

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**SUSCEPTIBILIDAD DE *Rachiplusia nu* (Lepidóptera: Noctuidae) A LA PROTEÍNA
Cry1A(c) EXPRESADA EN SOJA Bt Y A INSECTICIDAS**

por

Agustina RODRÍGUEZ CERRUDO

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**PAYSANDÚ
URUGUAY
2025**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial – Sin Obra Derivada**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Directora:

Ing. Agr. Mag. Dr. Silvana Abbate

Directora:

Lic. Biol. MSc. PhD. Ximena Cibils

Tribunal:

Ing. Agr. Mag. Willy Chiaravalle

Ing. Agr. Oscar Bentancur

Fecha:

10 de abril de 2025

Estudiante:

Agustina Rodríguez Cerrudo

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a todas las personas que me han apoyado y guiado a lo largo de este recorrido.

En primer lugar, a mi tutora, Silvana Abbate, y a mi cotutora, Ximena Cibils, por su compromiso y dedicación en esta investigación. Su disposición para compartir sus conocimientos y su tiempo fueron fundamentales para la realización de este trabajo.

En segundo lugar, a quienes contribuyeron al desarrollo de este estudio, especialmente al Ing. Agr. Oscar Bentancur, por sus aportes en el procesamiento estadístico. A Patricia Choca de la Biblioteca EEMAC por su tiempo. A Maximiliano Minetto por su disposición el día de la defensa.

Un agradecimiento especial a Willy Chiaravalle por aceptar ser parte del tribunal y brindarme valiosos aportes.

A mi familia y a mi compañero, les agradezco profundamente su apoyo incondicional durante estos años, siempre motivándome a seguir adelante.

Finalmente, a mis amigos, con quienes compartí esta maravillosa carrera. Sin duda, este camino no habría sido tan especial sin su compañía.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
TABLA DE CONTENIDO.....	5
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS.....	7
RESUMEN.....	8
SUMMARY.....	9
1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1 OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	10
1.1.1 Objetivos específicos.....	11
1.1.2 Hipótesis.....	11
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	12
2.1 SOJA DESDE UNA PERSPECTIVA GLOBAL, REGIONAL Y LOCAL.....	12
2.2 SOJA TRANSGÉNICA BT PARA EL CONTROL DE INSECTOS PLAGA.....	12
2.2.1 Superficie y evolución de la soja Bt en Uruguay y en la región.....	13
2.2.2 Modo y espectro de acción de la proteína Cry1A(c).....	13
2.2.3 Riesgos potenciales de la tecnología Bt.....	13
2.3 <i>Rachiplusia nu</i>	14
2.3.1 Daños e importancia económica.....	14
2.3.2 Descripción de la especie.....	15
2.3.3 Biología.....	15
2.3.4 Generación de resistencia de <i>Rachiplusia nu</i> a la proteína Cry1A(c).....	16
2.4 CONTROL QUIMICIO DE PLAGAS.....	18
2.4.1 Tolerancia intrínseca de <i>Rachiplusia nu</i> a insecticidas sintéticos.....	19
2.4.2 Insecticidas comúnmente utilizados para el control de <i>Rachiplusia nu</i> en soja...20	
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
3.1 SUSCEPTIBILIDAD DE <i>Rachiplusia nu</i> A LA PROTEÍNA Cry1A(c) EXPRESADA EN SOJA Bt.....	23
3.2 SUSCEPTIBILIDAD DE <i>Rachiplusia nu</i> A DIFERENTES INSECTICIDAS.....	26
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	28
4.1 SUSCEPTIBILIDAD DE <i>Rachiplusia nu</i> A LA PROTEÍNA Cry1A(c) EXPRESADA EN SOJA Bt.....	28
4.1.1 Sobrevivencia.....	28
4.1.2 Porcentaje de defoliación y área foliar consumida.....	30
4.1.3 Índices alimenticios.....	32
4.2 SUSCEPTIBILIDAD DE <i>Rachiplusia nu</i> A DIFERENTES INSECTICIDAS.....	38
5. CONCLUSIONES.....	41

5.1 CONSIDERACIONES FINALES:	42
6. BIBLIOGRAFÍA.....	43

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

	Página
Tabla n.	
Tabla 1. Características de los insecticidas evaluados	26
Tabla 2. Porcentaje de mortalidad de larvas de <i>Rachiplusia nu</i>	39
	Página
Figura n.	
Figura 1. <i>Ciclo de vida de Rachiplusia nu</i>	16
Figura 2. <i>Jaulas con un trébolio y una larva por cada planta</i>	25
Figura 3. <i>Placa de Petri con hoja tratada con clorraniliprol a dosis baja y una larva L3</i>	27
Figura 4. <i>Sobrevivencia de larvas alimentadas con soja Bt y no Bt</i>	28
Figura 5. <i>Porcentaje de defoliación (%) según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	30
Figura 6. <i>Área de defoliación (cm²) según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	31
Figura 7. <i>Tasa de crecimiento relativa según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	33
Figura 8. <i>Eficiencia de conversión de alimentos ingeridos (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	34
Figura 9. <i>Eficiencia de conversión de alimentos digerido (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	34
Figura 10. <i>Digestibilidad aproximada según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	35
Figura 11. <i>Consumo relativo (%) según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)</i>	37

RESUMEN

Rachiplusia nu es una de las principales plagas de la soja en Uruguay, cuyo control se basa en la aplicación de insecticidas y el uso de soja Bt Cry1A(c). Actualmente, la soja Bt representa alrededor del 20 % del área cultivada, pero la resistencia detectada en poblaciones de *R. nu* en países vecinos genera incertidumbre sobre su eficacia en Uruguay. Además, las fallas en el control químico observadas en distintas regiones sugieren variaciones en la susceptibilidad a insecticidas. Este estudio tuvo dos objetivos: 1) comparar la supervivencia, el consumo foliar y los índices alimenticios de larvas de *R. nu* alimentadas con soja Bt y no Bt, y 2) evaluar la mortalidad larval tras la exposición a hojas tratadas con clorantropilprole, triflumuron ó emamectina benzoato. El trabajo se llevó a cabo en INIA La Estanzuela (Colonia) con larvas provenientes de adultos recolectados en la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni (Paysandú). Para evaluar la alimentación en soja Bt y no Bt, se colocaron individualmente larvas de tercer estadio en jaulas con un tréfolo de soja Bt (DM 5958 RSF IPRO) o no Bt (Génesis 5501). La susceptibilidad a insecticidas se determinó sumergiendo hojas de soja no Bt en soluciones con agua o con los insecticidas en tres dosis (recomendada, la mitad y el doble), siguiendo protocolos validados (Insecticide Resistance Action Committee, IRAC). Estas hojas fueron proporcionadas a larvas de segundo y tercer estadio, y se registró la mortalidad. Los resultados para el ensayo de soja Bt indicaron que tras cuatro días de alimentación, la supervivencia fue del 100 % en ambas variedades. La defoliación fue menor en soja Bt (9,91 %) en comparación con no Bt (17,4 %), sin embargo, el área foliar total consumida fue similar en ambos casos. No se registraron diferencias en la tasa de crecimiento, a pesar de que las larvas en soja Bt presentaron mayor eficiencia en la conversión del alimento. El consumo relativo fue mayor en soja no Bt, mientras que la digestibilidad de hojas no mostró variaciones. Dado que las variedades utilizadas no fueron isogénicas, los resultados podrían confundir efectos independientes del evento transgénico. En cuanto a la susceptibilidad a insecticidas, emamectina benzoato logró un 100 % de mortalidad a las 48 horas, mientras que clorantropilprole alcanzó este valor a las 94 horas. Triflumuron mostró una eficacia del 70 % a las 48 horas y del 90 % a las 96 horas. Los resultados evidencian una pérdida de susceptibilidad de *R. nu* a la soja Bt y una eficacia de control con los insecticidas evaluados cuando se aplican en dosis recomendadas. Esto resalta la importancia del monitoreo en cultivos Bt y no Bt y la necesidad de optimizar la calidad de aplicación de insecticidas para garantizar el contacto del principio activo con la plaga.

Palabras clave: resistencia, control de plagas, lagarta medidora, índices alimenticios, experimentos in-situ

SUMMARY

Rachiplusia nu is one of the main soybean pests in Uruguay. Its control relies on the application of insecticides and the use of Bt soybean expressing the Cry1A(c) protein. Currently, Bt soybean accounts for approximately 20% of the cultivated area; however, resistance detected in *R. nu* populations in neighboring countries raises concerns about its effectiveness in Uruguay. Furthermore, failures in chemical control observed in different regions suggest variations in insecticide susceptibility. This study had two objectives: (1) to compare survival, foliar consumption, and feeding indices of *R. nu* larvae fed on Bt and non-Bt soybean, and (2) to assess larval mortality after exposure to leaves treated with chlorantraniliprole, triflumuron, or emamectin benzoate. The study was conducted at INIA La Estanzuela (Colonia) using larvae obtained from adults collected at the Dr. Mario A. Cassinoni Experimental Station (Paysandú). To evaluate feeding performance, third-instar larvae were individually placed in cages containing a leaflet from either Bt soybean (DM 5958 RSF IPRO) or non-Bt soybean (Génesis 5501). Insecticide susceptibility was assessed by immersing non-Bt soybean leaves in solutions containing water or insecticides at three concentrations (recommended dose, half dose, and double dose), following validated protocols (Insecticide Resistance Action Committee, IRAC). These leaves were then offered to second- and third-instar larvae, and mortality was recorded. Results from the Bt soybean assay showed that after four days of feeding, larval survival was 100% in both soybean types. Defoliation was lower in Bt soybean (9.91%) compared to non-Bt (17.4%); however, total foliar area consumed was similar in both treatments. No differences were observed in the growth rate, although larvae feeding on Bt soybean exhibited greater efficiency in food conversion. Relative consumption was higher in non-Bt soybean, while leaf digestibility did not differ between treatments. Since the soybean varieties used were not isogenic, these results may reflect confounding effects unrelated to the transgenic event. Regarding insecticide susceptibility, emamectin benzoate caused 100% mortality within 48 hours, while chlorantraniliprole reached this level by 94 hours. Triflumuron showed 70% efficacy at 48 hours and 90% at 96 hours. The findings suggest a loss of susceptibility of *R. nu* to Bt soybean and demonstrate effective control with the evaluated insecticides when applied at recommended doses. These results underscore the importance of monitoring both Bt and non-Bt crops and highlight the need to optimize insecticide application quality to ensure adequate pest exposure to the active ingredient.

Keywords: resistance, pest control, soybean looper, feeding indices, in-situ experiments

1. INTRODUCCIÓN

El cultivo de soja en Uruguay representa más del 85% de la superficie agrícola estival (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2022). El manejo agronómico del mismo resulta clave para minimizar el impacto ambiental y maximizar su productividad. Dentro de los factores que limitan la producción en este cultivo, se encuentran los insectos plaga. Entre ellos, el orden Lepidóptera agrupa la mayor cantidad de especies, cuyas larvas causan daños de importancia al cultivo debido a que provocan la pérdida de área foliar, la reducción de la intercepción de la radiación y la disminución de la capacidad fotosintética ocasionando pérdidas del rendimiento de hasta un 60% (Casmuz et al., 2016). Una de las principales plagas de importancia económica para la soja en Uruguay es *Rachiplusia nu* (Guenée). Esta especie originaria de América Latina, es considerada de difícil control, ya que sus larvas prefieren alimentarse en el estrato medio del canopeo, por lo que los productos aplicados no alcanzan a la larva. Además, esta especie presenta mayor tolerancia intrínseca a ciertos ingredientes activos, desafiando su control químico con insecticidas sintéticos, que constituye la estrategia de manejo mayormente adoptada. Desde el 2012, en el país, otra herramienta disponible para el control de *R. nu* es la utilización de cultivos transgénicos. En Uruguay el evento MON87701 confiere resistencia a larvas de lepidópteros defoliadores mediante el gen que codifica la proteína Cry1A(c) (International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications [ISAAA], s.f.). Si bien, esta herramienta es una herramienta eficaz para el control de *R. nu*, recientemente en Argentina y Brasil se ha detectado resistencia de esta plaga a la soja Bt, por lo tanto, es necesario generar conocimiento de la situación actual en el Uruguay (Cibils et al., 2023). Por otro lado, debido al mencionado control errático de las pulverizaciones con insecticidas, mencionadas por técnicos y productores en diferentes zonas del país, es necesario investigar sobre los posibles casos de resistencias de los principios activos más comúnmente empleados. Consecuentemente, el objetivo general de este trabajo fue evaluar la susceptibilidad de *Rachiplusia nu* (Lepidóptera: Noctuidae) a la proteína Cry1A(c) expresada en soja Bt y la mortalidad de diferentes insecticidas usados en el cultivo de soja.

1.1 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general: Evaluar el impacto de la soja Bt y no Bt en la supervivencia, consumo y eficiencia alimentaria de larvas de *Rachiplusia nu*, así como la mortalidad de *R. nu* al ser expuestas a diferentes insecticidas en condiciones controladas.

1.1.1 Objetivos específicos

Objetivo específico 1a. Determinar las diferencias en los porcentajes de sobrevivencia de larvas de *R. nu* alimentadas con soja Bt y no Bt en condiciones controladas.

Objetivo específico 1b. Determinar los porcentajes de defoliación y el área foliar consumida por larvas de *R. nu* en hojas de soja Bt y no Bt en condiciones controladas.

Objetivo específico 1c. Determinar los índices alimenticios (tasa de crecimiento relativa, eficiencia de conversión de alimentos ingerido y digerido, digestibilidad aproximada y consumo relativo) entre larvas de *R. nu* alimentadas en hojas de soja Bt y no Bt en condiciones controladas.

Objetivo específico 2. Determinar los porcentajes de mortalidad de larvas de *R. nu* alimentadas con hojas de soja sumergidas en diferentes insecticidas (clorraniliprole, triflumuron y emamectin benzoato).

1.1.2 Hipótesis

Hipótesis asociada al objetivo específico 1a: el porcentaje de sobrevivencia de las larvas de *R. nu* al alimentarse con soja Bt es menor respecto a las larvas alimentadas en soja no Bt.

Hipótesis asociada al objetivo específico 1b: los porcentajes de defoliación producidos y el área foliar consumida por larvas de *R. nu* son menores en hojas de soja Bt respecto a los de soja no Bt.

Hipótesis asociada al objetivo específico 1c: Las larvas de *R. nu* presentan valores más bajos de índices alimenticios cuando son alimentadas en soja Bt en comparación a aquellas alimentadas en soja no Bt.

Hipótesis asociada al objetivo específico 2: La mortalidad de larvas de *R. nu* varía entre los diferentes insecticidas (emamectin de benzoato, clorraniliprole, triflumuron) ellos, pero en ningún caso supera el 80% al evaluar las dosis utilizadas para el control a campo.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 SOJA DESDE UNA PERSPECTIVA GLOBAL, REGIONAL Y LOCAL

La producción de granos de soja a nivel mundial se ha incrementado notoriamente, pasando de 144 millones de toneladas en el año 1997 a 348 millones de toneladas en el año 2022 (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2022a). Este crecimiento se debe a varios factores, entre ellos, un aumento en la demanda de alimentos, el avance de las economías en desarrollo, el aumento de los ingresos de la población, la capacidad de ciertos países para ampliar sus áreas de cultivo de soja, y el incremento tanto en la producción, como en la demanda de biocombustibles (derivados de aceites vegetales) (Departamento de Desarrollo Sostenible [DDS], 2009). Los principales productores de soja a nivel mundial son Brasil, Estados Unidos y Argentina, con producciones de 120, 116 y 43 millones de toneladas en grano, respectivamente en el año 2022. Sudamérica es la región con mayor producción de soja, representando el 86% de la producción mundial (FAO, 2022a). Argentina, Paraguay y Uruguay, aportan alrededor del 50% de la producción mundial y la expansión de la soja en estos países, implicó la sustitución de pastizales por agricultura desplazando a la ganadería y la deforestación de zonas naturales.

La superficie de soja en Uruguay ha aumentado de forma exponencial en los últimos 20 años, pasando de 8900 ha cosechadas en el año 2000 a un millón de hectáreas aproximadamente en la zafra 2021/2022, lo cual equivale a un 85% de los cultivos estivales del país con un rendimiento promedio de 2799 kg/ha (DIEA, 2022). La mayor área destinada a soja se concentra en el litoral oeste, en los departamentos de Paysandú, Rio Negro, Soriano y Colonia (Rocha & Villalobos, 2012).

2.2 SOJA TRANSGÉNICA BT PARA EL CONTROL DE INSECTOS PLAGA

Los cultivos transgénicos se crean mediante técnicas de ingeniería genética. La biotecnología modifica y transfiere genes de un organismo a otro, denominados organismos genéticamente modificados (Barrows et al., 2014). Actualmente, los transgénicos se utilizan en la producción agrícola con el fin de estabilizar y aumentar rendimientos, controlar malezas, mejorar la resistencia a plagas y tolerar condiciones abióticas adversas (James, 2003).

El uso de plantas transgénicas aplicadas al manejo de plagas se generó a partir del desarrollo de cultivos Bt, los cuales han sido genéticamente modificados con genes procedentes de la bacteria *Bacillus thuringiensis*, la cual produce proteínas con propiedades insecticidas (Abbate & Silva, 2017). Estos genes son insertados en las

plantas, lo que le confiere la capacidad de producir estas proteínas, con la finalidad de generar control sobre lepidópteros, reduciendo el uso de insecticidas (Yu et al., 1997).

2.2.1 Superficie y evolución de la soja Bt en Uruguay y en la región

En Uruguay, a partir del año 2012 se aprobó el cultivo Bt, y se comenzó a sembrar soja con el evento MON87701, el mismo le confiere resistencia frente a insectos lepidópteros con un gen que codifica la proteína Cry1A(c) (ISAAA, s.f.). El área destinada a soja Bt abarca actualmente alrededor del 20% de la superficie total cultivada con soja (Abbate, 2023).

2.2.2 Modo y espectro de acción de la proteína Cry1A(c)

Para que las proteínas de *Bacillus thuringiensis* ejerzan su poder insecticida actúa, la misma debe ser ingerida por el insecto sensible, ya que, al solubilizarse en el medio alcalino del intestino, la misma es activada (toxina) (Claus & Berkeley, 1986). Luego de ser activada, las proteínas Cry se unen a sitios específicos localizados en la microvellosidad de las células columnares del intestino medio. La unión a estos sitios específicos, es indispensable para determinar la toxicidad (Bravo et al., 2007). Una vez que las toxinas se adhieren a las células epiteliales de la membrana intestinal, generan una lesión que afecta su capacidad de dejar pasar iones de agua y potasio. Esto causa un desequilibrio osmótico, destrucción celular, disrupción del intestino, finalmente, lleva a la muerte del insecto sensible (Bravo et al., 2007).

La proteína Cry1A(c), les otorga resistencia a insectos lepidópteros plaga del cultivo de soja como: *Anticarsia gemmatalis*, *Rachiplusia nu*, *Pseudoplusia includens*, *Crociosema aporema* y *Helicoverpa gelotopoeon*, entre otras (Vera et al., 2022).

2.2.3 Riesgos potenciales de la tecnología Bt

Desde su liberación comercial, los cultivos Bt han sido objeto de polémica en la comunidad científica (Obrycki et al., 2001). Entre los riesgos se menciona el posible impacto no deseado en los organismos no blanco (Borsani et al., 2010). Estos riesgos incluyen, cambios en la biodiversidad, efectos en la cadena trófica y alteraciones de los procesos ecosistémicos en el suelo. Para el caso de los enemigos naturales, que forman parte de los organismos no blanco, es posible que entren en contacto con la toxina Bt debido a que se alimentan de diversas presas que pudieron haberse alimentado de dichos cultivos (Borsani et al., 2010). Estas presas, que generalmente son especies fitófagas, pueden haber consumido cultivos Bt, sin que estos le provoquen la muerte, acumulando en su interior toxinas. Esta es una vía a través de la cual los enemigos naturales se exponen a la toxina (Borsani et al., 2010).

Otro de los importantes riesgos asociados a esta tecnología se deba a que, la rápida adopción de los cultivos Bt a nivel mundial y la constante expresión de los genes Cry en las plantas transgénicas genera una fuerte presión de selección sobre las poblaciones de insectos plaga que podría resultar en el desarrollo de resistencia, por ende, la pérdida de eficacia de control (Horikoshi et al., 2021; Szwarc et al., 2022).

2.3 *Rachiplusia nu*

Dentro de las especies de noctuidos que afectan el cultivo de soja, la oruga medidora, *Rachiplusia nu* (Guenée) es considerada una de las principales plagas de importancia económica. Esta especie se encuentra distribuida en varios países de nuestra región, Brasil, Argentina, Uruguay, Paraguay y Bolivia (Vera et al., 2018).

2.3.1 Daños e importancia económica

Los daños en los cultivos son ocasionados directamente por las larvas de esta especie, ya que estas son exclusivamente fitófagas y se alimentan de las hojas (Bentancourt, 2008). El impacto de la defoliación en el cultivo se relaciona principalmente con su efecto en el Índice de Área Foliar (IAF), por ende, en la capacidad del canopeo para interceptar la luz durante el período reproductivo de la planta. Según Higley (1992) se observa una disminución gradual en el rendimiento de la soja a medida que la pérdida de área foliar reduce la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa por debajo del 85%.

Las larvas de *Rachiplusia nu* se ubican en el estrato medio e inferior de la planta, alimentándose del envés de las hojas, generalmente sin dañar las nervaduras. La capacidad de ingesta de una larva es de 100 a 110 cm² y es en sus últimos estadios larvales que consume entre el 80 y 90% del total consumido (Szwarc et al., 2022). Los hospederos de *Rachiplusia nu* son: alfalfa, arveja, espinaca, girasol, lino, papa, poroto, soja, trébol, zapallo y diversas malezas (Bentancourt & Scatoni, 2010).

El umbral de daño para las lagartas defoliadoras en soja, como *Rachiplusia nu*, varía según el estado de crecimiento del cultivo de soja y el grupo de madurez. Perotti y Gamundi (2007) establecieron durante el período vegetativo y de floración para las sojas con grupos de madurez de III a VIII, el umbral de tratamiento se establece en un 30% de defoliación y 20 orugas grandes por metro lineal de surco. En la etapa de inicio de fructificación hasta el amarillamiento de las hojas, para grupos de madurez III a V, el umbral se reduce a un 8-10% de defoliación y 10 orugas grandes (1,5 cm) por metro lineal de surco. Para grupos de madurez VI a VIII, el umbral en esta etapa es del 20% de defoliación y 20 orugas grandes por metro lineal de surco, todos estos valores

aplicables en un año con condiciones climáticas normales. Este umbral puede variar según las condiciones ambientales, por ejemplo, en un año con estrés hídrico, la planta de soja tolera menos el daño, lo que lleva a una disminución en los umbrales establecidos. En este caso, el umbral se reduce a un 15% de defoliación más la presencia de 10 lagartas durante el periodo vegetativo y de floración, y a un 10% de defoliación y 10 lagartas durante el periodo de inicio de fructificación hasta el amarillamiento de las hojas.

2.3.2 Descripción de la especie

En su estado adulto la polilla de *Rachiplusia nu*, mide de 13 a 18 mm de longitud, con una expansión alar de 28 a 34 mm (Chiaravalle, 1998). Sus alas anteriores son de coloración grisácea, con tonalidades castañas. Las características más distintivas que diferencia a *R. nu*, es que presenta una mancha plateada en forma de "Y", y porque el segundo par de alas son de coloración predominantemente anaranjada con márgenes posteriores oscuros (Chiaravalle, 1998). Los huevos son de color blanco amarillento y cambian a gris oscuros próximo a la eclosión, el tamaño de los mismos es de 0.5 mm de diámetro y 0,3 mm de altura (Chiaravalle, 1998).

En su estado de larva tiene tres pares de patas torácicas y además presenta tres pares de "falsas patas" en el abdomen, lo que define su forma de desplazarse "midiendo". Su coloración varía en tonos verdes con franjas blancas a lo largo del cuerpo. La cabeza y las patas torácicas pueden ser de color verde o negro y a medida que se encuentra en sus últimos estadios larvales, la parte anterior es más estrecha que la posterior (Chiaravalle, 1998). La pupa mide entre 10 a 14 mm y se encuentra dentro de un capullo de hilos de seda, al inicio su color es verde y a medida que transcurren los días se torna un color pardo oscuro (Chiaravalle, 1998).

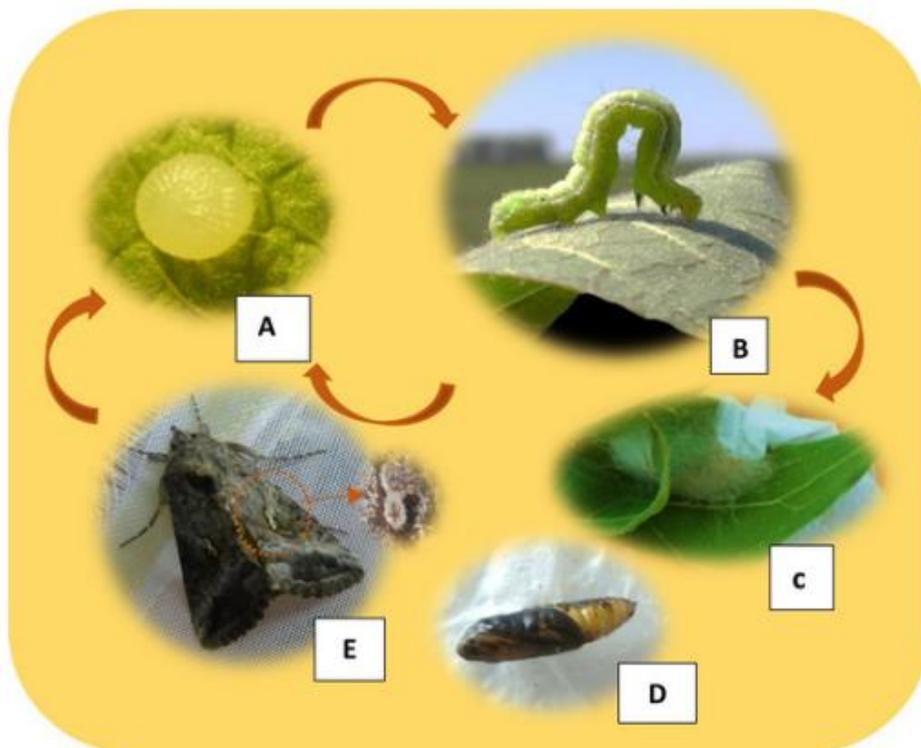
2.3.3 Biología

Tras la cópula, las hembras de *R. nu*, ponen sus huevos, llegando a depositar entre 700 y 1600 a lo largo de su vida (Bentancourt & Scatoni, 2010). El proceso de desarrollo embrionario abarca de tres a cinco días. Durante su crecimiento, las larvas atraviesan de cinco a seis estadios, requiriendo alrededor de tres semanas para completar su ciclo de vida (Bentancourt & Scatoni, 2010). En las últimas etapas larvales, las larvas muestran un apetito voraz y causan el mayor daño. Las pupas se adhieren a las plantas, envueltas en capullos de seda, durante una o dos semanas antes de emerger como adultos (Figura 1). En Uruguay, esta especie no presenta diapausa y permanece activa incluso en invierno. experimenta al menos cinco generaciones al año,

alcanzando su mayor abundancia durante los meses de verano (Bentancourt & Scatoni, 2010).

Figura 1

Ciclo de vida de Rachiplusia nu



Nota. Huevo (A), larva (B), prepupa (C), pupa (D) y adulto (E) de *Rachiplusia nu*. Tomado de Saluso et al. (2023).

2.3.4 Generación de resistencia de *Rachiplusia nu* a la proteína Cry1A(c)

En la zafra 2020/2021 en Brasil, se realizaron estudios para evaluar si la tecnología estaba funcionando correctamente, ya que se observaron daños inesperados por *Rachiplusia nu* (Guenée) y *Crociosema aporema* (Walsingham) en las variedades de soja que contenían el evento MON 87701 × MON 89788 (Horikoshi et al., 2021). Los análisis revelaron una modificación genética en la susceptibilidad a la proteína Cry1A(c), en ambas plagas (Horikoshi et al., 2021). Sin embargo, esta variedad de soja sigue siendo efectiva contra *Anticarsia gemmatalis* (Hübner), *Chrysodeixis includens*, *Chloridea virescens* (Fabricius) y *Helicoverpa armigera* (Hübner) en Brasil (Horikoshi et al., 2021).

Otro estudio en Brasil también reveló que los biopesticidas basados en Bt, también presentaban baja efectividad en el control de *Rachiplusia nu* (Braga et al., 2024). Debido a que todas las proteínas Cry1A compiten por los mismos sitios de unión

en el intestino medio de los insectos, la resistencia desarrollada para en una de estas proteínas afecta la susceptibilidad de todas (Ejemplo: Cry1Aa, Cry1Ab y Cry1A(c)) presentes tanto en los cultivos transgénico como en los bioinsecticidas (Braga et al., 2024).

En Argentina en la zafra 2021/2022 también se reportaron chacras con la presencia de lagartas y daños en cultivares de soja Bt, registrándose hasta un 30% de defoliación en estados reproductivos, y provocando aplicaciones de insecticidas en los mismos (Szwarc et al., 2022). En Uruguay en la misma zafra 2021/2022, también se reportaron chacras con daños ocasionados por *Rachiplusia nu* en soja con tecnología Bt (Cibils et al., 2023).

La estrategia utilizada para retrasar el desarrollo de poblaciones resistentes de las especies blanco de la tecnología a los cultivos Bt se enmarca dentro de un Programa de Manejo de la Resistencia (MRI). Este programa incluye rotación de toxinas, combinación de toxinas (genes apilados) y combinación de eventos con dosis altamente tóxicas y siembra de refugios (Brousseau et al., 1999). La estrategia de Alta Dosis / Refugio es mundialmente aceptada. Se basa en que las plantas Bt expresan una «dosis alta», la frecuencia inicial de alelos de resistencia en la población de insectos es muy baja, y el área refugio debe respetar un ubicación y proporción adecuada (Huang et al., 2011). El refugio es un parte de la chacra en la cual se debe sembrar una variedad de soja que no presente el gen Bt, esta parte corresponde al 20% del área y debe estar a una distancia máxima de 1200 metros. Esto es necesario ya que, en esa porción de la chacra, los insectos “susceptibles” pueden reproducirse y mantener así una población numerosa que al cruzarse con insectos “resistentes” sobrevivientes, generará que la descendencia mantenga una baja frecuencia de insectos “resistentes” (Tabashnik et al., 2009). Por otro lado, la dosis expresada en el vegetal, refiere a la concentración de toxina Cry en la planta del cultivo Bt en relación con la expresión de los genotipos de resistencia. Para una dosis alta, la concentración de toxina Cry debe ser suficientemente alta para que el tejido de la planta sea lo bastante tóxico, Se considera que el evento Bt es de alta dosis cuando el cultivo expresa una concentración de toxina Bt que elimina 99,99% de la fracción homocigota de la plaga blanco respecto al carácter de susceptibilidad a la toxina, y a la vez provoca la mortalidad de un muy elevado porcentaje ($\geq 95\%$, Huang et al., 2011) de la fracción heterocigota para el mismo carácter (Trumper, 2014).

Es importante considerar que las concentraciones de la toxina Bt pueden variar debido a múltiples factores. Entre ellos se encuentran la edad de la hoja (Le et al., 2007; Wei et al., 2005), las condiciones de crecimiento de la planta (Le et al., 2007), su estado

nutricional (Coviella et al., 2002), la exposición a altos niveles de CO₂ (Coviella et al., 2002; Wu et al., 2007) y las fluctuaciones de temperatura (Himanen et al., 2009). Estas modificaciones en la expresión de la toxina pueden generar un control inconsistente de la plaga, lo que en ocasiones se interpreta erróneamente como el desarrollo de resistencia.

2.4 CONTROL QUIMICO DE PLAGAS

El control de plagas de interés agrícola comienza en tiempos antiguos, cuando civilizaciones como la egipcia, china y romana recurrían a sustancias naturales provenientes de minerales y plantas para proteger sus cultivos (Schmidt et al., 2022). No obstante, fue después de la Segunda Guerra Mundial, con la Revolución Verde y el auge de la agricultura moderna, cuando comenzó a incrementarse notablemente la producción y el uso de productos químicos sintetizados para el control de plagas (Schmidt et al., 2022). A nivel mundial durante el 2022, la cantidad total de insecticidas sintéticos utilizados en la agricultura fue de 772,457.38 k toneladas (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2022b). De este total, Asia representó el 56.2%, las Américas el 25.2%, Europa el 9.4%, África el 7.7% y Oceanía el 1.5% (FAO, 2022b).

En Uruguay, el auge de la soja a partir de 2003 marcó el inicio de una era de uso intensivo de agroquímicos (Abreu, 2023). Entre 2000 y 2021, las importaciones de plaguicidas oscilaron entre 3,9 y 10,6 toneladas. En 2021, los insecticidas más importados fueron: clorpirifos (47%), aceite de parafina (12%), triflumuron (6%), fosfuro de aluminio (5%), clorantraniliprol (3%) (Palladino et al., 2023).

El uso de insecticidas es el método más utilizado en el control de plagas dada su rapidez y efectividad. Sin embargo, su uso conlleva a efectos negativos sobre el ambiente y salud humana, como el aumento de casos de resistencia, impacto sobre organismos benéficos (polinizadores, enemigos naturales) entre otros (Ansari et al., 2014). Múltiples evidencias indican que la agricultura es una de las principales causantes de contaminación ambiental, debido al uso de agroquímicos (Tittonell et al., 2020).

En Uruguay, el daño causado por insectos plaga durante todo el ciclo del cultivo de soja determinan en promedio entre dos y tres aplicaciones de insecticidas (Rava et al., 2024). Para el control de las plagas, es necesario diseñar una estrategia de manejo racional. Para que el control sea eficiente, se deben tener en cuenta varios aspectos: la identificación del organismo plaga, el conocimiento de su biología y ecología, así como del cultivo afectado, incluyendo su biología y ecología (Jiménez Martínez, 2009).

Además, es crucial comprender las condiciones socioeconómicas del agricultor, como la disponibilidad de recursos, conocer los métodos de controles eficaces disponibles, y sus implicaciones socioeconómicas y ambientales. También se debe estar al tanto de las regulaciones gubernamentales relacionadas con el control legal, y determinar cuándo es necesaria la aplicación directa de un insecticida. Es fundamental seleccionar los métodos más efectivos que minimicen el daño al medio ambiente y asegurar el uso correcto de los métodos de control empleados (Jiménez Martínez, 2009). Tomando en cuenta estas consideraciones, se puede afirmar que el diseño adecuado de estrategias de manejo, depende de la naturaleza del cultivo y de la plaga, la capacidad y tipo de daño causado por la misma, los factores de mortalidad natural (clima y enemigos naturales) y el valor económico del cultivo (Jiménez Martínez, 2009).

2.4.1 Tolerancia intrínseca de *Rachiplusia nu* a insecticidas sintéticos

Los insectos pueden desarrollar resistencia a los insecticidas a través de adaptaciones genéticas, procesos de desintoxicación metabólica y modificaciones en su comportamiento, como respuesta a la constante presión selectiva ejercida por estos compuestos. Estos mecanismos reducen la efectividad de los controles químicos, generando resistencia, provocando la disminución en la eficacia del manejo de plagas, el incremento en los costos de producción y efectos adversos sobre el medio ambiente (Iftikhar et al., 2024).

Las pérdidas de follaje provocadas por *Rachiplusia nu* determinan múltiples aplicaciones de insecticidas en los cultivos de soja, aunque en algunos casos los controles no son completamente efectivos. Esto se debe, en parte, a la tendencia de las larvas a refugiarse en la zona media del canopeo y a su tolerancia intrínseca a distintos ingredientes activos del grupo de los piretroides, como permetrina, cipermetrina y lambda-cialotrina (Russo et al., 2012).

Un factor clave para el correcto funcionamiento de los insecticidas es asegurar una pulverización eficiente que garantice una cobertura uniforme en las plantas. Esto facilita que los insectos ingieran el producto de manera efectiva. Dado que las larvas de *R. nu* suelen ubicarse en las partes media y baja de la planta, alimentándose principalmente en el envés de las hojas, es fundamental que la aplicación alcance estas áreas para maximizar su eficiencia (Lobos, 2010).

Con el objetivo de evaluar en Brasil los niveles de susceptibilidad y resistencia a distintos insecticidas en poblaciones de *Chrysodeixis includens* (Walker) y *Rachiplusia nu* (Guenée), se llevaron a cabo ensayos con diversos grupos de insecticidas. Se incluyeron aquellos con acción sobre el sistema nervioso (tiodicarb, metomilo, lambda-

cialotrina, espinetoram, metaflumizona, indoxacarb y benzoato de emamectina), acción muscular (clorantraniliprol, ciclaniliprol y flubendiamida), reguladores de crecimiento (teflubenzurón, clorfluazurón y metoxifenoazida), así como insecticidas que afectan el metabolismo energético y el intestino medio (clorfenapir y un biopesticida a base de *Bacillus thuringiensis* – Bt) (Braga et al., 2024).

Las diferentes poblaciones de cada especie, incluso cuando estaban separadas geográficamente, presentaron niveles de resistencia similares (Braga et al., 2024). En ambos casos, la concentración letal 90% de la mayoría de los insecticidas fue superior a la dosis recomendada para el control de ambas especies a campo. La eficiencia de control de: espinetoram, metaflumizona, benzoato de emamectina, ciclaniliprol y clorfenapir fue similar para ambas especies. En contraste, indoxacarb, clorantraniliprol, flubendiamida, teflubenzurón y clorfluazurón fueron más letales para *R. nu*, mientras que metoxifenoazida y el biopesticida a base de Bt, resultaron más efectivos contra *C. includens*. Finalmente, tiodicarb, metomilo y lambda-cialotrina demostraron baja toxicidad en ambas especies (Braga et al., 2024). Para *R.nu* particularmente, la exposición a benzoato de emamectina durante 48 horas y a clorantraniliprol por 96 horas resultó en una mortalidad del 100%. El teflubenzurón, un regulador de crecimiento con un modo de acción similar al triflumuron, alcanzó un 80% de mortalidad tras 120 horas de exposición con la dosis recomendada a campo (Braga et al., 2024).

2.4.2 Insecticidas comúnmente utilizados para el control de *Rachiplusia nu* en soja

En Uruguay, los insecticidas sintéticos mayormente utilizados en el cultivo de soja para el control de lepidópteros defoliadores (entre ellos *R. nu*) son clorantraniliprole, triflumuron, emamectin benzoato, clorpirifós, bifentrin y tiametoxam (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca [MGAP], s.f.). Entre ellos se describirán aquellos que fueron utilizados en el presente trabajo.

2.4.2.1 Clorantraniliprol

El clorantraniliprol, es una sustancia activa perteneciente al grupo IRAC 28, es decir al grupo de moduladores del receptor de la rianodina y al subgrupo de las diamidas (IRAC Argentina, s.f.). El mismo actúa por contacto e ingestión. Provoca una acción estomacal de manera sistémica activando los canales de calcio y los receptores de rianodina, fundamentales para la función muscular de los insectos. El clorantraniliprole, se une a estos canales provocando una liberación excesiva de calcio, lo que induce la contracción muscular. Los insectos tratados presentan parálisis muscular y dejan de alimentarse a las pocas horas de ser tratados, ocasionando la muerte posteriormente. Este insecticida no tiene poder de volteo, pero es importante remarcar que el insecto

deja de generar daño rápidamente debido a la parálisis de sus mandíbulas (Álvarez & Abbate, 2013). Este principio activo controla lepidópteros plaga como *Rachiplusia nu*, *Anticarsia gemmatalis* y *Spodoptera frugiperda* (Bentley et al., 2010; Proquimur, 2017b). Es considerado selectivo para lepidópteros (Álvarez & Abbate, 2013), aunque se han reportado ciertos efectos sub-letales sobre organismos acuáticos (Stinson et al., 2022) y enemigos naturales (Parsaeyan et al., 2020). Este principio activo tiene efecto residual, lo cual es bueno para el control de las plagas objetivo, pero aumenta el riesgo de generación de poblaciones resistentes y la exposición a otros organismos. Está clasificado como banda verde (IV) (Cámara de Sanidad Agropecuaria y Fertilizantes [Casafe], s.f.), es decir, no es considerado tóxico para los mamíferos. Sin embargo, presenta una toxicidad moderada para los polinizadores (Dotti de Araujo, 2019; Proquimur, 2017b).

2.4.2.2 Emamectin benzoato

El emamectin benzoato es una sustancia activa perteneciente al grupo IRAC 6, es decir a los moduladores alostéricos del canal de cloro dependiente de glutamato, su subgrupo es la avermectina (IRAC Argentina, s.f.). Este principio activo es selectivo para lepidópteros y actúa sobre la activación del canal del cloro del sistema nervioso, interrumpiendo los impulsos nerviosos de los insectos y en la síntesis de quitina (Fanigliulo & Sacchetti, 2008). Actúa principalmente por ingestión y posee acción translaminar, lo que le permite penetrar en el tejido foliar (Tafirel, s.f.). Sin embargo, cuando permanece en la superficie de la hoja, se degrada rápidamente. Perteneciente a la categoría toxicológica grupo II banda amarilla, moderadamente peligroso para los humanos (Casafe, s.f.), altamente tóxico para las abejas (Cibeles, s.f.) provocando también efectos sub letales sobre las mismas (Abdu-Allah & Pittendrigh, 2018).

2.4.2.3 Triflumuron

El triflumuron es un compuesto activo del grupo químico IRAC 15, (benzoilureas) clasificado como un regulador del crecimiento de insectos (IRAC Argentina, s.f.). Su modo de acción se produce por contacto o ingestión, inhibiendo la síntesis de quitina, por lo tanto, se ve afectado el proceso normal de muda en los insectos, le confiere un efecto ovicida y larvicida. Debido a este mecanismo, su acción es más lenta en comparación con los insecticidas sistémicos (Dotti de Araujo, 2019). Dado su modo de acción, la aplicación del triflumuron debe realizarse cuando la mayoría de las larvas se encuentren en los primeros estadios de su desarrollo, etapa en la que su consumo de alimento es reducido. Los insectos defoliadores en sus primeras cuatro fases larvales ingieren menos del 10 % del total de alimento que consumirán a lo largo de su desarrollo como larva (Lobos, 2010).

Este principio activo es selectivo para lepidópteros (Lozoya Saldaña et al., 1987; Proquimur, 2017a). Los reguladores del crecimiento de insectos se caracterizan por su efecto residual, su uso en dosis bajas y su alta selectividad, lo que reduce el impacto sobre especies no objetivo. Triflumuron es banda verde (Casafe, s.f.), toxico para las abejas (Dotti de Araujo, 2019; Proquimur, 2017a).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 SUSCEPTIBILIDAD DE *Rachiplusia nu* A LA PROTEÍNA Cry1A(c) EXPRESADA EN SOJA Bt

El estudio fue realizado en INIA La Estanzuela, Estación Experimental “Dr. Alberto Boerger”, ubicada en el Departamento de Colonia, en el pueblo Semillero. Para la obtención de individuos experimentales de *Rachiplusia nu*, se recolectaron adultos de esta especie en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni”, Facultad de Agronomía (Paysandú, Uruguay), utilizando una trampa de luz. Luego de mantener al menos cuatro generaciones alimentadas con hojas de soja no Bt, algunos individuos fueron transportados a INIA La Estanzuela y criados en el laboratorio de entomología bajo condiciones controladas (27 ± 2 °C, 14:10 (L/O), 70-75 % HR) con dieta artificial Cabbage Looper (*Trichoplusia ni*) diet; Southland Product Inc; Arkansas, USA (<https://southlandproducts.net/>).

Se utilizaron las variedades de soja Bt (DM 5958 RSF IPRO) y no Bt (Génesis 5501). Las dos variedades de soja evaluadas no eran líneas isogénicas, pero eran muy similares en fenología. Esto ocurrió debido a que se quisieron evaluar genotipos comerciales y no existen cepas comerciales con y sin el evento MON 87701, el cual confiere la expresión de la proteína Cry1A(c). Las mismas fueron sembradas el 26 de junio de 2023 en macetas, con una dimensión de 30 cm altura y 20 cm de ancho. Previo a comenzar con el bioensayo, se realizó un test de ELISA (Envirologix, 2014) a plantas de 40 cm de altura mantenidas en el invernáculo, para confirmar el estatus Bt o no Bt de cada una de ellas. El manejo agronómico de ambas variedades fue idéntico, procurando que no presentaran ningún estrés biótico ni abiótico (hídrico o nutricional).

Se utilizaron jaulas (23 cm de diámetro y 71 cm de largo; Figura 2) adaptando el modelo propuesto por de Cibils-Stewart et al. (2015). Cada jaula consistía en una estructura de alambre envuelta en una malla blanca con tapas con cierres para poder colocar dentro el trifolío y la larva. Para permitir el libre movimiento de las larvas dentro de cada jaula, se dispusieron soportes cilíndricos de alambre de acero galvanizado de calibre 14, que presentaban un anclaje sobre la tierra para darle rigidez a la jaula. Las mismas fueron colocadas cuando las plantas alcanzaron estado fenológico V5. El manejo del riego se realizó manteniendo las macetas sobre una bandeja con agua destilada que se chequeó diariamente. La fertilización se realizó de manera mensual, añadiendo 10 ml de NPK por maceta asegurando que siempre tengan agua.

Para el procesamiento estadístico, se empleó un diseño experimental completamente al azar (DCA), donde se establecieron dos tratamientos: soja Intacta® (Bt) (DM 5958 RSF IPRO) y soja convencional (no Bt) (Génesis 5501). Cada planta

evaluada fue considerada una unidad experimental. En total, se evaluaron 20 unidades experimentales (diez repeticiones por tratamiento). Para el ensayo, se seleccionaron larvas en el tercer estadio larval (L3), las cuales fueron sometidas a un ayuno previo de dos horas. Posteriormente, se pesó cada larva y se instaló dentro de una jaula que contenía un trébol de soja. Las plantas permanecieron en un invernáculo con condiciones semi-controladas durante el experimento, que se desarrolló del 17 al 21 de julio de 2023.

Transcurridos cuatro días, se retiraron las larvas de cada jaula y se evaluó la sobrevivencia de las larvas, en caso de estar viva, se registró el peso de la larva, se colectaron las heces (excremento). También se determinó el consumo de cada larva: porcentaje y área de defoliación (centímetros cuadrados), y se estimó el rechazo, el cual correspondió al área de hoja no consumida, utilizando el programa BioLeaf-Foliar Análisis™.

Se estimaron variables relacionadas con la eficiencia de crecimiento y utilización de alimentos. Las variables calculadas fueron:

1. Tasa de crecimiento relativa (RGR): ganancia de peso de la larva/ (peso inicial x duración del bioensayo en días). RGR calcula el crecimiento de la masa corporal en relación con la masa corporal inicial (Mg por día).
2. Eficiencia de conversión de alimentos ingeridos (ECI): (ganancia de peso de la larva/ (masa inicial-masa final consumida)) *10. ECI estima el porcentaje de alimentos ingeridos que se convirtió en masa corporal; también denominada eficiencia de crecimiento.
3. Eficiencia de conversión de alimento digerido (ECD): (ECI-heces) *10. ECD estima el porcentaje de alimentos asimilados que se convierte en masa corporal; también denominada eficiencia metabólica.
4. Digestibilidad aproximada (AD): ((masa inicial-masa final consumida)-heces) x10. AD estima el porcentaje de alimentos ingeridos que se digiere y asimila; también denominada eficiencia de absorción.
5. Consumo relativo (RC): (masa inicial-masa final consumida) / masa corporal diaria. RC estima la masa de alimentos ingeridos durante 24 horas en relación con la masa corporal inicial (Mg por día).

El análisis estadístico se realizó con el programa InfoStat (Balzarini et al., 2008), utilizando el método ANOVA (Análisis de Varianza) para identificar posibles diferencias significativas entre los grupos utilizando un P-valor menor o igual al 5%.

El modelo estadístico teórico utilizado para el análisis de los resultados fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} : variable aleatoria observable

μ : parámetro, media general

τ_i : efecto relativo del i -ésimo tratamiento

ε_{ij} : variable aleatoria no observable

Figura 2

Jaulas con un trébol y una larva por cada planta



3.2 SUSCEPTIBILIDAD DE *Rachiplusia nu* A DIFERENTES INSECTICIDAS

El experimento se llevó a cabo en INIA La Estanzuela. Los individuos de *Rachiplusia nu* se obtuvieron del mismo modo que para el ensayo fueron colectados de la misma manera. Se realizó ajustándose al método 018 de la IRAC (Insecticide Resistance Action Committee [IRAC], 2010). Se utilizaron 100 hojas de soja convencional, de las cuales 10 hojas se utilizaron como testigo y las mismas fueron embebidas en agua únicamente. Los 90 restantes fueron embebidos en insecticidas. El ensayo se realizó el entre el 17 de julio y 21 de julio de 2023.

Los insecticidas empleados fueron clorantraniliprol, triflumuron y emamectin benzoato (Tabla 1).

Tabla 1

Características de los insecticidas evaluados

Nombre comercial	Formulación*	Ingrediente activo (g ia/l)	Grupo químico	Dosis Campo (g ia. /ha)	Cat. toxicológica
Sumo	SC	Clorantraniliprol (220 g ai/l)	Diamida antranílica	6	IV
Nion	SC	Triflumuron (480 g ai/l)	Benzoylurea	24	IV
Novomectin	SC	Emamectin benzoato (200 g ai/l)	Avermectina	11,4	II

Nota. SC: suspensión concentrada.

Para cada insecticida se destinaron 30 hojas, de las cuales 10 presentaron una dosis alta (2 DC), 10 dosis media (DC), 10 dosis baja (0.5DC) de etiqueta. Para iniciar el ensayo se seleccionaron 100 larvas en estadio L2-L3, las cuales se habían sometido a un ayuno de 4 horas previo a la colocación en las placas de Petri. Luego de que las 100 hojas fueron embebidas en los diferentes tratamientos, se colocaron dentro de una placa de Petri, en la cual cada placa tenía una larva. Para evitar la desecación, el pecíolo de cada hoja fue envuelto con algodón humedecido con agua y papel metálico (Figura 3). Transcurridas 48 horas, se examinaron las placas de Petri y se evaluó la mortalidad de las larvas. Esta evaluación se repitió a las 96 horas.

El análisis estadístico para la variable mortalidad se realizó con el programa InfoStat (Balzarini et al., 2008). Se utilizó un diseño experimental completamente al azar (DCA) con un arreglo factorial de tratamientos. Se evaluaron tres tratamientos (insecticidas) cada uno de los cuales fue evaluado en tres niveles: dosis de campo, el doble y la mitad de la misma, adicionando un tratamiento adicional como testigo (agua destilada). En cada caso se evaluaron 10 repeticiones diferentes, totalizando 100 larvas utilizadas en el estudio. Dado que la variable de estudio fue la mortalidad, se confeccionaron tablas de contingencia y se aplicó la prueba de Irwin-Fisher para categorizar a los individuos como vivos o muertos. Se comparó el tratamiento testigo con las distintas dosis (alta, media y baja) de cada tratamiento.

Figura 3

Placa de Petri con hoja tratada con clorantraniliprol a dosis baja y una larva L3



4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

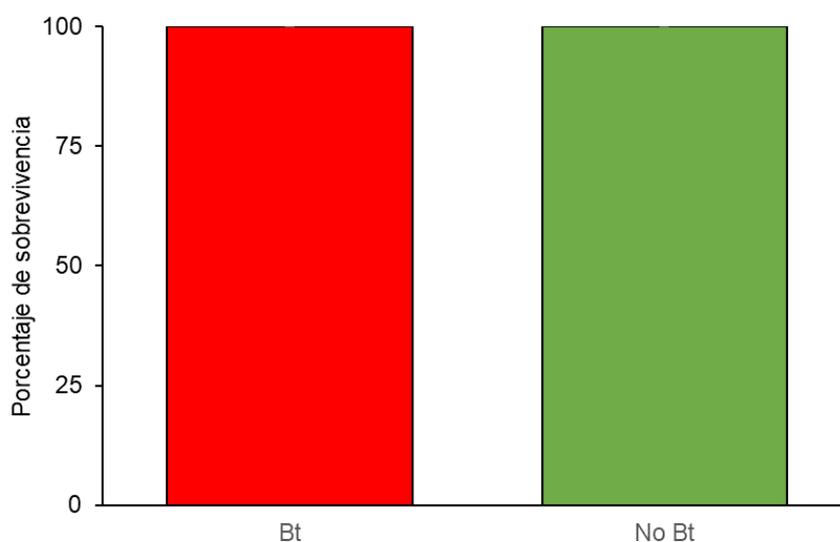
4.1 SUSCEPTIBILIDAD DE *Rachiplusia nu* A LA PROTEÍNA Cry1A(c) EXPRESADA EN SOJA Bt

4.1.1 Sobrevivencia

La sobrevivencia de larvas de *Rachiplusia nu* (L3) alimentadas de folíolos de soja creciendo en plantas durante 4 días, no varió entre las variedades Bt y no Bt evaluadas y en ambos tratamientos fue del 100 por ciento, no registrándose variaciones entre ninguno de los individuos evaluados (Figura 4).

Figura 4

Sobrevivencia de larvas alimentadas con soja Bt y no Bt



Los resultados obtenidos rechazan la hipótesis propuesta inicialmente, ya que las larvas en tercer estadio que se alimentaron con soja Bt durante 4 días, sobrevivieron al final del experimento. Dado que la variedad evaluada expresa un evento transgénico que incluye dentro de su especie objetivo a *R. nu*, era esperable que un alto porcentaje de los individuos evaluados mueran al alimentarse de la proteína Cry1A(c). Se espera que esta toxina, al ser ingerida por la especie blanco, determine la degradación de las paredes del tubo digestivo y la muerte del insecto debido a una entrada masiva de agua al sistema que finalmente se paraliza (Carbone, 2018).

La sobrevivencia de las larvas alimentadas sobre soja Bt indicaría la falta de susceptibilidad de las mismas a la proteína Cry1A(c). Muchos mecanismos podrían estar involucrados en esta baja susceptibilidad a la toxina, incluida la resistencia metabólica del insecto a las toxinas. La probabilidad de supervivencia de las larvas que se alimentan de cultivos Bt varían según la especie (Hernández-Rodríguez et al., 2013), la población

(Cibils et al., 2023) y el estado larvario (Tavares et al., 2021). En este sentido, los resultados obtenidos en esta tesis no podrían extrapolarse a otras poblaciones de esta especie, sin embargo, los controles erráticos reportados por diferentes productores en distintas partes del país a partir de la zafra 2021/2022 pondrían de manifiesto que esta pérdida de tolerancia no es exclusiva de la población en estudio (originada a partir de adultos colectados en Paysandú). En relación al tamaño de larva es de esperar que la susceptibilidad de larvas de tercer estadio sea inferior en relación con larvas neonatas, ya que estas últimas se exponen al cultivo de forma natural cuando la hembra adulta ovipone sobre él y presentan una menor dosis letal, acorde a su tamaño corporal. Sin embargo, no era esperable que ninguna larva en tercer estadio muera al alimentarse durante 4 días por hojas Bt, tal como sucedió en el presente estudio concordando con los resultados de Cibils et al. (2023).

Este resultado pondría en evidencia el desarrollo de poblaciones de *R. nu*, resistentes a cultivos de soja que expresen la proteína Cry1A(c) en Uruguay. Los resultados obtenidos en este trabajo coinciden con los reportados por Horikoshi et al. (2021) en Brasil, quienes identificaron una modificación genética en la susceptibilidad de *Rachiplusia nu* a la toxina Bt. En su estudio, las concentraciones de Cry1A(c) utilizadas para estimar la LC50 en *R. nu* en un campo de soja MON 87701 x MON 89788 variaron entre 1.165 y 74.600 ng/cm². A estos niveles de exposición, la supervivencia de la población de *R. nu* osciló entre el 74,6 % y el 91,7 %. En este mismo país, Braga et al. (2024) también reportaron poblaciones de *Rachiplusia nu*, resistentes a la proteína Cry1A(c) expresada en Bt.

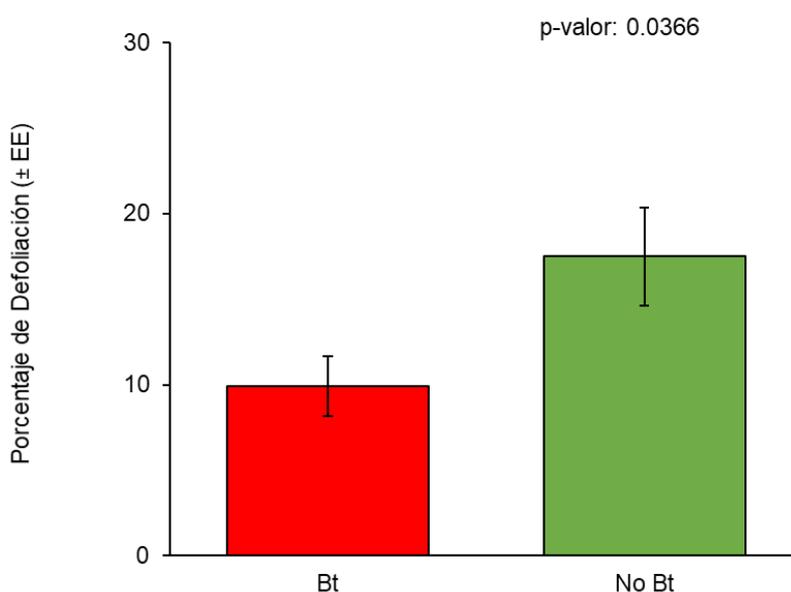
Nuestros resultados también coinciden con los obtenidos por Cibils et al. (2023) donde evaluaron la supervivencia de larvas de *R. nu* expuestas a soja Bt en una población de Quebracho y obtuvieron 100% de sobrevivencia. Cabe considerar, que el ensayo de Cibils et al. (2023) tuvo una duración de 15 días en las cuales las larvas fueron alimentadas con una hoja cortada de las plantas evaluadas de soja Bt. Esta metodología, podría generar que la hoja no esté expresando la toxina durante todo el período de evaluación, pudiendo explicar el resultado obtenido por los autores. En cambio, en el presente trabajo, las condiciones de evaluación fueron diferentes, ya que el trifolío con el que se alimentan las larvas, siempre estuvo unido a la planta, por lo que la toxina debería haberse expresado constantemente, ya que las macetas no fueron sometidas a ningún estrés ambiental, lo cual podría variar la expresión de la toxina en la planta (Himanen et al., 2009; Le et al., 2007).

4.1.2 Porcentaje de defoliación y área foliar consumida

Los resultados indicaron que la tecnología Bt fue un factor significativo en la variable porcentaje de defoliación (p -valor = 0,0366). Las plantas no Bt mostraron una defoliación significativamente mayor que las Bt, alcanzando un promedio de 17,4% de defoliación después de 4 días de evaluación (Figura 5), lo que coincide con la hipótesis planteada al inicio del estudio. En contraste, las larvas alimentadas con soja Bt provocaron un promedio de 9,91% de defoliación durante el mismo período. Estos resultados fueron inesperados, ya que la tecnología Bt, al momento de la comercialización del evento MON87701, incluía a *Rachiplusia nu* como una de las especies objetivo para su control.

Figura 5

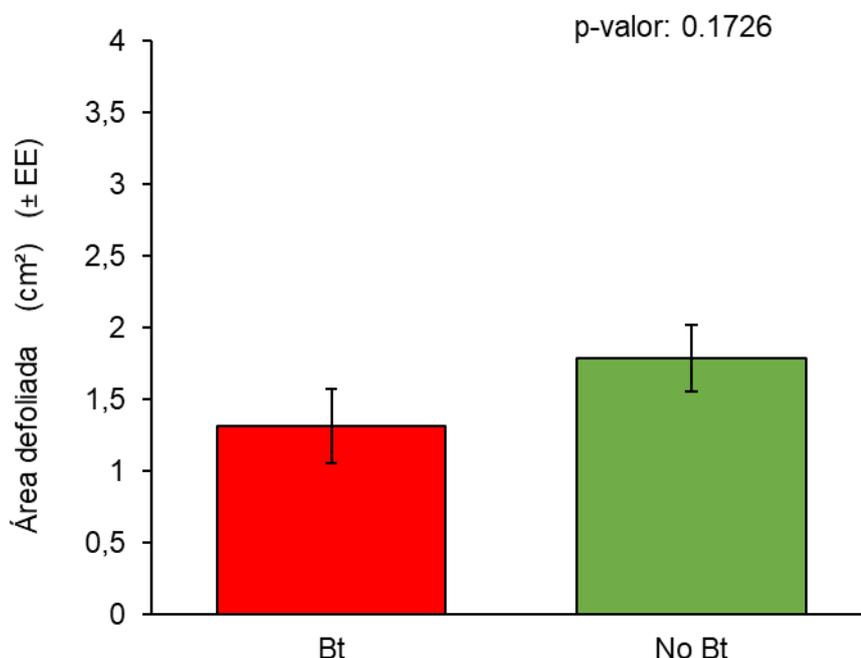
Porcentaje de defoliación (%) según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)



Respecto al área defoliada, no hubo diferencias significativas entre el área foliar consumida por larvas de *R. nu* en soja Bt y no Bt (p -valor = 0.1726; Figura 6), lo cual rechaza la hipótesis propuesta, ya que, si bien se observa una tendencia de menor consumo de área foliar en las hojas Bt, la misma no es significativa y pone de manifiesto que la población de *R. nu* evaluada puede alimentarse de plantas que expresen la proteína Cry1A(c).

Figura 6

Área de defoliación (cm^2) según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)



En Argentina durante la zafra 2021/2022, Szwarc et al. (2022) reportaron la presencia de larvas y daños en soja Bt, registrando hasta un 30% de defoliación en estados reproductivos del cultivo de soja. En el presente trabajo, el mayor porcentaje de defoliación registrado en soja Bt en estado vegetativo V5 fue el de una larva que alcanzó un 19,49 % durante un período de cuatro días, este valor es superior al promedio registrado entre las larvas expuestas a soja no Bt.

Según Higley (1992), el cultivo de soja muestra una disminución gradual en el rendimiento de la soja a medida que la pérdida de área foliar reduce la interceptación de la radiación fotosintéticamente activa por debajo del 85%. Estudios realizados en la EEMAC, en los cuales se inocularon larva de *R. nu* en plantas de soja en estadio V5, con buenas condiciones hídricas, demostraron que recién a partir de defoliaciones del 46% se observan mermas de rendimiento en comparación de plantas no defoliadas (Beasley Lomazzi, 2024). La capacidad de defoliación de larvas de *R. nu* sobre soja Bt demostrada en el presente trabajo evidencia la necesidad de realizar monitoreos frecuentes aún en soja resistente a lepidópteros (Bt), ya que la presencia de larvas de *R. nu* en el cultivo podría determinar niveles de defoliación que comprometan el rendimiento logrado por el cultivo.

Si bien nuestros resultados indican que el porcentaje de defoliación fue mayor en la soja no Bt, al analizar el área defoliada en centímetros cuadrados, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, demostrando que las larvas pueden consumir la misma cantidad independientemente de la tecnología. En este sentido, el efecto observado sobre la defoliación, podría no estar asociado al factor evaluado (tecnología Bt/no Bt), sino que pudo ser confundido debido a que los tamaños de los trifolios fueron diferentes entre ambos tratamientos, ya que la variedad Bt evaluada presentó mayor tamaño de hojas en comparación con la no Bt (Génesis 5501). Este resultado pone de manifiesto la importancia de evaluar ambas variables, ya que basarse únicamente en el porcentaje de defoliación no proporciona una medida precisa de la cantidad real de tejido consumido.

Las larvas que se alimentaron con soja Bt consumieron, en promedio, 0,33 cm² por día, mientras que las que consumieron soja no Bt alcanzaron un promedio de 0,45 cm² por día, si bien estas diferencias no fueron significativas, se puede observar una tendencia de mayor consumo en aquellas larvas alimentadas con soja no Bt. De todos modos, estos resultados comprueban la capacidad de las larvas de la población evaluada de *R. nu* de alimentarse de soja resistente a lepidópteros, evidenciando que esta tecnología ya no sería adecuada para controlar esta especie de lepidópteros defoliador y evitar las aplicaciones de insecticidas.

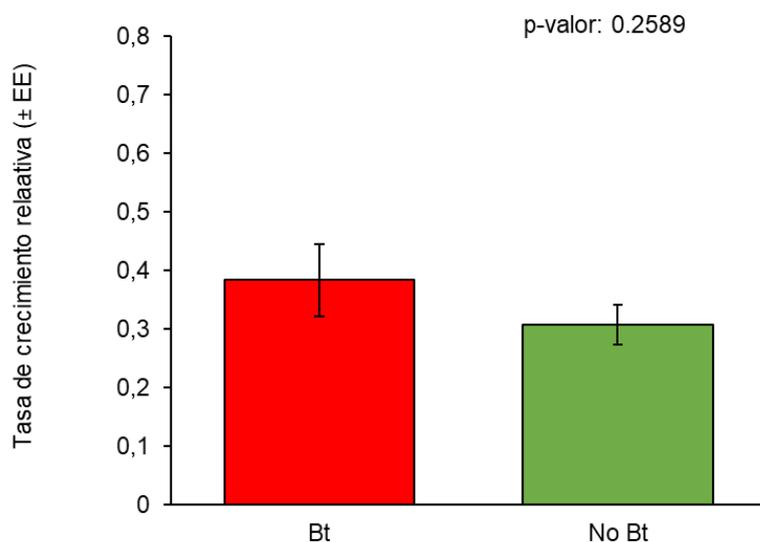
4.1.3 Índices alimenticios

4.1.3.1 Tasa de crecimiento relativo de las larvas

La tasa de crecimiento relativa de las larvas no varió significativamente entre aquellas alimentadas con soja Bt y no Bt (p -valor = 0.2589: Figura 7).

Figura 7

Tasa de crecimiento relativa según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)



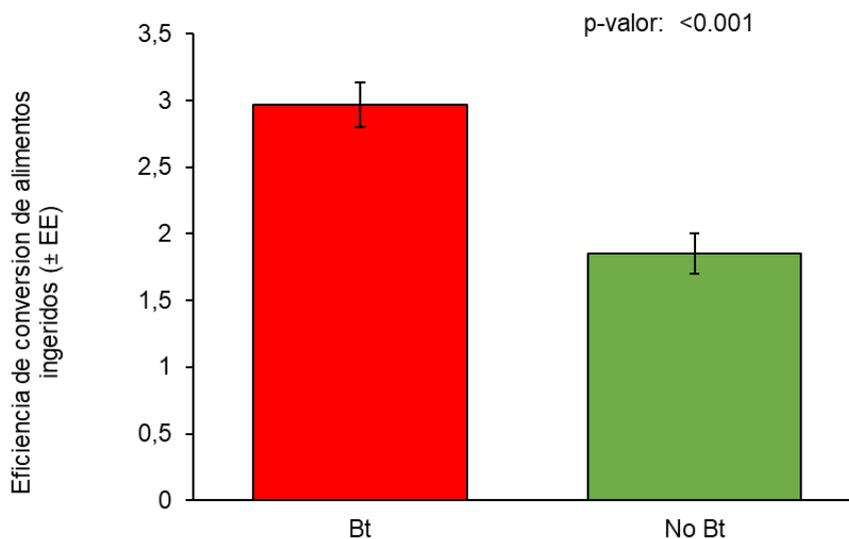
Estos resultados rechazan la hipótesis inicialmente propuesta, ya que se esperaba que el modo de utilización del alimento fuera diferente de acuerdo a la tecnología y que la expresión de la toxina implique un costo para la larva que se transfiera en una menor tasa de crecimiento. Nuestros resultados obtenidos a partir de una población iniciada con adultos capturados en Paysandú, concuerdan los obtenidos sobre una población de Quebracho para la misma variable estudiada (Cibils et al., 2023).

4.1.3.2 Eficiencia de conversión de alimentos ingeridos y digeridos de las larvas

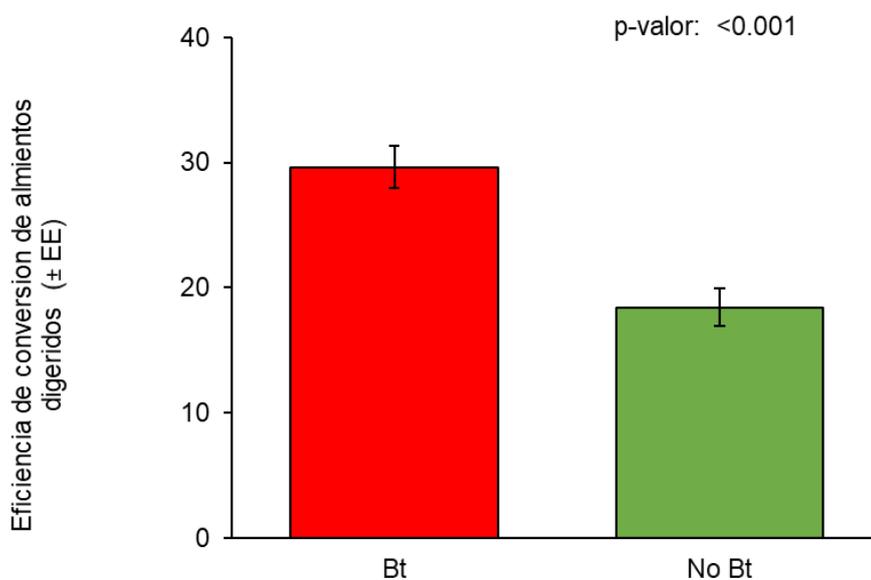
La tecnología fue un factor significativo para la variable eficiencia de conversión de alimentos ingeridos (p -valor = 0.001). Las larvas que fueron alimentadas con soja Bt presentaron mayor eficiencia de conversión del alimento ingerido en comparación con aquellas que fueron alimentadas con soja no Bt (Figura 8). Las larvas que fueron alimentadas con soja Bt, presentaron también mayor eficiencia de conversión del alimento digerido en comparación a las larvas que se alimentaron con soja no Bt (p -valor = 0.0001; Figura 9).

Figura 8

Eficiencia de conversión de alimentos ingeridos (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)

**Figura 9**

Eficiencia de conversión de alimentos digerido (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)



Los resultados obtenidos contradicen la hipótesis inicial, ya que las larvas de *R.* nu alimentadas con soja Bt mostraron una mayor eficiencia en la conversión de alimento ingerido y digerido, necesitando consumir menos tejido vegetal para ganar la misma

masa corporal que las alimentadas con soja no Bt. Sin embargo, el mayor consumo relativo de soja no Bt y la falta de diferencias en la tasa de crecimiento sugieren que la soja Bt no tiene ventajas para el desarrollo. Además, la soja utilizada no era isógena, lo que podría haber influido en la menor calidad nutricional de la soja no Bt, complicando una comparación justa entre ambos tratamientos.

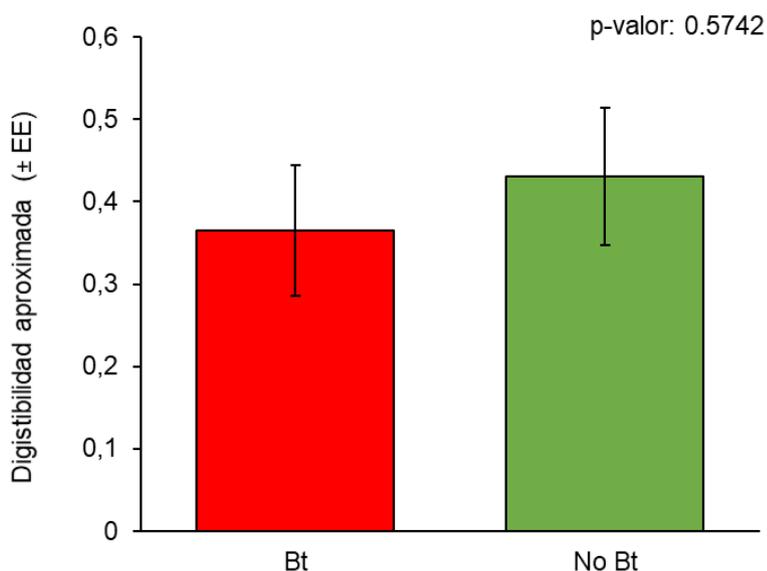
Aunque la soja Bt mostró mayor eficiencia en la conversión del alimento, no se traduce en un mejor desarrollo, lo que podría indicar que no proporciona los nutrientes necesarios para un crecimiento óptimo. Además, la mayor eficiencia en la conversión podría estar asociada a un mayor contenido de agua en la soja Bt, como observó Pereyra (1995). Sin embargo, la ausencia de efectos significativos en la biología de las larvas alimentadas con hojas Bt sugiere que la proteína Cry1A(c) no está actuando con la eficacia esperada o que las larvas han desarrollado mecanismos de resistencia. Esto confirma la pérdida de susceptibilidad de esta población de *R. nu* a la toxina.

4.1.3.3 Digestibilidad aproximada

La digestibilidad aproximada de las hojas de soja no varió significativamente según la tecnología (p -valor = 0.5742, Figura 10).

Figura 10

Digestibilidad aproximada según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)



La digestibilidad aproximada estima el porcentaje de alimentos ingeridos que se digiere y asimila, también denominada eficiencia de absorción (Massey & Hartley, 2008).

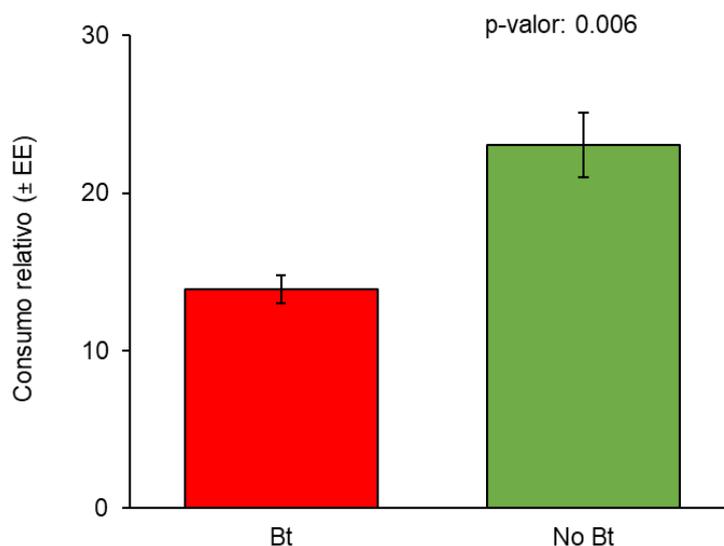
Este parámetro es crucial para comprender la capacidad de un organismo para aprovechar los nutrientes de su dieta, lo que influye directamente en su crecimiento, desarrollo y salud general. En el contexto de la alimentación de las larvas de *R. nu* con hojas de soja Bt y no Bt, la digestibilidad aproximada proporciona información clave sobre cómo estas dos dietas afectan la capacidad de las larvas para asimilar los nutrientes presentes en las hojas. En el presente estudio, no existieron diferencias significativas entre los tratamientos, aunque la dieta Bt muestra una tendencia no significativa hacia una menor digestibilidad. Nuestros resultados concuerdan los obtenidos sobre una población de Quebracho (Cibils et al., 2023) para la variable digestibilidad aproximada, donde tampoco observaron diferencias significativas, evidenciando que la presencia de la proteína Cry1A(c) no estaría provocando un impacto negativo sobre esta variable. Es importante destacar también que las variedades de soja utilizadas no eran isógenas, lo que implica que la soja no Bt podría ser de calidad inferior en términos nutricionales en comparación con la soja Bt, independientemente de la presencia o no del evento Bt. Esta variabilidad en la calidad nutricional de las sojas podría haber influido en la capacidad de las larvas para digerir y asimilar los nutrientes, confundiendo la interpretación de los resultados entre los tratamientos evaluados.

4.1.3.4 Consumo relativo de las larvas

Las larvas alimentadas en soja no Bt, presentaron un consumo relativo de 9,28% más en comparación con las larvas alimentadas en soja Bt (p-valor = 0.0006, Figura 11). Esta variable considera la masa de alimentos ingeridos durante 24 horas en relación con la masa corporal inicial de la larva.

Figura 11

Consumo relativo (%) según tratamiento (larvas alimentadas con soja Bt y no Bt)



Se puede observar en los resultados que el consumo relativo, fue mayor en soja no Bt, esto indica que la masa de alimentos ingeridos fue mayor en comparación con el peso inicial de las larvas. Cuando larvas susceptibles entran en contacto con soja Bt, dejan de alimentarse. Esta interrupción en la alimentación está relacionada con el daño epitelial en el intestino medio, provocado por Cry1A(c) (Li et al., 2023). Si bien los resultados obtenidos demuestran que las larvas pudieron alimentarse y digerir la soja Bt sin problemas.

Pereyra (1991) observó que las larvas de *R. nu* tienen un crecimiento más rápido y mejor eficiencia alimentaria cuando se alimentan con hojas de soja en estado vegetativo. En este estudio, la calidad del follaje no varió entre las variedades, lo que sugiere que el menor consumo relativo en soja Bt podría deberse a la presencia de la toxina Cry1A(c), más que a factores relacionados con la calidad del follaje. Sin embargo, no se realizaron análisis de la composición de los folíolos para confirmar este supuesto.

En Uruguay no existen líneas comerciales de soja Bt y no Bt genéticamente idénticas (isolíneas), por lo que las diferencias nutricionales entre las variedades podrían haber influido en los resultados. La falta de genotipos idénticos limita la comparación directa entre las variedades. A pesar de estas variaciones, el hallazgo más relevante es la pérdida de susceptibilidad de las larvas a la proteína Cry1A(c), lo que sugiere una posible adaptación o resistencia al mecanismo de acción de la toxina. Esto subraya la necesidad de continuar con estudios para entender mejor este fenómeno y su impacto en el manejo de la plaga.

4.2 SUSCEPTIBILIDAD DE *Rachiplusia nu* A DIFERENTES INSECTICIDAS

Para el clorantraniliprole el porcentaje de mortalidad obtenido con la doble dosis de campo superó a los valores de mortalidad obtenidos a dosis recomendada y a la mitad de la dosis recomendada para las 48 hs de evaluación. A las 48 hs, todas las dosis aplicadas se diferenciaron de forma significativa con el testigo sin tratar, obteniendo un máximo de 80 % de mortalidad de las larvas con doble dosis recomendada. A las 96 horas, todas las dosis aplicadas obtuvieron un 100% de mortalidad (Tabla 2).

En el caso de triflumuron, a las 48 hs se pudo observar el porcentaje de mortalidad con el doble de la dosis a campo fue mayor a los valores de mortalidad obtenidos a la dosis recomendada (70%), e inferior a los valores de mortalidad obtenidos cuando la dosis es la mitad de lo recomendado (90%; Tabla 2). A las 48 hs, todos los tratamientos se diferenciaron del testigo sin aplicar y el máximo de mortalidad fue de 90% con mitad de dosis recomendada. A las 96 hs, el 100% de mortalidad se observó para el doble de dosis recomendada, sin embargo, para las demás dosis se observó una mortalidad del 90%, dejando un 10% de larvas vivas.

Para el emamectin benzoato, a las 48 horas, todos los tratamientos se diferenciaron de forma significativa con el testigo. Se pudo observar que hubo un 100 % de mortalidad para la dosis recomendada a campo y para el doble de la dosis recomendada campo y la misma fue mayor que para mitad de dosis recomendada (90 %). Transcurridas 96 horas, se observó 100% de mortalidad para todas las dosis (Tabla 2).

Tabla 2*Porcentaje de mortalidad de larvas de *Rachiplusia nu**

		48 horas		96 horas	
		Media	P valor de	Media	P valor de Fisher*
TESTIGO		0	-	0	-
	0,5 DC	60	0,0302	100	0,0001
Clorantraniliprol	DC	70	0,0102	100	0,0001
	2 DC	80	0,0028	100	0,0001
	0,5 DC	90	0,0006	90	0,0006
Triflumuron	DC	70	0,00102	90	0,0006
	2 DC	80	0,0028	100	0,0001
Emamectin	0,5 DC	90	0,0006	100	0,0001
benzoato	DC	100	0,0001		
	2 DC	100	0,0001		

Nota. P valor de Fisher contrastando tratamiento versus testigo. DC: dosis recomendada de campo; 0,5 DC: la mitad de la dosis recomendada de campo y 2DC: el doble de la dosis recomendada de campo.

De los tres principios activos evaluados, el emamectin benzoato logró un 100% de mortalidad a la dosis recomendada para control a campo, al evaluarse a las 48 hs. El clorantraniliprole presentó un 70 % de control a la dosis recomendada a campo y un 100% al evaluarse a las 96 hs. Por su parte, el triflumuron presentó una eficacia del 70% a las 48 hs y un 90 % a las 96 horas, siendo el de menor eficacia en comparación con los demás, aunque solo el 10 % de las larvas sobrevivieron, por lo que se considera un control satisfactorio. Es importante resaltar que en el caso de triflumuron, la recomendación es utilizarlo con larvas chicas, y en este ensayo algunos individuos ya se encontraban el L3.

Los resultados obtenidos concuerdan con los reportados por Braga et al. (2024), quienes evaluaron la mortalidad de poblaciones de *Rachiplusia nu* en Brasil tras la exposición a distintos insecticidas. En dicho estudio, se observó una mortalidad del 100 % en las larvas luego de 48 horas de exposición a emamectin benzoato. En el caso de clorantraniliprole la mortalidad a las 96 horas alcanzó un 100 % y entre un 75 % y un 85

% con teflubenzurón. Este último presenta un mecanismo de acción similar al triflumurón (inhibe la síntesis de quitina), lo cual determina que la mortalidad sea lograda luego de mayor tiempo de exposición. Con dichos resultados Braga et al. (2024) concluye que los insecticidas que contienen los ingredientes activos: benzoato de emamectin, teflubenzurón y clorantríniprole son letales para *R. nu*

Estudios realizados a campo en el noreste argentino (Suárez et al., 2023) concluyeron que el control químico con clorantraniliprol, aplicado a una dosis de 30 cc/ha (dosis recomendada a campo) sobre larvas (L3), mostró una eficacia superior al 90 % en el control de *Rachiplusia nu* cinco días después de la aplicación. Las larvas expuestas al tratamiento presentaron una reducción significativa en su supervivencia, lo que contribuyó a disminuir el daño en cultivos de soja, tanto Bt como no Bt.

Los resultados obtenidos refutan la hipótesis propuesta inicialmente, ya que todos los insecticidas y dosis evaluadas superan el 80% de control a las 96 horas, inclusive las dosis más bajas. La evaluación de estos tres principios activos pertenecientes a diferentes grupos químicos demostró un control efectivo sobre *Rachiplusia un*. Sin embargo, es fundamental implementar estrategias de rotación de insecticidas con diferentes modos de acción para reducir la presión de selección de individuos resistentes y evitar la pérdida de susceptibilidad en la plaga.

Si bien los tres compuestos presentan selectividad hacia lepidópteros, y por ende presentan menor riesgo de afectar a los enemigos naturales, existen diferencias en su clasificación toxicológica, lo cual determina el riesgo de afectar la salud de las personas y otros mamíferos expuestos. En este sentido, los insecticidas a base de clorantraniliprole y triflumurón utilizados en este ensayo, están catalogados como banda verde (IV), mientras que emamectina benzoato pertenece a la banda amarilla (III), siendo moderadamente tóxico para los mamíferos. Este es un factor a tener en cuenta a la hora de seleccionar el producto más acorde para el control de plagas.

En cuanto a su impacto sobre los polinizadores, de acuerdo a la PPDB: Pesticide Properties DataBase de la Universidad de Hertfordshire, clorantraniliprole es moderadamente tóxico, triflumurón resulta tóxico y emamectina benzoato es altamente tóxico para *Apis mellifera*. Estos productos no pueden ser aplicados durante el período de floración del cultivo de soja. En este sentido, se recomienda priorizar el uso de triflumurón cuando las larvas son pequeñas, seguido de clorantraniliprole, que es el menos tóxico para los polinizadores y emamectina benzoato debería limitarse a situaciones en las cuales no existan alternativas menos nocivas para el hombre y los polinizadores.

5. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que la supervivencia de las larvas alimentadas con hojas de soja Bt expresando la proteína Cry1A(c), fue mayor de lo esperado, registrando un 100% de sobrevivencia en larvas de tercer estadio alimentadas durante 4 días. Estos resultados coinciden con los reportados en Argentina y Brasil. La sobrevivencia de estas larvas, alimentadas con proteína Cry1A(c), sugiere la posibilidad de una pérdida de susceptibilidad en la población evaluada de Paysandú, coincidente con los resultados obtenidos con otras poblaciones y con las fallas de control observadas en diferentes partes del país. Esta resistencia podría representar un cambio en el manejo de plagas en el cultivo Bt expresando esta proteína, el cual sería igual a un cultivo de soja no Bt, sobre el cual se deberían realizar monitoreos frecuentes para prevenir daños económicos por defoliación.

La ausencia de variedades comerciales de soja Bt y no Bt genéticamente idénticas limita la posibilidad de realizar comparaciones directas entre ellas. Las diferencias en la calidad nutricional entre ambas variedades podrían haber influido en los resultados obtenidos para los índices alimenticios. Se considera de interés que futuras investigaciones continúen evaluando el efecto de la toxina Bt sobre el desarrollo larval, y el posible impacto en la capacidad reproductiva de aquellos individuos expuestos a la soja Bt durante todo su ciclo biológico. En particular, sería de interés investigar si esta exposición podría resultar en una menor producción de huevos en la descendencia.

En cuanto a las evaluaciones de insecticidas, los resultados obtenidos en condiciones controladas indican que los tres productos evaluados (clorraniliprole, emamectina benzoato y triflumuron) demostraron ser eficaces en el control de las larvas cuando se aplicaron en las dosis recomendadas a campo, alcanzando un control de entre el 90% y el 100%.

Estos resultados sugieren que, bajo condiciones controladas y utilizando las dosis recomendadas, estos insecticidas pueden lograr un alto nivel de eficiencia. Dado que los tres activos evaluados fueron eficaces y que los mismos pertenecen a diferentes grupos químicos que actúan con diferentes modos de acción, se confirmaría que existen en Uruguay alternativas para rotar y minimizar la selección de individuos resistentes.

Sería de interés realizar estudios adicionales para determinar la eficiencia de control en condiciones de campo, para poder determinar si los controles erráticos, manifestados por técnicos en diferentes regiones del país, están relacionados con una

deficiente calidad de la aplicación o con un menor control a campo del principio activo. Este aspecto es particularmente relevante, dado que la posición de las larvas en el estrato medio del dosel dificulta el contacto directo entre el insecticida y el objetivo, lo que podría influir en la eficiencia del tratamiento. Asegurar la calidad de la aplicación resulta crucial en este sentido.

5.1 CONSIDERACIONES FINALES:

Es importante destacar que la pérdida de susceptibilidad a la proteína Cry1A(c) demostrada en este trabajo se restringe a la especie evaluada, *R. un.* Hasta la fecha, la información disponible coincide en que las variedades de soja que expresan la proteína Cry1A(c) siguen siendo efectiva para el control de las otras dos especies defoliadoras frecuentes en Uruguay: *Anticarsia gemmatalis* y *Chrysodeixis includens*

La información obtenida en este trabajo, destaca la importancia de llevar a cabo un monitoreo constante de las poblaciones de plagas y un reconocimiento preciso de las especies presentes, factores esenciales para tomar decisiones en el control. Además, es fundamental que los asesores encargados del manejo de plagas realicen un control riguroso tanto de las tecnologías Bt como de los insecticidas, con el objetivo de asegurar su eficacia y evitar posibles fallos. A través de un enfoque integrado, se podrá maximizar el resultado de las estrategias de manejo y minimizar los riesgos de resistencia, las pérdidas de rendimiento provocadas por plagas y el impacto ambiental generado por el uso de insecticidas.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Abbate, S. (2023). Are we under threat?: The dilemma of insects in the production landscape. *Agrociencia Uruguay*, 27, Artículo e1229. <https://doi.org/10.31285/AGRO.27.1229>
- Abbate, S., & Silva, H. (2017). Los transgénicos en el marco de Manejo Integrado de Plagas en soja y maíz. En E. Hoffman (Coord.), A. Ribeiro & H. Silva (Eds.), *Trabajos presentados* (pp. 9-23). Universidad de la República.
- Abdu-Allah, G. A., & Pittendrigh, B. R. (2018). Lethal and sub-lethal effects of select macrocyclic lactones insecticides on forager worker honey bees under laboratory experimental conditions. *Ecotoxicology*, 27(1), 81-88. <https://doi.org/10.1007/s10646-017-1872-6>
- Abreu, M. (2023, 20 de octubre). Agroquímicos en alimentos: Política de desinformación. *Brecha*. <https://brecha.com.uy/politica-de-desinformacion/>
- Álvarez, D., & Abbate, S. (2013). Nuevos problemas de plagas en soja: *Helicoverpa gelotopoeon* (lagarta bolillera). En E. Hoffman (Coord.), A. Ribeiro & H. Silva (Eds.), *Trabajos presentados* (pp. 133-144). Universidad de la República.
- Ansari, M. S., Moraiet, M. A., & Ahmad, S. (2014). Insecticides: Impact on the environment and human health. En A. Malik, E. Grohmann & R. Akhtar (Eds.), *Environmental deterioration and human health: Natural and anthropogenic determinants* (pp. 99-123). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7890-0_6
- Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., & Robledo, C. W. (2008). *InfoStat: Software estadístico: Manual del usuario*. Brujas.
- Barrows, G., Sexton, S., & Zilberman, D. (2014). Agricultural biotechnology: The promise and prospects of genetically modified crops. *Journal of Economic Perspectives*, 28(1), 99-120. <https://www.jstor.org/stable/43193718>
- Beasley Lomazzi, G. (2024). *Efecto de diferentes niveles de defoliación mecánica y causados por *Rachiplusia* un en el rendimiento de soja* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Correcciones bibliográficas de Trabajos Finales de Grado. <http://tesis.fagro.edu.uy/index.php/tg/catalog/view/317/215/6606>
- Bentancourt, C. (2008). *Manual de Entomología* (2ª ed.). Universidad de la República.
- Bentancourt, C. M., & Scatoni, I. B. (2010). *Lepidopteros de importancia económica: Reconocimiento, biología y daños de las plagas agrícolas y forestales* (Vol. 2). Hemisferio Sur.

- Bentley, K. S., Fletcher, J. L., & Woodward, M. D. (2010). Chlorantraniliprole: An insecticide of the anthranilic diamide class. En R. Krieger (Ed.), *Hayes' Handbook of Pesticide Toxicology* (3rd ed., Vol. 1, pp. 2231-2242). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374367-1.00102-6>
- Borsani, O., Castiglioni, E., Chiappe, M., Ferenczi, A., García, F., Pritsch, C., & Speranza, P. (2010). Biotecnología moderna, cultivares transgénicos y proceso de adopción en Uruguay. En F. García Préchac, O. Ernst, P. Arbeletche, M. Pérez Bidegain, C. Pritsch, A. Ferenczi y M. Rivas (Eds.), *Intensificación agrícola: Oportunidades y amenazas para un país productivo y natural* (pp. 29-66). CSIC. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/publicaciones/biotecnologia-moderna-cultivares-transgenicos-proceso-adopcion-uruguay>
- Braga, L. E., Warpechowski, L. F., Diniz, L. H., Dallanora, A., Reis, A. C., Farias, J. R., & Bernardi, O. (2024). Characterizing the differential susceptibility and resistance to insecticides in populations of *Chrysodeixis includens* and *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Pest Management Science*, 80(10), 4853-4862. <https://doi.org/10.1002/ps.8197>
- 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(4), 423-435. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.11.022>
- Brousseau, R., Masson, L., & Hegedus, D. (1999). Insecticidal transgenic plants: Are they irresistible? *AgBiotechNet*, 1, 1-10. https://www.researchgate.net/profile/Luke-Masson/publication/242766875_Insecticidal_transgenic_plants_are_they_irresistible/links/53ebb6b30cf202d087cea7d7/Insecticidal-transgenic-plants-are-they-irresistible.pdf
- Cámara de Sanidad Agropecuaria y Fertilizantes. (s.f.). *Toxicidad de los productos fitosanitarios*. <https://www.casafe.org/toxicidad-de-los-productos-fitosanitarios/>
- Carbone, J. S. (2018). *Cultivo de soja Glycine max (L.) Merrill genéticamente modificada con Bacillus thuringiensis Berliner (Bt), su efecto en lepidópteros y depredadores en el noroeste de Buenos Aires* [Trabajo final de grado, Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires]. UNNOBA. <https://repositorio.unnoba.edu.ar/xmlui/bitstream/handle/23601/272/TF-CARBONE%20Julio-Ing.Agr%28signed%29.pdf?sequence=2&isAllowed=y>

- Casmuz, A. S., Fadda, L. A., Vera, M. A., Jadur, A., Díaz Arnijas, G., Ramos, L. M., Tarulli, L. E., Bayos, N. O., Fernández Álvarez, C. F., Murúa, M. G., Damí, L. C., Herrero, M. I., Daniel, F., & Gastaminza, G. A. (2016). Estrategias para la prevención de la resistencia de insectos en soja Bt: Manejo de plagas en el refugio. En M. Devani (Ed.), *El cultivo de la soja en el noroeste argentino: Campaña 2016/2017* (pp. 115-121). EEAOC. https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/80266/CONICET_Digital_Nro.e218569d-f354-4461-9e55-8cd0d155e465_A-15-21.pdf?sequence=5&isAllowed=y
- Chiaravalle, W. R. (1998). *Rachiplusia nu* (Gueneè). En C. M. Bentancourt & I. B. Scatoni (Eds.), *Lepidópteros de importancia económica: Reconocimiento, biología y daños de las plagas agrícolas y forestales* (pp. 373-379). Hemisferio Sur.
- Cibeles. (s.f.). *Novomectin 200 EC: Concentrado emulsionable*. https://cibeles.com.uy/?jet_download=e587365609fbeb2e8150f3bfcda52b6429e23342
- Cibils, X., González, A., Pessio, M., Calistro, P., Rossi, C., Giambiasi, M., Chiaravalle, W., Abbate, S., & Baráibar, N. (2023). Crónica del daño de la lagarta medidora (*Rachiplusia un*) en soja intacta. *Revista INIA*, (72), 53-58. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17042/1/Revista-INIA-72-marzo-2023-15.pdf>
- Cibils-Stewart, X., Sandercock, B., & McCornack, B. P. (2015). Feeding location affects demographic performance of cabbage aphids on winter canola. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(2), 149-159. <https://doi.org/10.1111/eea.12325>
- Claus, D., & Berkeley, R. C. W. (1986). Genus *Bacillus* Cohn 1872. En P. H. A. Sneath, N. Mair, M. E. Sharpe & J. G. Holt (Eds.), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Vol. 2, pp. 1105-1139). Williams & Wilkins.
- Coviella, C. E., Stipanovic, R. D., & Trumble, J. T. (2002). Plant allocation to defensive compounds: Interactions between elevated CO₂ and nitrogen in transgenic cotton plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(367), 323-331. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.367.323>
- Departamento de Desarrollo Sostenible. (2009). *Evaluación regional del impacto en la sostenibilidad de la cadena productiva de la soja: Taller regional Argentina-Paraguay-Uruguay*. <https://www.oas.org/dsd/environmentlaw/trade/soja/documentodediscusiontallerregional.pdf>
- Dotti de Araujo, V. (2019). *Actualización de las estrategias de control y nuevas propuestas de bajo impacto ambiental para el manejo de orugas defoliadoras en el cultivo de soja (Glycine max L.)* [Trabajo final de grado, Universidad Nacional de Lomas de Zamora]. RI-UNLZ. <https://repositorio.unlz.edu.ar/bitstream/handle/123456789/469/Tesina%20Dotti%20de%20Araujo%20Valeria.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Envirologix. (2014). *QuickStik kit for quickscan cry1a(c) soy bulk soybean*.
<https://www.envirologix.com/wp-content/uploads/2018/04/AS075-STC-WS3-Cry1-1F-CP4-V3-021914.pdf>
- Fanigliulo, A., & Sacchetti, M. (2008). Emamectin benzoate: New insecticide against *Helicoverpa armigera*. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 73(3), 651-653.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19226807/#:~:text=Emamectin%20benzoate%20has%20shown%2C%20in,phytotoxicity%20was%20noticed%20on%20fruits.>
- Hernández-Rodríguez, C. S., Hernández-Martínez, P., Van Rie, J., Escriche, B., & Ferré, J. (2013). Shared midgut binding sites for Cry1A. 105, Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1Ac and Cry1Fa proteins from *Bacillus thuringiensis* in two important corn pests, *Ostrinia nubilalis* and *Spodoptera frugiperda*. *PLoS one*, 8(7), Artículo e68164.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068164>
- Higley, L. G. (1992). New understandings of soybean defoliation and their implication for pest management. En L. G. Copping, M. B. Green & R. T. Rees (Eds.), *Pest management in soybean* (pp. 56-65). Springer.
- Himanen, S. J., Nerg, A. M., Nissinen, A., Stewart, Jr., C. N., Poppy, G. M., & Holopainen, J. K. (2009). Elevated atmospheric ozone increases concentration of insecticidal *Bacillus thuringiensis* (Bt) Cry1Ac protein in Bt *Brassica napus* and reduces feeding of a Bt target herbivore on the non-transgenic parent. *Environmental Pollution*, 157(1), 181-185.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.07.006>
- Horikoshi, R. J., Bernardi, O., Godoy, D. N., Semeão, A. A., Willse, A., Corazza, G. O., Ruthes, E., Fernandes, D. S., Sosa-Gómez, D. R., Bueno, A. F., Omoto, C., Berger, G. U., Corrêa, A. S., Martinelli, S., Dourado, P. M., & Head, G. (2021). Resistance status of lepidopteran soybean pests following large-scale use of MON 87701 x MON 89788 soybean in Brazil. *Scientific Reports*, 11, Artículo e21323.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-00770-0>
- Huang, F., Andow, D. A., & Buschman, L. L. (2011). Success of the high-dose/refuge resistance management strategy after 15 years of Bt crop use in North America. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140(1), 1-16. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01138.x>
- Iftikhar, R., Bin Zahid, M. T., Mahnoor, Ehsan, M., & Latif, A. (2024). Insecticide resistance in agricultural pests: Challenges and solutions. *Trends in Biotechnology and Plant Sciences*, 2(1), 36-41.
<https://doi.org/10.62460/tbps/2024.015>
- Insecticide Resistance Action Committee. (2010). *IRAC susceptibility test methods: Method No: 018*. <https://irac-online.org/methods/plutella-xylostella-larvae/?ext=pdf>

- International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications. (s.f.).
Gene: *Cry1Ac*. <https://www.isaaa.org/gmapprovaldatabase/gene/default.asp?GeneID=17>
- IRAC Argentina. (s.f.). *Grupos de insecticidas y acaricidas basados en el modo de acción y sitio de acción*. <https://irac-argentina.org/modos-de-accion/>
- James, C. (2003). Global review of commercialized transgenic crops. *Current Science*, 84(3), 303-309. <https://www.jstor.org/stable/24107414>
- Jiménez Martínez, E. (2009). *Manejo integrado de plagas*. Universidad Nacional Agraria. <https://repositorio.una.edu.ni/2456/1/nh10j61p.pdf>
- Le, Y. T., Stewart, Jr., C. N., Shi, H., Wei, W., Mi, X. C., & Ma, K. P. (2007). Expression of Bt cry1Ac in transgenic oilseed rape in China and transgenic performance of intraspecific hybrids against *Helicoverpa armigera* larvae. *Annals of Applied Biology*, 150(2), 141-147. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00122.x>
- Li, K., Yu, S., Yang, Y., He, Y. Z., & Wu, Y. (2023). Mechanisms of feeding cessation in *Helicoverpa armigera* larvae exposed to *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac toxin. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 195, Artículo e105565. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2023.105565>
- Lobos, E. (2010). *Insecticidas reguladores de crecimiento (IGRs), consideraciones para su uso en la protección de cultivos*. Sitio Argentino de Producción Animal. https://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pasturas_combate_de_plagas_y_malezas/119-reguladores_crecimiento.pdf
- Lozoya Saldaña, A., Juárez Ramos, F. J., & Aguirre Uribe, L. A. (1987). Triflumuron, una alternativa de control de *Musca domestica* L. (DIPTERA: MUSCIDAE). Mortalidad de larvas y emergencia de adultos. *Agraria*, 3(2), 195-211. <https://doi.org/10.59741/agraria.v3i2.398>
- Massey, F. P., & Hartley, S. E. (2008). Physical defences wear you down: Progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 281-291. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01472.x>
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. (s.f.). *Consulta de productos fitosanitarios: Productos para lagarta del girasol-Rachiplusia nu*. <https://www.mgap.gub.uy/profit/plagaproductosweb.aspx?FRkbooxXQgEYPZV6eTmq1TQSS9MxCrzWWm+H0mR+YJ+wXrHH55EzmLVA5AijQy1kR6RZo9gliF7xHGAmwZx01yVv2XjcXTxWJ8vBnkcFBsq=>
- Obrycki, J. J., Losey, J. E., Taylor, O. R., & Jesse, L. C. H. (2001). Transgenic insecticidal corn: Beyond insecticidal toxicity to ecological complexity. *BioScience*, 51(5), 353-361.

- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2022). *Anuario estadístico agropecuario 2022*. MGAP.
https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2022/O_MGAP_Anuario_estad%C3%ADstico_%202022-DIGITAL.pdf
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2022a). *FAOSTAT: Cultivos y productos de ganadería*.
<https://www.fao.org/faostat/es/?#data/QCL/visualize>
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2022b). *FAOSTAT: Plaguicidas uso*.
<https://www.fao.org/faostat/es/#data/RP/visualize>
- Palladino, C., García, I., & Fernández, G. (2023). Pesticide dependence and associated risks in Uruguayan agriculture: Limitations in its approach. *Agrociencia Uruguay*, 27, Artículo e1156.
<https://doi.org/10.31285/AGRO.27.1156>
- Parsaeyan, E., Saber, M., Safavi, S. A., Poorjavad, N., & Biondi, A. (2020). Side effects of chlorantraniliprole, phosalone and spinosad on the egg parasitoid, *Trichogramma brassicae*. *Ecotoxicology*, 29, 1052-1061.
- Pereyra, P. C. (1991). *Estudio de la interacción herbívoro planta como aporte al manejo integrado de los lepidópteros, plaga de la soja* [Disertación Doctoral, Universidad Nacional de La Plata]. Sedici.
<https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/4882>
- Pereyra, P. C. (1995). Ecología nutricional de la «oruga medidora» *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: noctuidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 54(1-4), 31-40.
<https://www.biotaxa.org/RSEA/article/download/33505/29709/0>
- 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. *Para Mejorar la Producción*, (36), 119-125.
https://aws.agroconsultasonline.com/documento.html?op=d&documento_id=316
- Proquimur. (2017a). *Nion48sc: Suspensión concentrada*.
<https://proquimur.com.uy/wp-content/uploads/2017/05/Nion48sc-libro-V02.pdf>
- Proquimur. (2017b). *Sumo: Suspensión concentrada*.
<https://proquimur.com.uy/wp-content/uploads/2017/05/SUMO-Libro-gene%CC%81rico-V03.pdf>
- Rava, C., Borges, M., Ferraro, B., Lanfranco, B., & Fernández, E. (2024). El complejo oleaginoso en Uruguay en la zafra 2023/2024, sus desafíos y perspectivas. *Revista INIA*, (79), 33-37.
<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17983/1/Revista-INIA-79-Diciembre-2024-10.pdf>

- Rocha, P., & Villalobos, V. M. (Coords.). (2012). *Estudio comparativo de soja genéticamente modificada y el convencional en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay*. IICA. <https://repositorio.iica.int/handle/11324/3040>
- Russo, R., Gamundi, J. C., & Alzogaray, R. A. (2012). Evaluation of pyrethroids toxicity in a laboratory strain and a field population of *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae) using two bioassay techniques. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 71(1-2), 115-123. <https://www.scielo.org.ar/pdf/rsea/v71n1-2/v71n1-2a11.pdf>
- Saluso, A., Trumper, E. V., Pereyra, P., & Cuatrín, A. (2023). Incidencia de la temperatura y del alimento en el desarrollo de la “oruga medidora” *Rachiplusia nu*. En Estación Experimental Paraná del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (Ed.), *Especial 90 aniversario: Observatorio agrometeorológico del INTA Paraná* (pp. 27-32). https://repositorio.inta.gob.ar/xmlui/bitstream/handle/20.500.12123/16369/INTA_CREntreRios_EEAParana_Wingeyer_AB_Especial_90_Aniversario_Observatorio_Agrometeorologico_INTA_Parana.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Schmidt, M., Castilla, M., & Toledo López, V. (2022). Agroquímicos/agrotóxicos: Siglo XX – comienzos del siglo XXI, América Latina. En J. Muzlera y A. Salomón (Eds.), *Diccionario del agro iberoamericano* (5ª ed., pp. 73-80). Teseo. <https://www.teseopress.com/diccionarioagro/>
- Stinson, S. A., Hasenbein, S., Connon, R. E., Deng, X., Alejo, J. S., Lawler, S. P., & Holland, E. B. (2022). Agricultural surface water, imidacloprid, and chlorantraniliprole result in altered gene expression and receptor activation in *Pimephales promelas*. *Science of The Total Environment*, 806, Artículo e150920. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150920>
- Suárez, L. L., Casmuz, A. S., Vera, M. A., Romero, I., Medrano, C. M., Cejas Marchi, E., Giménez Sardi, J. A., Álvarez Paz, P., Campero, N., Gastaminza, G. A., Scalora, F. S., Devani, M. R., & Murúa, M. G. (2023). La oruga medidora *Rachiplusia nu* desafíos y perspectivas del fenómeno de resistencia de esta especie a la soja Bt. En L. D. Ploper (Ed.), *El cultivo de la soja en el noroeste argentino: Campaña 2022/2023* (pp. 97-105). EEAOC. <https://www.eeaoc.gob.ar/wp-content/uploads/2023/10/D2-FINAL.pdf>
- Szwarc, D. E., Almada, M. S., Vitti Scarel, D., Maidana, D. A., & Feresin, A. A. (2022). Orugas medidoras en soja Bt. *Voces y Ecosistemas*, 23(45), 10-12. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/18446>
- 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>
- Tafirel. (s.f.). *Emamex 300 WDG: Insecticida-Gránulos dispersables*. <https://tafirel.com/Docs/es/FichaTecnica/emamex300wdg.pdf>

- Tavares, C. S., Santos-Amaya, O. F., Oliveira, E. E., Paula-Moraes, S. V., & Pereira, E. J. G. (2021). Facing Bt toxins growing up: Developmental changes of susceptibility to Bt corn hybrids in fall armyworm populations and the implications for resistance management. *Crop Protection*, 146, Artículo e105664. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105664>
- Tittonell, P., Piñeiro, G., Garibaldi, L. A., Dogliotti, S., Olf, H., & Jobbagy, E. G. (2020). Agroecology in large scale farming: A research agenda. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, Artículo e584605. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.584605>
- Trumper, E. V. (2014). Resistencia de insectos a cultivos transgénicos con propiedades insecticidas: Teoría, estado del arte y desafíos para la República Argentina. *AgriScientia*, 31(2), 109-126. <https://doi.org/10.31047/1668.298x.v31.n2.16538>
- Vera, M. A., Casmuz, A. S., Fadda, L. A., Fogliata, S. V., Marchi, E. C., Murúa, M. G., & Gastaminza, G. (2018, 2-6 de setiembre). *Susceptibilidad de lepidópteros en soja Bt Glycine max (L.) Merr* [Contribución]. XXVII Congreso Brasileiro y X Congreso Latino-Americano de Entomología, Gramado.
- Vera, M. A., Casmuz, A. S., Murúa, M. G., Suárez, L. L., Cejas Marchi, E., Medrano, C. M., Romero, I., Ale Reuter, J. L., Margagiotti, E., Gastaminza, A., Scalora, S., & Devani, M. R. (2022). Susceptibilidad de *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae) a soja Bt. En Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres (Ed.), *Edición especial: Campaña 2021/2022* (pp. 97-100). https://www.eeaoc.gob.ar/wp-content/uploads/2022/09/D2_compressed.pdf
- Wei, W., Schuler, T. H., Clark, S. J., Stewart, Jr., C. N., & Poppy, G. M. (2005). Age-related increase in levels of insecticidal protein in the progenies of transgenic oilseed rape and its efficacy against a susceptible strain of diamondback moth. *Annals of Applied Biology*, 147(3), 227-234. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.00024.x>
- Wu, G., Chen, F. J., Ge, F., & Sun, Y. C. (2007). Effects of elevated carbon dioxide on the growth and foliar chemistry of transgenic Bt cotton. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49(9), 1361-1369. https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00472_1.x
- Yu, C. G., Mullins, M. A., Warren, G. W., Koziel, M. G., & Estruch, J. J. (1997). The *Bacillus thuringiensis* vegetative insecticidal protein Vip3A lyses midgut epithelium cells of susceptible insects. *Applied and Environmental Microbiology*, 63(2), 532-536. <https://doi.org/10.1128/aem.63.2.532-536.1997>