

**CONDUCTA ALIMENTARIA DEL PULGON RUSO DEL TRIGO, *Diuraphis noxia* (MORDVILKO) Y DEL PULGON DE LA AVENA, *Rhopalosiphum padi* L. (HOMOPTERA: APHIDIDAE) Y EFECTO DEL CONTENIDO DE GRAMINA EN CEBADA<sup>1</sup>**

**Feeding behavior of the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) and the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. (Homoptera: Aphididae) and the effect of gramine content in barley**

**María Luz Salas G.<sup>2</sup>, Victor Argandoña C.<sup>2</sup> y Luis Corcuera P.<sup>2</sup>**

**SUMMARY**

Chlorophyll content and water potential decreased 25 and 49%, respectively, in barley cv. Aramir (without gramine) infested with *D. noxia*. When infested with *R. padi* the reductions in chlorophyll content and water potential were 12 and 43%, respectively. In cv. Atlas 57 (4 mmol/Kg fr.wt. of gramine), chlorophyll content and water potential decreased 10 and 59% respectively, when infested with *D. noxia* and 2 y 24% when infested with *R. padi*.

Survival of aphids feeding on artificial diets with gramine decreased. LD<sub>50</sub> values were 5.5 mM and 1.5 mM, for *D. noxia* and *R. padi*, respectively. Electronic monitoring the feeding behavior of aphids on barley leaves, *D. noxia* and *R. padi* showed a shorter salivation time in cv. Atlas 57 than on cv. Aramir. *D. noxia* ingestion time from phloem was similar in both cultivars. *R. padi* ingestion time from phloem was higher in cv. Atlas 57 than on cv. Aramir. *D. noxia* ingestion time from non phloem was similar in both cultivars. *R. padi* ingestion from non phloem decreased in cv. Atlas 57. Thus, the feeding behavior of aphids was different in cultivars with and without gramine, being *R. padi* more affected than *D. noxia*, because gramine is found in parenchyma cells, a preferential feeding site for *R. padi*.

**Key words:** gramine, feeding behavior, aphid, *Diuraphis noxia*, *Rhopalosiphum padi*, damage.

**INTRODUCCION**

Los áfidos poseen un aparato bucal chupador adaptado a la succión de líquidos que se encuentran en las plantas. Los estiletes alcanzan el floema, especialmente los tubos cribosos, obteniendo el alimento del fluido floemático (Richardson, 1982). Sin embargo, algunas especies de áfidos tales como *Adelges piceae* (Ratz), pareciera que se alimentan principalmente en el parénquima (Balch, 1952). Más aún, diferentes biotipos del áfido *Schizaphis graminum* pueden tener diferentes sitios de alimentación, unos del floema y otros del parénquima del mesófilo de la hoja (Saxena y Chada, 1971). *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) prefiere el floema abaxial de las hojas maduras de *Cucurbita maxima* (Duchesne), mientras que *Aphis nerii* (Boyer

prefiere el floema adaxial e interno de *Asclepiadaceae* (Botha, Malcolm y Evert 1977; Botha y Evert, 1978). Se ha sugerido que la selección del sitio de alimentación puede estar relacionada con la ubicación de sustancias esenciales para el insecto y con metabolitos secundarios presentes en ellas. Por ejemplo, algunos áfidos prefieren hojas jóvenes, en tanto que otros prefieren hojas que están en los comienzos de la senescencia (Kennedy y Ibbotson, 1950). Wyatt, (1965) notó que la mayoría de los individuos de *Myzus persicae* en *Chrysanthemum*, prefieren las yemas terminales. Basados en experimentos de alimentación e infestación, se ha propuesto que la distribución de los áfidos en hojas de diferentes edades está regulado por el contenido de ácidos hidroxámicos en ellas (Argandoña, Niemyer y Corcuera, 1981).

La habilidad de penetrar el tejido del hospedero determina si la fuente de alimento es alcanzada o no. Así, la prevención de la penetración es una de las mejores defensas contra los áfidos. Estudios realizados

<sup>1</sup>Recepción de originales: 1 de febrero de 1991.  
Financiado por la Universidad de Chile. Dirección Técnica de Investigación. B.2806/8923 y FONDECYT 1126-89.  
<sup>2</sup>Depto. Biología, Fac. de Ciencias Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

al respecto, han demostrado que en variedades resistentes de alfalfa sólo el 35,9% de las penetraciones del estilete de *Therioaphis trifolii* (Monell) terminan en el tejido vascular, en tanto que en una variedad susceptible lo hace el 65% (Mc Murtry y Stanford, 1960). Los áfidos también muestran una reducción significativa en la alimentación de variedades resistentes de sorgo, en comparación a variedades susceptibles (Campbell y otros, 1982).

Diversas características físicas y químicas de la planta pueden ser fuente de información para el áfido en la elección del hospedero. Los metabolitos secundarios pueden ser factores importantes que estimulen o disminuyan la alimentación de un áfido. Por ejemplo, el grado de metilación de una pectina intercelular ha sido asociado con la resistencia del sorgo contra *S. graminum* (Dreyer y Campbell, 1984). El contenido de ácidos hidroxámicos en maíz, centeno y trigo está correlacionado con la resistencia de las plantas a los áfidos (Argandoña y otros, 1980 y 1983).

Gramina es un alcaloide indólico que está presente en cebada, alcanzando concentraciones de hasta 8 mg/g de peso seco (Hanson y otros, 1983). Este compuesto se encuentra en la epidermis y en el parénquima del mesófilo de la cebada (Argandoña, Zuñiga y Corcuera, 1987). Gramina disminuye la sobrevivencia de áfidos mantenidos en dietas artificiales y además actúa como un compuesto antialimentario (Corcuera, 1984). Por estas razones, se ha propuesto que la gramina está involucrada en la resistencia de la cebada a los áfidos, actuando como un mecanismo antibiótico de acuerdo a los postulados de Painter (1951).

Debido a que *D. noxia* es un áfido recientemente introducido, y cuya conducta alimentaria es muy diferente a la de *R. padi*, en este trabajo se compara la conducta alimentaria de ambas especies y el daño causado a cultivares de cebada que difieren en el contenido de gramina.

## MATERIALES Y METODOS

### Extracción y cuantificación de gramina

Se pesó tres gramos de hojas de plántulas de cebada *Hordeum distichum* de 7 días de edad. Se congeló y maceró las hojas en un mortero con 20 ml de  $\text{CH}_3\text{OH}:\text{NH}_4\text{OH}$  (100:1). El extracto se filtró a través de lana de vidrio, se tomó una alícuota de 5 ml y se evaporó a sequedad con aire. El residuo se disolvió en 5 ml de  $\text{HCl}$  0,1 N y luego se filtró a través de papel filtro Whatman Nº 1. Se ajustó el pH a 9 con  $\text{NH}_4\text{OH}$  y se extrajo dos veces con  $\text{CHCl}_3$  (Barnes, Simons y Marten, 1971). La recuperabilidad de la gramina bajo estas condiciones fue de 97%. La fase orgánica se

evaporó a sequedad y se usó para la cuantificación de gramina. Esta se realizó usando un método colorimétrico descrito por Ehmann (1977), para revelar placas cromatográficas. Se agregó al residuo 2 ml de reactivo de Ehmann y se colocó los tubos en "baño María" por 1 hora. Se llevó a 5 ml con agua destilada y se midió la absorbencia a 550 nm ( $E_{550} = 4.207$ ) (Zuñiga, Salgado y Corcuera, 1985). Se realizaron tres repeticiones para cada una de las mediciones.

### Extracción y cuantificación de clorofila

Tres gramos de hojas de cebada fueron homogenizados en 30 ml de acetona al 80%. Se tomó una alícuota de 1 ml y se diluyó con 10 ml de agua destilada. La cuantificación de la clorofila se realizó sumando los productos de las absorbencias a 645 y 663 nm, multiplicados por los factores 20,2 y 8,02, respectivamente. Estos factores se basan en la relación matemática utilizada por Arnon (1949). Se realizaron 3 repeticiones por medición.

### Medición del intercambio de $\text{CO}_2$

Se colocó hojas de cebada durante 30 minutos en una cámara conectada a un analizador de gases infrarrojo (Modelo 225, Analytical Development Co Ltda. Hoddeson, U.K.). Se calibró el instrumento con una fuente de aire de 300 ppm de  $\text{CO}_2$  a una presión de 22,5 L/hr (Hawkins, Aston y Whitecross, 1987). Se realizó tres repeticiones.

### Ensayos de infestación artificial

Plántulas de cebada de 10 días, correspondientes a los cultivares Aramir, Cruzat y Atlas 57 fueron infestadas. Se colocó 10 ninfas (cuarto instar) sobre cada planta y al cabo de 10 días, se contó el número de áfidos finales (Wilson, Starks y Wood, 1978) y se midió el contenido de clorofila, el potencial hídrico y la asimilación de  $\text{CO}_2$ . Se determinó la tasa de crecimiento poblacional en base a la siguiente relación:

$$\frac{\ln(N_f/N_i)}{\Delta t}$$

donde:

$N_f$  = áfidos finales;  
 $N_i$  = áfidos iniciales;  
 $\Delta t$  = tiempo.

Los áfidos fueron obtenidos desde crías realizadas en el laboratorio sobre cebada Aramir. La elección de los cultivares se realizó en base al contenido de gramina en ellas. Aramir no contiene gramina, Cruzat tiene 2 mmoles/kg de peso fresco (p.f.) y

Atlas 57 (4 mmoles/kg de p.f.). Se realizaron 8 repeticiones por cultivar y especie de áfido.

### Ensayos con dietas artificiales

Se colocó sobre una cápsula de vidrio, abierta por ambos extremos, una membrana de "Parafilm" (Argandoña y otros, 1983). Sobre ella se depositaron unas gotas de dieta líquida (Auclair, 1965) y luego se colocó otra membrana de Parafilm. En cada tratamiento, se colocó una determinada concentración de gramina disuelta en la dieta. Para cada ensayo se usó 10 áfidos ninfas (tercer instar), con 5 repeticiones por cada tratamiento. La sobrevivencia se determinó contando el número de áfidos vivos a las 24 horas.

### Evaluación de potencial hídrico

Se realizó utilizando una bomba de presión o bomba de Scholander, con la cual se obtienen registros de tensión xilemática (Scholander y otros, 1964).

### Conducta alimentaria de los áfidos

Se estudió con un monitor electrónico de alimentación, el cual consta de dos amplificadores de la señal eléctrica y de un registrador de las ondas correspondientes. Las distintas ondas corresponden a fluctuaciones en el voltaje provocadas por el áfido en la planta. Un electrodo de cobre de 50 µm se pegó sobre el dorso de un áfido áptero (quinto instar), y un segundo electrodo se sumergió en la solución que contenía a la planta. Los registros se realizaron por un período de 3 horas. Las ondas obtenidas fueron interpretadas de acuerdo a Campbell y otros (1982). Se realizaron 10 repeticiones por especie de áfido y por cultivar.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Tasa de crecimiento poblacional de *D. noxia* y *R. padi* en cultivares de cebada con y sin gramina

La tasa de crecimiento poblacional fue menor en aquellas plantas que tenían una mayor concentración de gramina. La mayor tasa de crecimiento correspondió a *D. noxia* en el cultivar Aramir (sin gramina). En el cultivar Atlas 57 (4 mmoles/kg de p.f. de gramina), ambas especies de áfidos presentaron tasas de crecimiento poblacional menores (Cuadro 1).

### Efecto de gramina sobre los áfidos

La sobrevivencia de ambas especies disminuyó en aquellas dietas que tenían una mayor concentración de gramina. *R. padi* fue más afectado que *D. noxia*.

### CUADRO 1. Tasa de crecimiento poblacional de áfidos en cultivares de cebada que difieren en el contenido de gramina

TABLE 1. Population growth rate of aphids on barley cultivars with different gramine content

	Gramina (mmoles/kg peso fresco)	Tasa de crecimiento poblacional (1/día)	
		<i>D. noxia</i>	<i>R. padi</i>
Aramir	0	0,23 ± 0,11a <sup>1</sup>	0,17 ± 0,01a
Cruzat	2	0,16 ± 0,006a	0,13 ± 0,02a
Atlas 57	4	0,08 ± 0,07b	0,08 ± 0,01b

<sup>1</sup>Los valores seguidos por la misma letra dentro de cada columna, no difieren estadísticamente (Prueba de t; P ≥ 0,05).

Los LD<sub>50</sub> de gramina fueron de 1,5 y 5,5 mM, respectivamente. Estos resultados sugieren que *R. padi* es más sensible a la gramina que *D. noxia* (Figura 1).

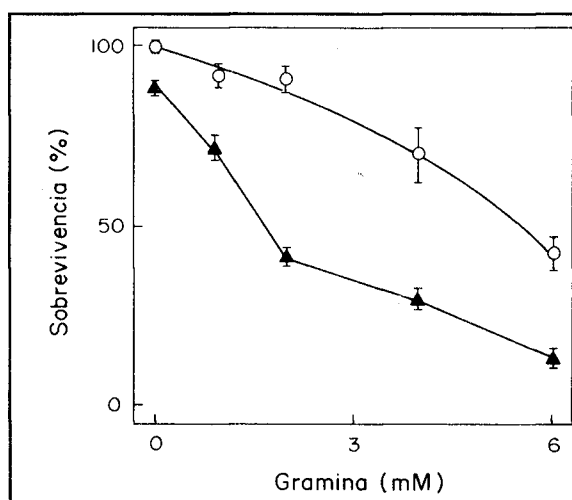


FIGURA 1. Sobrevivencia de *D. noxia* (○) y *R. padi* (▲) alimentados con dietas artificiales con diferentes concentraciones de gramina.

FIGURE 1. Survival of *D. noxia* (○) and *R. padi* (▲) feeding on artificial diets containing different amount of gramine.

### Conducta alimentaria

Un patrón característico de ondas obtenidas con este sistema se muestra en la Figura 2. Los tiempos de registro correspondientes a salivación (S), de *D. noxia* y *R. padi*, fueron similares. En el cultivar Atlas 57 (con gramina), el tiempo de salivación de ambos áfidos, disminuyó. *D. noxia* ingirió del floema (IF) durante más tiempo que *R. padi*, no presentando diferencias significativas en ambos cultivares. *R. padi*, en cambio,

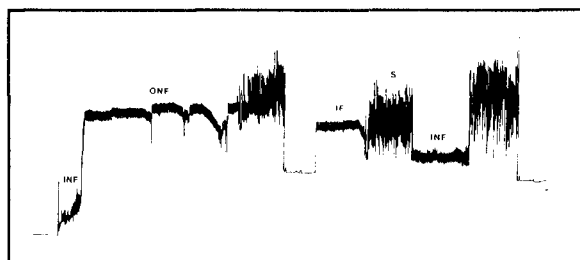


FIGURA 2. Ondas características obtenidas con los monitores electrónicos. S = salivación, IF = ingestión floemática, INF = ingestión no floemática, ONF = ondas no floemáticas, NI = no ingestión.

FIGURE 2. Typical waves obtained with the electronic monitoring. S = salivation, IF = phloem ingestion, INF = non-phloem ingestion, ONF = non-phloem waves, NI = non-ingestion.

aumentó el tiempo de ingestión floemática en el cultivar con gramina. El tiempo de ingestión de *D. noxia* en tejidos no floemáticos (INF), fue similar en los cultivares con y sin gramina. *R. padi*, en cambio, presentó un mayor tiempo de ingestión en tejidos no floemáticos en el cultivar sin gramina. El tiempo de registro de las ondas no floemáticas (ONF), interpretadas como actividades de búsqueda, fue mayor en el cultivar Atlas 57 para ambas especies de áfidos, respecto al cultivar Aramir. Los tiempos de registro de ondas correspondientes a no ingestión (NI) (línea base), fueron mayores en el cultivar Atlas 57, para ambos áfidos (Cuadro 2).

Estos resultados demuestran que las conductas alimentarias de *D. noxia* y *R. padi* en el cultivar Aramir son diferentes a las registradas en Atlas 57, produciéndose las mayores diferencias con *R. padi*. Esto

**CUADRO 2. Conducta alimentaria (minutos) de *D. noxia* y *R. padi* en los cultivares de cebada Aramir y Atlas 57**

**TABLE 2. Feeding behavior (minutes) of *D. noxia* and *R. padi* on barley cv. Aramir and Atlas 57**

	S <sup>1</sup>	IF	INF	ONF	NI
<i>D. noxia</i>					
Aramir	68,4 a <sup>2</sup>	54,0 a	21,6 a	2,7 a	32,4 a
Atlas 57	37,8 b	51,0 a	13,5 a	19,4 b	57,0 b
<i>R. padi</i>					
Aramir	77,4 a	11,3 b	59,7 b	0,0 a	30,8 a
Atlas 57	43,9 b	35,8 a	10,0 a	37,8 c	52,0 b

<sup>1</sup>S = salivación, IF = ingestión floemática, INF = ingestión no floemática, ONF = ondas no floemáticas, NI = no ingestión.

<sup>2</sup>Los valores de cada columna, seguidos por la misma letra, no difieren estadísticamente (Prueba de t;  $P \geq 0,01$ ).

podría deberse, entre otros factores, a la presencia de gramina en los tejidos. Trabajos anteriores han demostrado que este compuesto causa efectos deletéreos y antialimentarios sobre los áfidos (Corcuera, 1984). Este metabolito se encuentra principalmente en la epidermis y tejido parenquimático de la cebada y no se encuentra en el floema (Argandoña y otros, 1989). Estos antecedentes permitirían explicar el por qué *D. noxia* no altera el tiempo de ingestión en ambos cultivares. Este áfido se alimenta preferencialmente desde el floema y, por ello, un compuesto que se encuentra en otros tejidos, no lo afectará notoriamente. En cambio, *R. padi*, que ingirió principalmente de tejidos no floemáticos en Aramir, alteró su sitio de ingestión en el cv. Atlas 57, debido a que este contiene gramina en su tejido parenquimático.

### Daño provocado por *D. noxia* y *R. padi*

Las plantas infestadas presentaron valores de concentración de clorofila, intercambio de CO<sub>2</sub> y potencial hídrico, menores que en las plantas no infestadas. Las plantas infestadas con *D. noxia* presentaron un mayor porcentaje de daño con respecto a aquellas infestadas con *R. padi*, en todos los parámetros estudiados. Los porcentajes de disminución de clorofila y potenciales hídricos, fueron menores con *R. padi*, en el cultivar Atlas 57, el cual posee la mayor concentración de gramina (Cuadro 3).

La diferencia de daño provocada por ambos áfidos podría deberse a varios factores, entre los cuales se

**CUADRO 3. Daño provocado por los áfidos en cultivares de cebada que difieren en el contenido de gramina (%)**

**TABLE 3. Damage caused by aphids on barley cultivars with different gramine content (%)**

Cultivar	Porcentaje disminución respecto a plantas no infectadas <sup>1</sup> (%)					
	Clorofila		Asimil. CO <sub>2</sub>		Pot. hídrico	
	D.n. <sup>2</sup>	R.p.	D.n.	R.p.	D.n.	R.p.
Aramir	25 a	12 a	51 a	38 a	49 a	43 a
Cruzat	25 a	23 a	60 a	47 a	70 a	55 a
Atlas	10 b	2 b	64 a	35 a	59 a	24 b

Cada valor expresa un porcentaje promedio de 3 ensayos, respecto a plantas sin infestación. Los valores seguidos por letras iguales, dentro de las columnas, no difieren estadísticamente (Prueba de t,  $P \geq 0,05$ ).

<sup>1</sup>Los valores correspondientes a plantas no infestadas de los cv. Aramir, Cruzat y Atlas, respectivamente son los siguientes: Clorofila (mg/g p.f.): 1,5; 2,0; 1,0. Asimilación de CO<sub>2</sub>(mg/hr/dm<sup>2</sup>): 4,8; 5,0; 4,8. Potencial hídrico (bares): -4,1; -4,1; -4,5.

<sup>2</sup>D.n. = *D. noxia*; R.p. = *R. padi*.

puede mencionar el nivel de toxinas inyectada a la planta por cada uno de los áfidos.

#### Diferencias en la conducta alimentaria y sensibilidad de ambas especies a gramina

El daño provocado por los áfidos fue menor en los cultivares con gramina. Ello podría deberse a que los

áfidos duplicaron sus tiempos de no ingestión en el cultivar Atlas 57. Los resultados sugieren que, debido a que las conductas alimentarias de las distintas especies de áfidos difieren, mecanismos de resistencia basados en la presencia de metabolitos secundarios en algunos tejidos foliares, afectarán diferencialmente a distintas especies de áfidos.

### RESUMEN

El contenido de clorofila y el potencial hídrico disminuyó 25 y 49%, respectivamente en la cebada cv. Aramir (sin gramina) infestada con *D. noxia*. Cuando fueron infestadas con *R. padi*, la reducción en el contenido de clorofila y en el potencial hídrico, fueron 12 y 43%, respectivamente. En cebada cv. Atlas 57 (4 mmol/kg de peso fresco de gramina), el contenido de clorofila y el potencial hídrico disminuyó 10 y 59%, respectivamente, cuando fueron infestadas con *D. noxia* y 2 y 24% cuando fueron infestadas con *R. padi*.

La sobrevivencia de los áfidos alimentados con dietas artificiales, disminuyó con gramina. Los LD<sub>50</sub> fueron 5,5 y 1,5 mM para *D. noxia* y *R. padi*, respectivamente. La conducta alimentaria de los áfidos en hojas de cebada fue registrada electrónicamente. El tiempo de

salivación de *D. noxia* y *R. padi* disminuyó en el cv. Atlas 57, con respecto a Aramir. El tiempo de ingestión de *D. noxia* desde el floema fue similar en ambos cultivares. El tiempo de ingestión de *R. padi* desde el floema, fue mayor en el cv. Atlas 57 que en Aramir. El tiempo de ingestión desde tejido no floemático de *D. noxia* fue similar en ambos cultivares. El tiempo de ingestión de *R. padi* desde tejidos no floemáticos, disminuyó en el cv. Atlas 57. Así la conducta alimentaria de los áfidos fue diferente en los cultivares con o sin gramina, siendo *R. padi* más afectado que *D. noxia*. *R. padi* fue más afectado, porque la gramina se encuentra en las células parenquimática, que es el sitio preferencial de su alimentación.

**Palabras claves:** gramina, conducta alimentaria, áfido, *Diuraphis noxia*, *Rhopalosiphum padi*, daño.

### LITERATURA CITADA

- ARGANDOÑA, V.H., CORCUERA, L.J., NIEMEYER, H.M., and CAMPBELL, B.C. 1983. Toxicity and feeding deterrence of hydroxamic acids from Gramineae in synthetic diets against the greenbug *Schizaphis graminum*. Ent. exp. appl. 34: 134-138.
- ARGANDOÑA, V.H., LUZA, J.G., NIEMEYER, H.M., and CORCUERA, L.J. 1980. Role of hydroxamic acids in the resistance of cereals to aphids. Phytochemistry 19: 1.665-1.668.
- ARGANDOÑA, V.H., ZUÑIGA, G.E., and CORCUERA, L.J. 1987. Distribution of gramine and hydroxamic acids in barley and wheat leaves. Phytochemistry 26: 1.917-1.918.
- ARGANDOÑA, V.H., NIEMEYER, H.M., and CORCUERA, L.J. 1981. Effect of content and distribution of hydroxamic acids in wheat on infestation by the aphid *Schizaphis graminum*. Phytochemistry 20: 673-676.
- ARNON, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast. Polyphenol-oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol. 24: 1-15.
- AUCLAIR, J.L. 1965. Feeding and nutrition of pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), on chemically defined diets of various pH and nutrient levels. Ann. Entomol. Soc. Amer. 58: 865-875.
- BALCH, R.E. 1952. Studies on the balsam woolly aphid, *Adelges piceae* (Ratz) and its effects on balsam fir, *Abies balsamea* (L.) Mill. Canadian Department of Agriculture, Ottawa, Publications Nº 867. 76 p.
- BARNES, R.F., SIMONS, A.B., y MARTEN, G.C. 1971. Evaluation of selected clones of *Phalaris arundinacea* II. Indole alkaloid derivatives. Agronomy J. 63: 507-509.
- BOTHA, C.E.J., MALCOLM, S.B., and EVERT, R.F. 1977. Observations on the preferential feeding habit by the aphid, *Aphis nerii* in the phloem of four Asclepiadaceae. Protoplasma 92: 1-12.
- BOTHA, C.E.J. and EVERT, R.F. 1978. Observations on the preferential feeding by the aphid *Rhopalosiphum maidis* on abaxial phloem of *Cucurbita maxima*. Protoplasma 96: 75-80.

- CAMPBELL, B.C., Mc LEAN, D.L., KINSEY, M.G., JONES, K.C., and DREYER, D.L. 1982. Probing behavior of the greenbug (*Schizaphis graminum* biotype C) on resistant and susceptible varieties of Sorghum. Ent. exp. appl. 34: 134-138.
- CORCUERA, L.J. 1984. Effects of indole alkaloids from Gramineae on aphids. Phytochemistry 23: 539-541.
- DREYER, D.L. and CAMPBELL, B.C. 1984. Association of the degree of methylation of intercellular pectin with plant resistance to aphids and with induction of aphid biotypes. Experientia 40: 224-226.
- EHMANN, A. 1977. The van Urk-Salkowsky reagent. A sensitive and specific chromogenic reagent for silica gel thin-layer chromatographic detection and identification of indole derivatives. J. Chromatography 132: 267-276.
- HANSON, A.D., HITZ, K.M., SINGLETARY, G.W. and LELAND, T.J. 1983. Gramine accumulation in leaves of barley grown under high temperature stress. Plant Physiol. 71: 895-904.
- HAWKINS, C.D.B., ASTON, M.J. and WHITECROSS, M.I. 1987. Short-term effects of aphid feeding on photosynthetic CO<sub>2</sub> and dark respiration in legume leaves. Physiol. Plantarum 71: 379-383.
- KENNEDY, J.S. and IBBOTSON, A. 1950. The distribution of aphid infestations in relation to leaf age II. The process of *Aphis fabae* infestations on pot sugar beets. Ann. Appl. Biol. 37: 690-696.
- Mc MURTRY, J.A. and STANFORD, E.H. 1960. Observations of feeding habits of the spotted alfalfa aphid on resistant and susceptible alfalfa plants. J. Econ. Entomol. 53: 714-717.
- PAINTER, R.H. 1951. Insect resistance in crop plants. The University press of Kansas, Lawrence, KA. 520 p.
- RICHARDSON, P. 1982. Cereal aphid honeydew production. In: J.H. Visser and A.K. Minks (ed.). Proceedings 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships. Wageningen. p.:413-414.
- SAXENA, P.N. and CHADA, H.L. 1971. The greenbug *Schizaphis graminum*. I. Mouthparts and feeding habits. Ann. Entomol. Soc. Amer. 64: 897-904.
- SCHOLANDER, P.E., HAMMEL, H.T., HEMINGSEN, E.A. and BRADSTREET, E.D. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proc. Natl. Acad. Sci., EE.UU., 52: 119-125.
- WILSON, R.L., STARKS, K.J. and WOOD, E.A. 1978. Resistance in four oat lines to two biotypes of the greenbug. J. Econ. Entomol. 71: 886-887.
- WYATT, L.J. 1965. The distribution of *Myzus persicae* on year round *Chrysanthemum*. Ann. Appl. Biol. 56: 439-459.
- ZUÑIGA, G.E., SALGADO, M.S. and CORCUERA, L.J. 1985. Role of an indole alkaloid in the resistance of barley seedlings to aphids. Phytochemistry 24: 945-947.