

- Cardona, C.; Fory, P.; Sotelo, G.; Pabón, A.; Díaz, G.; y Miles, J. W. 2004. Antibiosis and tolerance to five species of spittlebug (Homoptera: Cercopidae) in *Brachiaria* spp: Implications for breeding for resistance. J. Econ. Entomol. 97(2):635-645.
- Ferguson, J.E. y Crowder, L. V. 1974. Cytology and breeding behavior of *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard. Crop Sci. 14:893-895.
- Macedo, M. C. 2005. Pastagens no ecossistema cerrados: evolução das pesquisas para o desenvolvimento sustentável. Trabajo presentado en la 42ª Reunión de la Sociedad Brasileño de Zootécnia, 25 a 28 de julio. Goiânia (GO).
- Miles, J. W.; Cardona, C.; y Sotelo, G. Recurrent selection in a synthetic brachiariagrass population improves resistance to three spittlebug species. Crop Sci. (In press).
- Miles, J. W.; do Valle C. B.; Rao, I. M.; y Euclides, V. P. 2004. Brachiariagrasses. p. 745-783. In: L. E. Sollenberger; L. Moser; and Burson, B. (eds.). Warm-season (C4) grasses. Agron. Monogr. 45. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, E.U.
- Swenne, A.; Louant, B. P.; y Dujardin, M. 1981. Induction par la colchicine de formes autotétraploïdes chez *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard (Graminée). Agron. Trop. 36:134-141.
- Valle, C.B. do, C. Glienke, y G.O.C. Leguizamon. 1994. Inheritance of apomixis in *Brachiaria*, a tropical forage grass. Apomixis Newsl. 7:42-43.
- Valle, C. B. do, y Y.H. Savidan. 1996. Genetics, cytogenetics and reproductive biology of *Brachiaria*. p. 147-163. In J.W. Miles et al. (ed.) *Brachiaria: Biology, agronomy, and improvement*. CIAT, Cali, Colombia, and CNPGC/EMBRAPA, Campo Grande, MS, Brazil.

Resistencia en *Brachiaria* a especies de salivazo: métodos, mecanismos y avances

C. Cardona, G. Sotelo y J. W. Miles*

Introducción

Varios géneros de insectos de la familia Cercopidae, que en conjunto reciben el nombre de salivazo, constituyen la plaga más importante de los pastos del género *Brachiaria* en Colombia (Lapointe et al., 1992; Peck, 2001). El daño es causado por las ninfas y por los adultos cuando chupan la savia del xilema. Las especies más importantes en Colombia son *Aeneolamia varia* (F.), *A. reducta* (Lallemand), *Zulia carbonaria* (Lallemand), *Z. pubescens* (F), *Prosapia simulans* (Walker) y *Mahanarva trifissa* (Jacobi). El daño por salivazo puede tener un impacto económico muy grande en la producción ganadera; por ejemplo, en un estudio reciente Holmann y Peck (2002) calcularon que las pérdidas causadas por esta plaga en Colombia superan 250 millones de dólares anuales.

La resistencia varietal puede ser el más ecológico, eficiente, económico y duradero de los métodos de control para un insecto que, como el salivazo, ocupa millones de hectáreas, no tiene buen control natural y no responde bien al control cultural. No es el propósito de este artículo hacer una revisión a fondo sobre el tema de resistencia varietal, aunque sí es importante indicar que en

*Investigadores del Proyecto Forrajes Tropicales del CIAT. Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia.

los últimos años se han desarrollado nuevas metodologías de evaluación por resistencia en condiciones de invernadero (Cardona et al., 1999) y de campo (Sotelo y Cardona, 2001) que permiten procesar miles de genotipos por año. Esto ha facilitado y acelerado el proceso de selección de híbridos de *Brachiaria* con altos niveles de resistencia a las especies más importantes en Colombia.

Los mecanismos de resistencia a salivazo en *Brachiaria*

Dos son los principales mecanismos de resistencia a salivazo en *Brachiaria* son antibiosis y tolerancia. La antibiosis es el mecanismo de resistencia que describe los efectos negativos de un genotipo resistente en la biología de un insecto, que se manifiesta de varias maneras: (1) muerte de inmaduros, generalmente en instares tempranos; (2) prolongación del ciclo de vida del insecto en la variedad resistente; (3) conversión anormal de alimento; (4) fallas en el proceso de empupamiento o de emergencia de adultos a partir de la pupa; (5) emergencia de adultos muy pequeños o malformados y (6) fecundidad y fertilidad reducidas. La tolerancia es la capacidad de un genotipo para soportar o tolerar daño y rendir más que otros a un mismo nivel de infestación de la plaga; o sea, que es la habilidad genética de una planta para superar una infestación o para recuperarse y producir nuevos tejidos después de la destrucción de ellos por un insecto.

Antibiosis como mecanismo de defensa al ataque de salivazo. Como en otros cultivos, y para otros insectos, en *Brachiaria* también existe variabilidad genética para esta característica. Para ilustrar la ocurrencia de antibiosis a salivazo, en este ejemplo se utilizan datos recientes (Cardona et al., 2004) sobre la forma negativa como un genotipo resistente, híbrido CIAT 36062, afecta la biología de las especies *A. varia* (F.) y *M. trifissa* (Jacobi), utilizando para comparación los datos obtenidos con un testigo susceptible, la accesión CIAT 0654 (*B. ruziziensis* Germain y Evrard).

La primera y más importante manifestación de antibiosis es una reducción significativa en la supervivencia de los estados inmaduros (ninfas). La planta resistente tiene una defensa constitutiva (generalmente una

sustancia tóxica para el insecto) que mata una proporción sustancial de la población. Como consecuencia, al librarse de buena parte de la población, la planta resistente mostrará mucho menos daño que una susceptible (Cuadro 1), la supervivencia de *A. varia* y de *M. trifissa* es significativamente menor en el híbrido resistente CIAT 36062 que en el testigo susceptible CIAT 0654. Los niveles de antibiosis a *A. varia* y a *M. trifissa* en *Brachiaria* híbrido CIAT 36062 (9.5 y 1.0% de supervivencia, respectivamente) pueden ser clasificados como altos y muy altos, respectivamente. Las calificaciones de daño tan bajas en este híbrido (Cuadro 1) reflejan el alto grado de protección ofrecido a la planta como resultado de la mortalidad de ninfas.

La segunda manifestación de antibiosis es una prolongación significativa del ciclo de vida del insecto, lo cual se traduce en menos generaciones por año, contribuyendo así a bajar el promedio de infestación general en una región. La antibiosis también afecta la demografía de la población cuando ésta se

Cuadro 1. Respuesta de dos genotipos de *Brachiaria* al ataque por ninfas de dos especies de salivazo.

Genotipo	<i>Aeneolamia varia</i>	<i>Mahanarva trifissa</i>
	Porcentaje de supervivencia al quinto instar	
CIAT 0654 (<i>B. ruziziensis</i>)	73.5 a*	79.0 a
CIAT 36062 (Híbrido)	9.5 b	1.0 b
	Calificación de daño ^a	
CIAT 0654 (<i>B. ruziziensis</i>)	4.1 a	4.8 a
CIAT 36062 (Híbrido)	1.3 b	1.1 b

a. En una escala de 1 a 5 (1, no hay daño aparente; 5, daño muy severo, muerte de la planta).

* Para cada variable, las medias dentro de una columna seguidas por diferente letra son significativamente diferentes por Diferencia Mínima Significativa (DMS) al 5%. FUENTE: Adaptado de Cardona et al. (2004).

alimenta en un genotipo resistente. Sotelo (2004) demostró que las hembras de *A. varia* provenientes de ninfas criadas en *Brachiaria* híbrido CIAT 36062 ovipositan menos y sus huevos son menos fértiles que aquellos puestos por hembras criadas en el testigo susceptible *B. ruziziensis* CIAT 0654. Todo lo anterior se traduce en una reducción sustancial de los niveles de población, es decir, en un nivel de protección al cultivo tan bueno o mejor que el que se lograría con un insecticida eficiente, con la diferencia que la resistencia varietal es un método de control limpio y sostenible.

Tolerancia como mecanismo de resistencia a salivazo.

Se ha detectado tolerancia a algunas especies de salivazo en genotipos de *Brachiaria*. Este mecanismo se ilustra utilizando datos tomados de Cardona et al. (2004) sobre la relación planta huésped-insecto entre *Brachiaria* híbrido CIAT 36062 y *Z. carbonaria* (Lallemand). La supervivencia de *Z. carbonaria* en este genotipo no difiere de la supervivencia en el testigo susceptible, *B. ruziziensis* CIAT 0654 (Figura 1), o sea, no hay antibiosis a *Z. carbonaria*. Sin embargo, las plantas de híbrido CIAT 36062 muestran daño significativamente menor y pierden significativamente menos biomasa que las plantas del testigo susceptible (Figura 1). La única explicación posible aquí es la ocurrencia de un mecanismo de tolerancia presente en el primero que le permite de alguna manera sobreponerse al ataque del insecto.

La ocurrencia de tolerancia como mecanismo genuino de resistencia a *Z. carbonaria* en el híbrido *Brachiaria* CIAT 36062 se comprobó cuando éste se sometió a niveles crecientes de infestación con ninfas y se calculó el Índice de Pérdida Funcional de la Planta, que combina la calificación visual del daño causado por el insecto con la pérdida de biomasa que sufre la planta como consecuencia del daño. A todos los niveles de infestación utilizados, este híbrido perdió significativamente menos biomasa que el testigo susceptible *B. ruziziensis* CIAT 0654 (Figura 2). Se cumplió así con el postulado de Painter (1951) quien formuló que para hablar de tolerancia genuina es necesario demostrar que el genotipo tolerante es capaz de rendir más que uno susceptible, cuando ambos están sometidos al mismo nivel de infestación.

Implicaciones para el mejoramiento por resistencia.

Hasta aquí se ha hecho una descripción de antibiosis y tolerancia como mecanismos responsables de resistencia a salivazo. A continuación se discutirá la relevancia de estos conocimientos en la formulación de estrategias de mejoramiento. La tolerancia es un mecanismo importante de gran utilidad en cultivos anuales de ciclo corto o en situaciones en las cuales existen riesgos de que se desarrollen biotipos del insecto que puedan quebrar la resistencia (Painter, 1951; Smith, 1989; Panda y Kush, 1995). Sin embargo, en el caso particular del salivazo de acuerdo con Ferrufino y Lapointe (1989),

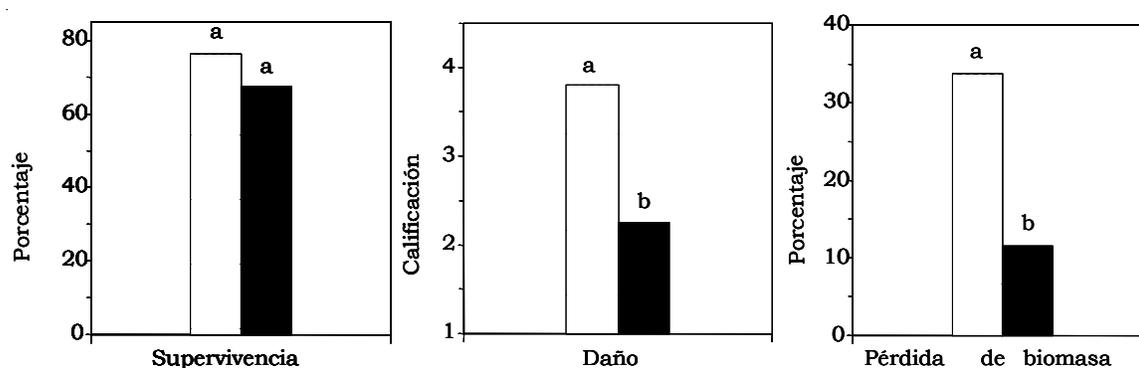


Figura 1. Supervivencia de ninfas, niveles de daño y pérdidas de biomasa causadas por *Zulia carbonaria* en dos genotipos de *Brachiaria*: CIAT 0654 (susceptible, barras blancas) y CIAT 36062 (tolerante, barras negras). Las letras sobre las barras indican diferencias significativas al 5% por prueba de 't' (comparación pareada para cada variable). FUENTE: Adaptado de Cardona et al. (2004).

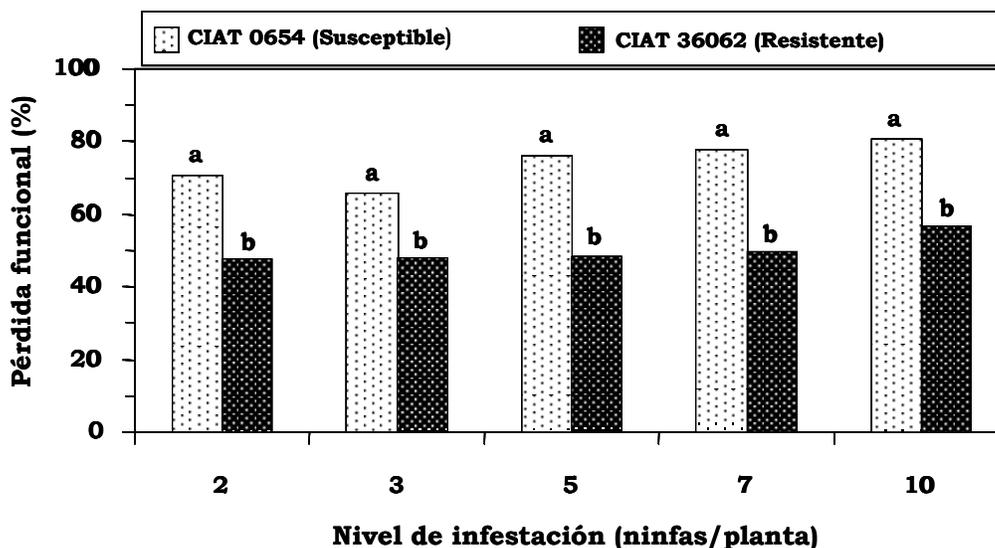


Figura 2. Pérdidas funcionales causadas por *Zulia carbonaria* en dos genotipos de *Brachiaria* expuestos a cinco niveles de infestación. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas al 5% por prueba de 'F' (comparación pareada dentro de cada nivel de infestación). FUENTE: Adaptado de Cardona et al. (2004).

Lapointe et al. (1992) y Valério et al. (2001) existe un riesgo inherente cuando se liberan cultivares tolerantes a esta plaga debido al carácter perenne de *Brachiaria*, las enormes extensiones continuas sembradas con esta gramínea y la agresividad del insecto.

Debido a que un genotipo tolerante no afecta la biología del insecto y la planta tolerante puede soportar una mayor población, liberar un cultivar de *Brachiaria* tolerante equivale a establecer un sustrato gigantesco para la cría masiva del insecto. Ferrufino y Lapointe (1989) y Valério et al. (2001) citan los casos de las liberaciones de los cultivares Llanero en Colombia y Tully en Brasil, como ejemplos de materiales que permitieron el crecimiento desmedido de la población del insecto en las áreas en las cuales fueron liberados; a tal punto que la tolerancia se quebró y el daño fue severo.

Lo que se requiere es un cultivar de *Brachiaria* que tenga propiedades antibióticas, capaz de causar un nivel significativo de mortalidad de inmaduros del insecto y preferiblemente si la antibiosis a inmaduros está asociada con tolerancia al daño por

adultos. Así, la variedad resistente estaría actuando como un eficiente insecticida contra las ninfas y sería capaz de sobreponerse al daño causado por los pocos adultos que logren emerger. Ahora bien, cuando se trabaja con antibiosis no se puede ignorar el riesgo de la aparición de biotipos del insecto que puedan romper la resistencia. Pero en el caso de salivazo esta posibilidad no parece ser inminente porque la resistencia está gobernada por más de un gen mayor (Miles et al. 1995). Además, el rango de huéspedes es muy amplio (Peck, 2001), de tal manera que siempre habrá refugios susceptibles o tolerantes para el insecto. La existencia de estos refugios sirve para disminuir la presión de selección sobre el insecto, ayudando así a prevenir o demorar sustancialmente la aparición de biotipos con capacidad para quebrar la resistencia. El cultivar Marandú, que es antibiótico a varias especies y que se ha sembrado por muchos años en millones de hectáreas en varios países, es un muy buen ejemplo de la estabilidad de la resistencia a salivazo.

En el curso de las investigaciones se ha aprendido que la resistencia antibiótica a

una especie de salivazo no necesariamente se aplica a otras, aún cuando se trate de especies simpátricas (aquellas que coexisten en un mismo hábitat). Por ejemplo, el cv. Marandú siempre ha mostrado resistencia antibiótica a *A. varia*, pero no a *Z. carbonaria*. Además, la experiencia en evaluaciones rutinarias de cientos de híbridos provenientes del Programa de Mejoramiento del CIAT permite decir que es frecuente encontrar híbridos que muestran antibiosis a una o dos especies pero no a otras, así como un buen número que pueden tener diferentes combinaciones de mecanismos. Unos pocos, los seleccionados, poseen genes para resistencia por antibiosis a todas las especies probadas.

Lo anterior, y el hecho de que en muchas partes de América Latina varias especies de salivazo coexisten en una región determinada, resalta la necesidad de tratar de desarrollar resistencia múltiple a tantas especies de salivazo como sea posible. Este proceso está en marcha y hace parte de la estrategia general de mejoramiento de *Brachiaria* que adelanta el Proyecto de Forrajes del CIAT, con resultados muy promisorios obtenidos a través de un esquema de selección recurrente que ha permitido la selección de numerosos clones sexuales tetraploides que poseen resistencia antibiótica a *A. varia*, *A. reducta* y *Z. carbonaria* (Miles et al., 2005). Muchos de ellos con resistencia también a *Z. pubescens*, *M. trifissa* y *Prosapia simulans* (Walker).

Aún quedan muchos aspectos por estudiar en relación con la resistencia a salivazo en *Brachiaria*. Por citar unos pocos, la identificación del o los factores bioquímicos responsables de la resistencia, el modo de herencia de la resistencia a diferentes especies, el desarrollo de marcadores moleculares que faciliten la selección, la naturaleza de los mecanismos de resistencia a especies de salivazo muy importantes que no están presentes en Colombia y la persistencia de la resistencia. Estos conocimientos permitirán progresar aún más en una línea de investigación que, de acuerdo con Rivas y Holmann (2004), producirá beneficios económicos de alta eficiencia económica y

elevado retorno social con beneficios tecnológicos que superan ampliamente la inversión para investigación en pasturas mejoradas.

Summary

In this article, the resistance mechanisms of *Brachiaria* cultivars to the Homoptera: Cercopidae are defined and differentiated with an emphasis on tolerance and antibiosis, and the specific mechanisms affecting resistance are analyzed, in order to facilitate the formulation of appropriate improvement strategies for the genus *Brachiaria*. The experiences of the *Brachiaria* Improvement Program of CIAT's Tropical Project with resistant hybrid *Brachiaria* 36062 and susceptible *B. ruziziensis* CIAT 0654 are presented.

Referencias

- Cardona, C.; Miles, J. W.; y Sotelo, G. 1999. An improved methodology for massive screening of *Brachiaria* spp. genotypes for resistance to *Aeneolamia varia* (Homoptera: Cercopidae). *J. Econ. Entomol.* 92:490-496.
- Cardona, C.; Fory, P.; Sotelo, G.; Pabón, A.; Díaz, G.; y Miles, J. W. 2004. Antibiosis and tolerance to five species of spittlebug (Homoptera:Cercopidae) in *Brachiaria* spp.: Implications for breeding for resistance. *J. Econ. Entomol.* 97: 635-645.
- Ferrufino, A., y Lapointe, S. L. 1989. Host plant resistance in *Brachiaria* grasses to the spittlebug *Zulia colombiana*. *Entomol. Exp. Appl.* 5:155-162.
- Holmann, F. y Peck, D. 2002. Economic damage caused by spittlebugs (Homoptera: Cercopidae) in Colombia: A first approximation of impact on animal production in *Brachiaria decumbens* pastures. *Neotropical Entomol.* 31:275-284.
- Lapointe, S. L.; Serrano, M. S.; Arango, G. I.; Sotelo, G.; y Córdoba, F. 1992. Antibiosis to spittlebugs (Homoptera:Cercopidae) in

- accessions of *Brachiaria* spp. J. Econ. Entomol. 85:1485-1490.
- Miles, J. W.; Lapointe, S. L.; Escandón, M. L.; y Sotelo, G. 1995. Inheritance of resistance to spittlebug (Homoptera: Cercopidae) in interspecific *Brachiaria* hybrids. J. Econ. Entomol. 88:1477-1481.
- Miles, J. W.; Cardona, C.; y Sotelo, G. 2005. Recurrent selection in a synthetic brachiariagrass population improves resistance to three spittlebug species. Crop Science (accepted November 2005).
- Painter, R. H. 1951. Insect resistance in crop plants. The McMillan Co., Nueva York.
- Panda, N. y Khush, G. S. 1995. Host plant resistance to insects. CAB International, Wallingford, Oxon, Reino Unido.
- Peck, D. C. 2001. Diversidad y distribución geográfica del salivazo (Homoptera: Cercopidae) asociado con gramíneas en Colombia y Ecuador. Rev. Colomb. Entomol. 27: 129-136.
- Rivas, L. y Holmann, F. 2004. Impacto económico potencial de la adopción de cultivares de *Brachiaria* resistentes a cercópidos. Pasturas Tropicales 26(3): 39-55.
- Smith, C. M. 1989. Plant resistance to insects. A fundamental approach. Wiley, Nueva York.
- Sotelo, P. A. 2004. Resistencia de *Brachiaria* spp. al salivazo: Efectos subletales de cultivares resistentes sobre los adultos de *Aeneolamia varia* (F.) (Homoptera: Cercopidae). Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad del Valle, Cali, Colombia. 109 p.
- Sotelo, G. y Cardona, C. 2001. Metodología de campo para la evaluación de *Brachiaria* spp. por resistencia al salivazo de los pastos, *Aeneolamia varia* (Homoptera: Cercopidae). Rev. Colomb. Entomol. 27(1-2):17-20.
- Valério, J. R.; Cardona, C.; Peck, D. C.; y Sotelo, G. 2001. Spittlebugs: Bioecology, host plant resistance and advances in IPM. pp. 217-221 En: Proceedings 19th. International Grasslands Congress. 11-21 February 2001. São Pedro, São Paulo, Brazil.