

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**PRODUCCIÓN DE HCN EN SORGO Y SU INTERACCIÓN FRENTE A  
ESTRESSES BIÓTICOS Y ABIÓTICOS**

**por**

**Dionisio Daniel DÍAZ RECALDE**

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

**MONTEVIDEO  
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:

Director/a:

---

Lic. Biol. (Dra.) Ximena Cibils

Co-director/a:

---

Lic. Biol. (Dra.) Marcela Soledad Méndez

Contraparte Udelar:

---

Ing. Agr. (Dr.) Sebastián Mazzilli

Tribunal:

---

Lic. Biol. (Dra.) Ximena Cibils

---

Ing. Agr. (Dr.) Andrés Locatelli

---

Ing. Agr. Horacio Silva

Fecha:

8 de agosto de 2025

Estudiante:

---

Dionisio Daniel Díaz Recalde

## **AGRADECIMIENTOS**

Al llegar al final de esta etapa, quiero expresar mi sincero agradecimiento a quienes fueron parte fundamental de este camino.

En primer lugar, a mi tutora Ximena Cibils, y a mi co-tutora, Soledad Méndez, por su guía, paciencia y compromiso. Su acompañamiento fue clave para superar los desafíos del proceso y enriquecer este trabajo.

A mi familia, por ser mi pilar y mi sostén en todo momento. Gracias por su amor incondicional, por estar siempre y por confiar en mí incluso en los momentos en los que yo dudaba. Sin ustedes, esto no sería posible.

A mi novia, por su apoyo constante, por escucharme, animarme y compartir cada paso de este recorrido. Gracias por tu paciencia y por creer en mí, incluso en los días más difíciles.

Quiero agradecer también a INIA Estanzuela por abrirme sus puertas y brindarme los recursos y el espacio necesarios para desarrollar esta investigación. Fue una experiencia de gran valor profesional y personal.

A la Facultad de Agronomía, por ofrecerme una formación sólida, y por el ambiente académico que me permitió crecer y aprender todos los días.

Y a mis amigos, por acompañarme, por los momentos compartidos, por la contención y las risas. Gracias por estar ahí, siempre.

A todos ustedes, gracias de corazón. Esta tesis también es parte de ustedes.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>PÁGINA DE APROBACIÓN</b> .....	<b>3</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>4</b>
<b>LISTA DE TABLAS Y FIGURAS</b> .....	<b>6</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>7</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>8</b>
<b>1 INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>9</b>
<b>2 REVISION BIBILOGRÁFICA</b> .....	<b>10</b>
<b>3 OBJETIVOS GENERALES</b> .....	<b>14</b>
3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	14
<b>4 HIPÓTESIS</b> .....	<b>15</b>
<b>5 MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>16</b>
5.1 INSTITUCIONES INVOLUCRADAS.....	16
5.2 ENSAYO EN INVERNÁCULO .....	16
5.2.1 FASE 1: ACONDICIONAMIENTO.....	16
5.2.2 FASE 2: IMPLEMENTACIÓN ESTRÉS .....	17
5.3 ESTABLECIMIENTO DE FASES HÍDRICAS DEL EXPERIMENTO .....	18
5.3.1 FASE 1: ACONDICIONAMIENTO:.....	18
5.3.2 FASE 2: IMPLEMENTACIÓN DEL ESTRÉS.....	18
5.4 ENSAYO <i>EX SITU</i> .....	20
5.5 ANÁLISIS LABORATORIO .....	21
5.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO .....	22
<b>6 RESULTADOS</b> .....	<b>23</b>
6.1 RESULTADOS PRE- ESTRÉS (FASE 1).....	23
6.2 RESULTADOS POST- ESTRÉS (FASE 2).....	23
6.3 ENSAYO <i>EX SITU</i> .....	26
<b>7 DISCUSIÓN</b> .....	<b>28</b>
7.1 DEFENSA CIANOGENICA Y COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO BAJO ESTRÉS COMBINADO.....	28
7.2 CALIDAD FORRAJERA Y DIGESTIBILIDAD .....	29
7.3 LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y PERSPECTIVAS .....	29
<b>8 CONCLUSIONES</b> .....	<b>31</b>
<b>9 BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>32</b>
<b>10 ANEXO</b> .....	<b>35</b>

## LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1 <i>Tratamientos aplicados según combinación de híbrido, con y sin estrés biótico y abiótico</i> .....	20
Tabla 2 <i>Determinaciones: N, FDA, FDN, LDA y CEN en biomasa aérea (n = 5)</i> .....	25
Figura 1 <i>Ejemplares de pulgones (Melanaphis sorghi)</i> .....	11
Figura 2 <i>Unidades experimentales al inicio de la fase de estrés</i> .....	18
Figura 3 <i>Promedio de agua agregada por fase</i> .....	19
Figura 4 <i>Vaso de plástico con bandeja porta vasos</i> .....	21
Figura 5 <i>Variables medidas en plantas al final de la fase de acondicionamiento (pre-estrés)</i> .....	23
Figura 6 <i>Variables medidas en plantas al final de la fase de estrés</i> .....	24
Figura 7 <i>Determinaciones: FDA, CEN, LDA y FDN</i> .....	26
Figura 8 <i>Ensayo Ex situ</i> .....	27

## RESUMEN

El sorgo (*Sorghum spp.*), quinto cereal en importancia a nivel mundial, se destaca por su tolerancia al estrés hídrico, lo que lo convierte en un cultivo estratégico en regiones áridas y semiáridas. En Uruguay, su creciente incorporación en los sistemas agrícolas se ha visto amenazada por la reciente invasión del pulgón amarillo (*Melanaphis sorghi*), una plaga emergente altamente dañina, de rápida reproducción partenogenética y difícil manejo. Si bien se han promovido estrategias como la resistencia genética, las siembras tempranas y el uso de curasemillas, el rol defensivo de compuestos como el ácido cianhídrico (HCN), derivado de la hidrólisis de glucósidos cianogénicos, sigue poco explorado frente a plagas picosuctoras como *Melanaphis sorghi* (*M. sorghi*), a pesar de haberse demostrado su eficacia frente a insectos masticadores como *Spodoptera frugiperda*. En este contexto, la presente tesis evaluó, bajo condiciones controladas, la interacción entre el estrés hídrico y el causado por *M. sorghi* en tres híbridos de sorgo: uno con alta (Híbrido 1; H1) y otro con baja (H3) capacidad de síntesis de HCN (ambos con respuesta desconocida frente al pulgón), y un tercero susceptible (H2) al insecto, con capacidad cianogénica desconocida. Se analizaron variables relacionadas con la dinámica poblacional del pulgón, el comportamiento fisiológico de las plantas y la calidad forrajera. Los resultados revelaron diferencias significativas entre híbridos. El genotipo con menor capacidad cianogénica (H3) mostró consistentemente menor infestación, mayor biomasa aérea, mayor grosor del tallo e índice de SPAD, bajo estrés combinado, lo que contradice la hipótesis de que una mayor producción de HCN confiere mayor resistencia. Esto sugiere la participación de mecanismos defensivos alternativos, posiblemente inducidos por el entorno, como la acumulación de metabolitos secundarios o proteínas específicas del floema. Los ensayos *ex situ* no mostraron diferencias entre híbridos, lo que refuerza la idea de que estas defensas no serían estructurales, sino químicas y dependientes del estado fisiológico de la planta. El estrés combinado acentuó las pérdidas en biomasa aérea, clorofila (SPAD) y grosor del tallo, sobre todo en los híbridos H1 y H2. En todos los casos, la calidad forrajera se vio comprometida, con aumentos en lignina (LDA) y disminución de minerales esenciales (FDN, FDA, cenizas). Estos resultados evidencian el carácter complejo y multifactorial de la resistencia a *M. sorghi*, y subrayan la necesidad de enfoques integrativos para el desarrollo de híbridos más resilientes frente a escenarios de estrés múltiple.

*Palabras Clave:* sorgo, *Melanaphis sorghi*, estrés hídrico, HCN

## ABSTRACT

Sorghum (*Sorghum spp.*), the fifth most important cereal crop worldwide, stands out for its remarkable tolerance to water stress, making it a strategic crop in arid and semi-arid regions. In Uruguay, its increasing integration into agricultural systems has recently been threatened by the invasion of the yellow sugarcane aphid (*Melanaphis sorghi*), an emerging and highly damaging pest characterized by rapid parthenogenetic reproduction, wide dispersal capacity, and challenging management. Although strategies such as genetic resistance, early sowing, and seed treatments have been promoted, the defensive role of compounds like hydrogen cyanide (HCN), derived from the hydrolysis of cyanogenic glucosides, remains underexplored against piercing-sucking pests such as *Melanaphis sorghi* (*M. sorghi*), despite its proven efficacy against chewing insects like *Spodoptera frugiperda*. In this context, the present thesis evaluated, under controlled conditions, the interaction between water stress and the stress caused by *M. sorghi* in three sorghum hybrids: one with high and another with low HCN synthesis capacity (both with unknown responses to the aphid), and a third hybrid susceptible to the insect, with unknown cyanogenic capacity. Variables related to aphid population dynamics, plant physiological responses, and forage quality were analyzed. The results revealed significant differences among hybrids. The genotype with the lowest cyanogenic capacity (H3) consistently showed lower infestation, greater above-ground biomass, thicker stem, and higher SPAD index under combined stress, which contradicts the hypothesis that higher HCN production confers greater resistance. This suggests the involvement of alternative defense mechanisms, possibly environmentally induced, such as the accumulation of secondary metabolites or phloem-specific proteins. *Ex situ* assays showed no significant differences among hybrids, reinforcing the idea that such defenses are not structural (e.g., waxes or trichomes), but chemical and dependent on the plant's physiological state. Combined stress intensified losses in aerial biomass, chlorophyll content (SPAD), and stem thickness, particularly in the more susceptible hybrids (H1 and H2). In all cases, forage quality declined under stress conditions, reflected in increased lignin (ADL) content and reduced essential minerals, as indicated by higher NDF, ADF, and lower ash content. These findings highlight the complex, multifactorial nature of resistance to *M. sorghi* and emphasize the need for integrative approaches in breeding more resilient hybrids capable of withstanding increasingly frequent multiple stress scenarios.

*Keywords:* sorghum, *Melanaphis sorghi*, water stress, HCN

## 1 INTRODUCCIÓN

El sorgo (*Sorghum spp.*) es el quinto cereal más plantado en el mundo con un área de siembra de 61.3 millones de hectáreas para el período 2024/25 (Sorghum ID, s.f.). En Uruguay, el área sembrada para el mismo período fue de 40.465 hectáreas según la Oficina de Estadísticas Agropecuarias (DIEA, 2025). En América y Oceanía se utiliza principalmente como fuente de alimento para los animales, en cambio, en las regiones más pobres de Asia y África, donde hay mayor escasez alimentaria, más del 70 % de la producción de este cultivo se destina como alimento para las personas (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1995).

El sorgo se caracteriza por ser capaz de resistir a condiciones de estrés hídrico en comparación con otros cultivos de verano. Es por tal razón que se justifica su siembra en condiciones de secano, sin embargo, veranos muy secos pueden generar disminuciones importantes en el rendimiento. Las deficiencias hídricas durante el crecimiento y desarrollo del cultivo reducen el área foliar disminuyendo así la interceptación y absorción de la radiación solar. Esto trae como consecuencia una menor cantidad de carbohidratos sintetizados por el cultivo. El estrés hídrico, durante la floración, principios de antesis y llenado de granos, genera infertilidad y por lo tanto un menor rendimiento del cultivo (Abreha et al., 2022).

Simultáneamente, el cultivo de sorgo puede ser afectado por distintas especies de insectos plaga, entre las que se destaca el pulgón amarillo del sorgo, *Melanaphis sorghi*, una plaga emergente y altamente dañina en nuestro país, capaz de provocar pérdidas significativas en el rendimiento del cultivo. Para un control efectivo de *Melanaphis sorghi* (*M. sorghi*), es necesario tener en cuenta el tamaño de la población de pulgones y el estado de desarrollo del cultivo. La aplicación de insecticidas debe basarse en un muestreo riguroso que permita estimar el porcentaje de plantas infestadas y, en función de ello, decidir si el control químico es necesario. Un manejo exitoso de esta plaga incluye varias estrategias complementarias: el uso de híbridos tolerantes o resistentes, la siembra temprana o en fecha óptima, el uso de curasemilla para proteger el cultivo en etapas iniciales, y un monitoreo frecuente aplicando los umbrales establecidos para *M. sorghi* (Cibils-Stewart et al., 2021).

Dentro del manejo integrado, una herramienta clave podría ser el uso de híbridos que presenten mayores niveles de ácido cianhídrico (HCN), un compuesto químico que forma parte del sistema de defensa de la planta (Vasquez et al., 2025). El HCN se encuentra dentro de la familia de los glucósidos cianogénicos (CG), una clase de aleloquímicos (compuestos químicos producidos por un organismo que afectan a otro organismo, generalmente de otra especie) que producen más de 2.650 especies de plantas, incluido el sorgo. Los CG liberan HCN cuando se rompe el tejido vegetal, actuando como mecanismo de defensa por su toxicidad en animales. Dada la toxicidad del HCN, se sabe que los CG juegan un papel en la defensa de las plantas contra los herbívoros, especialmente insectos masticadores (ej. Lagartas) (Krothapalli et al., 2013). Hasta la fecha, no se ha evaluado el efecto del HCN sobre los pulgones, aunque se sabe que el HCN se incrementa bajo condiciones de estrés hídrico. En este contexto, el objetivo del presente trabajo fue determinar en condiciones controladas (invernáculo) las interacciones entre el HCN en tejido foliar frente a estreses bióticos (pulgones) y abióticos (sequía) utilizando un híbrido con baja capacidad de producir HCN, uno con alta capacidad de producir HCN y uno susceptible al pulgón con capacidad desconocida de producción de HCN. Los resultados obtenidos podrán contribuir al desarrollo de estrategias de manejo integrado que consideren la selección de híbridos con mayor tolerancia combinada a plagas y sequía, optimizando la resiliencia del cultivo de sorgo frente al cambio climático.

## 2 REVISION BIBLIOGRÁFICA

El sorgo es un cereal de gran importancia que se utiliza con fines tanto forrajeros como alimenticios, siendo considerado un alimento bioenergético. Se cultiva principalmente en ambientes cálidos y áridos y se caracteriza por ser una especie de genoma diploide con 700 Mb (Krothapalli et al., 2013). En Uruguay se utiliza frecuentemente en las rotaciones agrícolas debido a su resistencia, adaptabilidad y altos rendimientos, principalmente con destino hacia la alimentación animal (Cuitiño et al., 2022). Sin embargo, en los últimos años, el cultivo se ha visto amenazado por la aparición del pulgón amarillo del sorgo (*M. sorghi*), una plaga emergente en el país, capaz de provocar daños severos y comprometer significativamente la producción, especialmente bajo condiciones de estrés ambiental (Cuitiño et al., 2022).

El complejo *Mss* (*Melanaphis sorghi* y *Melanaphis sacchari*) fue reportado por primera vez en Uruguay en 2021, y en un principio se desconocía la especie exacta. Actualmente se reconoce que *M. sorghi* es la única especie del complejo que ataca al sorgo, mientras que ambas, *M. sorghi* y *Melanaphis sacchari* ocurren comúnmente en caña de azúcar (Cuitiño et al., 2021, 2022; Vasquez et al., 2025). Esta situación no es aislada para nuestro país, ya que también se ha reportado en países como Argentina, Brasil, El Salvador, Nicaragua, Honduras y EE. UU. entre 2013 y 2021. En Argentina, por ejemplo, en la zafra del 2021, se estimaron pérdidas de rendimiento de entre 1200 y 5000 kg/ha debido a la presencia de esta plaga (Cuitiño et al., 2022). La magnitud del daño depende de factores como la densidad poblacional, la duración de la infestación y el estado fenológico del cultivo durante la colonización de *M. sorghi* (Cuitiño et al., 2022; Singh et al., 2004). Esta diversidad de contextos pone de relieve la importancia de entender tanto a la plaga como a sus plantas hospederas.

*M. sorghi* o pulgón amarillo del sorgo por su coloración amarillenta, posee antenas y patas con extremos oscuros, y sifones más cortos que la cauda (Figura 1). Al igual que otros pulgones, es un insecto fitófago picosuctor que afecta a las plantas directamente al alimentarse de su savia. Utiliza un estilete en su aparato bucal para perforar los tejidos vegetales y acceder al floema, lo que reduce significativamente el vigor de la planta. Debido a este hábito alimenticio, muchas especies de pulgones pueden introducir toxinas o patógenos a través de su saliva, lo que agrava el daño causado y compromete la salud general del cultivo (Rebuffo et al., 2010; Tetreault et al., 2019). Por lo que el impacto de los pulgones puede ser tanto directo —por la extracción de nutrientes— como indirecto —vectores de enfermedades—; sin embargo, en el caso de *M. sorghi*, su rol como vector no ha sido confirmado (Cuitiño et al., 2021, 2022; Vasquez et al., 2025).

**Figura 1***Ejemplares de pulgones (Melanaphis sorghi)*

Uno de los síntomas más evidentes de la interacción entre el sorgo y *M. sorghi* es la abundante excreción de melaza, asociada a explosiones poblacionales de la plaga (altas densidades). La melaza es una sustancia azucarada excretada por los pulgones como mecanismo para eliminar el exceso de agua y carbohidratos derivados de su alimentación directa en el floema (Cuitiño et al., 2021). Esta sustancia se acumula sobre las hojas, confiriéndoles un aspecto brillante y pegajoso. Aunque puede ser aprovechada por insectos beneficiosos como enemigos naturales, polinizadores (abejas) y coccinélidos (mariposas), también propicia el desarrollo de fumaginas; hongos saprófitos que reducen la eficiencia fotosintética y afectan funciones fisiológicas clave como la transpiración (Cuitiño et al., 2021; Saluso, 2022). La atracción de los benéficos hacia la melaza implica un desafío adicional para el manejo del cultivo, ya que el uso de insecticidas dirigidos al control del pulgón puede afectar negativamente a estos organismos no objetivo, comprometiendo el equilibrio ecológico del agroecosistema y la sostenibilidad del control biológico (Calvo-Agudo et al., 2021; Wäckers et al., 2008).

En términos biológicos *M. sorghi* se reproduce asexualmente (partenogénesis), lo que permite un rápido aumento poblacional. Cada hembra es capaz de producir múltiples descendientes femeninos (clones) sin necesidad de apareamiento, favoreciendo la formación de colonias densas en cortos períodos de tiempo. En condiciones naturales, puede completar entre 50 y 60 generaciones por año (Cuitiño et al., 2021), aunque factores como la temperatura y la calidad del alimento son claves en su desarrollo. Específicamente, el desarrollo de *M. sorghi* es óptimo entre 25 y 30 °C, con ciclos que pueden durar menos de cinco días. A temperaturas más bajas, como 15 °C, el tiempo de desarrollo se duplica (Saluso et al., 2022). Bajo condiciones óptimas, la población puede pasar de 50 a 500 individuos por hoja en solo dos semanas (Saluso et al., 2022). Estos aumentos explosivos de las poblaciones están directamente relacionados con su hábito alimenticio especializado y su alta producción de melaza que optimiza la alimentación floémica al facilitar el equilibrio osmótico durante la ingesta de savia (Rebuffo et al., 2010; Tetreault et al., 2019). Esta alta tasa reproductiva intensifica los daños al cultivo cuando las condiciones ambientales son favorables.

Asimismo, *M. sorghi* presenta características que lo hacen particularmente dañino, como su capacidad para invernar en plantas voluntarias —por ejemplo, sorgo

de Alepo (*Sorghum halepense*) altamente difundido en nuestro país—, su elevada capacidad de dispersión por medio del viento, junto con una notable adaptabilidad térmica. *M. sorghi*, completó su ciclo a temperaturas entre 5 y 35 °C, pero no sobrevivió los 40 °C. A 5 °C, la fertilidad fue nula y el desarrollo se vio gravemente afectado. En contraste, a 35 °C, sobrevivió, pero la tasa de fertilidad fue la más baja registrada. Estas variaciones térmicas condicionan su capacidad reproductiva según la región, y son especialmente relevante en contextos como el Uruguayo, ya que los inviernos son relativamente benignos para la especie (Peña-Martínez et al., 2024).

Otro factor que complica el manejo de *M. sorghi* es que las infestaciones generalmente comienzan en hojas inferiores —lo que dificulta un control químico efectivo—y progresan hacia la panoja (Saluso et al., 2022). Su comportamiento preferencial en el envés de las hojas facilita la extracción continua de savia, lo que provoca cambios visibles en el follaje del sorgo a medida que la población incrementa. Específicamente la coloración foliar puede pasar de verde a tonos amarillos, púrpuras y marrones, indicando infestaciones severas. Este daño, característico de otros pulgones, se ve intensificado en *M. sorghi* por su alta tasa reproductiva (Vasquez et al., 2025).

Una comprensión integral de los mecanismos defensivos del sorgo es tan importante como el estudio del comportamiento de *M. sorghi*, dada la capacidad del cultivo para responder a la herbivoría mediante múltiples estrategias físicas, químicas y bioquímicas. Entre las defensas estructurales, los tricomas, las ceras epicuticulares y la deposición de calosa, actúan como barreras contra la alimentación de otras especies de pulgones que atacan al sorgo como *Sipha flava* y *Schizaphis graminum*, dificultando su establecimiento y desarrollo. Estas defensas se complementan con respuestas inducidas, como la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), fitohormonas: ácido jasmónico (JA), ácido salicílico (SA) y etileno (ETH), y compuestos secundarios especializados (Zhu-Salzman et al., 2004).

Particularmente relevantes en sorgo son los glucósidos cianogénicos (CG), como la dhurrina, que al romperse los tejidos libera cianuro de hidrógeno (HCN), un compuesto tóxico para insectos herbívoros, especialmente para lagartas masticadoras como *Spodoptera frugiperda* (Alonso Amelot et al., 2006). Esta defensa química se activa mediante enzimas específicas, como dhurrinasa1 (*dhr1*) y *dhr2*, y su expresión varía según el órgano y el estado de desarrollo de la planta. Estudios recientes identificaron una mutación puntual en el gen *dhr2* que impide la activación de esta defensa química. Las plantas mutantes, aunque acumulaban dhurrina, no liberaban HCN y resultaron significativamente más susceptibles al ataque de *S. frugiperda*, lo que confirma que el HCN —y no su precursor— es el responsable directo del efecto anti herbívoro. Este hallazgo representa el primer caso documentado de una mutación específica que inactiva la función de *dhr2*. No obstante, aún no se ha evaluado el impacto del HCN sobre pulgones como *M. sorghi*, lo cual constituye una línea de investigación relevante (Krothapalli et al., 2013).

Finalmente, el sorgo es un cultivo esencial en regiones áridas y semiáridas del mundo, donde la sequía representa una de las principales limitantes productivas. Este tipo de estrés afecta la germinación, el vigor de las plántulas y la síntesis de almidón, además de reducir la eficiencia fotosintética y alterar el metabolismo general del cultivo (Abreha et al., 2022). También compromete el desarrollo reproductivo, afectando la iniciación floral y la formación de la panícula, lo que disminuye el número y peso de los granos y deteriora la calidad nutricional del grano. Entre los rasgos fisiológicos asociados a la tolerancia a la sequía en sorgo se destacan el contenido de clorofila, el sistema radicular profundo, y especialmente el carácter stay green, que permite mantener activa la fotosíntesis durante el llenado del grano (Abreha et al.,

2022). La respuesta fisiológica incluye también reducción en altura y área foliar, y disminución del contenido de clorofila A, lo que compromete el funcionamiento de los cloroplastos (Zhang et al., 2019).

En relación con los compuestos cianogénicos (HCN) en sorgo y su vínculo con el estrés hídrico, Rosati et al. (2019) evaluaron el efecto de la limitación prolongada de agua sobre la acumulación de dhurrina y nitrato en una línea mutante (*acdc1*) con baja capacidad cianogénica, en comparación con plantas de tipo silvestres y líneas hermanas. Las plantas fueron cultivadas bajo distintos niveles de riego (100 %, 30 % y 15 % de capacidad de campo), y se midieron parámetros de crecimiento junto con la concentración de dhurrina, nitrato y nitrógeno total en diferentes órganos. Los resultados mostraron que la sequía anuló la disminución ontogénica de dhurrina en *acdc1*, alcanzando niveles comparables a los del tipo silvestre, y se observó una mayor acumulación de nitrato en raíces, lo que sugiere una reasignación del nitrógeno disponible ante la reducida capacidad de síntesis cianogénica. Si bien no se registraron diferencias significativas en crecimiento entre los genotipos, estos hallazgos evidencian que tanto la edad de la planta como la disponibilidad de agua influyen en la acumulación de dhurrina, y que una baja dhurrina podría implicar riesgos por acumulación de nitrato en tejidos destinados a forraje. Esta interacción entre estrés abiótico y defensa química resalta la importancia de entender las respuestas fisiológicas y bioquímicas del sorgo, fundamentales para su adaptación en escenarios de cambio climático y su mejora en sistemas agrícolas sostenibles.

En este contexto, resulta fundamental comprender cómo interactúan el estrés biótico generado por *M. sorghi* y el estrés abiótico por déficit hídrico, especialmente en un cultivo como el sorgo, que depende de su capacidad de defensa para sostener el rendimiento bajo condiciones adversas. Dado el rol potencialmente clave de los glucósidos cianogénicos, como la dhurrina y su producto tóxico (HCN), en la defensa contra *S. frugiperda*, este trabajo propone evaluar, en condiciones controladas de invernáculo, las interacciones entre sequía e infestación por pulgones en 3 híbridos de sorgo: uno con alta y otro con baja capacidad de síntesis de HCN (ambos con comportamiento desconocido frente al pulgón), y un tercero susceptible al pulgón con capacidad de síntesis de HCN desconocida. El objetivo es analizar su impacto conjunto sobre la fisiología y la digestibilidad de la planta, el daño visible y la dinámica poblacional de *M. sorghi*, a través de la comparación de respuestas fisiológicas, defensivas y de vigor vegetal en distintos escenarios experimentales.

### 3 OBJETIVOS GENERALES

Evaluar en condiciones de invernáculo la interacción entre el estrés por sequía y el causado por *M. sorghi* en tres híbridos de sorgo: uno con alta y otro con baja capacidad de síntesis de HCN (ambos con comportamiento desconocido frente al pulgón), y un tercero susceptible al pulgón con capacidad de síntesis de HCN desconocida, analizando su efecto en el desarrollo vegetal y en la plaga.

#### 3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Comparar el porcentaje de planta cubierto por *M. sorghi* en los tres híbridos de sorgo bajo condiciones controladas, en presencia y ausencia de estrés hídrico.
2. Evaluar el efecto del estrés combinado (sequía + infestación por pulgones) sobre parámetros fisiológicos (biomasa y grosor del tallo) y visuales de daño (SPAD) en los tres híbridos.
3. Determinar si la capacidad de síntesis de HCN está asociada a una menor susceptibilidad a *M. sorghi* en condiciones de sequía.
4. Evaluar el efecto del estrés hídrico y la infestación por *M. sorghi* sobre la digestibilidad del forraje en híbridos de sorgo utilizados.
5. Determinar si las defensas físicas de cada híbrido están relacionadas a las defensas de estos contra *M. sorghi*.

#### 4 HIPÓTESIS

1. El porcentaje de planta cubierto por *M. sorghi* será menor en los híbridos con alta capacidad cianogénica, especialmente bajo condiciones de estrés hídrico, en comparación con los híbridos de baja defensa o susceptibles.
2. El estrés combinado (sequía + infestación) provocará una mayor reducción en biomasa/grosor del tallo y menores valores SPAD en los híbridos susceptibles.
3. Los híbridos con mayor capacidad de síntesis de HCN presentarán menor daño por pulgones en condiciones de sequía, en comparación con aquellos de baja capacidad cianogénica.
4. La combinación de estrés hídrico e infestación por *M. sorghi* reducirá la digestibilidad del forraje, particularmente en los híbridos con menor capacidad cianogénica.
5. Las defensas físicas de los híbridos juegan un papel secundario en la defensa frente *M. sorghi*.

## 5 MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 INSTITUCIONES INVOLUCRADAS

Las dos instituciones involucradas son Facultad de Agronomía de la Universidad de la República y el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA). El trabajo se llevó a cabo en la Estación experimental "Dr. Alberto Boerger" (INIA La Estanzuela), en el Departamento de Colonia, kilómetro 11 de la ruta 50, a 180 kilómetros de la capital de Montevideo y a 25 kilómetros de la ciudad de Colonia del Sacramento, Uruguay (coordenadas GPS: 34° 20'23.72" S – 57° 41' 39.48" O).

### 5.2 ENSAYO EN INVERNÁCULO

#### 5.2.1 FASE 1: ACONDICIONAMIENTO

Se realizó un ensayo manipulativo en el invernáculo de INIA LE, desde el 26 de febrero hasta el 26 de abril de 2024, con una duración total de 61 días. El diseño experimental fue completamente factorial, con tres factores: presencia/ausencia del pulgón (*M. sorghi*), presencia/ausencia de estrés hídrico y tipo de híbrido (tres niveles), lo que resultó en un total de 12 tratamientos. Cada tratamiento se replicó diez veces, alcanzando un total de 120 unidades experimentales (macetas) (véase Tabla 1).

Se utilizaron tres híbridos de sorgo: (1) "Fumigator" (#52), caracterizado por su alta concentración de HCN; (2) un híbrido altamente susceptible al ataque de *M. sorghi* (#48); y (3) "Prussic Acid Free" caracterizado por su baja concentración de HCN (#54). Las plantas se establecieron en macetas individuales (diámetro de la base 9 cm, diámetro superior 12 cm y altura 12 cm) utilizando una mezcla sustrato previamente esterilizada en autoclave modelo Systec DB-200 (Systec GmbH, Alemania). La mezcla estaba compuesta por un 57 % de tierra cernida proveniente de cantera del INIA Estanzuela, un 29 % de sustrato agrícola comercial (Bioterra, Uruguay) y un 14 % de vermiculita expandida (Agrinobre, Brasil). Para la preparación del sustrato, se emplearon cuatro baldes de 10 litros de tierra cernida, dos baldes de 10 litros de sustrato agrícola y medio balde de 10 litros de vermiculita expandida. La mezcla fue homogeneizada manualmente utilizando pala y luego distribuida en bolsas resistentes al calor, cada una con una capacidad de 25 litros (equivalente a 2,5 baldes de 10 litros). La esterilización se llevó a cabo en una autoclave Systec DB-200 (industria alemana), con capacidad para tres bolsas por ciclo. El proceso fue programado manualmente, con una duración de dos horas a 121 °C y una presión de 1 bar; las bolsas fueron retiradas únicamente cuando la presión interna alcanzó cero y la temperatura fue inferior a 70 °C, permitiendo su enfriamiento antes del uso (véase Tabla A1 por composición química).

Posteriormente, las 120 macetas fueron llenadas individualmente con 550 gramos de tierra esterilizada. Cada maceta fue pesada utilizando una balanza digital de precisión (OHAUS PIONEERTM, Industria mexicana) para asegurar uniformidad en el contenido del sustrato. A continuación, las macetas fueron etiquetadas de acuerdo con el tratamiento correspondiente a cada híbrido. Las macetas del híbrido uno fue marcadas con cinta azul y numeradas del 1 al 40; las del híbrido dos con cinta verde, del 41 al 80; y las del híbrido tres con cinta amarilla, del 81 al 120. Este procedimiento permitió una clara identificación de cada unidad experimental dentro del diseño factorial previamente mencionado (Figura 2).

Para determinar la capacidad de campo (CC) del sustrato utilizado, se empleó una balanza electrónica de precisión (HX 3000). Se pesaron 50 gramos de la mezcla de tierra estéril y se colocaron en un embudo de filtración con algodón en la parte inferior para evitar el paso de la tierra. El embudo se posicionó sobre una probeta de

100 ml, repitiendo el procedimiento en tres ocasiones. Luego, se añadieron 50 ml de agua, vertiéndolos lentamente hasta alcanzar el volumen total. Transcurrida una hora de escurrimiento, se midió el volumen de agua retenido por diferencia, lo cual permitió establecer la CC del sustrato. Basados en este método, se determinó que la capacidad de campo por maceta que resultó en 265 ml, lo cual se consideró como el 80 % del contenido hídrico sin estrés. Inicialmente, se aplicaron 160 ml de agua a cada maceta antes de la siembra, completando posteriormente con 105 ml después de la colocación de las semillas. La siembra se realizó a una densidad de dos semillas por maceta, con una profundidad de 2 cm y una separación de 3 cm entre ellas. Las macetas se colocaron en el compartimento 2 del invernáculo de INIA Estanduela, cuyas dimensiones son de 7,4 m de largo, 3,05 m de ancho y 5 m de altura, ubicándolas sobre una mesada de hierro de 6,4 m de largo por 1,07 m de ancho. El arreglo experimental siguió un diseño de parcelas divididas ("split plot design") para la disposición de las macetas las cuales se organizaron en grupos según un factor inicial, que es el híbrido. Todas las unidades experimentales se regaron tres veces por semana (lunes, miércoles y viernes), ajustando el volumen de agua (según peso) según la capacidad de campo previamente establecida (80 %). A los 10 días posteriores a la siembra, se procedió al raleo, dejando una planta por maceta. Desde el día de siembra (28/02/2024) hasta la aplicación de los tratamientos de estrés (24/03/2024), todas las plantas se mantuvieron en condiciones de riego uniforme, sin inducción de déficit hídrico. Como parte del manejo nutricional, se aplicó fertilizante (una vez) con fórmula balanceada NPK (Nutrigold® 18-18-18) diluido en el agua de riego, distribuido ad libitum de forma homogénea en todas las macetas.

El día 25 de marzo de 2024, se seleccionaron aleatoriamente 24 macetas (ocho por cada híbrido) para realizar la cosecha destinada al análisis de HCN, determinación de estadio fenológico, peso de materia seca (MS), y cuantificación de biomasa foliar y radicular para tener una línea de base previa a la implementación de los estreses. El procedimiento comenzó con la evaluación del estadio de desarrollo de cada planta (estadio de desarrollo entre V2 y V3), utilizando las escalas fenológicas propuestas por Ritchie y Hanway (1986). Luego, se midió el índice SPAD en la última hoja completamente expandida, realizando tres lecturas por planta con un medidor SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Osaka, Japón), promediando los valores obtenidos. Posteriormente, se retiró cuidadosamente el sustrato de cada maceta para conservar las raíces intactas. Se midió el diámetro del tallo en su parte más ancha utilizando un calibre de precisión, y luego se separó el sistema radicular del resto de la planta mediante un corte en la base del tallo. Tanto el tallo como las raíces fueron pesados por separado, colocados en sobres de papel manila, y conservados inmediatamente en nitrógeno líquido. Esta técnica detiene los procesos metabólicos de los tejidos vegetales, permitiendo preservar su estado fisiológico al momento de la cosecha para posteriores análisis. Finalmente, todas las muestras fueron almacenadas en bolsas herméticas tipo Ziploc® y trasladadas a un congelador a -80 °C, donde permanecerán hasta completar la cosecha total del experimento. Esta conservación es necesaria para garantizar la integridad de las muestras antes del análisis químico.

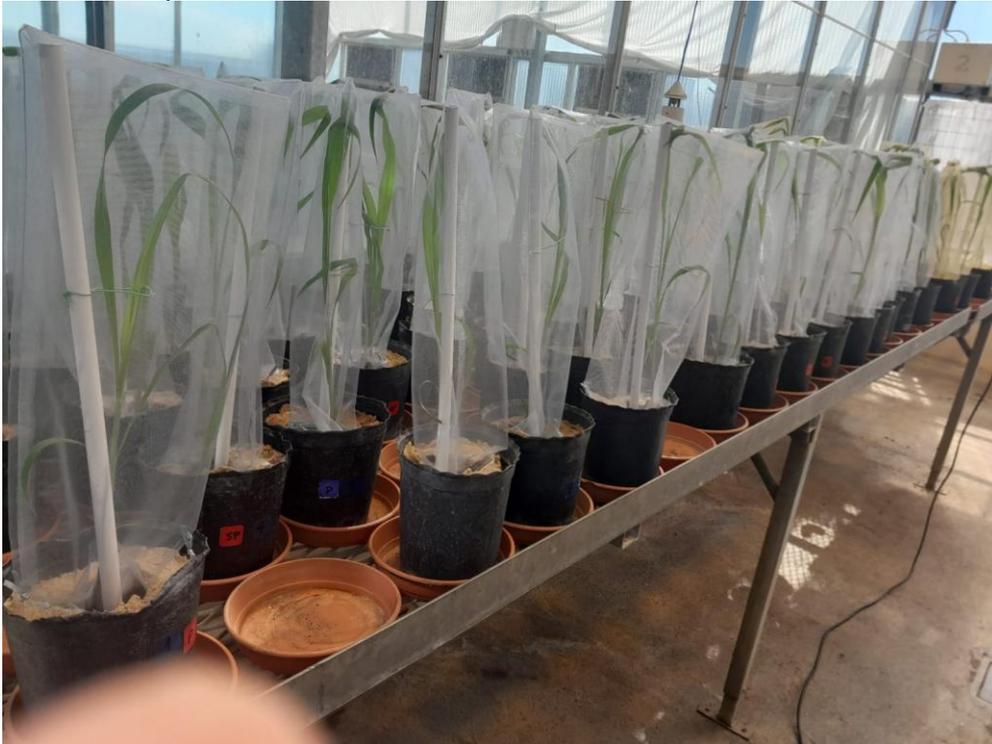
## 5.2.2 FASE 2: IMPLEMENTACIÓN ESTRÉS

Las restantes 96 macetas fueron enjauladas (Figura 2) y sometidas a los dos distintos estreses (Tabla 1). Para asegurar la estabilidad de las jaulas, se colocaron 100 gramos de arena en la base de cada maceta, y se utilizó un clip para apretar las jaulas para evitar la entrada o salida de insectos. Para el estrés biótico se infestaron cinco pulgones en los tratamientos asignados para recibir este insecto. Además, se aplicaron dos condiciones de estrés hídrico: un tratamiento con un 20 % de contenido de agua en el sustrato, y otro con un 80 % de contenido de agua, las cuales se asignaron de acuerdo con el diseño experimental (Tabla 1). El tratamiento hídrico fue

controlado mediante el pesaje regular (lunes, miércoles y viernes) de cada maceta con una balanza digital de precisión OHAUS PIONEER™ (OHAUS Corporation, México), ajustando el riego según el peso correspondiente al contenido hídrico deseado. Este proceso de riego se mantuvo de manera constante a lo largo del ensayo, hasta el momento de la cosecha, garantizando que cada maceta recibiera el tratamiento de humedad adecuado a lo largo del período experimental.

## Figura 2

*Unidades experimentales al inicio de la fase de estrés*



*Nota.* Todas las unidades experimentales fueron enjauladas, para evitar la entrada o fuga de polzones.

### 5.3 ESTABLECIMIENTO DE FASES HÍDRICAS DEL EXPERIMENTO

#### 5.3.1 FASE 1: ACONDICIONAMIENTO:

Durante los primeros ~20 días, todas las plantas de los tres híbridos (H1, H2 y H3) recibieron riego para mantenerlas al 80 % de la capacidad de campo (CC), lo cual se refleja en un patrón de riego relativamente uniforme y estable en todos los tratamientos indicando que la fase de acondicionamiento fue correctamente implementada y homogénea entre tratamientos (Figura 4A). Además, durante la fase de acondicionamiento, no se observaron diferencias sustanciales entre la cantidad de agua total agregada en los tratamientos, lo que confirma la uniformidad inicial del riego (Figura 4B).

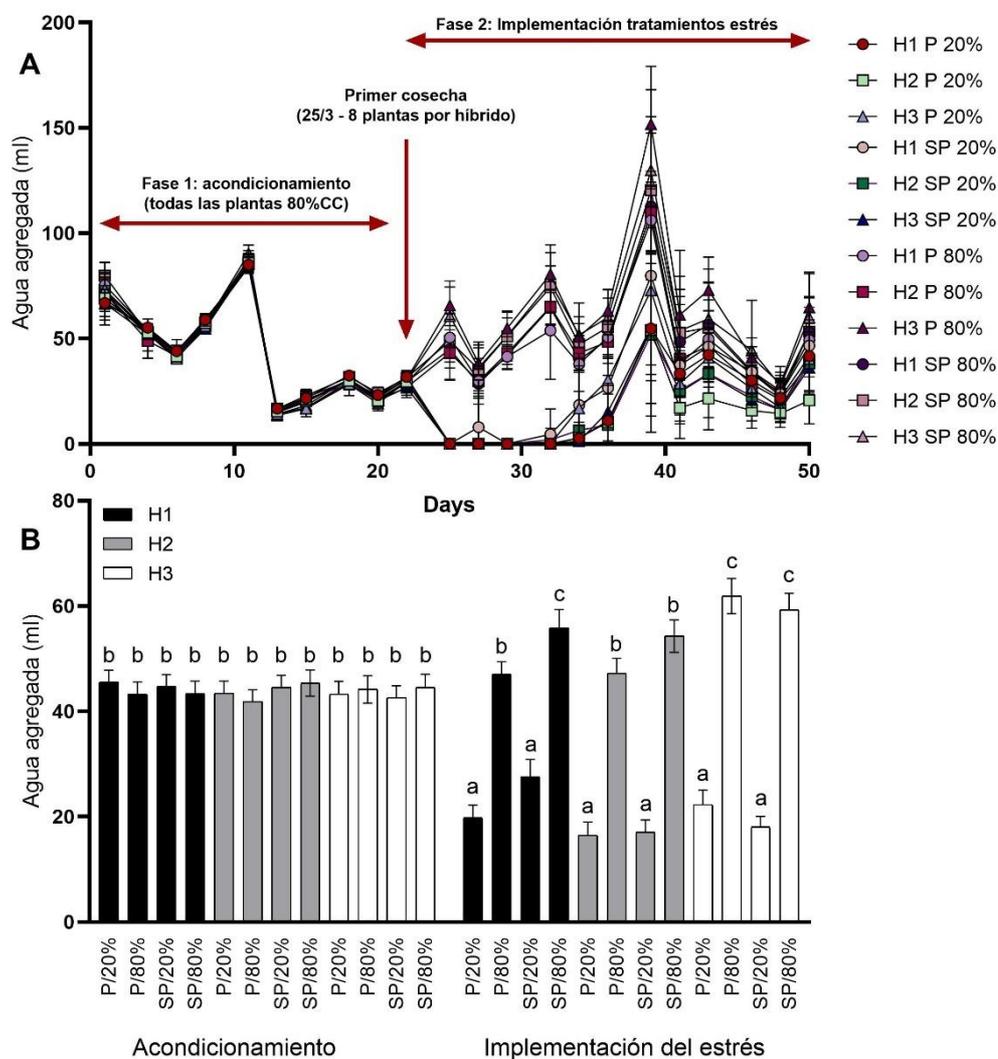
#### 5.3.2 FASE 2: IMPLEMENTACIÓN DEL ESTRÉS

A partir del día 20, se introdujeron los tratamientos de estrés biótico (*M. sorghi*) y abiótico (hídrico). Aquí se observa una clara diferenciación en la cantidad de agua agregada entre los tratamientos al 20 % y al 80 % de CC. Donde, las plantas bajo 20 % de CC recibieron considerablemente menos agua a lo largo del tiempo, confirmando que el régimen de sequía fue correctamente establecido (Figura 4A). Además, en la fase de implementación del estrés, la cantidad de agua total agregada disminuyó

drásticamente en las unidades al 20 % de CC en comparación con aquellas al 80 %, como era esperado (Figura 4B). Esta reducción fue consistente entre los híbridos, indicando un control efectivo del factor hídrico en el experimento.

**Figura 3**

*Promedio de agua agregada por fase*



*Nota.* A) a lo largo del tiempo y B) total por híbrido y tratamiento. Híbrido 1 (Fumigator, alto HCN), Híbrido 2 (susceptible al pulgón), Híbrido 3 (Prussic Acid Free (PAF), bajo HCN).

**Tabla 1**

*Tratamientos aplicados según combinación de híbrido, con y sin estrés biótico y abiótico*

Híbrido	Características	Tratamiento	Unidades exp.	Estrés biótico <sup>1</sup>	Estrés abiótico (%) <sup>2</sup>
<b>Híbrido 1:</b>	Alta	1	8	Con	20
<b>Fumigator</b>	concentración de HCN (# 52)	2	8		80
		3	8	Sin	20
		4	8		80
<b>Híbrido 2</b>	Muy susceptible al ataque de <i>Melanaphis</i> <i>sorghii</i> (# 48)	5	8	Con	20
		6	8		80
		7	8	Sin	20
		8	8		80
<b>Híbrido 3:</b>	Baja	9	8	Con	20
<b>Prussic</b>	concentración de	10	8		80
<b>Acid Free</b> <b>(PAF)</b>	ácido cianhídrico (# 54)	11	8	Sin	20
		12	8		80

*Nota.* <sup>1</sup> Se considera estrés biótico cuando existe infestación (con) de *M. sorghii*.

<sup>2</sup> Se considera estrés abiótico cuando se somete al híbrido a un estrés hídrico del 20%. Se cosecharon destructivamente 8 plantas de cada híbrido antes de aplicar la fase de estrés, con el fin de obtener una línea de base (pre-estrés).

#### 5.4 ENSAYO EX SITU

Para la caracterización *ex situ* (hoja extirpada), se utilizó material vegetal del campo experimental (parcelas de entomología), donde se recolectaron muestras de la última hoja desarrollada de cada híbrido (48, 52 y 54). El procedimiento consistió en preparar agua agar en microondas. El proceso implicó colocar en una jarra de plástico apta para microondas de 500 cc, agua desionizada, a la que se añadieron 7,5 gramos de agar bacteriológico N° 1. La mezcla se calentó en el microondas hasta alcanzar el punto de ebullición, revolviendo varias veces para asegurar su correcta disolución. Luego, el agua de agar caliente se vertió en los 38 vasos, permitiendo que se solidificara antes de proceder con las evaluaciones (Figura 3). El ensayo *ex situ* tiene como finalidad principal evaluar si las defensas ante el pulgón se deben a propiedades físicas de la planta, por ejemplo ceras, silicio, ect. . Esta metodología permite aislar variables ambientales y respuesta química de la planta al estar el material extirpado.

**Figura 4***Vaso de plástico con bandeja porta vasos*

Con la perforadora, se cortó el material traído del campo experimental, colocándolo dentro de los vasos correspondientes, con la superficie plana de la hoja orientada hacia abajo y la parte que contiene la nervadura hacia arriba (Figura 1), se utilizaron fragmentos tanto del ápice como de la base de cada hoja extirpada. Posteriormente, se procedió a la infestación utilizando un pincel, colocando un pulgón adulto áptero por vaso, ubicándolo sobre la hoja. Finalmente, se taparon los vasos con una tapa provista de agujeros cubiertos con voile para permitir la respiración. Los vasos se mantuvieron durante 5 días bajo luz artificial en condiciones controladas de laboratorio. Transcurrido ese período, finalizó la evaluación mediante el conteo de pulgones.

### 5.5 ANÁLISIS LABORATORIO

Se realizaron análisis de cenizas, fibra detergente ácida (FDA), fibra detergente neutra (FDN), lignina detergente ácida (LDA) y nitrógeno (N) en el laboratorio de nutrición de INIA LE, y se determinó el HCN en el Laboratorio Ecotech (<https://ecotech.com.uy/>). Todos los análisis fueron realizados en la parte aérea del sorgo (de cada tratamiento) y los mismos son esenciales para comprender su composición nutricional y su potencial forrajero. A continuación, se describen brevemente cada uno de los análisis mencionados: Cenizas mide el contenido mineral total de la planta, lo que proporciona información sobre la cantidad de nutrientes esenciales y no esenciales presentes en el sorgo. FDA es indicador y evalúa la cantidad de fibra que es menos digestible para los rumiantes, lo que puede afectar la eficiencia de conversión alimenticia. FDN incluye una medida de la fibra más estructural de la planta, que también es importante para la digestibilidad y la salud digestiva en los rumiantes. La lignina (LDA) es un componente de la pared celular de las plantas que limita la digestibilidad. La proteína cruda implica la determinación del nitrógeno que es crucial para evaluar el valor proteico del forraje, ya que el nitrógeno es uno de los componentes fundamentales de las proteínas. Y por último el HCN es importante porque el sorgo puede acumular compuestos cianogénicos que son tóxicos en altas concentraciones. Evaluar el HCN ayuda a asegurar que el forraje sea seguro para el consumo animal. Estos análisis permiten obtener un perfil nutricional detallado del sorgo, lo que es fundamental para su uso en la alimentación animal y para la formulación de dietas balanceadas.

La determinación de cenizas se realizó siguiendo el método UNIT-ISO 5984:2002 (International Organization for Standardization, 2022). Los análisis de fibra detergente ácida (FDA) y fibra detergente neutra (FDN) y lignina detergente ácida (LDA) se efectuaron utilizando el método de extracción secuencial mediante ANKOM

Technology, conforme a los métodos internos ME-LE-na-08 v07, ME-LE-na-02 y ME-LE-na-09, respectivamente basados en Goering y Van Soest (1970). La proteína cruda fue determinada, primero mediante la medición de N total por el método de combustión Dumas, y luego multiplicando por el factor 6,25, siguiendo el método interno ME-LE-su-35, utilizando un Analizador Elemental LECO Truspec CNS (Leco Corporation, 2022).

En el suelo utilizado para los ensayos se evaluó el contenido de potasio (K), fósforo disponible (P-Bray I), pH y nitrógeno total (Tabla A1, ver Anexo). El K se evaluó extrayendo las formas intercambiables con acetato de amonio bufferado a pH 7 y midiendo el extracto mediante espectrometría de emisión atómica en un ICP-OES PerkinElmer Optima 7300 DV, de acuerdo con Jackson (1964). El fósforo disponible (P-Bray I) se determinó mediante extracción con solución Bray I (relación suelo:extractante 1:10) y la medición de la absorbancia del complejo molibdofosfato reducido a 882 nm, según Bray y Kurtz (1945). El pH del suelo se midió en una suspensión suelo:agua (1:2,5) con agitación, siguiendo el protocolo de Beretta et al. (2014). Finalmente, el nitrógeno total se analizó mediante combustión a 900 °C y detección del nitrógeno molecular (N<sub>2</sub>) por conductividad térmica, utilizando un Analizador Elemental LECO Truspec CNS.

## 5.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los datos obtenidos se analizaron mediante el análisis de la varianza (ANOVA). Específicamente, las variables medidas en las plantas al final de la fase de acondicionamiento (pre-estrés), como biomasa aérea y radicular, grosor del tallo, relación tallo/raíz, SPAD y contenido de HCN se realizaron mediante ANOVA de un factor: híbrido. Posteriormente, se analizaron los efectos de los factores híbrido x sequía x pulgón, sobre las variables respuestas: biomasa aérea y radicular, grosor del tallo, relación tallo/raíz, SPAD, cenizas, fibra detergente ácida y fibra detergente neutra, lignina detergente ácida, y nitrógeno mediante un modelo lineal generalizado (GLM). Cuando las variables no cumplían el supuesto de homogeneidad de varianzas bajo un modelo lineal clásico (modelo normal con varianza constante), se optó por un GLM con distribución Gamma y función de enlace logarítmica, adecuado para datos con asimetría positiva y varianza proporcional al cuadrado de la media. Para el *ex situ* (conteo de pulgones), se realizó un GLM, pero en este caso con distribución Poisson. Además, cuando los factores o sus interacciones fueron significativas, se realizaron comparaciones a posteriori utilizando la prueba de Tukey. Las comparaciones múltiples entre niveles de factores se realizaron a partir de las medias estimadas marginales (EMMeans), calculadas con el paquete emmeans, y se aplicaron letras superíndice para indicar diferencias estadísticas significativas ( $\alpha = 0,05$ ). Para estos análisis se utilizó el programa RStudio versión 1.4.1106.

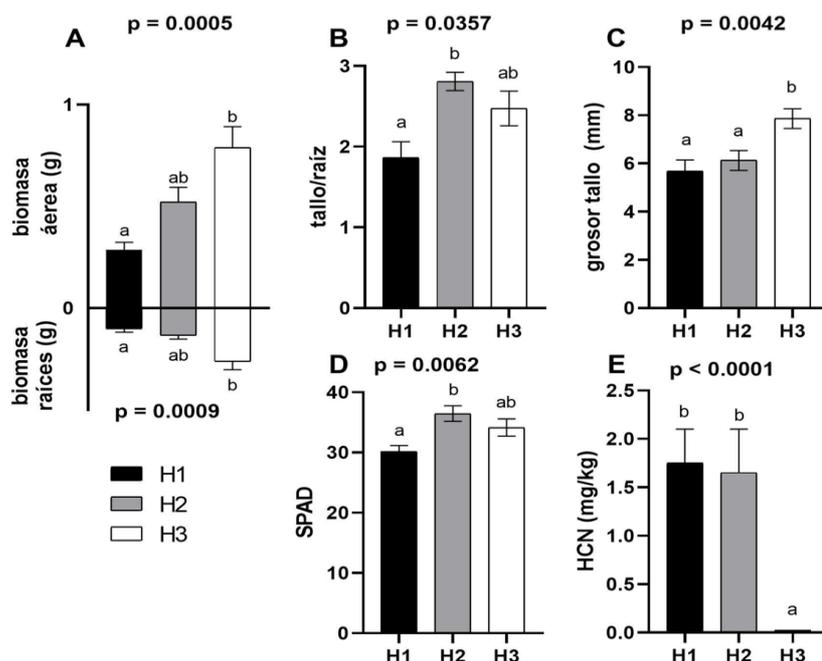
## 6 RESULTADOS

### 6.1 RESULTADOS PRE- ESTRÉS (FASE 1)

Los híbridos de sorgo mostraron diferencias fisiológicas y bioquímicas antes del estrés. Estas diferencias iniciales establecen una base clave para interpretar su respuesta diferencial frente al estrés combinado de sequía y pulgón. Específicamente se observaron diferencias significativas entre híbridos en varios parámetros (Figura 5). El H3 presentó mayor biomasa aérea y grosor de tallo ( $p < 0.0001$ ), mientras que H2 tuvo la mayor relación tallo/raíz. El índice SPAD fue más alto en H2 comparado con H1 ( $p = 0.0062$ ). En cuanto a HCN, H1 y H2 mostraron concentraciones significativamente más altas que H3 ( $p < 0.0001$ ), confirmando la mayor capacidad cianogénica del H1 y revelando el contenido de HCN del H2.

**Figura 3**

*Variables medidas en plantas al final de la fase de acondicionamiento (pre-estrés)*



*Nota.* Híbrido 1 (Fumigator, alto HCN), Híbrido 2 (susceptible al pulgón), Híbrido 3 (Prussic Acid Free (PAF), bajo HCN). Valores de p (ANOVA) indicados sobre cada variable; diferencias significativas determinadas por prueba post hoc (por Tukey); valores significativos en negrita.

### 6.2 RESULTADOS POST- ESTRÉS (FASE 2)

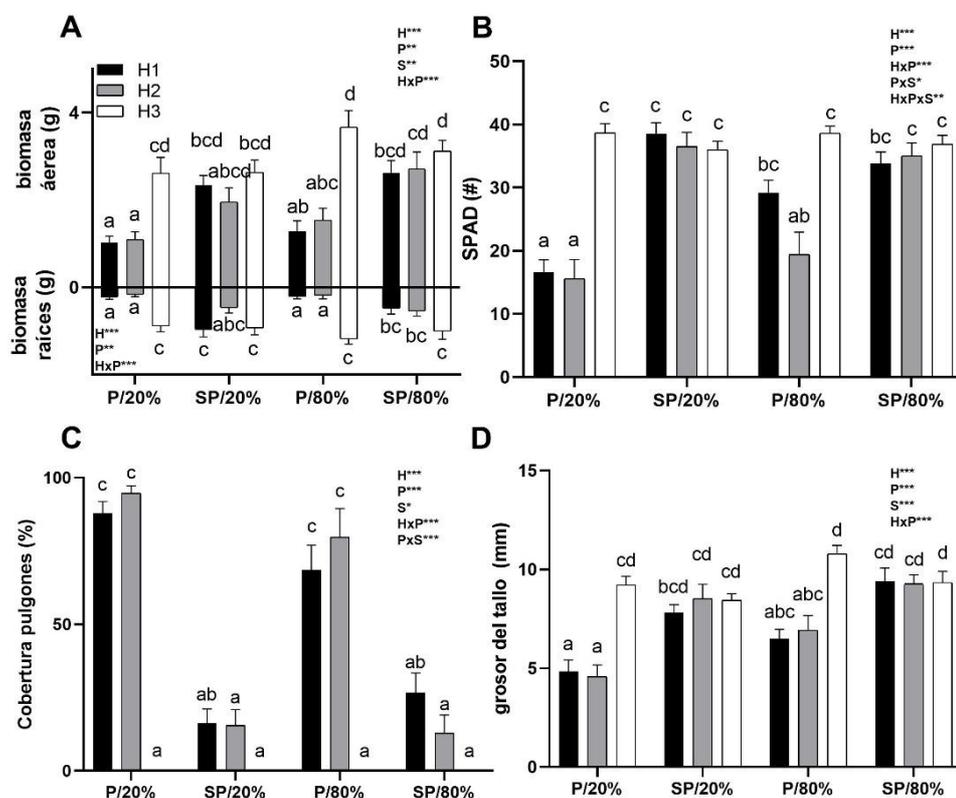
Tras la implementación de los tratamientos de estrés, se observaron efectos significativos del híbrido, el estrés hídrico y la infestación por *M. sorghi*, así como sus interacciones (Figura 6). La cobertura de pulgones fue significativamente menor en el H3 (baja capacidad cianogénica), especialmente bajo condiciones de sequía (P/20 %), en comparación con H1 y H2, lo que rechaza la hipótesis inicial de que una mayor capacidad de síntesis de HCN se asocia a menor susceptibilidad al insecto. En cuanto a la biomasa y el grosor del tallo, el estrés combinado (sequía + pulgones) provocó reducciones más marcadas en los híbridos susceptibles (H1 y H2), lo cual concuerda con la hipótesis de que esta combinación intensifica el impacto negativo sobre variables de crecimiento. Asimismo, el índice SPAD fue significativamente menor bajo estrés combinado, especialmente en H2, lo que indica un deterioro del estado fisiológico. Aunque algunos pulgones escapistas llegaron a contaminar plantas del

tratamiento testigo (SP), estos casos fueron minoritarios y no impidieron la interpretación de los resultados ni afectaron las diferencias observadas entre híbridos. La consistencia del patrón general sugiere que los efectos detectados reflejan mecanismos de defensa inherentes, más allá de la presencia aleatoria de individuos en plantas no infestadas.

La composición química-digestibilidad- del forraje mostró diferencias según tratamiento (Tabla 2). La FDA ( $p = 0.009$ ) y CEN ( $p = 0.006$ ) respondieron al régimen hídrico, con valores más bajos, bajo sequía (Figura 7). La FDN disminuyó significativamente con la presencia del pulgón ( $p = 0.002$ ; Figura 7). Mientras que LDA mostró efectos significativos tanto del híbrido como del factor pulgón ( $p = 0.0007$  y  $p = 0.008$ , respectivamente), siendo más baja en el H3, seguido por el H2, y luego el H1, y más alta en condiciones de estrés biótico independientemente del híbrido (Figura 7). Aunque el nitrógeno (N) no mostró diferencias significativas, se observaron valores levemente mayores en tratamientos sin estrés.

**Figura 4**

*Variables medidas en plantas al final de la fase de estrés*



*Nota.* Híbrido 1 (Fumigator, alta alto HCN), Híbrido 2 (48, susceptible al pulgón), Híbrido 3 (48, Prussic Acid Free (PAF), baja bajo HCN). Valores de P (ANOVA) indicados sobre cada variable: \*\*\* $p < 0.001$ , \*\* $p < 0.01$ , \* $p < 0.05$ ; valores significativos en negrita. Diferencias significativas determinadas por prueba post hoc (por Tukey); Híbrido (H), Pulgón (P), Sequía (S).

Tabla 2

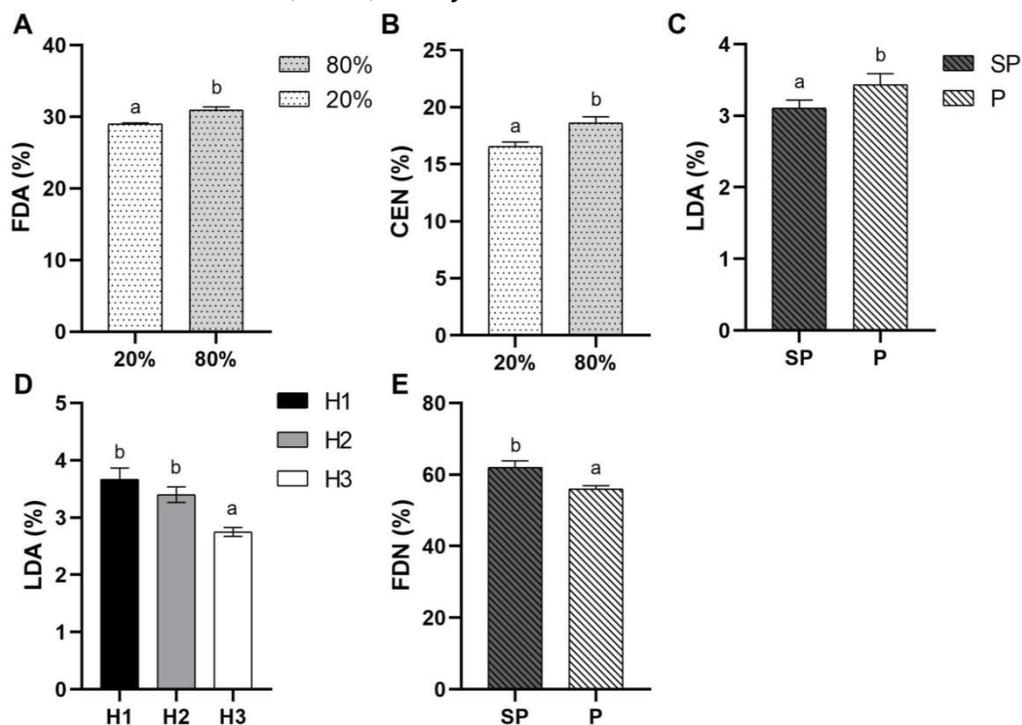
Determinaciones: N, FDA, FDN, LDA y CEN en biomasa aérea (n = 5)

	Tratamiento	N (%)	FDA (%)	FND (%)	LDA (%)	CEN (%)
H1	SP20%	2.7 ± 0.4 <sup>a</sup>	29.4 ± 0.7 <sup>a</sup>	57.5 ± 2.8 <sup>b</sup>	3.6 ± 0.3 <sup>abc</sup>	15.8 ± 0.9 <sup>b</sup>
	P20%	3.4 ± 0.1 <sup>a</sup>	29.2 ± 1.5 <sup>a</sup>	53.3 ± 1.9 <sup>a</sup>	4.8 ± 1.2 <sup>bc</sup>	16.0 ± 1.2 <sup>b</sup>
	SP80%	2.6 ± 0.4 <sup>a</sup>	31.6 ± 1.2 <sup>b</sup>	60.5 ± 2.7 <sup>b</sup>	3.4 ± 0.5 <sup>abc</sup>	18.0 ± 0.5 <sup>a</sup>
	P80%	3.7 ± 0.1 <sup>a</sup>	28.9 ± 0.9 <sup>b</sup>	53.1 ± 1.9 <sup>a</sup>	4.0 ± 0.5 <sup>bc</sup>	16.7 ± 1.2 <sup>a</sup>
H2	SP20%	3.4 ± 0.5 <sup>a</sup>	28.3 ± 1.3 <sup>a</sup>	57.7 ± 6.1 <sup>b</sup>	2.9 ± 0.1 <sup>ab</sup>	15.9 ± 1.0 <sup>b</sup>
	P20%	3.1 ± 0.2 <sup>a</sup>	28.5 ± 1.0 <sup>a</sup>	51.8 ± 2.4 <sup>a</sup>	3.8 ± 0.3 <sup>c</sup>	16.3 ± 0.1 <sup>b</sup>
	SP80%	2.6 ± 0.4 <sup>a</sup>	31.6 ± 1.4 <sup>b</sup>	59.2 ± 2.5 <sup>b</sup>	3.1 ± 0.1 <sup>ab</sup>	17.4 ± 0.4 <sup>a</sup>
	P80%	3.1 ± 0.3 <sup>a</sup>	31.2 ± 1.3 <sup>b</sup>	56.7 ± 0.7 <sup>a</sup>	3.9 ± 0.2 <sup>c</sup>	17.7 ± 0.5 <sup>a</sup>
H3	SP20%	2.7 ± 0.2 <sup>a</sup>	29.5 ± 0.7 <sup>a</sup>	64.7 ± 1.9 <sup>b</sup>	2.7 ± 0.1 <sup>a</sup>	17.0 ± 0.7 <sup>b</sup>
	P20%	2.7 ± 0.3 <sup>a</sup>	28.9 ± 0.8 <sup>a</sup>	55.9 ± 1.7 <sup>a</sup>	2.5 ± 0.2 <sup>a</sup>	17.0 ± 1.2 <sup>b</sup>
	SP80%	2.6 ± 0.3 <sup>a</sup>	31.6 ± 0.8 <sup>b</sup>	65.0 ± 3.4 <sup>b</sup>	3.0 ± 0.1 <sup>a</sup>	18.3 ± 1.2 <sup>a</sup>
	P80%	2.4 ± 0.3 <sup>a</sup>	30.8 ± 0.7 <sup>b</sup>	63.7 ± 1.1 <sup>a</sup>	2.9 ± 0.1 <sup>a</sup>	18.6 ± 0.6 <sup>a</sup>
<b>Diferencias significativas por variable e interacciones (post hoc, Tukey)</b>						
	Híbrido (H)	0.065	0.774	0.031	<b>0.0007</b>	0.143
	Pulgón (P)	0.120	0.162	<b>0.002</b>	<b>0.008</b>	0.854
	Sequía (S)	0.249	<b>0.009</b>	0.446	0.215	<b>0.006</b>
	HxP	0.076	0.756	0.842	0.064	0.893
	HxS	0.511	0.312	0.548	0.158	0.982
	PxS	0.396	0.465	0.222	0.635	0.855
	HxPxS	0.543	0.632	0.0331	0.429	0.706

Nota. Diferencias significativas determinadas por prueba post hoc (por Tukey) para cada determinación; valores significativos en negrita.

**Figura 5**

Determinaciones: FDA, CEN, LDA y FDN

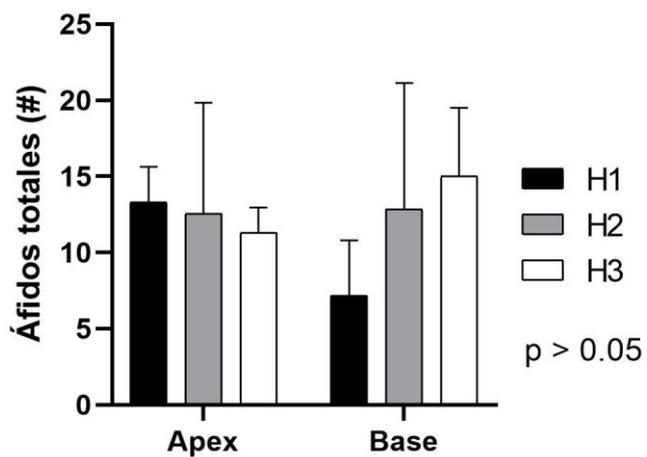


Nota. Diferencias significativas determinadas por prueba post hoc (por Tukey) para cada determinación, en FDA, CEN, LDA y FDN.

### 6.3 ENSAYO EX SITU

No se observaron diferencias significativas en el número total de pulgones entre híbridos ni entre posiciones en la planta (ápice vs. base) ( $p > 0.05$ ). La distribución fue relativamente homogénea, con una ligera tendencia a mayor acumulación en la base en H3, aunque no significativa. La capacidad de producir HCN por parte de los híbridos podría verse reducida o anulada en condiciones *ex situ*, lo cual limitaría su efecto defensivo contra *M. sorghi*. En consecuencia, los híbridos en *ex situ* no se diferenciaron significativamente en este ensayo.

**Figura 6**  
*Ensayo Ex situ*



*Nota.* Híbrido 1 (Fumigator, alta alto HCN), Híbrido 2 (susceptible al pulgón), Híbrido 3 (Prussic Acid Free (PAF), bajo HCN). Diferencias significativas determinadas por prueba post hoc (por Tukey); ns = no significativa.

## 7 DISCUSIÓN

El presente estudio evaluó la respuesta de tres híbridos de sorgo (H1, H2 y H3) frente al estrés combinado de sequía y la infestación por *M. sorghi*. Se observaron diferencias significativas entre híbridos en parámetros fisiológicos, nivel de infestación y calidad del forraje. El diseño experimental permitió una clara delimitación de las fases hídricas, lo que aseguró un control efectivo del estrés abiótico y facilitó la interpretación precisa de las respuestas observadas.

### 7.1 DEFENSA CIANOGENICA Y COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO BAJO ESTRÉS COMBINADO

Bajo condiciones *in situ* (planta viva), se detectaron diferencias significativas en la cobertura de *M. sorghi* entre híbridos. El híbrido H3, con baja capacidad cianogénica, presentó la menor infestación, especialmente bajo sequía. Este resultado contradice la hipótesis de que una mayor concentración de HCN confiere resistencia al pulgón, y sugiere la participación de mecanismos defensivos alternativos, probablemente inducidos por el estrés ambiental. En contraste, en los ensayos *ex situ* (tejido extirpado), no se observaron diferencias entre híbridos, lo que indica una escasa participación de defensas físicas (ceras, tricomas) en la resistencia de los híbridos evaluados. Esto refuerza la hipótesis de que la defensa de H3 es predominantemente química y dependiente del contexto fisiológico de la planta viva.

Este contraste entre los ensayos *in situ* y *ex situ* resalta el papel determinante de las defensas químicas inducidas en condiciones naturales, frente a la aparente irrelevancia de mecanismos físicos en este contexto. Si bien la literatura ha documentado la efectividad del HCN contra insectos masticadores, como larvas de lepidópteros (Krothapalli et al., 2013), los resultados del presente estudio sugieren que este compuesto no solo es ineficaz frente a plagas picosutoras como los pulgones, sino que incluso podría estar asociado a una mayor susceptibilidad. Esta observación subraya la importancia de considerar el tipo de herbívoro y su modo de alimentación al evaluar la eficacia de los mecanismos de defensa en sorgo.

Según Tetreault et al. (2019), la línea resistente RTx2783 mostró que un solo locus dominante confiere resistencia a esta línea, que se relaciona con una mayor expresión génica en genes de resistencia clásica, lo que implica una percepción atenuada del daño. En cambio, líneas susceptibles como BCK60 activan intensamente rutas de defensa asociadas a ROS y jasmonatos. Aunque este estudio no evaluó expresión génica, es plausible que H3 posea mecanismos similares, como la acumulación de calosa, proteínas del floema o inhibidores de proteasas (Tetreault et al., 2019). Asimismo, la modificación de componentes estructurales y metabolitos secundarios podría estar influyendo tanto en la resistencia (antixenosis) como en la calidad forrajera. En este sentido, Rosati et al. (2019) demostraron que, bajo sequía, la acumulación de dhurrina aumenta en los tejidos aéreos mientras disminuye en las raíces, afectando también la asignación de nitrógeno. Este ajuste metabólico podría explicar la mayor susceptibilidad de H1 y H2, que mostraron una mayor reducción en SPAD y grosor del tallo, así como una menor capacidad para mantener el equilibrio fisiológico bajo estrés.

En nuestro estudio el estrés combinado redujo significativamente la biomasa aérea, el índice SPAD y el grosor del tallo, únicamente en H1 y H2 (híbridos susceptibles). Esta respuesta coincide con lo reportado por Thompson et al. (2021), donde una menor precipitación se asoció con reducción de biomasa y mayor incidencia de *M. sorghi*. La disminución de SPAD sugiere pérdida de clorofila y daño al aparato fotosintético, probablemente por estrés oxidativo. El estrés combinado intensificó las pérdidas en biomasa y parámetros fotosintéticos en los híbridos

susceptibles, coincidiendo con Sharma et al. (2013) y Hayes et al. (2019), quienes también documentaron senescencia prematura y pérdida de productividad en híbridos susceptibles bajo estrés biótico-abiótico. En línea con esto, Bo et al. (2024) demostraron que el déficit hídrico eleva la producción de malondialdehído y peróxido de hidrógeno, afectando la eficiencia fotosintética.

El híbrido H3 mostró una mayor estabilidad fisiológica, lo que sugiere mecanismos de tolerancia como eficiencia en uso de agua o sistemas antioxidantes, coincidiendo con lo observado por Peña-Martínez et al. (2024), Tetreault et al. (2019), y Zhang et al. (2019) en líneas resistentes. La resistencia fisiológica podría estar ligada a una menor activación de rutas de defensa oxidativa y a una mayor estabilidad funcional bajo estrés.

## 7.2 CALIDAD FORRAJERA Y DIGESTIBILIDAD

Tanto la fibra detergente neutro (FDN), la fibra detergente ácido (FDA) como la lignina en detergente ácido (LDA) son compuestos estructurales de la pared celular de las plantas. En el presente estudio, se observó que el porcentaje de FDN y LDA fue afectado por el estrés biótico provocado por *Melanaphis sorghi* (pulgón amarillo del sorgo), registrándose una disminución en el porcentaje de FDN y un aumento en el de LDA. En cambio, el porcentaje de FDA y la concentración de cenizas (CEN) mostraron una disminución asociada al estrés hídrico, lo cual sugiere que la sequía afecta negativamente tanto a los componentes estructurales como a los minerales. Este comportamiento puede explicarse debido a que, bajo condiciones de estrés, el sorgo redirige su energía hacia funciones de supervivencia, reduciendo la inversión en estructura vegetal; adicionalmente, la menor disponibilidad de agua afecta la movilidad de los minerales, que dependen del medio acuoso para su transporte. Asimismo, se identificaron diferencias en el porcentaje de LDA entre híbridos, siendo el híbrido H3 el que presentó menores niveles, mientras que H1 y H2 no mostraron diferencias significativas entre sí. Este resultado respalda la información previa que clasifica a H3 como un híbrido de baja lignina, lo que podría implicar una menor resistencia estructural. En general, los tres híbridos evaluados mostraron una pérdida de calidad forrajera ante la aplicación de estrés biótico y condiciones de sequía, evidenciada tanto en el aumento de lignina (que reduce la digestibilidad) como en la disminución de minerales.

## 7.3 LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y PERSPECTIVAS

Entre las principales limitaciones se encuentra la falta de análisis moleculares que permitan identificar genes específicos asociados a la resistencia observada. Asimismo, los ensayos *ex situ*, aunque útiles para controlar variables, podrían no reflejar fielmente las condiciones del campo. Es necesario evaluar los híbridos en distintos ambientes y etapas fenológicas para validar la estabilidad de la resistencia. Futuras investigaciones deberían integrar análisis transcriptómicos y metabolómicos, así como pruebas en condiciones comerciales, para profundizar en los mecanismos de defensa y su impacto sobre la productividad y calidad forrajera.

Una limitación metodológica que debe considerarse en futuros estudios es la ausencia de líneas isogénicas que permitan aislar con mayor precisión el efecto de rasgos específicos, como la producción de compuestos cianogénicos o la tolerancia fisiológica a la sequía. El uso de pares isogénicos, que difieren solo en uno o pocos genes de interés, facilitaría la identificación causal de mecanismos de resistencia y adaptación en el sorgo, reduciendo la confusión derivada de la alta variabilidad genética entre híbridos. Esta aproximación permitiría validar experimentalmente hipótesis surgidas en estudios de campo, como la posible relación entre cianogénesis y resistencia al pulgón, o entre la arquitectura foliar y la eficiencia del uso del agua.

Aunque algunos pulgones escapistas llegaron a contaminar plantas del tratamiento testigo (SP), estos casos fueron minoritarios y no impidieron la interpretación de los resultados ni afectaron las diferencias observadas entre híbridos. No obstante, este tipo de contaminación puntual resalta la importancia de reforzar los controles sanitarios en experimentos con plagas vivas para asegurar condiciones más estrictas de contraste entre tratamientos. Incorporar este enfoque en futuros experimentos ayudaría a descomponer la complejidad del estrés combinado y a avanzar hacia un mejor diseño de híbridos resilientes.

## 8 CONCLUSIONES

En conjunto, los resultados de este estudio respaldan que la resistencia a *M. sorghi* no depende exclusivamente de la cianogénesis, sino de una integración multifactorial entre arquitectura foliar, metabolismo defensivo y plasticidad fisiológica. Los híbridos susceptibles presentan un deterioro significativo en su desempeño frente a estreses combinados, evidenciado por una serie de indicadores fisiológicos y morfológicos negativos. Entre estos, se observa una marcada reducción en la biomasa acumulada, lo cual refleja una menor capacidad de crecimiento y desarrollo bajo condiciones adversas. Asimismo, el índice SPAD disminuye, indicando una reducción en la concentración de clorofila y, por ende, una menor eficiencia fotosintética. Paralelamente, el grosor del tallo se reduce, lo que puede comprometer la estructura y resistencia mecánica de la planta. Finalmente, se registra un aumento en los niveles de lignina, un compuesto relacionado con la respuesta al estrés, que, aunque puede fortalecer ciertas defensas estructurales, también puede limitar la flexibilidad y el crecimiento. En conjunto, estos cambios sugieren que la susceptibilidad de estos híbridos ante estreses múltiples implica un impacto negativo considerable en su vigor y rendimiento, lo que limita su potencial productivo y su adaptación a condiciones ambientales adversas. Híbridos como H3, aunque presentan menor infestación y mayor estabilidad fisiológica, podrían requerir estrategias de manejo para compensar su menor calidad nutricional, como cortes oportunos o suplementación.

## 9 BIBLIOGRAFÍA

- Abreha, K. B., Enyew, M., Carlsson, A. S., Vetukuri, R. R., Feyissa, T., Motlhaodi, T., Ng'uni, D., & Geleta, M. (2022). Sorghum in dryland: Morphological, physiological, and molecular responses of sorghum under drought stress. *Planta*, 255(1), Artículo e20. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03799-7>
- Alonso Amelot, M. E., Ávila Núñez, J. L., Duarte, L., & Oliveros-Bastidas, A. (2006). Hydrogen cyanide release during feeding of generalist and specialist lepidopteran larvae on a cyanogenic plant, *Passiflora capsularis*. *Physiological Entomology*, 31(4), 307-315. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00528.x>
- Beretta, A., Bassahum, D., & Musselli, R. (2014). ¿Medir el pH del suelo en reposo o agitando la mezcla suelo:agua? *Agrociencia (Uruguay)*, 18(2), 90-94.
- Bo, Y., Xing, Y., Wang, Y., Gu, W., Jiang, X., Yu, J., Shi, X., Liu, C., Liu, C., & Zhou, Y. (2024). Exogenous melatonin modulates photosynthesis and antioxidant systems for improving drought tolerance of sorghum seedling. *Current Issues in Molecular Biology*, 46(9), 9785-9806. <https://doi.org/10.3390/cimb46090581>
- Bray, R. H., & Kurtz, L. T. (1945). Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science*, 59(1), 39-46.
- Calvo-Agudo, M., Tooker, J. F., Dicke, M., & Tena, A. (2021). Insecticide contaminated honeydew: Risks for beneficial insects. *Biological Reviews*, 97(2), 664-678. <https://doi.org/10.1111/brv.12817>
- Cibils-Stewart, X., Baraibar, N., Cuitiño, M. J., Abbate, S., Silva, H., Armand Pilón, A., & McCornack, B. (2021). *Monitoreo y manejo de pulgón amarillo del sorgo*. INIA.
- Cuitiño, M. J., Cibils, X., Baráibar, N., Hackembruch, F., & Giambiasi, M. (2022). Pulgón amarillo del sorgo (PSA): Nueva plaga que atenta contra la producción de sorgo en Uruguay. *Revista INIA*, (71), 84-87. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/16933/1/INIA-71-diciembre-2022-Cuitinio.pdf>
- Cuitiño, M. J., Giambiasi, M. A., Morales, X., & Buenahora, J. (2021). Plaga emergente en sorgo: *Melanaphis sacchari/sorghii* (pulgón de la caña de azúcar). *Revista INIA*, (66), 90-94. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/16015/1/Revista-INIA-66-Setiembre-2021-22.pdf>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (1995). *Sorghum and millets in human nutrition*. <https://www.fao.org/3/t0818e/t0818e00.htm>
- Goering, H. K., & Van Soest, P. J. (1970). *Forage fiber analysis: Apparatus, reagent procedures, and some applications*. USDA. <https://www.govinfo.gov/content/pkg/GOVPUB-A-PURL-gpo24229/pdf/GOVPUB-A-PURL-gpo24229.pdf>
- Hayes, C. M., Armstrong, J. S., Limaje, A., Emendack, Y. E., Bean, S. R., Wilson, J. D., & Xin, Z. (2019). Registration of R.LBK1 and R.LBK2 sorghum germplasm with resistance to the sugarcane aphid *Melanaphis sacchari* (Zehntner). *Journal of Plant Registrations*, 13(1), 91-95. <https://doi.org/10.3198/jpr2018.06.0038crg>
- International Organization for Standardization. (2022). *ISO 5984:2022: Animal feeding stuffs: Determination of crude ash*. <https://www.iso.org/standard/77807.html>

- Jackson, M. L. (1964). *Análisis químico de suelos*. Ediciones Omega.
- Krothapalli, K., Buescher, E. M., Li, X., Brown, E., Chapple, C., Dilkes, B. P., & Tuinstra, M. R. (2013). Forward genetics by genome sequencing reveals that rapid cyanide release deters insect herbivory of *Sorghum bicolor*. *Genetics*, *195*(2), 309-318. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.149567>
- Leco Corporation. (2022). *Application note: Instrument: CN628 carbon/nitrogen in soil and plant tissue*. [https://icpms.cz/labrulez-bucket-strapih3hsga3/CN\\_628\\_C\\_N\\_SOIL\\_PLANT\\_TISSUE\\_203\\_821\\_442\\_2ce9990715.pdf](https://icpms.cz/labrulez-bucket-strapih3hsga3/CN_628_C_N_SOIL_PLANT_TISSUE_203_821_442_2ce9990715.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2025). *Resultados de la Encuesta Agrícola "Primavera-verano 2024/25"*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado\\_%20Agr\\_Prim\\_%202024\\_25.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado_%20Agr_Prim_%202024_25.pdf)
- Peña-Martínez, R., Lomeli-Flores, J. R., Bujanos-Muñiz, R., Salas-Monzón, R., Hernández-Torres, O. E., Marín-Jarillo, A., Ibarra, J. E., Vanegas-Rico, J. M., & Muñoz-Viveros, A. L. (2024). Comparative biology and life tables of sorghum aphid *Melanaphis sorghi* (Theobald) (Hemiptera: Aphididae) from Mexico, at different temperatures. *Phytoparasitica*, *52*(1), Artículo e33. <https://doi.org/10.1007/s12600-024-01152-8>
- Rebuffo, M., Alzugaray, R., & Cuitiño, M. J. (2010). Daño por pulgones y mecanismos de resistencia en leguminosas forrajeras perennes. En N. Altier, M. Rebuffo, & K. Cabrera (Eds.), *Enfermedades y plagas en pasturas* (pp. 83-96). INIA. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/7734/1/st-183-2010-p.83-96.pdf>
- Ritchie, S. W., & Hanway, J. J. (1986). *How a corn plant develops*. Iowa State University of Science and Technology.
- Rosati, V. C., Blomstedt, C. K., Møller, B. L., Garnett, T., & Gleadow, R. (2019). The interplay between water limitation, dhurrin, and nitrate in the low-cyanogenic sorghum mutant adult cyanide deficient class 1. *Frontiers in Plant Science*, *10*, Artículo e1458. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01458>
- Saluso, A., Casuso, V. M., Tarragó, J. R., Szwarc, D. E., Luna, I. M., Druetta, M. A., & Trumper, E. V. (2022). *Pulgón amarillo del sorgo en la República Argentina: Distribución, impacto, biología y manejo*. INTA. <https://repositorio.inta.gob.ar/handle/20.500.12123/14913>
- Sharma, H. C., Sharma, S. P., & Munghate, R. S. (2013). Phenotyping for resistance to the sugarcane aphid *Melanaphis sacchari* (Hemiptera: Aphididae) in *Sorghum bicolor* (Poaceae). *International Journal of Tropical Insect Science*, *33*(4), 227-238. [https://oar.icrisat.org/7265/1/IJTIS\\_33\\_4\\_227-238\\_2013.pdf](https://oar.icrisat.org/7265/1/IJTIS_33_4_227-238_2013.pdf)
- Singh, B. U., Padmaja, P. G., & Seetharama, N. (2004). Biology and management of the sugarcane aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner) (Homoptera: Aphididae), in sorghum: A review. *Crop Protection*, *23*(9), 739-755. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2004.01.004>
- Sorghum ID. (s.f.) *El sorgo continúa avanzando en el mundo*. <https://www.sorghum-id.com/es/el-sorgo-continua-avanzando-en-el-mundo/>

- Tetreault, H. M., Grover, S., Scully, E. D., Gries, T., Palmer, N. A., Sarath, G., Louis, J., & Sattler, S. E. (2019). Global responses of resistant and susceptible sorghum (*Sorghum bicolor*) to sugarcane aphid (*Melanaphis sacchari*). *Frontiers in Plant Science*, 10, Artículo e145. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00145>
- Thompson, S. J., Jacobson, A., Severino da Silva, L., & Dillard, S. L. (2021). Agronomic responses and sugarcane aphid pressure in warm-season annual forage mixtures. *Crop, Forage & Turfgrass Management*, 7(2), Artículo e20106. <https://doi.org/10.1002/cft2.20106>
- Vasquez, A., Belsky, J., Khanal, N., Puri, H., Balakrishnan, D., Joshi, N. K., Louis, J., Studebaker, G., & Kariyat, R. (2025). *Melanaphis sacchari/sorghii* complex: Current status, challenges and integrated strategies for managing the invasive sap-feeding insect pest of sorghum. *Pest Management Science*, 81(5), 2427-2441. <https://doi.org/10.1002/ps.8291>
- Wäckers, F. L., van Rijn, P. C. J., & Heimpel, G. E. (2008). Honeydew as a food source for natural enemies: Making the best of a bad meal? *Biological Control*, 45(2), 176-184. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.007>
- Zhang, F., Zhu, K., Wang, Y. Q., Zhang, Z. P., Lu, F., Yu, H. Q., & Zou, J. Q. (2019). Changes in photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of sorghum under drought and waterlogging stress. *Photosynthetica*, 57(4), 1156-1164. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.136>
- Zhu-Salzman, K., Salzman, R. A., Ahn, J.-E., & Koiwa, H. (2004). Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiology*, 134(1), 420-431. <https://doi.org/10.1104/pp.103.028324>

## 10 ANEXO

**Tabla A1***Análisis químicos del suelo utilizado en los ensayos*

<b>Análisis químico</b>	<b>K (meq/100g)</b>	<b>pH</b>	<b>N (%)</b>	<b>P Bray I (ug P/g)</b>
<b>Suelo</b>	1.95 ± 0.03	7.5 ± 0.03	0.61 ± 0.01	165 ± 5.57