



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral
Regional, CIIDIR-Unidad Oaxaca

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de
Recursos Naturales (Protección y Producción Vegetal)

Enemigos naturales del Gusano Cogollero, *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae), en razas de maíces oaxaqueños

Tesis

Que para obtener el grado académico de:

Maestro en Ciencias

Presenta:

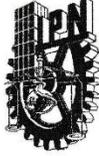
Erika Padilla Cortes

Directores:

M. C. Laura Martínez Martínez

Dr. José Luis Chávez Servia

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, a 06 de julio del 2020



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

SIP-14
REP 2017

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 19:140 horas del día 6 del mes de julio del año 2020 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado del: CIIDIR-Oaxaca para examinar la tesis titulada:

Enemigos naturales del gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae), en razas de maíces oaxaqueños.

del (la) alumno (a):

| Apellido Paterno: | Padilla | Apellido Materno: | Cortes | Nombre (s): | Erika |
|-------------------|---------|-------------------|--------|-------------|-------|
|-------------------|---------|-------------------|--------|-------------|-------|

Número de registro:

A 1 8 0 1 5 5

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 4 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo SI NO SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:

El 4% de similitud corresponde a frases comunes, nombres científicos, variables evaluadas, análisis estadísticos empleados y referencias citadas en otros trabajos en el mismo orden. En este sentido, toda la información utilizada en el documento fue debidamente citada y tiene elementos suficientes para considerarse un trabajo original.

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron APROBAR SUSPENDER NO APROBAR la tesis por UNANIMIDAD o MAYORÍA en virtud de los motivos siguientes:

Satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

M.C. Laura Martínez Martínez
Director de Tesis

Dr. José Antonio Sánchez García

Dr. José Cruz Carrillo Rodríguez

Dr. José Luis Chávez Servia
Director de Tesis

Dr. Teodulfo Aquino Bolaños

Dr. Salvador Isidro Belmonte
Jiménez
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez, Oaxaca el día 03 del mes de julio del año 2020, el (la) que suscribe Padilla Cortes Erika alumno(a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A180155, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de la M. C. Laura Martínez Martínez y el Dr. José Luis Chávez Servia y cede los derechos del trabajo titulado **Enemigos naturales del Gusano Cogollero, *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae), en razas de maíces oaxaqueños**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: ari_kaulitz02@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Padilla Cortes Erika

Nombre y firma

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional y al CIIDIR Unidad Oaxaca por permitirme realizar mis estudios de Maestría y contribuir en mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de una beca de posgrado.

A mis directores de tesis: M. C. Laura Martínez Martínez y Dr. José Luis Chávez Servia, por su apoyo y guía en el desarrollo de este trabajo.

Al comité tutorial y de revisión: Dr. Teodulfo Aquino Bolaños, Dr. José Antonio Sánchez García y Dr. José Cruz Carrillo Rodríguez por las sugerencias para mejorar el manuscrito.

Al M. C. Prisciliano Diego Flores por su invaluable apoyo en campo para el desarrollo de los cultivos, ayuda en muestreos y sobre todo por su gran amistad.

A la M. C. Roselia Jarquín López por su apoyo incondicional para las colectas en campo y el establecimiento del experimento en laboratorio. Agradezco infinitamente sus consejos y las experiencias compartidas, tanto en el ámbito académico como personal.

A mis compañeros y amigos de colecta: Salustiano Jarquín Ríos y Pedro Laureano Jerónimo, porque sin ustedes esto no habría sido posible. Muchas gracias por ayudarme en la recolección de datos.

A los productores Sr. Martín Sánchez Santiago de Coatecas Altas, Sr. Hilario Lázaro García García de La Cofradía, Santa Lucía Miahuatlán y al Lic. Eduardo Pérez Pacheco de Villa de Zaachila, por permitir establecer el experimento en sus parcelas y apoyo en cada colecta.

Al Dr. Celerino Robles Pérez por permitir el uso de su equipo de laboratorio para el pesaje de larvas y al Dr. José Antonio Sánchez García por dar acceso a su invernadero para el desarrollo de las plantas en macetas.

DEDICATORIA

For the first time... from here, till over there!

(Kia, 2020)

A mis padres, Paula Isabel Cortes Pérez y Félix Padilla, y a mi hermana Mónica, por su apoyo incondicional y motivación constante en mi trayectoria académica.

Resumen general

Spodoptera frugiperda (J. E. Smith) es una de las principales plagas del maíz en las regiones tropicales y subtropicales de México y América, aunque sus daños se han extendido a las zonas de transición y regiones templadas. Los objetivos fueron: evaluar el daño en maíz nativo y el grado de parasitismo en *S. frugiperda* bajo infestación natural, en tres localidades de Oaxaca, México; y evaluar el desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz Zapalote Chico y teocintle *Zea luxurians*, y su efecto en la preferencia de oviposición del parasitoide *Chelonus insularis* Cresson sobre masas de huevos producidas por adultos de *S. frugiperda*. En la primera fase, se hizo una colecta de seis poblaciones de las razas Zapalote Chico, Bolita y Cónico-Chalqueño, y se sembraron en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones, se hicieron dos evaluaciones de daño, se capturaron larvas de *S. frugiperda* para registrar las especies y el número de parásitos emergidos por larva, y se registró la floración de las colectas. En la segunda fase, en un diseño completamente aleatorio con cinco repeticiones, se evaluó el efecto en el desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz y teocintle, considerando la duración de etapas de desarrollo, supervivencia y peso de larvas, peso de pupa, porcentaje de emergencia de adultos, proporción sexual de palomillas, período de oviposición y número de masas de huevos. Los resultados mostraron que las localidades de siembra influyen en el nivel daño de larvas de *S. frugiperda* a las plantas de maíz, el patrón fue Villa de Zaachila > Coatecas Altas > Santa Lucía Miahuatlán, en parásitos emergidos por larva fue Villa de Zaachila \approx Santa Lucía Miahuatlán > Coatecas Altas. La floración promedio fue significativamente menor en Santa Lucía Miahuatlán (63 a 74 días). Zapalote Chico presentó menor daño (1.29 a 1.60) o fue tolerante al ataque de *S. frugiperda* en comparación con Bolita (2.55 a 2.75) y Cónico-Chalqueño (2.03 a 3.15). Se registraron 13 especies de parasitoides, donde *Ch. insularis* fue la más abundante. En el experimento de laboratorio, no hubo efectos diferenciales en el desarrollo de *S. frugiperda* para todas las variables evaluadas, excepto en peso de pupa, y tampoco en la preferencia de *Ch. insularis* para parasitar masas de huevos de *S. frugiperda* alimentado con Zapalote Chico o teocintle.

Palabras clave: *Zea mays* spp. *mays*, *Zea luxurians*, *Spodoptera frugiperda*, *Chelonus insularis*, parasitoides

General summary

Spodoptera frugiperda (J. E. Smith) is one of the main maize pests in tropical and subtropical regions of Mexico and America, although its damage has spread to transition and temperate zones. The aims of this study were: to evaluate the damage in native maize and the parasitism degree in *S. frugiperda* under natural infestation in three localities of Oaxaca, Mexico; and to evaluate the development of *S. frugiperda* fed on Zapalote Chico maize and teosinte *Zea luxurians*, and its effect on the oviposition preference of the parasitoid *Chelonus insularis* Cresson on egg masses produced by adults of *S. frugiperda*. In the first phase, a collection of six maize populations from the Zapalote Chico, Bolita and Conico-Chalqueño races was made in Oaxaca, and they were sown at Coatecas Altas, Santa Lucia Miahuatlan and Villa de Zaachila, all of them in a completely randomized block design with four replications. Two damage evaluations were done, larvae of *S. frugiperda* were trapped to determine the species and the number of parasites emerged per larva, and the flowering maize collections were recorded. In the second phase, under a completely randomized design with five replications, the development of *S. frugiperda* fed with maize and teosinte, regarding the duration of developmental stages, survival and larvae weight, pupa weight, adult emergence percentage, moths sex ratio, oviposition period and number of egg masses were evaluated. Results showed that planting localities influence the damage level of *S. frugiperda* larvae following a pattern such as Villa de Zaachila > Coatecas Altas > Santa Lucia Miahuatlan, the parasites emerged per larva was Villa de Zaachila \approx Santa Lucia Miahuatlan > Coatecas Altas. The average flowering in Santa Lucia Miahuatlan (63 to 74 days) was significantly lower than other localities. Zapalote Chico presented less damage (1.29 a 1.60) or was more tolerant to *S. frugiperda* than Bolita (2.55 a 2.75) and Conico-Chalqueño (2.03 a 3.15). Thirteen species of parasitoids were recorded, where *Ch. insularis* was the most abundant specie. In laboratory experiment, there were no detected differential effects on the development of *S. frugiperda* for all evaluated variables, except for the pupa weight, nor in preferences of *Ch. insularis* to parasitize egg masses of *S. frugiperda* fed with Zapalote Chico or teosinte.

Key words: *Zea mays* spp. *mays*, *Zea luxurians*, *Spodoptera frugiperda*, *Chelonus insularis*, parasitoids

Índice general

| | |
|---|----|
| Resumen general..... | I |
| General summary | II |
| Índice de Cuadros | 3 |
| Capítulo I. Introducción general | 4 |
| 1.1 Referencias | 5 |
| Capítulo II. Antecedentes | 8 |
| 2.1 Maíz y teocintle | 8 |
| 2.2 <i>Spodoptera frugiperda</i> (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)..... | 8 |
| 2.3 Referencias | 10 |
| Capítulo III. Daño en maíz nativo y entomófagos de <i>Spodoptera frugiperda</i> en tres localidades de Oaxaca, México..... | 13 |
| 3.1 Resumen..... | 13 |
| 3.2 Introducción | 14 |
| 3.3 Materiales y métodos..... | 16 |
| 3.3.1 Germoplasma de maíz, sitios de siembra y manejo experimental | 16 |
| 3.3.2 Evaluación de daño a plantas por <i>S. frugiperda</i> y floración en maíz | 17 |
| 3.3.3 Estimación de la abundancia de entomófagos de <i>S. frugiperda</i> | 17 |
| 3.3.4 Análisis estadístico | 18 |
| 3.4 Resultados | 18 |
| 3.4.1 Evaluación de daño a plantas por <i>S. frugiperda</i> y floración en maíz | 18 |
| 3.4.2 Estimación de la abundancia de entomófagos de <i>S. frugiperda</i> | 22 |
| 3.5 Discusión..... | 27 |
| 3.6 Conclusiones | 31 |
| 3.7 Referencias | 32 |
| Capítulo IV. Desarrollo de <i>Spodoptera frugiperda</i> alimentado con maíz Zapalote Chico y teocintle (<i>Zea luxurians</i>), y preferencia de oviposición de <i>Chelonus insularis</i> | 38 |
| 4.1 Resumen..... | 38 |
| 4.2 Introducción | 38 |
| 4.3 Materiales y métodos..... | 41 |
| 4.3.1 Colecta de larvas de <i>S. frugiperda</i> y adultos de <i>Ch. insularis</i> | 41 |

| | |
|--|----|
| 4.3.2 <i>Desarrollo de S. frugiperda alimentado con maíz y teocintle</i> | 42 |
| 4.3.3 <i>Preferencia de oviposición del parasitoide Ch. insularis</i> | 42 |
| 4.3.4 <i>Análisis estadístico</i> | 43 |
| 4.4 Resultados y discusión..... | 43 |
| 4.4.1 <i>Desarrollo de S. frugiperda alimentado con maíz y teocintle</i> | 43 |
| 4.4.2 <i>Preferencia de oviposición del parasitoide Ch. insularis</i> | 45 |
| 4.5 Conclusiones | 47 |
| 4.6 Referencias..... | 47 |
| Capítulo V. Conclusiones generales | 50 |

Índice de Cuadros

Capítulo III:

- Cuadro 1.** Significancia de cuadrados medios del análisis de varianza combinado respecto al daño por *S. frugiperda*, días a floración y abundancia de parásitos emergidos por larva, en maíz nativo cultivado en tres ambientes 19
- Cuadro 2.** Media ponderada de daño de *S. frugiperda* y días a floración, en maíces nativos cultivados en tres localidades de Oaxaca, México 20
- Cuadro 3.** Daño de *S. frugiperda* y días a floración, en poblaciones nativas de maíz cultivadas en tres localidades de Oaxaca, México. 22
- Cuadro 4.** Promedio ponderado de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda* y porcentaje de parasitismo, a través de localidades de siembra y colectas de maíz nativo. 23
- Cuadro 5.** Presencia de parásitos en larvas de *S. frugiperda*, extraídas del cogollo de seis colectas de maíz nativo sembrado en tres localidades de Oaxaca, México 24
- Cuadro 6.** Número de individuos y especies entomófagas emergidas de larvas de *S. frugiperda* que fueron capturadas en maíz nativo cultivado en tres localidades de Oaxaca, México..... 25
- Cuadro 7.** Número de individuos por familia de artrópodos capturados en las parcelas experimentales cultivadas en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, Oaxaca, México. 26

Capítulo IV:

- Cuadro 1.** Efecto del consumo de maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians* en el desarrollo de *S. frugiperda*..... 44
- Cuadro 2.** Influencia de la alimentación de *S. frugiperda* con maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians* en la preferencia de oviposición de *Ch. insularis* hacia masas de huevos. 46

Capítulo I. Introducción general

El gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), ocasiona pérdidas de 30% o más en el rendimiento de maíz (García-Gutiérrez *et al.*, 2013). Para su control normalmente se recurre al uso de productos químicos que afectan negativamente al ambiente, propician la generación de resistencia e incrementan los costos de producción del cultivo. Morillo y Notz (2001) evaluaron dos productos comerciales con los ingredientes metomil y lambdacihalotrina, aplicados a progenitores y generaciones avanzadas de *S. frugiperda*, encontrando resistencia a los productos a partir de la sexta generación filial.

Existen diversas estrategias de control o manejo para *S. frugiperda* en el cultivo de maíz, como son: uso de insecticidas al follaje (Tejeda-Reyes *et al.*, 2016), extractos o aceites vegetales (Devappa *et al.*, 2012; Figueroa-Gualteros *et al.*, 2019; Phambala *et al.*, 2020), formulaciones de nucleopolihedrovirus (Castillejos *et al.*, 2002), hongos, bacterias y nematodos entomopatógenos (González-Maldonado *et al.*, 2015; Sánchez-Jara *et al.*, 2019), parasitoides y depredadores entomófagos (Molina-Ochoa *et al.*, 2003; Hernández-Trejo *et al.*, 2018), trampas con feromonas, cambiar las fechas de siembra, o usar variedades mejoradas con cierto grado de tolerancia al daño y variedades genéticamente modificadas con el transgen Bt (Botha *et al.*, 2019). No obstante, en las últimas décadas, se hacen esfuerzos en la búsqueda de prácticas de manejo sostenible, sin repercusiones en el ambiente o agroecosistemas y que sean de fácil implementación para los pequeños agricultores (Penagos *et al.*, 2003; Kumela *et al.*, 2018).

Los fitomejoradores emplean dos estrategias principales para el manejo de *S. frugiperda*: la obtención de variedades mejoradas con mayor precocidad para evitar el daño, donde la planta pasa rápidamente de un estado vegetativo a reproductivo, y la generación de variedades mejoradas con genes que ayuden a tolerar o resistir el ataque de *S. frugiperda*. Algunos genes involucrados en la defensa son *wpi-1*, inhibidores de proteasas como el *mpi*, proteínas relacionadas con la patogénesis (*PR-1*) y quitinasas (Szczepaniec *et al.*, 2012), presentes en los teocintles *Zea mays* spp. *parviglumis* y *Z. diploperennis*, aunque no todos los maíces los poseen (Farias-Rivera *et al.*, 2003; Szczepaniec *et al.*, 2012; Takahashi *et al.*, 2012; de Lange *et al.*, 2014 y 2016). En la raza de maíz Zapalote Chico se han encontrado algunas fuentes de resistencia o tolerancia al ataque de *S. frugiperda*, incluso comparables con la resistencia encontrada en teocintles (Nuessly *et al.*, 2007; de Oliveira *et al.*, 2018; Crubelati-Mulati *et al.*,

2019). En el caso del teocintle *Z. luxurians* que se distribuye en San Felipe Usila, Oaxaca (Sánchez-González *et al.*, 2018), aun no se ha evaluado su tolerancia o resistencia a *S. frugiperda*.

La magnitud de daño de *S. frugiperda* al cultivo de maíz depende de la dinámica y fluctuación poblacional de la plaga en presencia de sus enemigos naturales (Piñango *et al.*, 2001; Wyckhuys y O’Neil, 2006), la distribución espacial y temporal de las poblaciones de larvas en hospederos alternos cuando no hay cultivo (Murúa *et al.*, 2009), la distribución de larvas y sus parasitoides a nivel de parcela de cultivo (Hay-Roe *et al.*, 2016), las prácticas de cultivo y las altas o nulas precipitaciones durante la emergencia de larvas, entre otros factores. Los parasitoides que atacan a *S. frugiperda* en sus diferentes estados de desarrollo son una opción útil para el manejo poblacional de la plaga, uno de ellos es *Chelonus insularis* Cresson, un parasitoide de huevo-larva que reconoce algunos compuestos volátiles que emite la masa de huevos de *S. frugiperda* (Roque-Romero *et al.*, 2020), y que además, como la mayoría de los enemigos naturales, es afectado por la aplicación continua de insecticidas empleados en el control de *S. frugiperda* (Zenner *et al.*, 2006).

En este contexto, en una primera fase el objetivo fue evaluar el daño causado por larvas de *S. frugiperda* en maíz nativo y el grado de parasitismo en *S. frugiperda* bajo infestación natural, en tres localidades de Oaxaca, México. En la segunda fase, se evaluó el desarrollo de larvas de *S. frugiperda* alimentado con maíz Zapalote Chico y teocintle *Zea luxurians*, y su efecto en la preferencia de oviposición del parasitoide *Chelonus insularis* Cresson sobre masas de huevos producidas por adultos de *S. frugiperda*.

1.1 Referencias

- Botha, A.S., Erasmus, A., du Plessis, H., Van den Berg, J., 2019. Efficacy of Bt maize for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in South Africa. *J. Econ. Entomol.* 112, 1260–1266. <https://doi.org/10.1093/jee/toz048>
- Castillejos, V., Trujillo, J., Ortega, L.D., Santizo, J.A., Cisneros, J., Penagos, D.I., Valle, J., Williams, T., 2002. Granular phagostimulant nucleopolyhedrovirus formulations for control of *Spodoptera frugiperda* in maize. *Biol. Control* 24, 300–310. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00030-0](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00030-0)
- Crubelati-Mulati, N.C.D.S., Baleroni, A.G., Contreras-soto, R.I., Ferreira, C.J.B., Castro, C.R., de Albuquerque, F.A., Sacapim, C.A., 2019. Evaluation of resistance to *Spodoptera frugiperda* in sweet and field corn genotypes. *Maydica* 64, 1–7.

- de Lange, E.S., Balmer, D., Mauch-Mani, B., Turlings, T.C.J., 2014. Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytol.* 204, 329–341. <https://doi.org/10.1111/nph.13005>
- de Lange, E.S., Farnier, K., Gaudillat, B., Turlings, T.C.J., 2016. Comparing the attraction of two parasitoids to herbivore-induced volatiles of maize and its wild ancestors, the teosintes. *Chemoecology* 26, 33–44. <https://doi.org/10.1007/s00049-015-0205-6>
- de Oliveira, N.C., Suzukawa, A.K., Pereira, C.B., Santos, H.V., Hanel, A., de Albuquerque, F.A., Scapim, C.A., 2018. Popcorn genotypes resistance to fall armyworm. *Ciência Rural* 48, 2–6. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170378>
- Devappa, R.K., Angulo-Escalante, M.A., Makkar, H.P.S., Becker, K., 2012. Potential of using phorbol esters as an insecticide against *Spodoptera frugiperda*. *Ind. Corps Prod.* 38, 50–53. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.01.009>
- Farias-Rivera, L.A., Hernandez-Mendoza, J.L., Molina-Ochoa, J., Pescador-Rubio, A., 2003. Effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a mexican maize variety, criollo “Uruapeño”, on the growth and survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomol.* 86, 239–243. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0239:EOLEOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0239:EOLEOT]2.0.CO;2)
- Figueroa-Gualteros, A.M., Castro-Triviño, E.A., Castro-Salazar, H.T., 2019. Efecto bioplaguicida de extractos vegetales para el control de *Spodoptera frugiperda* en el cultivo de maíz (*Zea mays*). *Acta Biológica Colomb.* 24, 58–66. <https://doi.org/10.15446/abc.v24n1.69333>
- García-Gutiérrez, C., González-Maldonado, M.B., González-Hernández, A., 2013. Parasitismo natural de Braconidae e Ichneumonidae (Hymenoptera) sobre *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. Colomb. Entomol.* 39, 211–215.
- González-Maldonado, M.B., Gurrola-Reyes, J.N., Chaírez-Hernández, I., 2015. Productos biológicos para el control de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. Colomb. Entomol.* 41, 200–204.
- Hay-Roe, M.M., Meagher, R.L., Nagoshi, R.N., Newman, Y., 2016. Distributional patterns of fall armyworm parasitoids in a corn field and a pasture field in Florida. *Biol. Control* 96, 48–56. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.02.003>
- Hernández-Trejo, A., Osorio-Hernández, E., López-Santillán, J.A., Ríos-Velasco, C., Varela-Fuentes, S.E., Rodríguez-Herrera, R., 2018. Insectos benéficos asociados al control del gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.). *Agroproductividad* 11, 9–14.
- Kumela, T., Simiyu, J., Sisay, B., Likhayo, P., Mendesil, E., Gohole, L., Tefera, T., 2018. Farmers’ knowledge, perceptions, and management practices of the new invasive pest, fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in Ethiopia and Kenya. *Int. J. Pest Manag.* 65, 1–9. <https://doi.org/10.1080/09670874.2017.1423129>
- Molina-Ochoa, J., Carpenter, J.E., Heinrichs, E.A., Foster, J.E., 2003. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean Basin: an inventory. *Florida Entomol.* 86, 254–289. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0254:paposf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0254:paposf]2.0.co;2)
- Morillo, F., Notz, A., 2001. Resistencia de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) a lambdacihalotrina y metomil. *Entomotropica* 16, 79–87.
- Murúa, M.G., Juárez, M.L., Prieto, S., Gastaminza, G., Willink, E., 2009. Distribución temporal y espacial de poblaciones larvianas de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lep.: Noctuidae) en diferentes hospederos en provincias del norte de la Argentina. *Rev. Ind. y Agrícola Tucumán* 86, 25–36.
- Nuessly, G.S., Scully, B.T., Hentz, M.G., Beiriger, R., Snook, M.E., Widstrom, N.W., 2007. Resistance to *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Euxesta stigmatias* (Diptera: Ulidiidae) in sweet corn derived from exogenous and endogenous genetic systems. *J. Econ. Entomol.* 100, 1887–1895. [https://doi.org/10.1603/0022-0493\(2007\)100\[1887:rtsfln\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0022-0493(2007)100[1887:rtsfln]2.0.co;2)
- Penagos, D.I., Magallanes, R., Valle, J., Cisneros, J., Martínez, A.M., Goulson, D., Chapman, J.W., Caballero, P., Cave, R.D., Williams, T., 2003. Effect of weeds on insect pests of maize and their natural enemies in Southern

Mexico. Int. J. Pest Manag. 49, 155–161. <https://doi.org/10.1080/0967087021000043111>

- Phambala, K., Tembo, Y., Kasambala, T., Kabambe, V.H., Stevenson, P.C., Belmain, S.R., 2020. Bioactivity of common pesticidal plants on fall armyworm larvae (*Spodoptera frugiperda*). Plants 9. <https://doi.org/10.3390/plants9010112>
- Piñango, L., Arnal, E., Rodríguez, B., 2001. Fluctuación poblacional de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el cultivo de maíz bajo tres sistemas de labranza. Entomotrópica 16, 173–179.
- Roque-Romero, L., Cisneros, J., Rojas, J.C., Ortiz-Carreón, F.R., Malo, E.A., 2020. Attraction of *Chelonus insularis* to host and host habitat volatiles during the search of *Spodoptera frugiperda* eggs. Biol. Control 140, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104100>
- Sánchez-González, J.J., Ruiz-Corral, J.A., Medina-García, G., Ramírez-Ojeda, G., De La Cruz-Larios, L., Holland, J.B., Miranda-Medrano, R., García-Romero, G.E., 2018. Ecogeography of teosinte. PLoS One 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192676>
- Sánchez-Jara, J., Valle-Delgado, J., Pérez-Tesén, E., Neira de Perales, M., Calderón-Arias, C., 2019. Control biológico de *Spodoptera frugiperda* en cultivo de *Zea mays*: uso de nematodos entomopatógenos. Sci. Agropecu. 10, 551–557. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2019.04.12>
- Szczepaniec, A., Widney, S.E., Bernal, J.S., Eubanks, M.D., 2012. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greater resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Entomol. Exp. Appl. 146, 1–10. <https://doi.org/10.1111/eea.12014>
- Takahashi, C.G., Kalns, L.L., Bernal, J.S., 2012. Plant defense against fall armyworm in micro-sympatric maize (*Zea mays* ssp. *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). Entomol. Exp. Appl. 145, 191–200. <https://doi.org/10.1111/eea.12004>
- Tejeda-Reyes, M.A., Solís-Aguilar, J.F., Díaz-Nájera, J.F., Peláez-Arroyo, A., Ayvar-Serna, S., Mena-Bahena, A., 2016. Evaluación de insecticidas en el control de gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae) en maíz en Cocola, Guerrero. Entomol. Mex. 3, 391–394.
- Wyckhuys, K.A.G., O'Neil, R.J., 2006. Population dynamics of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) and associated arthropod natural enemies in Honduran subsistence maize. Crop Prot. 25, 1180–1190. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.03.003>
- Zenner, I., Álvarez, A., Barreto, S., 2006. Influence of parasitism by *Chelonus insularis* Cresson (Hymenoptera: Braconidae) on the susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) to insecticides. Neotrop. Entomol. 35, 818–822. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2006000600015>

Capítulo II. Antecedentes

2.1 Maíz y teocintle

El maíz es el principal cultivo en México con 7'143, 101 ha sembradas anualmente, 77.4% en condiciones de temporal y 22.6% bajo riego, con producciones promedio de 2.24 y 8.9 ton/ha, respectivamente. En Oaxaca se siembran 497,687 ha anualmente, 93.3% en temporal y 6.7% bajo riego, con una producción estatal promedio de 1.33 y 2.58 ton/ha, respectivamente (SIAP, 2020). En referencia a la superficie estatal de maíz, 64.3% corresponde a siembras del trópico y subtropical, regiones donde se ha observado daño severo por *S. frugiperda*, y también donde más insecticidas se aplican para su control, con los correspondientes daños al ambiente y generación de poblaciones resistentes.

En México se reconocen entre 59 y 64 razas de maíz en función de los criterios y formas de clasificación, y las características que las diferencian son la adaptación a nichos y micronichos particulares y las formas de uso regionales (Sanchez *et al.*, 2000; Kato-Yamakake *et al.*, 2009; Perales y Golicher, 2014). Por ejemplo, entre las razas oaxaqueñas de maíz sobresalen Bolita para la preparación de tlayudas y tejate, Zapalote Chico para totopos, Cónico y Chalqueño para preparar totopos Mixtecos, y así sucesivamente para los casos de Tepecintle, Vandeño, Serrano Mixe, Conejo, Mushito y otros, donde se asocia su distribución regional con sus formas de uso o biocultura (Aragón-Cuevas *et al.*, 2006).

El teocintle es el pariente silvestre más reciente del maíz. El género *Zea* se ha dividido en dos secciones: *Zea* y *Luxuriantes*. La sección *Zea* agrupa a *Zea mays* spp. *mexicana*, *Z. mays* spp. *parviglumis*, *Z. mays* spp. *huehuetenangensis* y *Z. mays* spp. *mays*. En la sección *Luxuriantes* se incluyen a *Zea luxurians*, *Z. perennis*, *Z. diploperennis* y *Z. nicaraguensis*. En Oaxaca se distribuyen dos especies de teocintles *Z. mays* spp. *parviglumis* y *Z. luxurians*, aunque poco se conoce de su resistencia al ataque de plagas (Sánchez y Ruiz-Corral, 1995; Sánchez-González *et al.*, 2018).

2.2 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)

Spodoptera frugiperda (= *Laphygma frugiperda*) (J. E. Smith) o gusano cogollero, tiene como hospedero principal al maíz (Casmuz *et al.*, 2010) y ocasiona pérdidas en rendimiento superiores

al 30% (García-Gutiérrez *et al.*, 2012). En sus primeros tres instares larvales se alimenta de las hojas y en instares avanzados se introduce en el cogollo de la planta (Capinera, 2008).

Los teocintles *Z. mays* spp. *parviglumis* y *Z. diploperennis* poseen genes que confieren resistencia a *S. frugiperda* como el gen *wpi-1*, inhibidores de proteasas como el *mpi*, proteínas relacionadas con la patogénesis (*PR-1*) y quitinasas, pero en diferentes razas de maíz la expresión de estos genes es reducida o nula, como en Tuxpeño, Ancho y la población local Uruapeño, que además presentan menor contenido de fibra residual en los tejidos, menor producción de compuestos tóxicos (p. ej. benzoxazinonas) y no desarrollan tricomas de manera profusa (Farias-Rivera *et al.*, 2003; Szczepaniec *et al.*, 2012; Takahashi *et al.*, 2012; Maag *et al.*, 2015; Moya-Raygoza, 2016).

En la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, se distribuye ampliamente la raza Zapalote Chico y su variabilidad de caracteres morfológicos, de planta, mazorca, grano y rendimiento de las poblaciones ha sido documentada por López-Romero *et al.* (2005), Taba *et al.* (2006) y Cabrera-Toledo *et al.* (2015), y también se tienen registros de que Zapalote Chico presenta resistencia/tolerancia al ataque de *S. frugiperda* (Widstrom *et al.*, 2003; Nuessly *et al.*, 2007; de Oliveira *et al.*, 2018; Michereff *et al.*, 2018; Crubelati-Mulati *et al.*, 2019).

Para manejar o controlar las poblaciones de *S. frugiperda* en el cultivo de maíz se recurre al uso de trampas de luz negra y feromonas, prácticas culturales (Capinera, 2008; Botha *et al.*, 2019), control químico, control biológico y el uso de extractos vegetales. En el control químico se utilizan insecticidas organofosforados, carbamatos, piretroides, benzoilureas, avermectinas y espinosinas (Morillo y Notz, 2001; Tejeda-Reyes *et al.*, 2016; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2018), con la consecuente generación de resistencia en el insecto (Morillo y Notz, 2001; León-García *et al.*, 2012; Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2018); además de repercusiones en salud humana y ambiente, así como en poblaciones de insectos benéficos del agroecosistema, como polinizadores y enemigos naturales (Hernández-Trejo *et al.*, 2018). Alternativamente surgen los biopesticidas o productos basados en bacterias, virus, hongos, protozoos, nematodos, extractos de plantas o feromonas (Sharma y Malik, 2012), con efectos positivos en el control de *S. frugiperda*. Por ejemplo, se han utilizado hongos como *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisoplae* y *Paecilomyces* sp. (Ángel-Ríos *et al.*, 2015; González-Maldonado *et al.*, 2015; Ortiz-García *et al.*, 2018), bacterias como *Bacillus thuringiensis* (González-Maldonado *et al.*, 2015),

nucleopolihedrovirus (Castillejos *et al.*, 2002) y nematodos como *Heterorhabditis* spp. (Rodríguez *et al.*, 2012). Entre los extractos de plantas utilizados para el control de este insecto se encuentran *Ricinus communis* L., *Melia azedarach* L., *Annona muricata* L., *Piper nigrum* L., *Petiveria alliacea* L., *Nicotiana tabacum* L., *Lippia alba* Mill., *Allium sativum* L. y *Cymbopogon citratus* DC. Stapf (Ángel-Ríos *et al.*, 2015; Ortiz-García *et al.*, 2018; Figueroa-Gualteros *et al.*, 2019; Phambala *et al.*, 2020); así como aceites de *Azadirachta indica* A. Juss (González-Maldonado *et al.*, 2015) y *Jatropha curcas* L. (Devappa *et al.*, 2012).

2.3 Referencias

- Ángel-Ríos, M.D., Pérez-Salgado, J., Morales De Jesús, F., 2015. Toxicidad de extractos vegetales y hongos entomopatógenos en el gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* J.E.Smith (Lepidoptera: Noctuidae), del maíz en el Estado de Guerrero. *Entomol. Mex.* 2, 260–265.
- Aragón-Cuevas, F., Taba, S., Hernández-Casillas, J.M., Figueroa-Cárdenas, J.D., Serrano-Altamirano, V., Castro, G.F.H., 2006. *Catálogo de maíces criollos de Oaxaca*, Libro Técnico N° 6/ INIFAP, Centro de Investigación Regional Pacífico Sur, Campo Experimental Valles Centrales de Oaxaca, México.
- Botha, A.S., Erasmus, A., du Plessis, H., Van den Berg, J., 2019. Efficacy of Bt maize for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in South Africa. *J. Econ. Entomol.* 112, 1260–1266. <https://doi.org/10.1093/jee/toz048>
- Cabrera-Toledo, J.M., Carballo-Carballo, A., Aragón-Cuevas, F., 2015. Evaluación agronómica de maíces raza Zapalote chico en la región Istmeña de Oaxaca. *Rev. Mex. Ciencias Agrícolas* 2075–2082. <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i11.775>
- Capinera, J.L., 2008. *Encyclopedia of Entomology*, Second. ed. Springer Science+Business Media B. V., Heidelberg.
- Casmuz, A., Juárez, M.L., Socías, M.G., Murúa, M.G., Prieto, S., Medina, S., Willink, E., Gastaminza, G., 2010. Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. la Soc. Entomol. Argentina* 69, 209–231.
- Castillejos, V., Trujillo, J., Ortega, L.D., Santizo, J.A., Cisneros, J., Penagos, D.I., Valle, J., Williams, T., 2002. Granular phagostimulant nucleopolyhedrovirus formulations for control of *Spodoptera frugiperda* in maize. *Biol. Control* 24, 300–310. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00030-0](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00030-0)
- Crubelati-Mulati, N.C.D.S., Baleroni, A.G., Contreras-soto, R.I., Ferreira, C.J.B., Castro, C.R., de Albuquerque, F.A., Sacapim, C.A., 2019. Evaluation of resistance to *Spodoptera frugiperda* in sweet and field corn genotypes. *Maydica* 64, 1–7.
- de Oliveira, N.C., Suzukawa, A.K., Pereira, C.B., Santos, H.V., Hanel, A., de Albuquerque, F.A., Scapim, C.A., 2018. Popcorn genotypes resistance to fall armyworm. *Ciência Rural* 48, 2–6. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170378>
- Devappa, R.K., Angulo-Escalante, M.A., Makkar, H.P.S., Becker, K., 2012. Potential of using phorbol esters as an insecticide against *Spodoptera frugiperda*. *Ind. Corps Prod.* 38, 50–53. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.01.009>
- Farias-Rivera, L.A., Hernandez-Mendoza, J.L., Molina-Ochoa, J., Pescador-Rubio, A., 2003. Effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a mexican maize variety, criollo “Uruapeño”, on the growth and

- survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomol.* 86, 239–243. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0239:EOLEOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0239:EOLEOT]2.0.CO;2)
- Figuroa-Gualteros, A.M., Castro-Triviño, E.A., Castro-Salazar, H.T., 2019. Efecto bioplaguicida de extractos vegetales para el control de *Spodoptera frugiperda* en el cultivo de maíz (*Zea mays*). *Acta Biológica Colomb.* 24, 58–66. <https://doi.org/10.15446/abc.v24n1.69333>
- García-Gutiérrez, C., González-Maldonado, M.B., Cortez-Mondaca, E., 2012. Uso de enemigos naturales y biorracionales para el control de plagas de maíz. *Ra Ximhai* 8, 57–70.
- González-Maldonado, M.B., Gurrola-Reyes, J.N., Chaírez-Hernández, I., 2015. Productos biológicos para el control de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. Colomb. Entomol.* 41, 200–204.
- Gutiérrez-Moreno, R., Mota-Sanchez, D., Blanco, C.A., Whalon, M.E., Terán-Santofimio, H., Rodríguez-Maciel, J.C., DiFonzo, C., 2018. Field-evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico. *J. Econ. Entomol.* 112, 792–802. <https://doi.org/10.1093/jee/toy372>
- Hernández-Trejo, A., Osorio-Hernández, E., López-Santillán, J.A., Ríos-Velasco, C., Varela-Fuentes, S.E., Rodríguez-Herrera, R., 2018. Insectos benéficos asociados al control del gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.). *Agroproductividad* 11, 9–14.
- Kato-Yamakake, T.A., Mapes-Sánchez, C., Mera-Ovando, L.M., Serratos-Hernández, J.A., Boettler, R.A.B., 2009. *Origen y diversificación del maíz. Una revisión analítica*, Primera. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D.F., México.
- León-García, I., Rodríguez-Leyva, E., Ortega-Arenas, L.D., Solís-Aguilar, J.F., 2012. Susceptibilidad de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) a insecticidas asociada a césped en Quintana Roo, México. *Agrociencia* 46, 279–287.
- López-Romero, G., Santacruz-Varela, A., Muñoz-Orozco, A., Castillo-González, F., Vaquera-Huerta, L.C.H., 2005. Caracterización morfológica de poblaciones nativas de maíz del Istmo de Tehuantepec, México. *Interciencia* 30, 284–290.
- Maag, D., Erb, M., Bernal, J.S., Wolfender, J.L., Turlings, T.C.J.J., Glauser, G., 2015. Maize domestication and anti-herbivore defences: leaf-specific dynamics during early ontogeny of maize and its wild ancestors. *PLoS One* 10, 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135722>
- Michereff, M.F.F., Magalhães, D.M., Hassemer, M.J., Laumann, R.A., Zhou, J.J., Ribeiro, P.E.A., Viana, P.A., Guimarães, P.E.O., Schimmelpfeng, P.H.C., Borges, M., Pickett, J.A., Birkett, M.A., Blassioli-Moraes, M.C., 2018. Variability in herbivore-induced defence signalling across different maize genotypes impacts significantly on natural enemy foraging behaviour. *J. Pest Sci.* 92, 723–736. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1033-6>
- Morillo, F., Notz, A., 2001. Resistencia de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) a lambdacihalotrina y metomil. *Entomotopica* 16, 79–87.
- Moya-Raygoza, G., 2016. Early development of leaf trichomes is associated with decreased damage in teosinte, compared with maize, by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 0, 1–7. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw049>
- Nuessly, G.S., Scully, B.T., Hentz, M.G., Beiriger, R., Snook, M.E., Widstrom, N.W., 2007. Resistance to *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Euxesta stigmatias* (Diptera: Ulidiidae) in sweet corn derived from exogenous and endogenous genetic systems. *J. Econ. Entomol.* 100, 1887–1895. [https://doi.org/10.1603/0022-0493\(2007\)100\[1887:rtsfln\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0022-0493(2007)100[1887:rtsfln]2.0.co;2)
- Ortiz-García, K.P., Aragón-García, A., Pérez-Torres, C., Juárez-Ramón, D., López-Olguín, J.F., 2018. Efecto de extractos vegetales y hongos entomopatógenos para el control de *Spodoptera frugiperda*, Smith (Lepidoptera: Noctuidae) en cultivo de maíz. *Entomol. Mex.* 5, 136–140.
- Perales, H., Golicher, D., 2014. Mapping the diversity of maize races in Mexico. *PLoS One* 9, e114657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114657>

- Phambala, K., Tembo, Y., Kasambala, T., Kabambe, V.H., Stevenson, P.C., Belmain, S.R., 2020. Bioactivity of common pesticidal plants on fall armyworm larvae (*Spodoptera frugiperda*). *Plants* 9. <https://doi.org/10.3390/plants9010112>
- Rodríguez, M.G., Hernández-Ochandía, D., Gómez, L., 2012. Nematodos entomopatógenos: elementos del desarrollo histórico y retos para su consolidación como biorreguladores en la agricultura en Cuba. *Rev. Protección Veg.* 27, 137–146.
- Sánchez-González, J.J., Ruiz-Corral, J.A., Medina-García, G., Ramírez-Ojeda, G., De La Cruz-Larios, L., Holland, J.B., Miranda-Medrano, R., García-Romero, G.E., 2018. Ecogeography of teosinte. *PLoS One* 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192676>
- Sanchez, J.J., Goodman, M.M., Stuber, C.W., 2000. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Econ. Bot.* 54, 43–59.
- Sánchez, J.J., Ruiz-Corral, J.A., 1995. Distribución del teocintle en México, En: Serratos, J.A., Willcox, M.C., Castillo, F. (Eds.), *Flujo genético entre maíz criollo, maíz mejorado y teocintle: implicaciones para el maíz transgénico*. INIFAP y CIMMYT, El Batán, Estado de México, pp. 20–38.
- Sharma, S., Malik, P., 2012. Biopesticides: types and applications. *Int. J. Adv. Pharmacy, Biol. Chem.* 1, 508–515.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera), 2020. Anuario estadístico de la producción agrícola 2019. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, Secretaria de Agricultura y Desarrollo Rural, Ciudad de México, México. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/> (Consultado: 17 de junio 2020).
- Szczepaniec, A., Widney, S.E., Bernal, J.S., Eubanks, M.D., 2012. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greater resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Entomol. Exp. Appl.* 146, 1–10. <https://doi.org/10.1111/eea.12014>
- Taba, S., Díaz, J., Aragón-C., F., Rincón-Sánchez, F., Hernández, J.M., Krakowsky, M., 2006. Evaluación of Zapalote Chico accessions for conservation and enhancement. *Maydica* 51, 209–218.
- Takahashi, C.G., Kalns, L.L., Bernal, J.S., 2012. Plant defense against fall armyworm in micro-sympatric maize (*Zea mays* ssp. *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Entomol. Exp. Appl.* 145, 191–200. <https://doi.org/10.1111/eea.12004>
- Tejeda-Reyes, M.A., Solís-Aguilar, J.F., Díaz-Nájera, J.F., Peláez-Arroyo, A., Ayvar-Serna, S., Mena-Bahena, A., 2016. Evaluación de insecticidas en el control de gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae) en maíz en Cocula, Guerrero. *Entomol. Mex.* 3, 391–394.
- Widstrom, N.W., Wiseman, B.R., Snook, M.E., Nuessly, G.S., Scully, B.T., 2003. Registration of the maize population Zapalote Chico 2451F. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.4440>

Capítulo III. Daño en maíz nativo y entomófagos de *Spodoptera frugiperda* en tres localidades de Oaxaca, México

3.1 Resumen

Spodoptera frugiperda (J. E. Smith) causa severos daños en maíz del trópico, subtrópico y se ha extendido a zonas templadas en México y América. Se planteó el objetivo de evaluar el daño causado por larvas en maíz nativo y el grado de parasitismo en *S. frugiperda* bajo infestación natural, en tres localidades de Oaxaca, México. Se hizo una colecta de seis muestras representativas de las razas Zapalote Chico, Bolita y Cónico-Chalqueño, y se sembraron en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, bajo un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. Entre 30 y 62 días después de la siembra se realizaron dos evaluaciones de daño a las plantas; el mayor número de captura fue de diez larvas de *S. frugiperda* por parcela experimental para registrar las especies y número de parásitos emergidos de esas larvas; y se registró la floración masculina y femenina de cada colecta. Los resultados mostraron que las condiciones agroecológicas de la localidad influyen en el daño de *S. frugiperda* a las plantas de maíz, el patrón fue Villa de Zaachila (1.40 a 4.92) > Coatecas Altas (1.33 a 4.06) > Santa Lucía Miahuatlán (0.53 a 1.00); en parásitos emergidos por larva fue Villa de Zaachila (0.43) \approx Santa Lucía Miahuatlán (0.33) > Coatecas Altas (0.17); y la floración promedio fue significativamente menor en Santa Lucía Miahuatlán (63 a 74 días). Entre colectas hubo diferencias significativas en daño por *S. frugiperda* y también en la interacción localidades-colectas, donde sobresale Zapalote Chico con menor daño (0.30 a 3.94) o tolerante al ataque a través de ambientes y precoz a la floración masculina (53.50 a 68.50 dds), en comparación con Cónico-Chalqueño al que corresponden mayores daños (0.55 a 6.59) y tardíos (78.75 a 93.50 dds). Se registraron 13 especies de parasitoides de larvas de *S. frugiperda*, y *Chelonus insularis* fue la más abundante a través de localidades.

Palabras clave: Variedades autóctonas, parasitoides, interacción daño-ambiente, tolerancia

3.2 Introducción

El maíz es el cereal de mayor superficie cosechada en el mundo y en México no es la excepción con 7.12 millones de hectáreas, una producción de más de 27 millones de toneladas y rendimiento promedio de 3.81 ton/ha (FAOSTAT, 2018), aunque una producción insuficiente para satisfacer la demanda nacional. El maíz actual es producto de la domesticación (Matsuoka *et al.*, 2002), y la clasificación en razas es una estrategia de ordenamiento de la diversidad conservada *in situ* por los agricultores, la cual sigue en constante evolución (Kato-Yamakake *et al.*, 2009). A la par de la evolución del maíz han evolucionado sus plagas, por ejemplo, el gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), que tiene alta preferencia por la planta y ocasiona pérdidas superiores al 30% del rendimiento esperado (García-Gutiérrez *et al.*, 2012). Es una plaga originaria y distribuida ampliamente desde Estados Unidos hasta Argentina (Capinera, 2008), y en décadas recientes en África occidental y central (Goergen *et al.*, 2016). Es de hábito polífago y en América tiene 353 hospederos de 76 familias de plantas, principalmente de la familia Poaceae (Montezano *et al.*, 2018). El daño más importante ocurre en etapas tempranas de desarrollo del cultivo (García-Gutiérrez *et al.*, 2012) y es más severo en regiones tropicales (Capinera, 2008) o en siembras fuera del período recomendado para cada región (Rodríguez-del Bosque *et al.*, 2012).

El incremento en las poblaciones de *S. frugiperda* y su daño al cultivo de maíz está determinado por cuatro grupos de factores: a) ecológico-ambientales que favorecen su reproducción y la vegetación hospedera aledaña al cultivo; b) capacidad biológica adaptativa y reproductiva poblacional; c) domesticación y evolución de las poblaciones (genotipos) de maíz en manos de pequeños agricultores; y d) las interacciones entre ambiente, plaga, enemigos naturales y genotipos de maíz (Murúa *et al.*, 2009; Nexticapan-Garcéz *et al.*, 2009; Ni *et al.*, 2014; Martínez-Jaime *et al.*, 2018; Reséndiz-Ramírez *et al.*, 2018). Todo esto hace que, las infestaciones y daños de *S. frugiperda* cambien de un ciclo a otro o entre condiciones agroecológicas y manejo del cultivo, y sus interacciones con los genotipos o poblaciones de maíz (Ni *et al.*, 2014; Rasool *et al.*, 2017).

El daño ocasionado por *S. frugiperda* a las plantas de maíz difiere entre genotipos y las diferencias obedecen a mecanismos de tolerancia conferida por genes heredados de sus ancestros silvestres, mecanismos de defensa anatómica (p. ej. tricomas), composición

bioquímica de hojas y estigmas (Coley y Barone, 1996; Nuessly *et al.*, 2007; Ni *et al.*, 2011 y 2014; Takahashi *et al.*, 2012; de Oliveira *et al.*, 2018; Gaillard *et al.*, 2018), duración de ciclo o de la fase vegetativa (Reséndiz-Ramírez *et al.*, 2016) y características poblacionales de infestación de *S. frugiperda*, todo bajo un contexto coadaptativo plaga-hospedero. Por efecto del daño, la planta libera compuestos volátiles que son identificados sensorialmente por otras plagas y también por parasitoides y depredadores de *S. frugiperda* (Molina-Ochoa *et al.*, 2003; Dicke y Baldwin, 2010; Kugimiya *et al.*, 2010; Mumm y Dicke, 2010; Degen *et al.*, 2012; Bahena-Juárez y Cortez-Mondaca, 2015; Danner *et al.*, 2017; de Lange *et al.*, 2018). La raza mexicana de maíz Zapalote Chico tiene genes de tolerancia y/o resistencia al ataque de *S. frugiperda* (Nuessly *et al.*, 2007), pero en otras razas mexicanas y oaxaqueñas de maíz se desconoce la variabilidad en resistencia o tolerancia.

La estrategia a la que se recurre para el control o manejo de *S. frugiperda* en el cultivo de maíz son: uso de insecticidas al follaje (Tejeda-Reyes *et al.*, 2016), extractos o aceites vegetales (Devappa *et al.*, 2012; Figueroa-Gualteros *et al.*, 2019; Phambala *et al.*, 2020), uso de formulaciones granuladas fagoestimulantes de nucleopolihedrovirus (Castillejos *et al.*, 2002), parasitoides y depredadores entomófagos (Molina-Ochoa *et al.*, 2003; Hernández-Trejo *et al.*, 2018), hongos y bacterias entomopatógenas (González-Maldonado *et al.*, 2015), trampas con feromonas, cambio de fechas de siembra, uso de variedades mejoradas con cierto grado de tolerancia y variedades genéticamente modificadas con el transgen Bt (Botha *et al.*, 2019). No obstante, en las últimas décadas, se hacen esfuerzos en la búsqueda de prácticas de manejo sostenible, sin repercusiones en el ambiente o agroecosistema, y que sean de fácil implementación para los pequeños agricultores (Penagos *et al.*, 2003; Kumela *et al.*, 2018). Esto debido a que las poblaciones de *S. frugiperda* han adquirido resistencia a los principales insecticidas utilizados (Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2018) y las condiciones agroecológicas cambian de un sitio a otro, o de un año a otro, e inciden en la dinámica poblacional (Murúa *et al.*, 2009; Martínez-Jaime *et al.*, 2018) y la capacidad reproductiva de *S. frugiperda* por efecto de la temperatura, principalmente (Du Plessis *et al.*, 2020).

En las regiones tropicales, subtropicales y de transición o zonas bajas subtempladas, es alta la incidencia y daño de *S. frugiperda* en el cultivo de maíz, aunque presenta fluctuaciones anuales o estacionales de incidencia y daño, así como las poblaciones de sus parasitoides y depredadores; además, el daño también varía en función de la variedad tradicional o mejorada

que se cultiva. En este contexto, el objetivo fue evaluar el daño causado por larvas de *Spodoptera frugiperda* en maíz nativo y el grado de parasitismo en *S. frugiperda* bajo infestación natural, en tres localidades de Oaxaca, México.

3.3 Materiales y métodos

3.3.1 Germoplasma de maíz, sitios de siembra y manejo experimental

Entre noviembre de 2017 y febrero de 2018 se hizo una colecta de maíz nativo en las regiones Valles Centrales, Istmo y Mixteca de Oaxaca, y se obtuvieron dos muestras poblacionales con fenotipo de la raza Bolita en Cuilapam de Guerrero y Coatecas Altas ($1,546 \pm 50$ msnm y clima semicálido), dos de Zapalote Chico en Santo Domingo Tehuantepec (70 ± 20 msnm y clima cálido subhúmedo) y dos de Cónico-Chalqueño en Santo Domingo Yanhuitlán ($2,140 \pm 100$ msnm y clima templado subhúmedo). Cada muestra poblacional fue etiquetada usando de referencia la raza fenotípica, seguida de un número ascendente; por ejemplo, Zapalote Chico 1, Zapalote Chico 2, y así sucesivamente, todo con base en las similitudes fenotípicas descritas por Wellhausen *et al.* (1951) y Aragón-Cuevas *et al.* (2006).

La siembra experimental de las seis poblaciones nativas de maíz se hizo en tres localidades oaxaqueñas de ambiente contrastante: 1) Coatecas Altas ($16^{\circ}31'40.2''$ LN, $96^{\circ}40'20.7''$ LO, a 1,524 msnm, 579 mm de precipitación promedio y clima semicálido); 2) La Cofradía, Santa Lucía Miahuatlán ($16^{\circ}07'25.7''$ LN, $96^{\circ}37'6.5''$ LO, a 853 msnm, 1,324 mm de precipitación y clima subtropical); y 3) Villa de Zaachila ($16^{\circ}57'04''$ LN, $96^{\circ}44'58''$ LO, a 1,560 msnm, 675 mm de precipitación y clima semicálido) (INEGI, 2018). La distribución de poblaciones en campo se hizo mediante un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones, en parcelas experimentales de cinco surcos de 10 m de largo, separados a 0.80 m, e igual distancia entre puntos de siembra. La siembra en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila se realizaron en junio 25 de 2018, julio 12 de 2018 y febrero 5 de 2019, respectivamente, en los primeros casos en condiciones de temporal y en Villa de Zaachila bajo riego. El manejo del experimento fue sin uso de insecticidas para el control de *S. frugiperda*, con prácticas tradicionales que realizan los agricultores y utilizando la fórmula de fertilización 120-90-60 de N-P-K.

3.3.2 Evaluación de daño a plantas por *S. frugiperda* y floración en maíz

En tres surcos centrales de cada parcela experimental se evaluó el daño a plantas de maíz mediante la escala propuesta por Davis *et al.* (1992), con base en diez categorías de nivel de daño en las hojas y el cogollo. En cada localidad, en un intervalo de 20 días, se hicieron dos evaluaciones de daño, entre 30 y 62 días después de la siembra (dds), en la etapa vegetativa del cultivo y antes de la emisión de la espiga.

A partir de la evaluación del número de plantas dañadas e intensidad del daño por *S. frugiperda* según la escala, en cada parcela experimental se obtuvo el promedio ponderado del nivel de daño mediante la siguiente expresión: Media ponderada de daño (MPD) = $\frac{[(X_1*Y_1)+(X_2*Y_2)+(X_n*Y_n)]}{T}$, donde: X = número de plantas en cada categoría de daño; Y = valor de daño según la escala de Davis *et al.* (1992), y T = número de plantas muestreadas. Los valores de MPD superiores son indicadores del grado de daño a la planta en términos del número de plantas evaluadas en cada parcela experimental.

En cada parcela experimental se registraron los días transcurridos desde la fecha de siembra hasta que en más del 50% de las plantas ocurrió la expulsión de granos de polen en la espiga (flor masculina) y emisión de estigmas en el jilote (flor femenina), registrados como días a floración masculina y femenina, respectivamente. Esto se realizó en cada localidad con la finalidad de obtener una estimación de la diferenciación floral y el ciclo vegetativo de cada población de maíz, y sus relaciones con el daño causado por *S. frugiperda*.

3.3.3 Estimación de la abundancia de entomófagos de *S. frugiperda*

En cada evaluación de daño por *S. frugiperda* se hizo una captura de larvas en los tres surcos centrales de cada parcela experimental, y se colocaron de forma individual en cajas Petri, el mayor número de captura fue de diez individuos. Una vez en el laboratorio, las larvas se alimentaron, *ad libitum*, con hojas frescas de maíz para promover su desarrollo hasta la emergencia de larvas de parasitoides o al alcanzar el estado de pupa. Los parasitoides adultos emergidos se montaron mediante la técnica de punto y se procedió a su identificación con base en las claves taxonómicas propuestas por Cave (1995) y por comparación con ejemplares

depositados en la Colección de Artrópodos Benéficos del IPN-CIIDIR-Oaxaca. El número de parásitos emergidos por larva se utilizó como medida indirecta del parasitismo y a cada valor se asignó su equivalente en porcentaje de parasitismo natural en larvas de *S. frugiperda* a través de la siguiente fórmula: $\% \text{ parasitismo} = \left[\frac{\text{No.de parasitoides emergidos}}{\text{[Total de individuos emergidos (Parasitoides+Palomillas)]}} \right] * 100$.

Complementariamente a los parásitos obtenidos de larvas capturadas de *S. frugiperda*, en cada localidad de siembra, se hizo una captura de artrópodos mediante la técnica de barrido utilizando redes entomológicas, haciendo siete figuras en forma de “8” a lo largo y ancho de la parcela experimental, previa a la evaluación del daño en las plantas. Los individuos se colocaron en frascos con alcohol al 70% y se llevaron al laboratorio para su montaje e identificación taxonómica con claves de Goulet y Huber (1993), Triplehorn y Johnson (2005) y Ubick *et al.* (2017), con especial énfasis en especies con hábito depredador y parasitoide.

3.3.4 Análisis estadístico

Una vez integrada las bases de datos de todas las variables respuesta evaluadas, se hizo un análisis de varianza combinado con anidamiento de repeticiones en localidades para el daño de *S. frugiperda*, días a floración y número de parásitos emergidos por larva, y posteriores comparaciones múltiples de medias por la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$) entre localidades de siembra, colectas de maíz e interacción localidades-colectas. Con la finalidad de evaluar la relación entre el daño por *S. frugiperda*, el promedio de parásitos emergidos por larva y los días a floración se hizo un análisis de correlación de Pearson. Mediante una prueba de independencia de ji-cuadrada se evaluó la relación entre localidades de siembra y abundancia de especies entomófagas de larvas de *S. frugiperda*. Todos los análisis se hicieron en los programas IBM-SPSS (IBM, 2017) y SAS.

3.4 Resultados

3.4.1 Evaluación de daño a plantas por *S. frugiperda* y floración en maíz

En el análisis de varianza se determinaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$, 0.01) entre localidades de siembra, colectas de maíz (= genotipos) e interacción localidades-colectas, en el

daño por *S. frugiperda* en dos muestreos realizados entre 30 y 62 días después de la siembra (dds), y en días a floración masculina y femenina. Respecto a la abundancia de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda*, hubo diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre localidades, pero no entre colectas e interacción localidades-colectas, e indica que la presencia de parásitos en larvas fue homogénea a través de genotipos y hubo un comportamiento semejante en todos los ambientes, o bien, no se evidencia estadísticamente ninguna interacción. En relación con las varianzas estimadas mediante los cuadrados medios, fue notorio en todas las variables que la mayor variación, capturada en el modelo lineal de análisis, es atribuida al efecto de localidades en las medias ponderadas de daño y el promedio de parásitos emergidos por larva, pero en días a floración masculina y femenina, la mayor variabilidad es atribuida al efecto de genotipos o colectas de maíz (Cuadro 1).

Cuadro 1. Significancia de cuadrados medios del análisis de varianza combinado respecto al daño por *S. frugiperda*, días a floración y abundancia de parásitos emergidos por larva, en maíz nativo cultivado en tres ambientes.

| Fuentes de variación | Media ponderada de daño | | Días a floración ¹ | | Prom. de parásitos emergidos por larva |
|----------------------|--|----------------------------|-------------------------------|-------------------|--|
| | Evaluación 1 (30 - 41 dds ¹) | Evaluación 2 (51 - 62 dds) | Masculina | Femenina | |
| Localidad (L) | 18.32** | 22.60** | 812.68** | 996.50** | 0.19** |
| Colectas de maíz (C) | 0.68** | 2.04** | 1,972.68** | 3,724.46* | 0.01 ^{ns} |
| L x C | 0.38** | 0.18** | 19.56** | 51.53** | 0.01 ^{ns} |
| Rep./L | 0.15 ^{ns} | 0.10* | 6.5* | 5.2 ^{ns} | 0.03* |
| Error | 0.08 | 0.05 | 2.91 | 3.77 | 0.01 |
| Coef. variación (%) | 16.69 | 12.23 | 2.45 | 2.43 | 5.13 |

¹dds = días después de la siembra; ^{ns}no significativo ($P > 0.05$); *significativo a $P \leq 0.05$; **significativo a $P \leq 0.01$.

El promedio ponderado de daño en plantas de maíz por *S. frugiperda* difiere significativamente de una localidad de siembra a otra y cambia a través del tiempo. Los patrones de respuesta promedio fueron los siguientes: en la primera evaluación de daño, el comportamiento fue Coatecas Altas > Villa de Zaachila > Santa Lucía Miahuatlán, entre 30 y 41 dds, y en la segunda fue Villa de Zaachila > Coatecas Altas > Santa Lucía Miahuatlán, entre 51 y 62 dds, e indica que la incidencia y daño de *S. frugiperda* cambió en Coatecas Altas y Villa de Zaachila, en cambio en Santa Lucía Miahuatlán fue constante. Las colectas de maíz presentaron respuesta diferencial al daño por *S. frugiperda* y en ambas evaluaciones presentaron el mismo patrón, las

poblaciones de la raza Bolita presentaron, en ambas evaluaciones, el mayor daño, le siguen las poblaciones de Cónico-Chalqueño, y en el último sitio las colectas de la raza Zapalote Chico (Cuadro 2).

Cuadro 2. Media ponderada de daño de *S. frugiperda* y días a floración, en maíces nativos cultivados en tres localidades de Oaxaca, México.

| Factores de estudio | Media ponderada de daño | | Días a floración ¹ | |
|-------------------------|---|-------------------------------|-------------------------------|-----------|
| | Evaluación 1 (30 - 41 dds ¹) | Evaluación 2 (51 - 62 dds) | Masculina | Femenina |
| <i>Localidades</i> | | | | |
| Coatecas Altas | 4.06 a* | 1.33 b | 71.88 b | 85.79 a |
| Santa Lucía Miahuatlán | 0.53 c | 1.00 c | 63.08 c | 73.04 c |
| Villa de Zaachila | 1.40 b | 4.92 a | 74.08 a | 81.04 b |
| <i>Colectas de maíz</i> | | | | |
| Zapalote Chico 1 | 1.54 b* | 1.29 b | 63.08bc | 68.83 cd |
| Zapalote Chico 2 | 1.60 b | 1.29 b | 59.50 d | 66.83 d |
| Cónico-Chalqueño 1 | 1.58 b | 3.15 a | 86.00 ab | 102.50 ab |
| Cónico-Chalqueño 2 | 2.03 ab | 3.08 a | 86.33 a | 102.83 a |
| Bolita 1 | 2.55 a | 2.67 a | 61.50 cd | 68.92 cd |
| Bolita 2 | 2.66 a | 2.75 a | 61.67 cd | 69.83 bc |

¹dds = días después de la siembra; *Entre localidad y entre colectas de maíz, medias con la misma letra no difieren significativamente (prueba de Tukey, $P \leq 0.05$).

El promedio de días a floración masculina y femenina también está influenciado por la localidad de siembra. En días a floración masculina el patrón fue Villa de Zaachila > Coatecas Altas > Santa Lucía Miahuatlán, y en días a floración femenina el orden fue Coatecas Altas > Villa de Zaachila > Santa Lucía Miahuatlán, esto indica una asincronía floral promedio de 13.91, 9.96 y 6.96 días en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, respectivamente. Es decir, hubo mayor coincidencia de las floraciones masculinas y femeninas en Villa de Zaachila y Santa Lucía Miahuatlán que en Coatecas Altas. Entre colectas evaluadas se observó una alta variabilidad y diferenciación poblacional en función del origen geográfico; por ejemplo, las colectas de Cónico-Chalqueño fueron tardías en floración masculina y femenina, ambas originarias de la Mixteca y zona templada, y difieren significativamente de las poblaciones de Bolita de Valles Centrales y de Zapalote Chico del Istmo, climas semicálido y subtropical, respectivamente. En campo se observó una mayor adaptación de Bolita y Zapalote Chico en las

tres localidades de siembra que Cónico-Chalqueño con diferencias de más de 20 días a floración respecto a las primeras (Cuadro 2).

Las colectas poblacionales de maíz interaccionaron significativamente con el ambiente de cultivo, expresada en respuesta diferencial de daño por *S. frugiperda* y días a floración. En la primera evaluación del daño, en Coatecas Altas se presentó mayor daño en todas las poblaciones, seguida por Villa de Zaachila, y por último Santa Lucía Miahuatlán. En el primer caso, las poblaciones de Bolita presentaron mayor daño, seguidas por Zapalote Chico y Cónico-Chalqueño. En Santa Lucía Miahuatlán no hubo diferencia significativa entre colectas, pero en Villa de Zaachila, Bolita 1 y Cónico-Chalqueño 2 presentaron mayor daño. En la segunda evaluación, hubo mayor incidencia de *S. frugiperda* en Villa de Zaachila, ahí las poblaciones de Bolita y Cónico-Chalqueño fueron más afectadas que Zapalote Chico. Así, a través de las localidades de siembra, Zapalote Chico presentó el menor daño o cierto grado de tolerancia (Cuadro 3).

En días a floración masculina y femenina, las colectas de maíz de Zapalote Chico y Bolita interaccionan significativamente con las localidades de siembra, excepto las de Cónico-Chalqueño, porque siempre se mostraron tardías. La floración masculina y femenina de Zapalote Chico y Bolita fue menor en Santa Lucía Miahuatlán que en Villa de Zaachila y Coatecas Altas, con una asincronía floral menor a seis días, ambiente que presenta un clima subtropical, lo que aceleró el desarrollo reproductivo. Este comportamiento contrasta entre Coatecas Altas y Villa de Zaachila, aunque Zapalote Chico y Bolita presentaron similar tendencia a la floración, la cual difiere de cuatro a diez días respecto a la de Santa Lucía Miahuatlán (Cuadro 3).

En el análisis de correlación entre la media ponderada de daño por *S. frugiperda* y los días a floración en maíz, se determinó una asociación positiva y significativa entre la segunda evaluación de daño (de 51 a 62 dds) con la floración masculina ($r=0.46$, $P\leq 0.01$) y femenina ($r=0.28$, $P\leq 0.05$), no así en la primera evaluación (de 30 a 41 dds) con $r=0.08$ y $r=0.17$ ($P>0.05$), respectivamente. La correlación significativa sugiere que, el daño ocasionado por *S. frugiperda* es mayor en las poblaciones tardías de maíz que en las precoces, en este caso, las tardías fueron Cónico-Chalqueño y, las precoces Bolita y Zapalote Chico.

Cuadro 3. Daño de *S. frugiperda* y días a floración, en poblaciones nativas de maíz cultivadas en tres localidades de Oaxaca, México.

| Interacción localidades-colectas de maíz | Media ponderada de daño | | Días a floración ¹ | |
|--|--|----------------------------|-------------------------------|-----------|
| | Evaluación 1 (30 - 41 dds ¹) | Evaluación 2 (51 - 62 dds) | Masculina | Femenina |
| <i>Coatecas Altas</i> | | | | |
| Zapalote Chico 1 | 3.56 cd* | 0.60 ghi | 68.50 de | 76.25 cd |
| Zapalote Chico 2 | 3.94 bc | 0.41 i | 61.25 gh | 74.75 cd |
| Cónico-Chaqueño 1 | 2.54 def | 1.79 ef | 86.75 bc | 105.00 a |
| Cónico-Chaqueño 2 | 3.42 cde | 2.02 de | 86.75 bc | 103.75 a |
| Bolita 1 | 5.03 ab | 1.44 efg | 64.75 efg | 77.00 cd |
| Bolita 2 | 5.85 a | 1.72 ef | 63.25 fg | 78.00 bc |
| <i>Santa Lucía Miahuatlán</i> | | | | |
| Zapalote Chico 1 | 0.33 i | 0.31 i | 57.00 hi | 61.75 fg |
| Zapalote Chico 2 | 0.30 i | 0.46 hi | 53.50 i | 56.75 g |
| Cónico-Chaqueño 1 | 0.77 ghi | 1.07 fghi | 78.75 cd | 100.00 ab |
| Cónico-Chaqueño 2 | 0.55 hi | 1.16 efgi | 78.75 cd | 100.50 a |
| Bolita 1 | 0.69 hi | 1.63 ef | 55.50 i | 60.25 g |
| Bolita 2 | 0.51 i | 1.36 efg | 55.00 i | 59.00 g |
| <i>Villa de Zaachila</i> | | | | |
| Zapalote Chico 1 | 0.71 hi | 2.98 cd | 63.75 fg | 68.50 ef |
| Zapalote Chico 2 | 0.56 hi | 3.01 c | 63.75 fg | 69.00 e |
| Cónico-Chaqueño 1 | 1.43 fghi | 6.59 a | 92.50 ab | 102.50 a |
| Cónico-Chaqueño 2 | 2.13 efg | 6.06 a | 93.50 a | 104.25 a |
| Bolita 1 | 1.92 fgh | 4.93 b | 64.25 efg | 69.50 e |
| Bolita 2 | 1.63 fghi | 5.93 a | 66.75 ef | 72.50 de |

¹dds = días después de la siembra; *En columna, medias con la misma letra no difieren significativamente (prueba de Tukey, P≤0.05).

3.4.2 Estimación de la abundancia de entomófagos de *S. frugiperda*

El promedio de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda* presentó diferencias significativas entre localidades de siembra. El promedio por larva fue mayor en Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila que en Coatecas Altas, valores que se asocian con 33.33 y 55.59% de parasitismo, respectivamente. Esto indica que, el ambiente de menor precipitación y humedad relativa de Coatecas Altas influyó en el porcentaje de parasitismo. Entre colectas de maíz no hubo diferencias significativas y los porcentajes de parasitismo oscilaron entre 33.82 y 49.04% e indica una distribución uniforme de parásitos en larvas de *S. frugiperda* sin diferenciar poblaciones de maíz (Cuadro 4).

Cuadro 4. Promedio ponderado de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda* y porcentaje de parasitismo, a través de localidades de siembra y colectas de maíz nativo.

| Factores de estudio | Prom. de parásitos emergidos por larva | Parasitismo (%) |
|-------------------------|--|-----------------|
| <i>Localidades</i> | | |
| Coatecas Altas | 0.17 b* | 18.39 |
| Santa Lucía Miahuatlán | 0.33 a | 33.33 |
| Villa de Zaachila | 0.43 a | 55.59 |
| <i>Colectas de maíz</i> | | |
| Zapalote Chico 1 | 0.27 a* | 40.00 |
| Zapalote Chico 2 | 0.25 a | 33.82 |
| Cónico-Chalqueño 1 | 0.32 a | 49.04 |
| Cónico-Chalqueño 2 | 0.38 a | 45.45 |
| Bolita 1 | 0.32 a | 36.22 |
| Bolita 2 | 0.33 a | 38.10 |

*Entre localidades y entre colectas de maíz, medias con la misma letra no difieren significativamente (prueba de Tukey, $P \leq 0.05$).

El parasitismo promedio por larva de *S. frugiperda* capturada en las seis colectas de maíz no fue significativamente diferente a través de localidades de siembra. Esto indica que la incidencia de parásitos en las larvas fue equivalente en todos los casos. No obstante, el porcentaje de parasitismo fue altamente variable a través de genotipos y localidades, desde 6.90 a 24.39%, 30.77 a 37.50% y 42.11 a 69.64% en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, respectivamente (Cuadro 5). Adicionalmente se estimó que no hubo correlaciones significativas entre el promedio de parásitos emergidos por larva y los días a floración masculina ($r=0.14$) y floración femenina ($r=0.05$).

La prueba de independencia ji-cuadrada ($X^2=209.75$, $gl=26$; $P \leq 0.01$) indica que la abundancia de especies de entomófagos de larvas de *S. frugiperda* capturadas en campo no es independiente de la localidad de siembra. Esto es, algunas especies entomófagas son favorecidas por el sitio agroecológico de cultivo; por ejemplo, *Meteorus laphygmae* y *Goniozus* sp. sólo se registraron en Coatecas Altas; *Chelonus cautus*, *Chelonus sonorensis*, *Eiphosoma vitticolle* y *Microcharops anticarsiae* fueron exclusivas de Santa Lucía Miahuatlán; y *Lespesia* sp. se registró en Villa de Zaachila. *Cotesia marginiventris*, *Pristomerus spinator*, *Campoletis sonorensis* y *Ophion flavidus* son compartidos por Coatecas Altas y Villa de Zaachila, ambas de los Valles Centrales de Oaxaca, con clima semicálido a semiseco, pero no estuvieron presentes en Santa Lucía

Miahuatlán, localidad que forma parte de la Sierra Sur y que presenta un clima subtropical. Aunque en este último sitio fue donde emergieron nematodos en larvas de *S. frugiperda*. *Chelonus insularis* fue el único parasitoide presente en las tres localidades de siembra (Cuadro 6).

Cuadro 5. Presencia de parásitos en larvas de *S. frugiperda*, extraídas del cogollo de seis colectas de maíz nativo sembrado en tres localidades de Oaxaca, México.

| Interacción localidades-colectas de maíz | Prom. de parásitos emergidos por larva | Parasitismo (%) |
|--|--|-----------------|
| <i>Coatecas Altas</i> | | |
| Zapalote Chico 1 | 0.16 a* | 16.67 |
| Zapalote Chico 2 | 0.17 a | 18.18 |
| Cónico-Chaqueño 1 | 0.16 a | 20.00 |
| Cónico-Chaqueño 2 | 0.23 a | 24.39 |
| Bolita 1 | 0.08 a | 6.90 |
| Bolita 2 | 0.23 a | 20.59 |
| <i>Santa Lucía Miahuatlán</i> | | |
| Zapalote Chico 1 | 0.24 a | 36.36 |
| Zapalote Chico 2 | 0.28 a | 37.50 |
| Cónico-Chaqueño 1 | 0.24 a | 33.33 |
| Cónico-Chaqueño 2 | 0.37 a | 36.00 |
| Bolita 1 | 0.50 a | 30.77 |
| Bolita 2 | 0.34 a | 32.26 |
| <i>Villa de Zaachila</i> | | |
| Zapalote Chico 1 | 0.40 a | 49.02 |
| Zapalote Chico 2 | 0.30 a | 42.11 |
| Cónico-Chaqueño 1 | 0.56 a | 69.64 |
| Cónico-Chaqueño 2 | 0.53 a | 62.12 |
| Bolita 1 | 0.40 a | 54.24 |
| Bolita 2 | 0.41 a | 50.82 |

*En columna, medias con la misma letra no difieren significativamente (prueba de Tukey, $P \leq 0.05$).

Cuadro 6. Número de individuos y especies entomófagas emergidas de larvas de *S. frugiperda* que fueron capturadas en maíz nativo cultivado en tres localidades de Oaxaca, México.

| Familia | Especie | Coatecas Altas | Santa Lucía Miahuatlán | Villa de Zaachila | Total de individuos |
|---------------|--|-------------------|---------------------------|----------------------|------------------------|
| Braconidae | <i>Chelonus insularis</i> | 18 | 16 | 142 | 176 |
| | <i>Cotesia marginiventris</i> | 1 | 0 | 1 | 2 |
| | <i>Chelonus cautus</i> | 0 | 3 | 0 | 3 |
| | <i>Chelonus sonorensis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | <i>Meteorus laphygmae</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Ichneumonidae | <i>Pristomerus spinator</i> | 1 | 0 | 31 | 31 |
| | <i>Campoletis sonorensis</i> | 5 | 0 | 6 | 11 |
| | <i>Ophion flavidus</i> | 5 | 0 | 1 | 6 |
| | <i>Eiphosoma vitticolle</i> | 0 | 5 | 0 | 5 |
| | <i>Microcharops anticarsiae</i> | 0 | 2 | 0 | 2 |
| Tachinidae | <i>Archytas marmoratus</i> | 0 | 6 | 1 | 7 |
| | <i>Lespesia</i> sp. | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Bethylidae | <i>Goniozus (=Periseriola)</i> sp.* | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Mermithidae | Nematodos** | 0 | 11 | 0 | 11 |
| | Número total de individuos | 32 | 44 | 184 | 260 |
| | Número total de especies | 7 | 7 | 7 | 14 |

*Parasitoide gregario, cuatro individuos por larva. **El número de nematodos por larva fluctuó de uno a nueve.

La captura de artrópodos mediante redes entomológicas reveló que en las parcelas de cultivo de maíz establecidas en Villa de Zaachila, Coatecas Altas y Santa Lucía Miahuatlán, convergen 17 familias de artrópodos depredadores y 12 familias de parasitoides con algunas diferencias de localidad a localidad. Individuos de las familias Thomisidae, Forficulidae, Vespidae y Braconidae se capturaron en las tres localidades de siembra; Salticidae, Oxyopidae, Araneidae, Syrphidae, Reduviidae, Carabidae y Tachinidae fueron comunes en Coatecas Altas y Santa Lucía Miahuatlán. En relación a individuos exclusivos por localidad, fue notoria la presencia de depredadores de las familias Theridiidae, Geocoridae, Coccinellidae y Cicindelidae, y parasitoides de las familias Trichogrammatidae, Elasmidae y Torymidae en Coatecas Altas, la localidad que presentó el mayor número de individuos capturados. En Santa Lucía Miahuatlán se capturaron individuos exclusivos con hábito depredador de las familias Tetragnatidae, Anyphaenidae y Lycosidae; mientras que en Villa de Zaachila fueron comunes los parasitoides de las familias Pteromalidae, Eucolidae, Bethylidae, Scelionidae, Ichneumonidae, Eucharitidae y Perilampidae (Cuadro 7).

Cuadro 7. Número de individuos por familia de artrópodos capturados en las parcelas experimentales cultivadas en Coatecas Altas, Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, Oaxaca, México.

| Clase | Orden | Familia | Coatecas Altas | Santa Lucía Miahuatlán | Villa de Zaachila | | |
|---------------------|-------------|-------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------|----|----|
| <i>Depredadores</i> | | | | | | | |
| Arachnida | Araneae | Thomisidae | 1 | 2 | 1 | | |
| | | Salticidae | 5 | 1 | 0 | | |
| | | Oxyopidae | 3 | 3 | 0 | | |
| | | Araneidae | 2 | 1 | 0 | | |
| | | Theridiidae | 1 | 0 | 0 | | |
| | | Tetragnathidae | 0 | 2 | 0 | | |
| | | Anyphaenidae | 0 | 1 | 0 | | |
| | | Lycosidae | 0 | 1 | 0 | | |
| | | Insecta | Dermaptera | Forficulidae | 5 | 1 | 4 |
| | | | | Hymenoptera | Vespidae | 4 | 4 |
| | | | Diptera | Syrphidae | 1 | 2 | 0 |
| | | | | Hemiptera | Reduviidae | 3 | 2 |
| | | | Geocoridae | | 1 | 0 | 0 |
| | | | Coleoptera | | Carabidae | 4 | 1 |
| Coccinellidae | 1 | | | 0 | 0 | | |
| Cicindelidae | 1 | | | 0 | 0 | | |
| Neuroptera | Chrysopidae | | 1 | 0 | 1 | | |
| <i>Parasitoides</i> | | | | | | | |
| Insecta | Hymenoptera | Braconidae | 4 | 2 | 2 | | |
| | | Trichogrammatidae | 1 | 0 | 0 | | |
| | | Elasmidae | 1 | 0 | 0 | | |
| | | Torymidae | 1 | 0 | 0 | | |
| | | Pteromalidae | 0 | 0 | 1 | | |
| | | Eucolidae | 0 | 0 | 1 | | |
| | | Bethylidae | 0 | 0 | 1 | | |
| | | Scelionidae | 0 | 0 | 5 | | |
| | | Ichneumonidae | 0 | 0 | 2 | | |
| | | Eucharitidae | 0 | 0 | 1 | | |
| | | Perilampidae | 0 | 0 | 1 | | |
| | | Diptera | Tachinidae | 1 | 2 | 0 | |
| | | | Número total de individuos | 41 | 25 | 21 | |
| | | | | Número total de familias | 19 | 14 | 12 |

3.5 Discusión

S. frugiperda es una de las plagas más importantes del maíz en el trópico y subtropico de América, aunque recientemente se han encontrado daños severos en las regiones templadas de México. Las dos evaluaciones de daño en las tres localidades muestran que, hay una distribución espacial y temporal de las poblaciones de *S. frugiperda* a través de agroecosistemas de cultivo y el daño también es diferencial. Las localidades de Coatecas Altas y Villa de Zaachila fueron las localidades de mayor daño por *S. frugiperda* a las plantas de maíz, en la primera (30 a 41 dds) y segunda (51 a 62 dds) evaluación, respectivamente. Ambas localidades se encuentran entre 1,520 y 1,560 msnm, y presentan un clima semicálido, condición que difiere de La Cofradía, Santa Lucía Miahuatlán, a 853 msnm y clima subtropical, y en este último caso el daño fue bajo o constante de una evaluación a otra. No obstante, de la primera a segunda evaluación, en Coatecas Altas el daño decreció, pero en Villa de Zaachila incrementó (Cuadro 2).

El daño por *S. frugiperda* a las plantas de maíz cambia de una localidad de siembra a otra, pero siempre depende de la dinámica poblacional de la plaga y el estado de desarrollo de la planta. En este caso, fue más acelerada la transición a la etapa reproductiva en Santa Lucía Miahuatlán, evidenciado por la floración masculina promedio de 63.08 dds; mientras que en Coatecas Altas y Villa de Zaachila ocurrió a 71.88 y 74.08 dds, respectivamente (Cuadro 2). Esto indica que antes de 64 dds ya estaban emergiendo las espigas en Santa Lucía Miahuatlán, pero no así en Coatecas Altas y Villa de Zaachila. Además, en Santa Lucía Miahuatlán estaba lloviendo cuando se presentó el daño por *S. frugiperda*, y de acuerdo con Piñango *et al.* (2001), la precipitación y llenado del cogollo con agua provoca ahogamiento de larvas y menor crecimiento poblacional de la plaga. Las fechas de evaluación de daño, 30 a 62 dds (Cuadro 2), coinciden con los períodos de mayor infestación en las evaluaciones de dinámicas poblacionales de *S. frugiperda* realizadas por Piñango *et al.* (2001) y Wyckhuys y O'Neil (2006) en los sistemas de cultivo del subtropico de Venezuela y Honduras. Otro elemento que ayuda a explicar las diferencias de daño entre localidades, es que dentro de un mismo lote de cultivo de maíz o pastizales hay diferentes patrones de distribución de *S. frugiperda* en campo (Hay-Roe *et al.*, 2016). Murúa *et al.* (2009) señalan que las larvas de *S. frugiperda* se presentan durante la estación de verano e inicio del

establecimiento de las lluvias y se localizan esencialmente en cultivos de maíz, sorgo y malezas aledañas a estos cultivos, observaciones que coinciden con los resultados aquí presentados.

Las colectas evaluadas presentaron diferentes grados de daño por *S. frugiperda*. En las dos evaluaciones, las colectas de la raza Zapalote Chico presentaron medias ponderadas de daño inferiores a 1.60. En contraposición, la media ponderada mayor a 2.03 mostró también mayores daños en la escala propuesta por Davis *et al.* (1992) y correspondieron a los grupos raciales Bolita y Cónico-Chalqueño (Cuadro 2). El menor daño por *S. frugiperda* en Zapalote Chico puede ser atribuido a su corta transición de etapa vegetativa a reproductiva y a los compuestos que biosintetizan las hojas durante la fase vegetativa. Nuessly *et al.* (2007) determinaron que las plantas de la raza Zapalote Chico poseen altas concentraciones de ácido clorogénico en comparación con otros genotipos de maíz y también generan isoorientina, maysina y apimaysina en estigmas del elote. Michereff *et al.* (2018) encontraron que las plantas de Zapalote Chico liberan diferentes compuestos volátiles como el indol y del grupo de mono, sesqui y homoterpenos a partir de 15 horas posteriores al daño por *S. frugiperda*, e induce un menor daño comparado con algunas variedades y líneas mejoradas de maíz.

El promedio en días a floración masculina y femenina en Santa Lucía Miahuatlán fue de 63.08 y 73.04 dds, respectivamente, pero en Coatecas Altas fue intermedio (71.88 dds) en floración masculina y tardío en floración femenina (85.79 dds), y en el caso de Villa de Zaachila fue inverso, tardío en floración masculina (74.08 dds) e intermedio en floración femenina (81.04 dds) (Cuadro 2). El registro de días a floración es un estimador indirecto del tiempo transcurrido desde la siembra a la diferenciación de yemas vegetativas a reproductivas o iniciación floral en maíz (Stevens *et al.*, 1986), en el presente trabajo la localidad de siembra tuvo un efecto significativo en la iniciación floral y posteriormente en la aparición de la espiga, primero en Santa Lucía Miahuatlán, y posteriormente en Villa de Zaachila y Coatecas Altas, cambio morfo-fisiológico reproductivo que influye en la dinámica poblacional de *S. frugiperda*.

Los días a floración masculina y femenina en cada colecta reflejaron las diferencias entre grupos raciales. Por ejemplo, Cónico-Chalqueño fue tardío, de 86.00 a 102.83 dds (Cuadro 2) a la floración de manera semejante a la descripción que hicieron Diego-Flores *et al.* (2012) y Torres-Escamilla *et al.* (2019) en diferentes colecciones de maíces mixtecos del mismo origen que las dos colectas aquí evaluadas. En Zapalote Chico la floración ocurrió entre 59.50 a 68.83 dds

(Cuadro 2) y coincide con las descripciones realizadas por López-Romero *et al.* (2005) y Cabrera-Toledo *et al.* (2015) en una colección más amplia de la misma raza. Las poblaciones de la raza Bolita alcanzaron la floración entre 61.50 y 69.83 dds (Cuadro 2), semejante al evaluado por Aragón-Cuevas *et al.* (2006). Todo esto indica que, las colectas del complejo Cónico-Chalqueño prolongaron más tiempo el período vegetativo y estuvieron más expuestas al daño por *S. frugiperda*. Este hecho fue comprobado mediante la correlación positiva y significativa entre la evaluación del daño, entre 51 y 62 dds, y la floración masculina ($r=0.46$, $P\leq 0.01$) y femenina ($r=0.28$, $P\leq 0.05$), e indica que se incrementa el daño a medida que las poblaciones son más tardías, y existe un probable escape o el daño es menor en poblaciones precoces.

En las tres localidades de siembra las colectas de Zapalote Chico presentaron un patrón de menor daño por *S. frugiperda* con medias ponderadas de daño en la segunda evaluación de 0.30 a 3.01, y en el otro extremo las colectas de Cónico-Chalqueño con valores de 0.55 a 6.59, y de manera intermedia se ubicaron las colectas de Bolita con valores de 0.51 a 5.93 (Cuadro 3). Esta respuesta parece estar asociada con la precocidad a la floración; sin embargo, el promedio en días a floración masculina (53.50 a 68.50 dds) y femenina (56.75 a 76.25 dds) de Zapalote Chico no presentó diferencias significativas con la floración de Bolita, 55.00 a 66.75 y 59.00 a 78.00 dds, respectivamente, en las tres localidades de siembra (Cuadro 3). Estos resultados descartan que exista una probable evasión o escape al daño por precocidad en Zapalote Chico, porque en Bolita no se observó la misma respuesta de daño. En consecuencia, las evidencias sugieren que tiene una respuesta bioquímica-fisiológica de tolerancia al daño, y por genes de resistencia debido a la biosíntesis de elevados niveles del flavonoide glicosídico maysina, tal y como se ha demostrado en otros trabajos donde se incluye al germoplasma de Zapalote Chico (Widstrom *et al.*, 2003; Nuessly *et al.*, 2007; de Oliveira *et al.*, 2018; Michereff *et al.*, 2018; Crubelati-Mulati *et al.*, 2019).

El porcentaje de parasitismo en larva de *S. frugiperda*, bajo condiciones de infestación natural fue significativamente diferente en Coatecas Altas respecto a Santa Lucía Miahuatlán y Villa de Zaachila, con parasitismo de 18.39, 33.33 y 55.59% (Cuadro 4), respectivamente, indicando que la sequía intraestival presentada en Coatecas Altas influyó en el parasitismo, caso contrario en Villa de Zaachila donde el experimento se condujo en condiciones de riego. Entre colectas no hubo diferencias en el promedio de parásitos emergidos por larva y el parasitismo varió de 33.82

a 49.04% (Cuadro 4), y se encuentra dentro de los valores estimados en trabajos realizados en diferentes regiones de México (Hoballah *et al.*, 2004; Molina-Ochoa *et al.*, 2004; Ruíz-Nájera *et al.*, 2007; Jourdie *et al.*, 2008; García-Becerra *et al.*, 2013; García-Gutiérrez *et al.*, 2013; Gutiérrez-Ramírez *et al.*, 2015; Salas-Araiza, 2018). Resultados que se confirman con la evaluación del parasitismo en la interacción de colectas y localidades de siembra, debido a que no hubo diferencias significativas entre el promedio de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda*, con parasitismo de 6.90 a 69.64% (Cuadro 5).

El contexto microambiental de los sitios de siembra se reflejó en la abundancia de especies de parásitos de larvas de *S. frugiperda*, debido a que ciertas especies sólo se encontraron en alguna de las localidades, por ejemplo, *Meteorus laphygmae* y *Goniozus* sp. sólo se registraron en Coatecas Altas; *Chelonus cautus*, *Chelonus sonorensis*, *Eiphosoma vitticolle* y *Microcharops anticarsiae* fueron exclusivos de Santa Lucía Miahuatlán; y *Lespesia* sp. se registró en Villa de Zaachila; mientras Coatecas Altas y Villa de Zaachila tuvieron en común cuatro especies de parasitoides (Cuadro 6), particularidades que también se registraron en trabajos previos (Karimzadeh *et al.*, 2004; Wyckhuys y O'Neil, 2006; Vilaseca *et al.*, 2008). Entre los registros de enemigos naturales de *S. frugiperda* se observó que en Santa Lucía Miahuatlán se presentaron nematodos de la familia Mermithidae, con antecedentes en Colima (Lezama-Gutiérrez *et al.*, 2001), Chiapas (Ruiz-Nájera *et al.*, 2013) y Veracruz (Bahena-Juárez y Cortez-Mondaca, 2015). *Hexameris* sp. es el nematodo reportado como parásito de larvas de *S. frugiperda*, son individuos grandes en estado adulto (10 a 12 cm) y emergen de dos a cuatro individuos por larva parasitada (Wheeler *et al.*, 1989; Tendeng *et al.*, 2019).

Chelonus insularis fue el parasitoide de huevo-larva de *S. frugiperda* que se registró como la especie de mayor abundancia de individuos en las tres localidades de siembra (Cuadro 6), y coincide con la de mayor distribución y abundancia en México (Molina-Ochoa *et al.*, 2003 y 2004; Jourdie *et al.*, 2008; García-Gutiérrez *et al.*, 2013; González-Maldonado *et al.*, 2014), previamente reportada en los Valles Centrales de Oaxaca (Alonso-Hernández *et al.*, 2014). Las 12 especies de parasitoides registrados, pertenecientes a las familias Braconidae, Ichneumonidae y Tachinidae (Cuadro 6), tienen amplia distribución en México (Hoballah *et al.*, 2004; Molina-Ochoa *et al.*, 2004; Delfín-González *et al.*, 2007; Ruíz-Nájera *et al.*, 2007; Jourdie *et al.*, 2008; Estrada-Virgen *et al.*, 2013; García-Becerra *et al.*, 2013; García-Gutiérrez *et al.*,

2013; González-Maldonado *et al.*, 2014; Gutiérrez-Ramírez *et al.*, 2015); mientras *Goniozus* sp. sólo ha sido reportada en Estados Unidos (Bahena-Juárez y Cortez-Mondaca, 2015).

En la captura con redes entomológicas a través de parcelas experimentales se registraron depredadores y parasitoides de *S. frugiperda* (Cuadro 7). Entre los órdenes de entomófagos con hábito parasitoide se registraron a Hymenoptera y Diptera, donde se agrupan las especies más comunes que parasitan a *S. frugiperda* (Molina-Ochoa *et al.*, 2003; Bernal, 2007), con excepción de la familia Bethyidae, la cual sólo tiene registro en Estados Unidos (Bahena-Juárez y Cortez-Mondaca, 2015). También se observó que en el orden Hymenoptera se registraron ocho familias en Villa de Zaachila y cuatro en Coatecas Altas, mientras que en Santa Lucía Miahuatlán sólo se registraron dos individuos de la familia Braconidae. En cuanto a los entomófagos con hábito depredador destacan Araneae con ocho familias y Coleoptera con tres familias, y el mayor número de individuos se registró en Coatecas Altas. Las familias Forficulidae y Vespidae de la clase Insecta, y Thomisidae de Arachnida se comparten en las tres localidades de siembra (Cuadro 7). En particular, las familias de artrópodos depredadores de la clase Insecta aquí reportados coinciden con los trabajos realizados por Hoballah *et al.* (2004) en Veracruz, García-Becerra *et al.* (2013) en Michoacán, Wyckhuys y O'Neil (2006) en Honduras, Vilaseca *et al.* (2008) en Colombia y Ni *et al.* (2014) en Estados Unidos. El registro de entomófagos capturados con redes entomológicas difiere de una localidad de siembra a otra, y reflejan parte de las diferencias agroecológicas contrastantes.

3.6 Conclusiones

Con base en los resultados generados se concluye que, el daño ocasionado por larvas de *S. frugiperda* a las plantas de maíz, en etapa vegetativa, está influenciado por las condiciones agroecológicas de la localidad de siembra, con mayor daño en Villa de Zaachila (1.40 a 4.92) y Coatecas Altas (1.33 a 4.06) que en Santa Lucía Miahuatlán (0.53 a 1.00), y en esas localidades también hubo un retraso en días a floración masculina y femenina de las colectas de maíz evaluadas. Se estimó una correlación significativa y positiva entre la media ponderada de daño, evaluada entre 51 a 62 dds, y días a floración masculina y femenina. A través de las localidades de siembra, las colectas agrupadas como Zapalote Chico presentaron el menor daño (0.30 a

3.94) o tolerancia a *S. frugiperda* en comparación con las colectas de Bolita (0.51 a 5.93) y Cónico-Chalqueño (0.55 a 6.59), y es una opción de cultivo ante ataques severos de *S. frugiperda*.

Las condiciones agroecológicas influyeron significativamente en el mayor promedio de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda* en Santa Lucía Miahuatlán (0.33) y Villa de Zaachila (0.43), respecto a Coatecas Altas (0.17), y entre colectas no hubo diferencias significativas, condición que no cambió a través de localidades de siembra, lo cual indica uniformidad en la presencia de parásitos en las parcelas experimentales. *Chelonus insularis* fue el parasitoide más frecuente y de mayor abundancia en las tres localidades de siembra. En cada localidad se presentaron especies de parasitoides de baja abundancia pero exclusivas de cada sitio, que se recomiendan monitorear con mayor detalle; por ejemplo, *Meteorus laphygmae* y *Goniozus* sp. en Coatecas Altas; *Chelonus cautus*, *Chelonus sonorensis*, *Eiphosoma vitticolle* y *Microcharops anticarsiae* en Santa Lucía Miahuatlán; y *Lespesia* sp. en Villa de Zaachila.

3.7 Referencias

- Alonso-Hernández, N., Sánchez-García, J.A., Figueroa-de la Rosa, J.I., López-Martínez, V., Martínez-Martínez, L., Pérez-Pacheco, R., Granados-Echegoyen, C., 2014. Distribución espacial de braconidos (Hymenoptera) reportados en el Estado de Oaxaca. *Acta Zoológica Mex.* 30, 564–594.
- Aragón-Cuevas, F., Taba, S., Hernández-Casillas, J.M., Figueroa-Cárdenas, J.D., Serrano-Altamirano, V., Castro, G.F.H., 2006. *Catálogo de maíces criollos de Oaxaca*, Libro Técnico N° 6/ INIFAP, Centro de Investigación Regional Pacífico Sur, Campo Experimental Valles Centrales de Oaxaca, México.
- Bahena-Juárez, F., Cortez-Mondaca, E., 2015. Gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), En: Arredondo-Bernal, H.C., Rodríguez-del Bosque, L. (Eds.), *Casos de Control Biológico en México*. México, pp. 181–250. <https://doi.org/10.1653/024.092.0430>
- Bernal, J., 2007. Biología, ecología y etología de parasitoides, En: Rodríguez-del Bosque, L., Arredondo-Bernal, H.C. (Eds.), *Teoría y aplicación del Control Biológico*. México, pp. 61–74.
- Botha, A.S., Erasmus, A., du Plessis, H., Van den Berg, J., 2019. Efficacy of Bt maize for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in South Africa. *J. Econ. Entomol.* 112, 1260–1266. <https://doi.org/10.1093/jee/toz048>
- Cabrera-Toledo, J.M., Carballo-Carballo, A., Aragón-Cuevas, F., 2015. Evaluación agronómica de maíces raza Zapalote chico en la región Istmeña de Oaxaca. *Rev. Mex. Ciencias Agrícolas* 2075–2082. <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i11.775>
- Capinera, J.L., 2008. *Encyclopedia of Entomology*, Second. ed. Springer Science+Business Media B. V., Heidelberg.
- Castillejos, V., Trujillo, J., Ortega, L.D., Santizo, J.A., Cisneros, J., Penagos, D.I., Valle, J., Williams, T., 2002. Granular phagostimulant nucleopolyhedrovirus formulations for control of *Spodoptera frugiperda* in maize. *Biol. Control* 24, 300–310. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00030-0](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00030-0)

- Cave, R., 1995. *Manual para el reconocimiento de parasitoides de plagas agrícolas en América Central*, Primera Ed. ed. Zamorano Academia Press: Escuela Agrícola Panamericana, Tegucigalpa, Honduras.
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- Crubelati-Mulati, N.C.D.S., Baleroni, A.G., Contreras-soto, R.I., Ferreira, C.J.B., Castro, C.R., de Albuquerque, F.A., Sacapim, C.A., 2019. Evaluation of resistance to *Spodoptera frugiperda* in sweet and field corn genotypes. *Maydica* 64, 1–7.
- Danner, H., Desurmont, G.A., Cristescu, S.M., van Dam, N.M., 2017. Herbivore-induced plant volatiles accurately predict history of coexistence, diet breadth, and feeding mode of herbivores. *New Phytol.* 1–13. <https://doi.org/10.1111/nph.14428>
- Davis, F.M., Ng, S.S., Williams, W.P., 1992. Visual rating scales for screening whorl-stage corn for resistance to fall armyworm. *Tech. Bull. Mississippi Agric. For. Exp. Stn.* 186, 1–9.
- de Lange, E.S. De, Farnier, K., Degen, T., Gaudillat, B., Aguilar-Romero, R., Bahena-Juárez, F., Oyama, K., Turlings, T.C.J., 2018. Parasitic wasps can reduce mortality of teosinte plants infested with fall armyworm: support for a defensive function of herbivore-induced plant volatiles. *Front. Ecol. Evol.* 6, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00055>
- de Oliveira, N.C., Suzukawa, A.K., Pereira, C.B., Santos, H.V., Hanel, A., de Albuquerque, F.A., Scapim, C.A., 2018. Popcorn genotypes resistance to fall armyworm. *Ciência Rural* 48, 2–6. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170378>
- Degen, T., Bakalovic, N., Bergvinson, D., Turlings, T.C.J., 2012. Differential performance and parasitism of caterpillars on maize inbred lines with distinctly different herbivore-induced volatile emissions. *PLoS One* 7, 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047589>
- Delfín-González, H., Bojórquez-Acevedo, M., Manrique-Saide, P., 2007. Parasitoids of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) from a traditional maize crop in the Mexican state of Yucatan. *Florida Entomol.* 90, 759–761. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2007\)90](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2007)90)
- Devappa, R.K., Angulo-Escalante, M.A., Makkar, H.P.S., Becker, K., 2012. Potential of using phorbol esters as an insecticide against *Spodoptera frugiperda*. *Ind. Crops Prod.* 38, 50–53. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.01.009>
- Dicke, M., Baldwin, I.T., 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the “cry for help.” *Trends Plant Sci.* 15, 167–175. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.002>
- Diego-Flores, P., Chávez-Servia, J.L., Carrillo-Rodríguez, J.C., Castillo-González, F., 2012. Variabilidad en poblaciones de maíz nativo de la Mixteca Baja Oaxaqueña, México. *Rev. la Fac. Ciencias Agrar.* 44, 157–171.
- Du Plessis, H., Schlemmer, M.L., Van den Berg, J., 2020. The effect of temperature on the development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insects* 11. <https://doi.org/10.3390/insects11040228>
- Estrada-Virgen, O., Cambero-Campos, J., Robles-Bermudez, A., Rios-Velasco, C., Carvajal-Cazola, C., Isiordia-Aquino, N., Ruiz-Cancino, E., 2013. Parasitoids and entomopathogens of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Nayarit, Mexico. *Southwest. Entomol.* 38, 339–344. <https://doi.org/10.3958/059.038.0216>
- FAOSTAT, 2018. Crop statistics. URL <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (Consultado: 09 de marzo 2020).
- Figuroa-Gualteros, A.M., Castro-Triviño, E.A., Castro-Salazar, H.T., 2019. Efecto bioplaguicida de extractos vegetales para el control de *Spodoptera frugiperda* en el cultivo de maíz (*Zea mays*). *Acta Biológica Colomb.* 24, 58–66. <https://doi.org/10.15446/abc.v24n1.69333>
- Gaillard, M.D.P., Glauser, G., Robert, C.A.M., Turlings, T.C.J., 2018. Fine-tuning the “plant domestication-reduced defense” hypothesis: specialist vs generalist herbivores. *New Phytol.* 217, 355–366. <https://doi.org/10.1111/nph.14757>
- García-Becerra, M., Bahena-Juárez, F., Reyes-Zavala, M.M., 2013. Parasitismo en larvas del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en la región de Pátzcuaro, Michoacán. *Cienc. y Tecnol. Agropecu. México* 1, 33–36.

- García-Gutiérrez, C., González-Maldonado, M.B., Cortez-Mondaca, E., 2012. Uso de enemigos naturales y biorracionales para el control de plagas de maíz. *Ra Ximhai* 8, 57–70.
- García-Gutiérrez, C., González-Maldonado, M.B., González-Hernández, A., 2013. Parasitismo natural de Braconidae e Ichneumonidae (Hymenoptera) sobre *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. Colomb. Entomol.* 39, 211–215.
- Goergen, G., Kumar, P.L., Sankung, S.B., Togola, A., Tamò, M., 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa. *PLoS One* 11, 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165632>
- González-Maldonado, M.B., García-Gutiérrez, C., González-Hernández, A., 2014. Parasitismo y distribución de *Campoletis sonorensis* Cameron (Hymenoptera: Ichneumonidae) y *Chelonus insularis* Cresson (Hymenoptera: Braconidae), parasitoides del gusano cogollero en maíz en Durango, México. *Vedalia* 15, 47–53.
- González-Maldonado, M.B., Gurrola-Reyes, J.N., Chaírez-Hernández, I., 2015. Productos biológicos para el control de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Rev. Colomb. Entomol.* 41, 200–204.
- Goulet, H., Huber, J.T., 1993. *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*, 1894/E. Centre for Land and Biological Resources Research, Minister of Supply and Services Canada, Ottawa, Ontario. <https://doi.org/10.1093/ae/40.2.115>
- Gutiérrez-Moreno, R., Mota-Sanchez, D., Blanco, C.A., Whalon, M.E., Terán-Santofimio, H., Rodríguez-Maciél, J.C., DiFonzo, C., 2018. Field-evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico. *J. Econ. Entomol.* 112, 792–802. <https://doi.org/10.1093/jee/toy372>
- Gutiérrez-Ramírez, A., Robles-Bermúdez, A., Cambero-Campos, J., Santillán-Ortega, C., Ortíz-Catón, M., Coronado-Blanco, J.M., Campos-Figueroa, M., 2015. Parasitoides de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) encontrados en Nayarit, México. *Southwest. Entomol.* 40, 555–564. <https://doi.org/10.3958/059.040.0314>
- Hay-Roe, M.M., Meagher, R.L., Nagoshi, R.N., Newman, Y., 2016. Distributional patterns of fall armyworm parasitoids in a corn field and a pasture field in Florida. *Biol. Control* 96, 48–56. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.02.003>
- Hernández-Trejo, A., Osorio-Hernández, E., López-Santillán, J.A., Ríos-Velasco, C., Varela-Fuentes, S.E., Rodríguez-Herrera, R., 2018. Insectos benéficos asociados al control del gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.). *Agroproductividad* 11, 9–14.
- Hoballah, M.E., Degen, T., Bergvinson, D., Savidan, A., Tamò, C., Turlings, T.C.J., 2004. Occurrence and direct control potential of parasitoids and predators of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on maize in the subtropical lowlands of Mexico. *Agric. For. Entomol.* 6, 83–88. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2004.00207.x>
- IBM, 2017. IBM SPSS Statistics for Windows. Armonk, New York: IBM Corporation.
- INEGI, 2018. México en cifras. Oaxaca (20). México. URL <http://www.beta.inegi.org.mx/app/areasgeograficas/#> (Consultado: 10 de mayo 2018).
- Jourdie, V., Alvarez, N., Turlings, T.C.J., 2008. Identification of seven species of hymenopteran parasitoids of *Spodoptera frugiperda*, using polymerase chain reaction amplification and restriction enzyme digestion. *Agric. For. Entomol.* 10, 129–136. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00362.x>
- Karimzadeh, J., Bonsall, M.B., Wright, D.J., 2004. Bottom-up and top-down effects in a tritrophic system: the population dynamics of *Plutella xylostella* (L.)-*Cotesia plutellae* (Kurdjumov) on different host plants. *Ecol. Entomol.* 29, 285–293. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00609.x>
- Kato-Yamakake, T.A., Mapes-Sánchez, C., Mera-Ovando, L.M., Serratos-Hernández, J.A., Boettler, R.A.B., 2009. *Origen y diversificación del maíz. Una revisión analítica*, Primera. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D.F., México.
- Kugimiya, S., Shimoda, T., Wajnberg, E., Uefune, M., Takabayashi, J., 2010. Host-searching responses to herbivory-associated chemical information and patch use depend on mating status of female solitary parasitoid wasps. *Ecol. Entomol.* 35, 279–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01194.x>

- Kumela, T., Simiyu, J., Sisay, B., Likhayo, P., Mendesil, E., Gohole, L., Tefera, T., 2018. Farmers' knowledge, perceptions, and management practices of the new invasive pest, fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in Ethiopia and Kenya. *Int. J. Pest Manag.* 65, 1–9. <https://doi.org/10.1080/09670874.2017.1423129>
- Lezama-Gutiérrez, R., Hamm, J.J., Molina-Ochoa, J., López-Edwards, M., Pescador-Rubio, A., González-Ramírez, M., Styer, E.L., 2001. Occurrence of entomopathogens of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Mexican States of Michoacan, Colima, Jalisco and Tamaulipas. *Florida Entomol.* 84, 23–30. <https://doi.org/10.2307/3496658>
- López-Romero, G., Santacruz-Varela, A., Muñoz-Orozco, A., Castillo-González, F., Vaquera-Huerta, L.C.H., 2005. Caracterización morfológica de poblaciones nativas de maíz del Istmo de Tehuantepec, México. *Interciencia* 30, 284–290.
- Martínez-Jaime, O.A., Salas-Araiza, M.D., Díaz-García, J., 2018. Curva de crecimiento poblacional de *Spodoptera frugiperda* en maíz en Irapuato, Guanajuato, México. *Agron. Mesoam.* 29, 315–323. <https://doi.org/10.15517/ma.v29i2.27126>
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M.M., Sanchez G., J., Buckler, E., Doebley, J., 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 6080–6084. <https://doi.org/10.1073/pnas.052125199>
- Michereff, M.F.F., Magalhães, D.M., Hassemer, M.J., Laumann, R.A., Zhou, J.J., Ribeiro, P.E.A., Viana, P.A., Guimarães, P.E.O., Schimmelpfeng, P.H.C., Borges, M., Pickett, J.A., Birkett, M.A., Blassioli-Moraes, M.C., 2018. Variability in herbivore-induced defence signalling across different maize genotypes impacts significantly on natural enemy foraging behaviour. *J. Pest Sci.* 92, 723–736. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1033-6>
- Molina-Ochoa, J., Carpenter, J.E., Heinrichs, E.A., Foster, J.E., 2003. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean Basin: an inventory. *Florida Entomol.* 86, 254–289. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0254:paposf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0254:paposf]2.0.co;2)
- Molina-Ochoa, J., Carpenter, J.E., Lezama-Gutiérrez, R., Foster, J.E., González-Ramírez, M., C.A., A.-S., Fariás-Larios, J., 2004. Natural distribution of hymenopteran parasitoids of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in Mexico. *Florida Entomol.* 87, 461–472. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2004\)087](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2004)087)
- Montezano, D.G., Specht, A., Sosa-Gómez, D.R., Roque-Specht, V.F., Sousa-Silva, J.C., Paula-Moraes, S.V., Peterson, J.A., Hunt, T.E., 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomol.* 26, 286–300. <https://doi.org/https://doi.org/10.4001/003.026.0286>
- Mumm, R., Dicke, M., 2010. Variation in natural plant products and the attraction of bodyguards involved in indirect plant defense. *Can. J. Zool.* 88, 628–667. <https://doi.org/10.1139/Z10-032>
- Murúa, M.G., Juárez, M.L., Prieto, S., Gastaminza, G., Willink, E., 2009. Distribución temporal y espacial de poblaciones larvianas de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lep.: Noctuidae) en diferentes hospederos en provincias del norte de la Argentina. *Rev. Ind. y Agrícola Tucumán* 86, 25–36.
- Nexticapan-Garcéz, A., Magdub-Méndez, A., Vergara-Yoisura, S., Martín-Mex, R., Larqué-Saavedra, A., 2009. Fluctuación poblacional y daños causados por gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda* JE Smith) en maíz cultivado en el sistema de producción continua afectado por el huracán Isidoro. *Univ. y Ciencia, Trópico Húmedo* 25, 273–277.
- Ni, X., Chen, Y., Hibbard, B.E., Wilson, J.P., Williams, W.P., Buntin, G.D., Ruberson, J.R., Li, X., 2011. Foliar resistance to fall armyworm in corn germplasm lines that confer resistance to root- and ear-feeding insects. *Florida Entomol.* 94, 971–981.
- Ni, X., Xu, W., Blanco, M.H., Williams, W.P., 2014. Evaluation of fall armyworm resistance in maize germplasm lines using visual leaf injury rating and predator survey. *Insect Sci.* 21, 541–555. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12093>
- Nuessly, G.S., Scully, B.T., Hentz, M.G., Beiriger, R., Snook, M.E., Widstrom, N.W., 2007. Resistance to *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Euxesta stigmatias* (Diptera: Ulidiidae) in sweet corn derived from exogenous and endogenous genetic systems. *J. Econ. Entomol.* 100, 1887–1895. [https://doi.org/10.1603/0022-0493\(2007\)100\[1887:rtsfln\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0022-0493(2007)100[1887:rtsfln]2.0.co;2)
- Penagos, D.I., Magallanes, R., Valle, J., Cisneros, J., Martínez, A.M., Goulson, D., Chapman, J.W., Caballero, P.,

- Cave, R.D., Williams, T., 2003. Effect of weeds on insect pests of maize and their natural enemies in Southern Mexico. *Int. J. Pest Manag.* 49, 155–161. <https://doi.org/10.1080/0967087021000043111>
- Phambala, K., Tembo, Y., Kasambala, T., Kabambe, V.H., Stevenson, P.C., Belmain, S.R., 2020. Bioactivity of common pesticidal plants on fall armyworm larvae (*Spodoptera frugiperda*). *Plants* 9. <https://doi.org/10.3390/plants9010112>
- Piñango, L., Arnal, E., Rodríguez, B., 2001. Fluctuación poblacional de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el cultivo de maíz bajo tres sistemas de labranza. *Entomotrópica* 16, 173–179.
- Rasool, I., Wani, A.R., Nisar, M., Dar, Z.A., Nehru, R.K., Hussain, B., 2017. Antixenosis and antibiosis as a resistance mechanism to *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera: Pyralidae) in some maize genotypes. *J. Entomol. Zool. Stud.* 5, 22–27.
- Reséndiz-Ramírez, Z., López-Santillán, J., Estrada-Drouaillet, B., Osorio-Hernández, E., Pecina-Martínez, J.A., Mendoza-Castillo, M.C., Reyes-Mendez, C.A., 2018. Aptitud combinatoria y resistencia al daño foliar de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) en germoplasma de maíz nativo de Tamaulipas. *Rev. Mex. Ciencias Agrícolas* 9, 81–93. <https://doi.org/10.29312/remexca.v9i1.849>
- Reséndiz-Ramírez, Z., López-Santillán, J.A., Osorio-Hernández, E., Estrada-Drouaillet, B., Pecina-Martínez, J.A., Mendoza-Castillo, M.C., Reyes-Méndez, C.A., 2016. Importancia de la resistencia del maíz nativo al ataque de larvas de lepidópteros (No. 59), Temas de Ciencia y Tecnología. Tamaulipas, México.
- Rodríguez-del Bosque, L.A., Cantú-Almaguer, M.A., Reyes-Méndez, C.A., 2012. Corn hybrids and planting dates affect yield losses by *Helicoverpa zea* and *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on ears in Mexico. *J. Entomol. Sci.* 47, 177–184. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-47.2.177>
- Ruíz-Nájera, R.E., Molina-Ochoa, J., Carpenter, J.E., Espinosa-Moreno, J.A., Ruíz-Nájera, J.A., Lezama-Gutiérrez, R., Foster, J.E., 2007. Survey for hymenopteran and dipteran parasitoids of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Chiapas, Mexico. *J. Agric. Urban Entomol.* 24, 35–42. <https://doi.org/10.3954/1523-5475-24.1.35>
- Ruiz-Nájera, R.E., Ruiz-Estudillo, R.A., Sánchez-Yáñez, J.M., Molina-Ochoa, J., Skoda, S.R., Coutiño-Ruiz, R., Pinto-Ruiz, R., Guevara-Hernández, F., Foster, J.E., 2013. Occurrence of entomopathogenic fungi and parasitic nematodes on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae collected in Central Chiapas, México. *Florida Entomol.* 96, 498–503. <https://doi.org/10.1653/024.096.0215>
- Salas-Araiza, M.D., 2018. Enemigos naturales asociados con el gusano cogollero y el gusano elotero en sorgo y maíz en Irapuato, Guanajuato, México. *Southwest. Entomol.* 43, 715–722. <https://doi.org/10.3958/059.043.0317>
- Stevens, S.J., Stevens, E.J., Lee, K.W., Flowerday, A.D., Gardner, C.O., 1986. Organogenesis of the staminate and pistillate inflorescences of pop and dent corns: relationship to leaf stages. *Crop Sci.* 26, 712–718. <https://doi.org/10.2135/cropsci1986.0011183x002600040016x>
- Takahashi, C.G., Kalns, L.L., Bernal, J.S., 2012. Plant defense against fall armyworm in micro-sympatric maize (*Zea mays* ssp. *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Entomol. Exp. Appl.* 145, 191–200. <https://doi.org/10.1111/eea.12004>
- Tejeda-Reyes, M.A., Solís-Aguilar, J.F., Díaz-Nájera, J.F., Peláez-Arroyo, A., Ayvar-Serna, S., Mena-Bahena, A., 2016. Evaluación de insecticidas en el control de gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae) en maíz en Cocula, Guerrero. *Entomol. Mex.* 3, 391–394.
- Tendeng, E., Labou, B., Diatte, M., Djiba, S., Diarra, K., 2019. The fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), a new pest of maize in Africa: biology and first native natural enemies detected. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 13, 1011–1026. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v13i2.35>
- Torres-Escamilla, F., Chávez-Servia, J.L., Diego-Flores, P., Carrillo-Rodríguez, J.C., 2019. Variabilidad agromorfológica entre poblaciones de maíz azul y rojo de la Mixteca oaxaqueña, México. *e-CUCBA* 6, 29–48.
- Triplehorn, C.A., Johnson, N.F., 2005. *Borror and Delong's introduction to the study of insects*, Seventh Ed. ed. Marshall, P., Belmont, CA.
- Ubick, D., Paquin P., Cushing, P.E., Roth, V., 2005. *Spiders of North America: an identification manual*, Second

Edi. ed, American Arachnological Society. American Arachnological Society, Canada.

- Vilaseca, C.J., Baptiste, L.G., López-Ávila, A., 2008. Incidencia de los márgenes sobre el control biológico natural de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en cultivos de arroz. Rev. Corpoica - Cienc. y Tecnol. Agropecu. 9, 45–54.
- Wellhausen, E.J., Roberts, L.M., Hernandez-X., E., 1951. Razas de maíz en México, su origen, características y distribución. México. <https://doi.org/10.1186/s12889-015-2058-x>
- Wheeler, G.S., Ashley, T.R., Andrews, K.L., 1989. Larval parasitoids and pathogens of the fall armyworm in honduran maize. Entomophaga 34, 331–340. <https://doi.org/10.1007/BF02372472>
- Widstrom, N.W., Wiseman, B.R., Snook, M.E., Nuessly, G.S., Scully, B.T., 2003. Registration of the maize population Zapalote Chico 2451F. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.4440>
- Wyckhuys, K.A.G., O'Neil, R.J., 2006. Population dynamics of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) and associated arthropod natural enemies in Honduran subsistence maize. Crop Prot. 25, 1180–1190. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.03.003>

Capítulo IV. Desarrollo de *Spodoptera frugiperda* alimentado con maíz Zapalote Chico y teocintle (*Zea luxurians*), y preferencia de oviposición de *Chelonus insularis*

4.1 Resumen

La raza de maíz oaxaqueño Zapalote Chico y los teocintles *Zea diploperennis* y *Z. mays* spp. *parviglumis* han mostrado resistencia al daño por *Spodoptera frugiperda*. En este contexto, se evaluó el desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians*, y posterior evaluación de preferencia en oviposición del parasitoide *Chelonus insularis* sobre masas de huevos producidas por adultos de *S. frugiperda*. En los experimentos se utilizaron adultos de *S. frugiperda* y *Ch. insularis*, obtenidos de larvas capturadas en campo en los Valles Centrales de Oaxaca. En un experimento completamente aleatorio con cinco repeticiones, se evaluó el efecto en desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz y teocintle, en estados de desarrollo, supervivencia y peso de larvas, peso de pupa, porcentaje de emergencia de adultos, proporción sexual de palomillas hembras, período de oviposición y número de masas de huevos producidas. Los resultados muestran que no hay efectos diferenciales en el desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz Zapalote Chico o teocintle para las variables evaluadas, excepto en el peso de la pupa. En los resultados de la preferencia de oviposición de *Ch. insularis* para parasitar masas de huevos de *S. frugiperda* no hubo evidencias que indicaran preferencia o predilección en la oviposición hacia una u otra masa de huevos, respuesta evaluada a través del número y tamaño de masas parasitadas, tiempo a elección y tiempo transcurrido sobre la masa.

Palabras clave: Coadaptación, resistencia a *S. frugiperda*, parasitismo, control biológico

4.2 Introducción

El uso de semilla de variedades nativas o locales de maíz es una práctica común en el centro-sur de México, donde oscila desde 60 a 100%, en contraposición con la región norte, donde varía de 10 a 50%, y la otra parte con semilla de híbridos o variedades mejoradas (Herrera-

Cabrera *et al.*, 2002). Esto se refleja en los volúmenes de comercialización de semilla, 70.7% es nativa (aprox. 92,054 ton/año) y 29.3% es mejorada (García-Salazar y Ramírez-Jaspeado, 2014). Las variedades autóctonas o del agricultor –lote de semillas– (Louette y Smale, 2000), son poblaciones dinámicas que han permanecido por mucho tiempo en las comunidades, están localmente adaptadas, son de polinización cruzada, heterogéneas, el intercambio de semilla entre agricultores de la misma comunidad es alto y se han generado por selección natural en los agroecosistemas por las prácticas de manejo y selección de los agricultores, quienes se encargan de conservarlas a través del tiempo (Pressoir y Berthaud, 2004; Azeez *et al.*, 2018). Comúnmente se siembran y cultivan cada año en las parcelas de los pequeños agricultores, que se caracterizan por poseer suelos de baja fertilidad, superficiales, sin riego y sin uso de insumos, elementos de la producción que impiden la expresión del potencial genético de los híbridos y variedades (Louette y Smale, 2000).

Por su parte, los híbridos y variedades mejoradas que se siembran en México y el mundo tienen como origen y fuente de genes los acervos genéticos preservados por los pequeños agricultores, ya sea en tiempos recientes o colectados y conservados desde hace décadas en un banco de germoplasma. Esta estrategia de mejoramiento continúa hasta el día de hoy para mejorar poblaciones raciales (Coutiño-Estrada *et al.*, 2004), generar variedades resistentes a sequías (Luna-Flores *et al.*, 2015), con resistencia a enfermedades (Aquino-Martínez *et al.*, 2011) y para la búsqueda de resistencia al ataque de plagas como el gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith) en la etapa vegetativa de la planta, donde algunas poblaciones de la raza Zapalote Chico han demostrado poseer diferentes grados de resistencia (Widstrom *et al.*, 2003; Nuessly *et al.*, 2007; de Oliveira *et al.*, 2018; Michereff *et al.*, 2018; Crubelati-Mulati *et al.*, 2019). La raza Zapalote Chico está ampliamente distribuida en la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, que comprende desde el municipio de Chahuities hasta Santiago Astata y forma parte de su cultura gastronómica para preparar totopos, tamales, tortillas, atole, mole y elotes y una gran variedad de formas de preparación (Nuricumbo-Linares *et al.*, 2018). Esta raza de maíz se desarrolla en regiones tropicales con altitudes menores a 900 m, la planta presenta una altura inferior a 2.5 m, las mazorcas son pequeñas, de 10 a 14 cm, con diámetros promedio de 4.4 cm, y de 11 a 14 hileras de grano por mazorca (Taba *et al.*, 2006).

El teocintle, pariente silvestre del maíz, se distribuye desde Chihuahua, a través de la Sierra Madre Occidental y el Valle del Guadiana en Durango, el eje Neovolcánico de los Valles Centrales, la zona costera desde Nayarit y por la Sierra Madre del Sur hasta Chiapas (Sánchez y Ruiz-Corral, 1995). En México están presentes las especies y subespecies *Zea mays* spp. *mexicana*, *Z. mays* spp. *parviglumis*, *Z. mays* spp. *huehuetenangensis*, *Z. perennis*, *Z. diploperennis* y *Z. luxurians*, y en Oaxaca se distribuyen *Z. mays* spp. *mexicana*, *Z. mays* spp. *parviglumis* y *Z. luxurians*, todas tienen la capacidad de generar híbridos mediante cruzamiento con el maíz cultivado, por lo que no se descarta que algunos agricultores seleccionen y cultiven algunos de estos híbridos, los cuales pueden distinguirse en campo por segregaciones hacia caracteres de plantas de teocintle (Sánchez y Ruiz-Corral, 1995; Sánchez-González *et al.*, 2018). Los teocintles *Z. mays* spp. *parviglumis* y *Z. diploperennis* poseen genes que confieren resistencia a *S. frugiperda* como el gen *wpi-1*, inhibidores de proteasas como el *mpi*, proteínas relacionadas con la patogénesis (*PR-1*) y quitinasas, pero en diferentes razas de maíz la expresión de estos genes es reducida o nula, como en Tuxpeño, Ancho y la población local Uruapeño, que además presentan menor contenido de fibra residual en los tejidos, menor producción de compuestos tóxicos (p. ej. benzoxazinonas) y ya no desarrollan tricomas de manera profusa (Farias-Rivera *et al.*, 2003; Szczepaniec *et al.*, 2012; Takahashi *et al.*, 2012; Maag *et al.*, 2015; Moya-Raygoza, 2016).

Todo agricultor que cultiva maíz en el trópico y subtropical de México reconoce el daño que causa *S. frugiperda*. Ante este problema, los fitomejoradores continúan en la búsqueda de germoplasma resistente o tolerante al daño a través de la evaluación continua de poblaciones o variedades tradicionales/locales (de Oliveira *et al.*, 2018; Crubelati-Mulati *et al.*, 2019). En la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, se distribuye ampliamente la raza Zapalote Chico y su variabilidad de caracteres morfológicos, de planta, mazorca, grano y rendimiento ha sido documentada por López-Romero *et al.* (2005), Taba *et al.* (2006) y Cabrera-Toledo *et al.* (2015), y también se tienen registros de que esta raza presenta resistencia/tolerancia al ataque de *S. frugiperda* (Widstrom *et al.*, 2003; Nuessly *et al.*, 2007; de Oliveira *et al.*, 2018; Michereff *et al.*, 2018; Crubelati-Mulati *et al.*, 2019). En poblaciones de Zapalote Chico, originarias del Istmo de Tehuantepec, se encontraron genes de resistencia a *S. frugiperda* (*sh2*, biosíntesis de maysina un C-glicosil flavona) (Widstrom *et al.*, 2003), pero las evaluaciones de resistencia se han realizado con accesiones que se colectaron y preservaron hace más de 20 años por el Centro

Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) (Taba *et al.*, 2006); sin embargo, en un trabajo previo sobre la evaluación de incidencia y daño en genotipos de maíz en tres ambientes (manuscrito anterior), se determinó que la población de Zapalote Chico aquí evaluada presentó menores daños por *S. frugiperda* y confirma que la resistencia es propia de la raza y esa posibilidad la ofrecen todas las poblaciones del mismo origen. Además, en Oaxaca también se distribuyen de manera silvestre dos teocintles, *Z. mays* spp. *parviglumis* y *Z. luxurians*, como posibles fuentes de genes de resistencia (Sánchez y Ruiz-Corral, 1995; Widstrom *et al.*, 2003). Hasta el momento no se ha evaluado la tolerancia o resistencia del teocintle *Z. luxurians* de San Felipe Usila, Oaxaca, al daño por *S. frugiperda*. En este contexto, se planteó el objetivo de evaluar el desarrollo de larvas de *S. frugiperda* alimentado con hojas de maíz Zapalote Chico y teocintle *Zea luxurians*, y su efecto en la preferencia de oviposición del parasitoides *Chelonus insularis* Cresson sobre masas de huevos producidas por adultos de *S. frugiperda*.

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Colecta de larvas de S. frugiperda y adultos de Ch. insularis

Entre marzo y septiembre de 2019, se realizaron capturas continuas de larvas de *S. frugiperda* en plantaciones de maíz, en Cuilapam de Guerrero, San Lorenzo Cacaotepec, Santiago Apóstol y Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, y al mismo tiempo se obtuvieron los parasitoides de *Ch. insularis* que emergían de las larvas de *S. frugiperda*. Una vez en laboratorio, las larvas de *S. frugiperda* se alimentaron *ad libitum* con hojas frescas de maíz hasta que alcanzaron el estado de pupa o emergían las larvas de parasitoides. Los individuos que alcanzaron el estado adulto (palomillas) se confinaron en bolsas de papel kraft[®], y se alimentaron con una solución de agua y miel de abeja, impregnada en algodón. Se esperó a la oviposición para obtener masas de huevos (primeros cinco días de oviposición) a utilizarse en el experimento de alimentación con maíz o teocintle. En cuanto a los parasitoides, una vez emergidos los adultos, se separaron las hembras en frascos de plástico de 6 L y se alimentaron con gotas de miel de abeja colocadas al interior del frasco cubierto por tela organza y algodón húmedo.

4.3.2 Desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz y teocintle

En sustrato de tierra y composta, se sembraron y cultivaron plantas de Zapalote Chico con semillas de maíz colectado en Santo Domingo Tehuantepec y semillas de teocintle (*Zea luxurians*) originarias de San Felipe Usila, Oaxaca, tres plantas por maceta de 2 L de capacidad y hasta 20 macetas, en condiciones de invernadero rústico sin control de humedad y temperatura en una primera fase, y posteriormente se colocaron a cielo abierto para incrementar altura y número de hojas desarrolladas. Una vez que las plantas alcanzaron la fase vegetativa V3 a V4, se estableció un experimento mediante un diseño completamente aleatorio con masas de huevos de *S. frugiperda*. Se integraron grupos de alimentación a partir de tres masas de huevos y una vez que eclosionaron, por cada masa, se colocaron en cajas Petri, de forma individual, cinco larvas neonatas sobre hojas de maíz Zapalote Chico y cinco larvas sobre teocintle, y así sucesivamente se establecieron los pares de tratamientos hasta conformar 12 repeticiones. Las larvas de *S. frugiperda* se alimentaron diariamente *ad libitum*.

Entre las variables respuesta de alimentación de larvas de *S. frugiperda* con hojas de maíz y teocintle, a partir del quinto día de la eclosión de huevos y cada dos días hasta alcanzar el estado de pupa, se registró el peso de las larvas. El peso de pupa se registró al tercer día de su formación. Además, se contabilizaron los días transcurridos entre cada estado de desarrollo de los individuos: larva, pupa y adulto; así como el porcentaje de supervivencia de larvas y emergencia de adultos, y los días transcurridos desde eclosión de huevo a emergencia del adulto. La vida del adulto se obtuvo por diferencia de la fecha promedio de muerte y la fecha promedio de emergencia de palomillas. Para las palomillas, se registró el sexo y se estimó la proporción sexual de hembras (hembras/total de individuos), y se confinaron en bolsas de papel kraft® con 15 individuos de cada grupo de alimentación, para favorecer la cópula y contabilizar los días de oviposición, el número de huevos por masa y número de huevos por grupo de alimentación.

4.3.3 Preferencia de oviposición del parasitoide *Ch. insularis*

En el experimento previo de evaluación del consumo de maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians* en *S. frugiperda*, se obtuvieron dos conjuntos de masas de huevos para el presente ensayo, según la alimentación de larvas de *S. frugiperda*, que se denominarán en adelante como masa de Zapalote Chico y masa de teocintle. En frascos de 1 L se colocó una masa de Zapalote

Chico y una masa de teocintle, y se introdujo una hembra de *Ch. insularis* sin apareamiento ni experiencia de oviposición, y se registró el tiempo transcurrido (minutos) en que la hembra eligió la masa de huevos para parasitar, se anotó el tamaño de masa elegida y el tiempo en realizar la oviposición. La prueba se repitió 52 veces en tratamientos pareados.

4.3.4 Análisis estadístico

Con la información de la evaluación de consumo de maíz y teocintle por larvas de *S. frugiperda* se integró una base de datos con todas las variables respuesta y se realizaron análisis de varianza mediante un modelo lineal de un diseño completamente aleatorio, complementado con comparaciones de medias por el método de Tukey ($P \leq 0.05$). En el segundo experimento se aplicó el mismo análisis descrito para el tamaño de la masa de huevos de *S. frugiperda* elegida, el tiempo empleado en elección y tiempo de permanencia del parasitoide sobre la masa. Las diferencias entre la elección de la masa de huevos de *S. frugiperda* (maíz o teocintle) por *Ch. insularis* se evaluaron mediante una prueba de U de Mann-Whitney ($P \leq 0.05$). Los análisis estadísticos se realizaron en el programa IBM-SPSS (IBM, 2017).

4.4 Resultados y discusión

4.4.1 Desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz y teocintle

En la evaluación del efecto de consumo de Zapalote Chico y *Z. luxurians* en el desarrollo de *S. frugiperda*, se determinó que no hubo diferencias significativas en todos los parámetros evaluados ($P \geq 0.05$), excepto en el peso de la pupa (Cuadro 1). Los resultados muestran que, en general, las fases de desarrollo, sobrevivencia, características de larvas, adultos y producción de huevos de *S. frugiperda* alimentado con maíz o teocintle no difieren significativamente y, en consecuencia, ambas poblaciones se pueden asumir con la misma tolerancia, es decir, la alimentación *ad libitum* produce los mismos cambios en *S. frugiperda*, excepto en el peso de pupa, que fue mayor en teocintle que en Zapalote Chico. En el presente experimento se aseveró que habría aceleración o desaceleración, incremento o decremento en la duración de las fases de desarrollo, características de larvas y comportamiento biológico de adultos (p. ej. producción de huevos, período de oviposición o proporción sexual) derivado del tipo de alimento

consumido, de acuerdo con los trabajos realizados por Szczepaniec *et al.* (2012) y Takahashi *et al.* (2012), quienes compararon *Z. mays* spp. *mays* contra *Z. mays* spp. *parviglumis* y *Z. diploperennis*.

Cuadro 1. Efecto del consumo de maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians* en el desarrollo de *S. frugiperda*.

| VARIABLES RESPUESTA | Cuadrado medio | C.V. (%) | Zapalote Chico (<i>Z. mays</i>) | Teocintle (<i>Z. luxurians</i>) |
|--|---------------------|----------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Larva (d, días) | 1.77 ^{ns} | 12.96 | 18.95±0.19 a [†] | 19.09±0.19 a |
| Pupa (d) | 0.20 ^{ns} | 9.30 | 10.60±0.08 a | 10.64±0.08 a |
| Adulto (d) | 4.67 ^{ns} | 19.28 | 13.71±0.74 a | 12.82±0.74 a |
| Eclosión a emergencia de adulto (d) | 1.35 ^{ns} | 9.18 | 29.52±0.22 a | 29.65±0.21 a |
| Supervivencia de larvas (%) | 0.09 ^{ns} | 12.85 | 92.22±2.46 a | 96.11±2.46 a |
| Peso promedio de larvas (g) | <0.01 ^{ns} | 19.07 | 0.17±0.00 a | 0.17±0.00 a |
| Peso máximo de larvas (g) | 0.01 ^{ns} | 19.92 | 0.45±0.01 a | 0.46±0.01 a |
| Peso de pupa (g) | 0.01 ^{**} | 15.68 | 0.17±0.00 b | 0.18±0.00 a |
| Emergencia de adultos (%) | 0.09 ^{ns} | 12.58 | 97.78±1.42 a | 94.44±1.42 a |
| Proporción sexual de palomillas hembras | <0.01 ^{ns} | 29.57 | 0.49±0.04 a | 0.46±0.04 a |
| Período de oviposición (d) | 6.05 ^{ns} | 26.32 | 14.30±1.14 a | 13.20±1.14 a |
| Número de huevos/masa | <0.01 ^{ns} | 1.47 | 179.71±8.63 a | 168.66±8.80 a |
| Número de huevos por grupo de alimentación | 12.22 ^{ns} | 23.51 | 11,462.20±1,725.06 a | 12,150.40±1,725.06 a |

CV=Coeficiente de variación; ^{ns} diferencias no significativas (P>0.05); ^{**} significativo a P≤0.01; [†] en renglón, medias con la misma letra no difieren significativamente (prueba de Tukey, P≤0.05).

El comportamiento biológico de larvas y pupas alimentadas con Zapalote Chico tuvieron una duración de 18.95 y 10.60 d en promedio, respectivamente, y peso medio de pupa de 0.17 g, datos que difieren ligeramente con los reportados por De La Rosa-Cancino *et al.* (2016) para larvas alimentadas con maíz Tuxpeño, con valores de 22.0 d, 8.5 d y 0.147 g, respectivamente. Las diferencias de valores entre ambos trabajos dependen de múltiples factores como la población evaluada de *S. frugiperda*, la edad de hojas utilizadas en la alimentación y las condiciones ambientales del experimento, entre otros aspectos. No obstante, los resultados muestran que *S. frugiperda* se alimenta de Zapalote Chico sin alterar significativamente la

duración de sus estados biológicos de desarrollo, pero se infiere una coevolución adaptativa de *S. frugiperda* con variaciones poblacionales bajo selección natural y artificial de Zapalote Chico. Se mencionó, previamente, que la población de Zapalote Chico utilizada en este experimento fue tolerante en campo al ataque por *S. frugiperda*, mostrando menor nivel de daño que poblaciones de la raza Bolita y Cónico-Chalqueño (ver capítulo previo de este trabajo).

El patrón de desarrollo de *S. frugiperda* aquí presentado en maíz Zapalote Chico *versus* teocintle *Z. luxurians*, es semejante al patrón descrito por Farias-Rivera *et al.* (2003) en su experimento de *S. frugiperda* alimentado con maíz Uruapeño y teocintle *Z. diploperennis*. En este caso se puede establecer la hipótesis de que Zapalote Chico y *Z. luxurians* tienen genes que biosintetizan grupos semejantes de compuestos que les confieren tolerancia a través de los mecanismos de antixenosis o antibiosis y, secretan semejante cantidad de cisteína proteinasa, lípidos cuticulares, maysina, ácido clorogénico, apimaysina y 3-metoximaysina, entre otros compuestos (Yang *et al.*, 1991; Gueldner *et al.*, 1992; Pechan *et al.*, 2000); sin embargo, esta composición debe probarse en futuros trabajos. En contraposición a los patrones descritos, Takahashi *et al.* (2012) sí determinaron diferencias significativas en el peso de larvas y daño a plantas en experimentos comparativos de maíz Tuxpeño y teocintle *Z. mays* spp. *parviglumis*, con mayor peso y daño en las plantas de maíz que en teocintle, e infirieron cierta tolerancia o expresión de algunos genes de resistencia en este último. Además, los mismos autores, en poblaciones simpátricas de teocintle *Z. mays* spp. *parviglumis* y maíz Tuxpeño de Jalisco, México, no descartan un flujo de genes de teocintle a maíz con segregaciones en maíz, que ya poseen algunos genes de resistencia a *S. frugiperda*, estos rasgos aún no se evalúan en Oaxaca.

4.4.2 Preferencia de oviposición del parasitoide *Ch. insularis*

En el experimento de tratamientos pareados de elección de *Ch. insularis* para parasitar masas de huevos de *S. frugiperda* que en estado de larva se alimentaron con maíz Zapalote Chico y teocintle, no se determinaron diferencias significativas en la elección (prueba U de Mann-Whitney, $P > 0.05$), con 25 y 27 elecciones, respectivamente. A partir de estos resultados se infiere que *Ch. insularis* no percibió diferencias en emisión de algún compuesto volátil en la masa de huevos de uno u otro origen.

El tamaño de la masa de huevos parasitada, el tiempo de elección y el tiempo que permaneció *Ch. insularis* sobre la masa de huevos de *S. frugiperda*, no presentaron diferencias significativas ($P>0.05$) entre la masa Zapalote Chico y de teocintle (Cuadro 2). Esto indica que, *Ch. insularis* no percibe aromas o compuestos volátiles diferentes en las masas de *S. frugiperda* alimentados con Zapalote Chico y teocintle, y coincide con lo reportado por Roque-Romero *et al.* (2020). La hipótesis inicial sostenía que el consumo de especies diferentes como *Z. mays* spp. *mays* y *Z. luxurians* podrían conferir algún compuesto diferente a las masas de huevos de *S. frugiperda*, pero no se vio reflejado en este estudio, lo cual también indica que el parasitoide tiene alta especialización por *S. frugiperda* y se guía por otros compuestos o atrayentes que no dependen necesariamente de la alimentación del huésped, pero confirma inequívocamente la utilidad del parasitoide para disminuir poblaciones de *S. frugiperda*.

Cuadro 2. Influencia de la alimentación de *S. frugiperda* con maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians* en la preferencia de oviposición de *Ch. insularis* hacia masas de huevos.

| VARIABLES RESPUESTA | Cuadrado medio | C.V. (%) | Zapalote Chico (<i>Z. mays</i>) | Teocintle (<i>Z. luxurians</i>) |
|---|------------------------------------|----------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Tamaño de la masa de huevos parasitada (número de huevos) | 7.7×10^{-7} ^{ns} | 0.07 | 289.26±33.27 a [†] | 310.75±32.57 a |
| Tiempo a elección (minutos) | 0.032 ^{ns} | 3.37 | 19.08±3.21 a | 18.30±3.11 a |
| Tiempo sobre la masa (minutos) | 0.001 ^{ns} | 0.74 | 62.08±7.24 a | 55.03±6.45 a |

CV=Coefficiente de variación; ^{ns} diferencias no significativas ($P>0.05$); [†]en renglón, medias con la misma letra no difieren significativamente (prueba de Tukey, $P\leq 0.05$).

Ortiz-Carreón *et al.* (2019) señalan que la planta de maíz libera α -pineno y α -copaeno durante el daño de *S. frugiperda*, y la mezcla de estos compuestos es percibido por *Ch. insularis* para localizar al huésped; sin embargo, esto no ocurre o es menos evidente cuando la planta libera más compuestos, como la mezcla de α -pineno, α -copaeno y α -longipineno. En el presente trabajo, *Ch. insularis* parece no diferenciar compuestos entre masas de Zapalote Chico y teocintle, o bien se debe a características propias del diseño experimental.

Roque-Romero *et al.* (2020) evaluaron el reconocimiento de *Ch. insularis* en plántulas de maíz Tuxpeño con y sin masas de huevos de *S. frugiperda*, mediante la adaptación de un olfactómetro en “Y”, observando que el parasitoide elegía con mayor frecuencia a la planta que tenía masas

de huevos de *S. frugiperda*. En el experimento aquí planteado, la preferencia de oviposición del parasitoide se evaluó sin la utilización de plantas, por lo que se desconoce el efecto que podría tener la inclusión de plántulas u hojas de Zapalote Chico y teocintle, con y sin masas de huevos de *S. frugiperda*, en la capacidad de elección de *Ch. insularis*.

Finalmente, poco o nada conocemos de la composición de hojas del teocintle *Z. luxurians* de San Felipe Usila y requiere evaluarse. En este sentido, también es recomendable que se evalúe la composición de Zapalote Chico del Istmo de Tehuantepec para diseñar un experimento que proporcione información de mayor precisión, o bien, se diseñen experimentos apropiados en campo.

4.5 Conclusiones

En el experimento de desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con hojas de maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians*, hubo mayor peso de pupas en la alimentación con teocintle que con maíz, y no hubo diferencias en la duración de estados de desarrollo, tiempo de eclosión a emergencia de adultos, supervivencia y peso de larvas, porcentaje de emergencia de adultos, proporción sexual de hembras, período de oviposición, número de huevos por masa y número de huevos por grupo de alimentación, entre los individuos alimentados con Zapalote Chico o teocintle. En consecuencia, se concluye que no hay efectos diferenciales en el desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con maíz Zapalote Chico o teocintle *Z. luxurians*, y se establece como hipótesis que, en campo ambas especies manifiestan semejante tolerancia y/o resistencia al daño por *S. frugiperda*. Los resultados de la preferencia de oviposición de *Ch. insularis* para parasitar masas de huevos de *S. frugiperda* no mostraron evidencia de preferencia o predilección en la oviposición de una u otra masa, respuestas evaluadas a través del número y tamaño de masas parasitadas, tiempo a elección y tiempo que permanece el parasitoide sobre la masa de huevos.

4.6 Referencias

- Aquino-Martínez, J.G., Sánchez-Flores, A., González-Huerta, A., Sánchez-Pale, J.R., 2011. Resistencia de variedades e híbridos de maíz (*Zea mays*) a *Sporisorium reilianum* y su rendimiento de grano. Rev. Mex. Fitopatol. 29, 39–49.
- Azeez, M.A., Adubi, A.O., Durodola, F.A., 2018. Landraces and crop genetic improvement, En: Grillo, O. (Ed.),

Rediscovery of landraces as a resource for the future. IntechOpen, London, UK, pp. 1–19.

- Cabrera-Toledo, J.M., Carballo-Carballo, A., Aragón-Cuevas, F., 2015. Evaluación agronómica de maíces raza Zapalote chico en la región Istmeña de Oaxaca. *Rev. Mex. Ciencias Agrícolas* 2075–2082. <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i11.775>
- Coutiño-Estrada, B., Betanzos-Mendoza, E., Ramírez-Fonseca, A., Espinosa-Paz, N., 2004. V-229 y V-231A, primeras variedades mejoradas de maíz de la raza Comiteco. *Rev. Fitotec. Mex.* 27, 295–296.
- Crubelati-Mulati, N.C.D.S., Baleroni, A.G., Contreras-soto, R.I., Ferreira, C.J.B., Castro, C.R., de Albuquerque, F.A., Sacapim, C.A., 2019. Evaluation of resistance to *Spodoptera frugiperda* in sweet and field corn genotypes. *Maydica* 64, 1–7.
- De La Rosa-Cancino, W., Rojas, J.C., Cruz-Lopez, L., Castillo, A., Malo, E.A., 2016. Attraction, feeding preference, and performance of *Spodoptera frugiperda* larvae (Lepidoptera: Noctuidae) reared on two varieties of maize. *Environ. Entomol.* 45, 384–389. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv229>
- de Oliveira, N.C., Suzukawa, A.K., Pereira, C.B., Santos, H.V., Hanel, A., de Albuquerque, F.A., Scapim, C.A., 2018. Popcorn genotypes resistance to fall armyworm. *Ciência Rural* 48, 2–6. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170378>
- Farias-Rivera, L.A., Hernandez-Mendoza, J.L., Molina-Ochoa, J., Pescador-Rubio, A., 2003. Effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a mexican maize variety, criollo “Uruapeño”, on the growth and survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomol.* 86, 239–243. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0239:EOLEOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0239:EOLEOT]2.0.CO;2)
- García-Salazar, J.A., Ramírez-Jaspeado, R., 2014. El mercado de la semilla mejorada de maíz (*Zea mays* L.) en México. Un análisis del saldo comercial por entidad federativa. *Rev. Fitotec. Mex.* 37, 69–77.
- Guedner, R.C., Snook, M.E., Widstrom, N.W., Wiseman, B.R., 1992. TLC screen for maysin, chlorogenic acid, and other possible resistance factors to the fall armyworm and the corn earworm in *Zea mays*. *J. Agric. Food Chem.* 40, 1211–1213. <https://doi.org/10.1021/jf00019a027>
- Herrera-Cabrera, B.E., Macías-López, A., Díaz-Ruíz, R., Valadez-Ramírez, M., Delgado-Alvarado, A., 2002. Uso de semilla criolla y caracteres de mazorca para la selección de semilla de maíz en México. *Rev. Fitotec. Mex.* 25, 17–23.
- IBM, 2017. IBM SPSS Statistics for Windows. Armonk, New York: IBM Corporation.
- López-Romero, G., Santacruz-Varela, A., Muñoz-Orozco, A., Castillo-González, F., Vaquera-Huerta, L.C.H., 2005. Caracterización morfológica de poblaciones nativas de maíz del Istmo de Tehuantepec, México. *Interciencia* 30, 284–290.
- Louette, D., Smale, M., 2000. Farmers’ seed selection practices and traditional maize varieties in Cuzalapa, Mexico. *Euphytica* 113, 25–41. <https://doi.org/10.1023/A>
- Luna-Flores, M., García-Hernández, S., Martínez-Gómez, J., Luna-Estrada, M.G., Lara-Herrera, A., Villagrana-Soto, F., Cedeño-Barceló, F.J., Llamas-Llamas, J.J., Avelar-Mejía, J.J., 2015. Variedades mejoradas de maíz de secano derivadas de variedades nativas tolerantes a sequía. *Rev. Mex. Ciencias Agrícolas* 6, 1455–1466.
- Maag, D., Erb, M., Bernal, J.S., Wolfender, J.L., Turlings, T.C.J.J., Glauser, G., 2015. Maize domestication and anti-herbivore defences: leaf-specific dynamics during early ontogeny of maize and its wild ancestors. *PLoS One* 10, 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135722>
- Michereff, M.F.F., Magalhães, D.M., Hassemer, M.J., Laumann, R.A., Zhou, J.J., Ribeiro, P.E.A., Viana, P.A., Guimarães, P.E.O., Schimmelpfeng, P.H.C., Borges, M., Pickett, J.A., Birkett, M.A., Blassioli-Moraes, M.C., 2018. Variability in herbivore-induced defence signalling across different maize genotypes impacts significantly on natural enemy foraging behaviour. *J. Pest Sci.* 92, 723–736. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1033-6>
- Moya-Raygoza, G., 2016. Early development of leaf trichomes is associated with decreased damage in teosinte,

- compared with maize, by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 0, 1–7. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw049>
- Nuessly, G.S., Scully, B.T., Hentz, M.G., Beiriger, R., Snook, M.E., Widstrom, N.W., 2007. Resistance to *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Euxesta stigmatias* (Diptera: Ulidiidae) in sweet corn derived from exogenous and endogenous genetic systems. *J. Econ. Entomol.* 100, 1887–1895. [https://doi.org/10.1603/0022-0493\(2007\)100\[1887:rtsfln\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0022-0493(2007)100[1887:rtsfln]2.0.co;2)
- Nuricumbo-Linares, A., López-Iglesias, E., Simal-Gándara, J., Gómez-Suárez, Á., 2018. The biocultural system of the native corn Zapalote chico in the Tehuantepec Isthmus (Mexico). *Sustain. Food Prod.* 1, 1–10. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/SFP.1.1>
- Ortiz-Carreón, F.R., Rojas, J.C., Cisneros, J., Malo, E.A., 2019. Herbivore-Induced Volatiles from maize plants attract *Chelonus insularis*, an egg-larval parasitoid of the fall armyworm. *J. Chem. Ecol.* 45, 326–337. <https://doi.org/10.1007/s10886-019-01051-x>
- Pechan, T., Ye, L., Chang, Y., Mitra, A., Lin, L., Davis, F.M., Williams, W.P., Luthe, D.S., 2000. A unique 33-kD cysteine proteinase accumulates in response to larval feeding in maize genotypes resistant to fall armyworm and other Lepidoptera. *Plant Cell* 12, 1031–1040. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.7.1031>
- Pressoir, G., Berthaud, J., 2004. Population structure and strong divergent selection shape phenotypic diversification in maize landraces. *Heredity (Edinb.)* 92, 95–101. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800388>
- Roque-Romero, L., Cisneros, J., Rojas, J.C., Ortiz-Carreón, F.R., Malo, E.A., 2020. Attraction of *Chelonus insularis* to host and host habitat volatiles during the search of *Spodoptera frugiperda* eggs. *Biol. Control* 140, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104100>
- Sánchez-González, J.J., Ruiz-Corral, J.A., Medina-García, G., Ramírez-Ojeda, G., De La Cruz-Larios, L., Holland, J.B., Miranda-Medrano, R., García-Romero, G.E., 2018. Ecogeography of teosinte. *PLoS One* 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192676>
- Sánchez, J.J., Ruiz-Corral, J.A., 1995. Distribución del teocintle en México, En: Serratos, J.A., Willcox, M.C., Castillo, F. (Eds.), *Flujo genético entre maíz criollo, maíz mejorado y teocintle: implicaciones para el maíz transgénico*. INIFAP y CIMMYT, El Batán, Estado de México, pp. 20–38.
- Szczepaniec, A., Widney, S.E., Bernal, J.S., Eubanks, M.D., 2012. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greater resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Entomol. Exp. Appl.* 146, 1–10. <https://doi.org/10.1111/eea.12014>
- Taba, S., Díaz, J., Aragón-C., F., Rincón-Sánchez, F., Hernández, J.M., Krakowsky, M., 2006. Evaluación of Zapalote Chico accessions for conservation and enhancement. *Ma* 51, 209–218.
- Takahashi, C.G., Kalns, L.L., Bernal, J.S., 2012. Plant defense against fall armyworm in micro-sympatric maize (*Zea mays* ssp. *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Entomol. Exp. Appl.* 145, 191–200. <https://doi.org/10.1111/eea.12004>
- Widstrom, N.W., Wiseman, B.R., Snook, M.E., Nuessly, G.S., Scully, B.T., 2003. Registration of the maize population Zapalote Chico 2451F. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.4440>
- Yang, G., Isenhour, D.J., Espelie, K.E., 1991. Activity of maize leaf cuticular lipids in resistance to leaf-feeding by the fall armyworm. *Florida Entomol.* 74, 229–236.

Capítulo V. Conclusiones generales

Los resultados del experimento en campo indican que existen efectos significativos de la localidad de siembra, colectas e interacción localidades-colectas en el daño de *S. frugiperda* a las plantas de maíz. En Villa de Zaachila y Coatecas Altas se registró mayor daño (1.40 a 4.92 y 1.33 a 4.06, respectivamente) que en La Cofradía, Santa Lucía Miahuatlán (0.53 a 1.00). El daño de *S. frugiperda* se correlacionó positivamente con los días a floración del maíz, en este caso las colectas de Zapalote Chico fueron precoces en floración masculina (53.50 a 68.50 dds) y presentaron menor daño (0.30 a 3.94) o tolerancia a *S. frugiperda* en contraposición con las colectas de Bolita (55.00 a 66.75 dds y 0.51 a 5.93, respectivamente) y Cónico-Chalqueño (78.75 a 93.50 dds y 0.55 a 6.59, respectivamente).

La abundancia de entomófagos de *S. frugiperda* estuvo influenciada por la localidad de siembra o condiciones agroecológicas. Los promedios más altos de parásitos emergidos por larva de *S. frugiperda* se registraron en Villa de Zaachila (0.43) y Santa Lucía Miahuatlán (0.33), y menor en Coatecas Altas (0.17). *Chelonus insularis* fue el parasitoide más frecuente y de mayor abundancia en las tres localidades de siembra.

En el experimento de laboratorio no se registraron diferencias significativas en el desarrollo de *S. frugiperda* alimentado con hojas de maíz Zapalote Chico y teocintle *Z. luxurians* para las variables evaluadas, excepto en el peso promedio de pupa que fue favorecido por la alimentación con hojas de teocintle. Finalmente, no hubo diferencias significativas en la preferencia de oviposición del parasitoide *Ch. insularis* sobre masas de huevos de *S. frugiperda*.