, N. P., Van Duyn, J. W., & Kennedy, G. G. (2001). Life history traits of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) on non-Bt and Bt transgenic corn hybrids in eastern North Carolina. *Journal of Economic Entomology*, 94 (5), 1268-1279. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-94.5.1268>.
- SummitAgro. (2022). Alquiche chico (*Edessa meditabunda*). Disponible en: <https://summit-agro.com/ar/es/2020/12/18/alquiche-chico/> (Acceso: Marzo 2022).
- Svobodová, Z., Habuštová, O. S., Boháč, J., & Sehnal, F. (2016). Functional diversity of staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in maize fields: testing the possible effect of genetically modified, insect resistant maize. *Bulletin of Entomological Research*, 106 (4), 432-445. <https://doi.org/10.1017/S000748531500111X>.
- Tabashnik, B. E., & Carrière, Y. (2017). Surge in insect resistance to transgenic crops and prospects for sustainability. *Nature Biotechnology*, 35 (10), 926-935. <https://doi.org/10.1038/nbt.3974>.
- Tabashnik, B. E., Van Rensburg, J. B. J., & Carrière, Y. (2009). Field-evolved insect resistance to Bt crops: definition, theory, and data. *Journal of Economic Entomology*, 102 (6), 2011-2025. <https://doi.org/10.1603/029.102.0601>.
- Taillebois, E., Cartereau, A., Jones, A. K., & Thany, S. H. (2018). Neonicotinoid insecticides mode of action on insect nicotinic acetylcholine receptors using binding studies. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 151, 59-66. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.04.007>.

- Tejeda Rodríguez, A., Rossi, S., Jorge, N., & Trigo, E. (2021). *25 años de cultivos genéticamente modificados en la agricultura argentina*. Bolsa de Cereales de Rosario. 75 p.
- Teodoro, A.V., Procópio, S.O., Bueno, A.F., Negrisoli Jr, A.S., Carvalho, H.W.L., Negrisoli, C.R.C.B., Brito, L.F. & Guzzo, E.C. (2013). *Spodoptera cosmioides* (Walker) e *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae): novas pragas de Cultivos na Região Nordeste. Aracajú. *Embrapa Tabuleiros Costeiros. Comunicado Técnico 131*. 7 p.
- Thomas, C. F. G., & Marshall, E. J. P. (1999). Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 72 (2), 131-144. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00169-8).
- Thrash, B. C. (2018). *Evaluation of soybean production practices that impact yield losses from simulated insect defoliation*. [Ph.D. Dissertation] Department of Biochemistry, Molecular Biology, Entomology, and Plant Pathology, Mississippi State University, Mississippi State, MS. 79 p.
- Tian, C., Cao, H., Zhang, J., Liu, X., Cai, T., Li, G., Huang, J., & Feng, H. (2021). Behavioral and Functional Responses of *Labidura riparia* Pallas Preying on *Spodoptera frugiperda*. *Chinese Journal of Biological Control*, 37 (6), 1160. [10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.11.001](https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.11.001).
- Tian, J. C., Wang, X. P., Chen, Y., Romeis, J., Naranjo, S. E., Hellmich, R. L., Wang, P., & Shelton, A. M. (2018). Bt cotton producing Cry1Ac and Cry2Ab does not harm two parasitoids, *Cotesia marginiventris* and *Copidosoma floridanum*. *Scientific Reports*, 8 (1), 307. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18620-3>.
- Tillman, P. G., Northfield, T. D., Mizell, R. F., & Riddle, T. C. (2009). Spatiotemporal patterns and dispersal of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae) in peanut-cotton farmscapes. *Environmental Entomology*, 38 (4), 1038-1052. <https://doi.org/10.1603/022.038.0411>.
- Todd, J. W., Sinclair, J. B., & Jackobs, J. A. (1981). Effects of stinkbug damage on soybean quality. En *Proceedings, Symposium: On soybean seed quality and stand establishment. Conference for Scientists of Asia, Colombo, Srilanka* (46-51).

- Torres, J. B., Ruberson, J. R., & Adang, M. J. (2006). Expression of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac protein in cotton plants, acquisition by pests and predators: a tritrophic analysis. *Agricultural and Forest Entomology*, 8 (3), 191-202. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2006.00298.x>.
- Townes, H., & Townes, M. (1966). A catalogue and reclassification of the neotropic Ichneumonidae. *Science*, 158, 107.
- Trigo, E. (2016). *20 años de cultivos genéticamente modificados en la agricultura argentina. Buenos Aires: Consejo Argentino para la Información y el Desarrollo de la Biotecnología (ArgenBio)*. Disponible en: https://www.argenbio.org/adc/uploads/20GM_2016/Informe_20GM_web.pdf. (Acceso: Octubre, 2020).
- Trigo, E. J. (2011). *Economic impact after 15 years of GM Crops in Argentina*. Disponible en: http://www.argenbio.org/adc/uploads/15_anos_Estudio_de_cultivos_GM_en_Argentina.pdf. (Acceso: Octubre, 2020).
- Trumper, E. V. (2009). Toma de decisiones en el manejo de artrópodos plaga. Revisión de enfoques, métodos y conceptos [Conferencia]. XIII Jornadas Fitosanitarias Argentinas. 30 de septiembre al 2 de octubre. Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina.
- Trumper, E. V., & Edelstein, J. D. (2008). *El Complejo de Chinchas Fitófagos en Soja: Revisión y Avances en el Estudio de su Ecología y Manejo*. Ediciones INTA. Argentina. 190 p.
- Truter, J., Van Hamburg, H., & Van Den Berg, J. (2014). Comparative diversity of arthropods on Bt maize and non-Bt maize in two different cropping systems in South Africa. *Environmental Entomology*, 43 (1), 197-208. <https://doi.org/10.1603/EN12177>.
- Tudi, M., Daniel Ruan, H., Wang, L., Lyu, J., Sadler, R., Connell, D., Chu, C., & Phung, D. T. (2021). Agriculture development, pesticide application and its impact on the environment. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18 (3), 1112. <https://doi.org/10.3390/ijerph18031112>.

- Urretabizcaya, N., Vasicek, A., & Saini, E. D. (2010). *Insectos perjudiciales de importancia agronómica: I. Lepidópteros*. Ediciones INTA. 77 p.
- Vachon, V., Laprade, R., & Schwartz, J. L. (2012). Current models of the mode of action of *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins: a critical review. *Journal of Invertebrate Pathology*, 111 (1): 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.05.001>.
- Valverde, L., & Virla, E. G. (2007). Parasitismo natural de huevos de las principales especies de Noctuidae (Lepidoptera) plagas en el cultivo de soja en Tucumán, Argentina. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente; Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas; 33; 4: 469-476.
- Valverde, L., Berta, D., & Gomez, M. G. (2012). Primera cita de *Aleiodes laphygmae* (Hymenoptera: Braconidae) para Argentina y de su asociación con larvas de *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 71 (1-2), 159-161.
- Valverde, L., Virla, E.G, & Van Nieuwenhove, G. (2017). Distribución de los huevos de lepidópteros defoliadores (Lepidoptera: Noctuoidea) en plantas de soja y su relación con la fenología del cultivo. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo*, 49 (2), 319-330.
- Van Den Berg, J., Warren, J. F., & Du Plessis, H. (2017). The potential effect of Bt maize on *Chrysoperla pudica* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 46 (2), 413-417. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx045>.
- Varenhorst, A. J., & O'Neal, M. E. (2012). The response of natural enemies to selective insecticides applied to soybean. *Environmental Entomology*, 41 (6), 1565-1574. <https://doi.org/10.1603/EN12068>.
- Vas, Z. (2019a). New species and new records of Campopleginae from the Palaearctic region (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Folia Entomologica Hungarica*, 80, 247-271. <http://doi.org/10.17112/FoliaEntHung.2019.80.247>.
- Vas, Z. (2019b). Contributions to the taxonomy, identification, and biogeography of the Western Palaearctic species of *Campoletis* Förster (Ichneumonidae: Campopleginae). *Zootaxa*, 4565 (3), zootaxa-4565. [10.11646/zootaxa.4565.3.4](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4565.3.4).

- Vega, P. B. (2003). Dípteros de interés agronómico. Agromicidas plaga de cultivos hortícolas intensivos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 33, 293-307. ISSN: 1134-6094.
- Vendramim, J. D., & Guzzo, E. C. (2009). Resistência de plantas ea bioecologia e nutrição dos insetos. En: Panizzi, A. R., & Parra, J. R. P. (eds.), *Bioecologia e Nutrição de Insetos: Base para o Manejo Integrado de Pragas* (pp.: 1055-1105). Embrapa. Brasília, Brasil.
- Venugopal, P. D., Coffey, P. L., Dively, G. P., & Lamp, W. O. (2014). Adjacent habitat influences on stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) densities and the associated damage at field corn and soybean edges. *PLoS One*, 9 (10), e109917. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109917>.
- Vera, M. A., Casmuz, A. S., Murúa, M. G., Suárez, L. L., Marchi, E. C., Medrano, C. M., Romero, I., Reuter, J. L. A., Margagliotti, E., Gastaminza, G., Scalora, F., & Devani, M. R. (2022). Susceptibilidad de *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae) a soja Bt. El cultivo de soja. *Boletín informativo Estación Experimental Agroindustrial Obispo, EEAOC*. 3 p.
- Vilela, M., Silva, L. O., dos Santos, C. A., Leite, N. A., Mendes, S. M., & Barbosa, T. A. N. (2014). Efeito da interação de *Podisus nigrispinus* e milho Bt na evolução de injúrias causadas pela infestação de *Spodoptera frugiperda*. XXX Congresso Nacional De Milho E Sorgo. Salvador. Brazil.
- Vinken, M. 2013. The adverse outcome pathway concept: a pragmatic tool in toxicology. *Toxicology*, 312, 158 -165. <https://doi.org/10.1016/j.tox.2013.08.011>.
- Viviani, V. R. (2001). Fireflies (Coleoptera: Lampyridae) from Southeastern Brazil: habitats, life history, and bioluminescence. *Annals of the Entomological Society of America*, 94 (1), 129-145. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0129:FCLFSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0129:FCLFSB]2.0.CO;2).
- Vojtech, E., Meissle, M., & Poppy, G. M. (2005). Effects of Bt maize on the herbivore *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) and the parasitoid *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae). *Transgenic Research*, 14 (2), 133-144. <https://doi.org/10.1007/s11248-005-2736-z>.

- Wäckers, F. L. (2005). Suitability of (extra-) floral nectar, pollen and honeydew as insect food sources (pp.: 17-74). En: F. L. Wäckers, P. C. J. van Rijn, & J. Bruin (eds.), *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press.
- Walker, D. R., All, J. N., McPherson, R. M., Boerma, H. R., & Parrott, W. A. (2000). Field evaluation of soybean engineered with a synthetic Cry1Ac transgene for resistance to corn earworm, soybean looper, velvetbean caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae), and lesser cornstalk borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 93 (3), 613-622. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.3.613> (pp.: 17-74)
- Walsh, G., Ávila, C. J., Cabrera, N., Nava, D. E., de Sene Pinto, A., & Weber, D. C. (2020). Biology and management of pest *Diabrotica* species in South America. *Insects*, 11 (7), 421. <https://doi.org/10.3390/insects11070421> (pp.: 17-74)
- Wan, P., Zhang, Y., Wu, K., & Huang, M. (2005). Seasonal expression profiles of insecticidal protein and control efficacy against *Helicoverpa armigera* for Bt cotton in the Yangtze River valley of China. *Journal of Economic Entomology*, 98, 195-201. <https://doi.org/10.1093/jee/98.1.195> (pp.: 17-74)
- Wang, D., Gong, P., Li, M., Qiu, X., & Wang, K. (2009). Sublethal effects of spinosad on survival, growth and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pest Management Science: Formerly Pesticide Science*, 65 (2), 223-227. <https://doi.org/10.1002/ps.1672>.
- War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant signaling & behavior*, 7 (10), 1306-1320. <https://doi.org/10.4161/psb.21663>.
- Wardle, D. A., Nicholson, K. S., Bonner, K. I., & Yeates, G. W. (1999). Effects of agricultural intensification on soil-associated arthropod population dynamics, community structure, diversity and temporal variability over a seven-year period. *Soil Biology and Biochemistry*, 31 (12), 1691-1706. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00089-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00089-9).

- Watson, J. R. (1916). Life-History of the Velvet-Bean Caterpillar (*Anticarsia gemmatalis*, Hb.). *Journal of Economic Entomology*, 9 (6), 521-528. <https://doi.org/10.1093/jee/9.6.521>.
- Weinert, N., Meincke, R., Schloter, M., Berg, G., & Smalla, K. (2010). Effects of genetically modified plants on soil microorganisms. En: Ralph, M., & Dong, J. G. (eds.), *Environmental Microbiology* (pp.: 235-258). Second Edition. Hoboken: Wiley-Blackwell Press.
- Whitehouse, M. E. A., Wilson, L. J., & Fitt, G. P. (2005). A comparison of arthropod communities in transgenic Bt and conventional cotton in Australia. *Environmental Entomology*, 34 (5), 1224-1241. <https://doi.org/10.1093/ee/34.5.1224>.
- Whitfield, J. B., Austin, A. D., & Fernandez-Triana, J. L. (2018). Systematics, biology, and evolution of microgastrine parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology*, 63, 389-406. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043405>.
- Whitfield, J. B., Wharton, R. A., Marsh, P. M., & Sharkey, Y. M. (1997). Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera). *International Society of Hymenopterists, Washington, DC*, 1, 333-364.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2-3), 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>.
- Wilson, J. B. (1999). Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos*, 86, 507-522. <https://doi.org/10.2307/3546655>.
- Wilson, M. V., & Shmida, A. (1984). Measuring beta diversity with presence-absence data. *The Journal of Ecology*, 72, 1055-1064. <https://doi.org/10.2307/2259551>.
- Wolfenbarger, L. L., Naranjo, S. E., Lundgren, J. G., Bitzer, R. J., & Watrud, L. S. (2008). Bt crop effects on functional guilds of non-target arthropods: a meta-analysis. *Plos one*, 3 (5), e2118. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002118>.
- Wood, D. M., & Zumbado, M. A. (2010). Tachinidae (tachinid flies, parasitic flies). En: B. V. Brown, A. Borkent, J. M. Cumming, D. M. Wood, N. E. Woodley y M. A. Zumbado (eds.), *Manual of Central American Diptera* (pp.: 715–1442). NRC Research Press, Ottawa.

- Woyann, L. G., Meira, D., Zdziarski, A. D., Matei, G., Milioli, A. S., Rosa, A. C., Madella, L. A., & Benin, G. (2019). Multiple-trait selection of soybean for biodiesel production in Brazil. *Industrial Crops and Products*, 140, 111721. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111721>.
- Wu, K. M., & Guo, Y. Y. (2005). The evolution of cotton pest management practices in China. *Annual Review of Entomology*, 50, 31-52. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130349>.
- Xiao, Y., & Wu, K. (2019). Recent progress on the interaction between insects and *Bacillus thuringiensis* crops. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374 (1767), 20180316. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0316>.
- Yano, S. A. C., Santana, G. K. S., Neiva, M. M., Moscardi, F., Martinelli, S., & Sosa-Gómez, D. R. (2012). Tolerância de *Anticarsia gemmatalis* Hübner, *Pseudoplusia includens* (Walker) E *Rachiplusia nu* (Guenée) à proteína Cry1Ac. En: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 6., 2012, Cuiabá. Soja: integração nacional e desenvolvimento sustentável: anais. Brasília, DF: Embrapa. 5p.
- Yaqoob, A., Shahid, A. A., Samiullah, T. R., Rao, A. Q., Khan, M. A. U., Tahir, S., & Husnain, T. (2016). Risk assessment of Bt crops on the non-target plant-associated insects and soil organisms. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 96(8), 2613-2619. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7661>.
- Yu, D.S., & Horstmann, K. (1997). A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 58, 1-1558.
- Yu, H. L., Li, Y. H., & Wu, K. M. (2011). Risk Assessment and Ecological Effects of Transgenic *Bacillus thuringiensis* Crops on Non-Target Organisms F. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53 (7), 520-538. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2011.01047.x>.
- Yu, H., Li, Y., Li, X. & Wu, K. (2014). Arthropod abundance and diversity in transgenic Bt soybean. *Environmental Entomology*, 43 (4), 1124-1134. <https://doi.org/10.1603/EN13337>.

- Yu, H., Li, Y., Li, X., Romeis, J., & Wu, K. (2013). Expression of Cry1Ac in transgenic Bt soybean lines and their efficiency in controlling lepidopteran pests. *Pest Management Science*, 69 (12), 1326-1333. <https://doi.org/10.1002/ps.3508>.
- Yu, H., Romeis, J., Li, Y., Li, X., & Wu, K. (2014). Acquisition of Cry1Ac protein by non-target arthropods in Bt soybean fields. *PLoS One*, 9 (8), e103973. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103973>.
- Zenker, M. M., Specht, A., & Corseuil, E. (2007). Estágios imaturos de *Spodoptera cosmioides* (Walker) (Lepidoptera, Noctuidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, 99-107. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752007000100013>.
- Zerbino, M. S., Panizzi, A., & Cloclet, F. S. (2012). Efecto de las estructuras ecológicas en la dinámica poblacional de insectos plaga y de los reguladores naturales. Uso de la biodiversidad para la evaluación del impacto de la intensificación agrícola y el diseño de agrosistemas sustentables. *Revista INIA*, 674, 51-54.
- Zhang, C., Wohlhueter, R., & Zhang, H. (2016). Genetically modified foods: A critical review of their promise and problems. *Food Science and Human Wellness*, 5 (3), 116-123. <https://doi.org/10.1016/j.fshw.2016.04.002>.
- Zhao, J. H., Ho, P., & Azadi, H. (2011). Benefits of Bt cotton counterbalanced by secondary pests? Perceptions of ecological change in China. *Environmental monitoring and assessment*, 173, 985-994. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1439-y>.
- Zhao, Y., Ma, Y., Niu, L., Ma, W., Mannakkara, A., Chen, L., & Lei, C. (2013). Bt cotton expressing Cry1Ac/Cry2Ab or Cry1Ac/epsps does not harm the predator *Propylaea japonica* through its prey *Aphis gossypii*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 163-167. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.08.005>.
- Zhu, Q., Yang, Y., Zhong, Y., Lao, Z., O'Neill, P., Hong, D., Zhang, K., & Zhao, S. (2020). Synthesis, insecticidal activity, resistance, photodegradation and toxicity of pyrethroids (A review). *Chemosphere*, 254, 126779. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.126779>.
- Zubiaga, L., & Vanzolini, J. I. (2019). Manejo integrado del gusano blanco o bicho torito (*Diloboderus abderus* Sturm.) en los cultivos y pasturas de ciclo invernal. Boletín técnico N°23. INTA. ISSN 0328-3321.

- Zurbrügg, C., Hönemann, L., Meissle, M., Romeis, J., & Nentwig, W. (2010). Decomposition dynamics and structural plant components of genetically modified Bt maize leaves do not differ from leaves of conventional hybrids. *Transgenic Research*, *19*, 257-267. <https://doi.org/10.1007/s11248-009-9304-x>.
- Zwahlen, C., Hilbeck, A., Gugerli, P., & Nentwig, W. (2003). Degradation of the Cry1Ab protein within transgenic *Bacillus thuringiensis* corn tissue in the field. *Molecular Ecology*, *12*(3), 765-775. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01767.x>