



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la domesticación del
aguacate (*Persea americana* Mill)
sobre las interacciones con sus
insectos herbívoros defoliadores de
Michoacán, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A
P R E S E N T A :

CLAUDIA ELIZABETH RUIZ RODRÍGUEZ



DIRECTOR DE TESIS: DR. JOHNATTAN HERNÁNDEZ
CUMPLIDO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Ruiz
Rodríguez
Claudia Elizabeth
55 52 74 05 81
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
312287119

2. Datos del tutor

Dr.
Johnattan
Hernández
Cumplido

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Juan
Fornoni
Agnelli

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Rocío
Santos
Gally

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Beatriz
Zúñiga
Ruiz

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de la domesticación del aguacate (*Persea americana* Mill) sobre las interacciones con sus insectos herbívoros defoliadores de Michoacán, México. 56p. 2019.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por darme la oportunidad de crecer profesionalmente, ser mi segunda casa y ser fuente de tantas experiencias que llevaré conmigo.

A mi asesor, el Dr. Johnattan Hernández Cumplido por darme la oportunidad de desarrollar este trabajo, por confiar en mi, por sus consejos y enseñanzas en este tiempo.

Al Dr. Juan Fornoni Agnelli, la Dra. Rocío Santos Gally, el M. en C. Iván. Israel Castellanos Vargas y la M. en C. Beatriz Zúñiga Ruiz, jurado que evaluó este trabajo, por sus comentarios y observaciones que sirvieron para enriquecer este trabajo.

A la M. en B. María Eugenia Muñiz Díaz de León por su apoyo técnico y por proporcionarme el espacio para la realización de los experimentos de este trabajo.

A la Dra. Irene Sánchez Gallen y al M. en C. Juan Carlos Peña Becerril por el préstamo del equipo necesario para la esterilización del material usado en este trabajo y por el apoyo técnico para el uso correcto del mismo.

Al Dr. Salvador Aguirre Paleo y al Ing. Serafín Miranda Trejo por su apoyo técnico en campo para la identificación de los árboles de aguacate y por proporcionarme los frutos utilizados en este estudio.

Al Dr. Juan Pérez Salgado por proporcionarme las larvas de *Copaxa multifenestrata* para la realización de los experimentos de este trabajo.

A la M. en C. Laura Patricia Olguín Santos por su apoyo técnico y por proporcionarme el espacio para la siembra y mantenimiento de las plantas utilizadas en este trabajo.

A Paulina Corona Tejeda por su apoyo en la siembra de las plantas de aguacate para este estudio. También a Luis Enrique Juarez Sotelo y a Araceli Romero Pérez por su apoyo técnico en el mantenimiento de las plantas.

A Arturo García Gómez por su ayuda en el montaje de los experimentos y toma de datos de los mismos.

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, la beca recibida a través del proyecto PAPIIT IA202918 “Efecto de la domesticación del aguacate (*Persea americana*) y sus potenciales consecuencias sobre defensas en contra los herbívoros y las comunidades asociadas a la planta” otorgado por el Dr. Johnattan Hernández Cumplido.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres por su apoyo incondicional, por todo lo que han hecho y por todo lo que me han dado. Gracias por todos sus consejos que me permitieron ser lo que hoy soy, por velar mis sueños y ser parte de ellos.

A mi madre que me ha acompañado en este largo camino con su calidez y amor en cada paso. Por ser mi ejemplo de fortaleza, por enseñarme cada día a ser mejor y luchar por mis sueños. Eres la mujer que más admiro y más amo, gracias por tanto.

A mi padre por enseñarme que las cosas se consiguen con esfuerzo y dedicación, por cuidarme todos estos años y apoyarme para cumplir mis sueños, por guiarme hasta aquí, por tu cariño, tu amor y tus consejos. Muchas gracias.

A mis hermanos Luis (H) y Antonio (Coco), por tantas aventuras, por sus lecciones y por ser mi ejemplo desde que era una niña. Por todo su cariño a pesar de que muchas veces no hice las cosas bien, por protegerme y ser mis compañeros de vida.

A Arturo (Turi) mi mejor amigo, compañero y novio, por estar ahí cuando más lo necesité, por todos estos años llenos de aventuras, por hacerme crecer en tantos aspectos, por hacerme amar a los insectos y ayudarme a saber más sobre ellos. Por guiarme cuando pensaba que ya no había camino, por tu cariño y amor. Por lo que hemos logrado y lo que seguiremos logrando juntos.

A Keni, Julio, Ivanchi, Araceli, Güichito y Julián por estos años de amistad y aventuras, por su apoyo y sus consejos. Los quiero mucho.

A Rodrigo por formar parte de mi vida y enseñarme a disfrutar cada momento. Gracias por tu música y por apoyarme este tiempo a pesar de la distancia. Te quiero muchísimo.

A Alicia, por ser una gran amiga todo este tiempo, por escucharme y apoyarme en todo momento. Por tus enseñanzas, por el tiempo compartido.

A mis compañeros y amigos de la facultad por los momentos compartidos, siempre los llevo en mi mente y corazón.

A los amigos que ya no me acompañan, gracias.

ÍNDICE

RESUMEN	7
I. INTRODUCCIÓN	8
1.1. La domesticación como un experimento a largo plazo	8
1.2. Experiencia en el proceso de domesticación del aguacate y producción tecnificada actual en México	11
1.3. Disyuntivas de la domesticación del aguacate y su interacción con insectos herbívoros	14
1.4. Plagas potenciales del aguacate	17
1.4.1. <i>Copaxa multifenestrata</i> (Heinrich-Shaffer) insecto especialista.	18
1.4.2. <i>Spodoptera frugiperda</i> (J. E. Smith) insecto generalista.....	18
1.5. Justificación	19
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	21
III. MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.1. Muestreo de frutos	22
3.2. Experimentos de rendimiento de los insectos herbívoros	24
3.3. Análisis estadístico	27
IV. RESULTADOS	28
4.1. Características morfométricas del aguacate en su gradiente de domesticación	28
4.2. Crecimiento de las plantas de aguacate bajo el gradiente de domesticación. 28	
4.3. Diferencias de germinación del aguacate en relación con el gradiente de domesticación	29
4.4. Experimentos de rendimiento de <i>Spodoptera frugiperda</i>.	30
4.5. Experimentos de rendimiento de <i>Coapaxa multifenestrata</i>	32
V. DISCUSIÓN	35
5.1. ¿La domesticación afectó la morfología del aguacate?	35
5.2. Efecto de la domesticación en la germinación y crecimiento del aguacate	36
5.3. Efecto de la domesticación a la interacción planta-insecto herbívoro	37
5.4. La domesticación bajo la perspectiva económica	42
5.5. La domesticación a la luz de la coevolución	43

5.6. Conservación de la diversidad del aguacate	44
VI. CONCLUSIONES.....	46
LITERATURA CITADA	48
APÉNDICE I.....	56

RESUMEN

La domesticación genera cambios fenotípicos y genotípicos en las especies promoviendo la diferenciación respecto a sus parientes silvestres. A través de la selección artificial, se han seleccionado características para incrementar rendimiento en las cosechas a costa muchas veces de reducir la capacidad defensiva frente a plagas y enemigos naturales por parte de las plantas. El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de la domesticación del aguacate (*Persea americana* Mill), en rasgos morfológicos, así como de la respuesta defensiva en contra de un insecto especialista y uno generalista (ambos en estadio larval). Se esperaba que la variedad Hass tuviera frutos más grandes y que los insectos tuvieran un mayor rendimiento en esta variedad respecto a criollos y silvestres debido a su grado de domesticación. Se midieron caracteres fenotípicos como ancho y largo de fruto y semilla en distintas variedades de aguacate como indicador del grado de domesticación. Para ambos insectos se midió el daño foliar ocasionado a las plantas, supervivencia y peso ganado de las larvas. Se encontró que la domesticación influye negativamente los caracteres fenotípicos del aguacate con base en un gradiente. La variedad Hass presentó frutos más anchos y semillas más pequeñas, pero similitud con la variedad silvestre S3, además presentó un bajo porcentaje de germinación; estos rasgos son indicadores del efecto de la domesticación. Los experimentos de rendimiento mostraron que el insecto especialista *Copaxa multifenestrata* (Heinrich-Shaffer), causó menor daño foliar en comparación con el generalista *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) indicando que la domesticación puede afectar indirectamente a la interacción con los consumidores primarios.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. La domesticación como un experimento a largo plazo

La importancia histórica del estudio de las plantas cultivadas radica en los cambios que han ocurrido durante su domesticación (Rosenthal y Dirzo, 1997), el cual es un proceso de selección artificial que conduce a una mayor adaptación al cultivo, una mayor producción y a su explotación por los seres humanos (Gepts, 2004). Durante esta práctica se puede llegar a utilizar desde plantas silvestres, semi-domesticadas y completamente domesticadas, causando cambios en las frecuencias de caracteres que van desde los fenotípicos hasta los genotípicos, llevando así a una divergencia con respecto a sus ancestros silvestres (*Bautista et al.*, 2012).

Debido a que la domesticación se reconoce como un proceso de cambio gradual, Harris (1989) plantea un modelo multi-estado que distingue cuatro fases: 1) adquisición de alimentos de plantas silvestres mediante recolección más la caza de animales, 2) producción de alimentos de plantas silvestres (inicios del cultivo), 3) cultivo sistemático de plantas silvestres y finalmente, 4) la agricultura basada en la domesticación de plantas (Fig. 1), donde el incremento en mano de obra por unidad de tierra, el incremento en tamaño, densidad y duración de asentamientos, y el incremento en la densidad poblacional resultan en el cambio de semi-domesticación a domesticación.

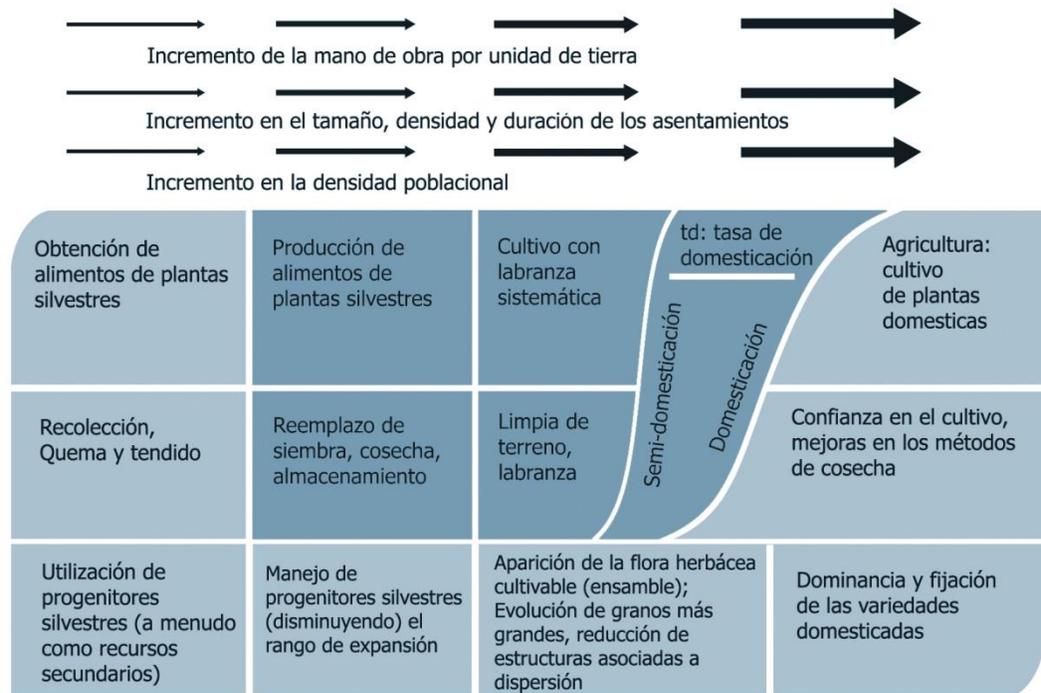


Figura 1. Etapas en la domesticación de plantas (Modificado de Fuller, 2007).

La transición entre las etapas de la domesticación representa un cambio importante debido a la modificación en estructura y composición de los ecosistemas para reunir propósitos específicos (Fuller, 2007). Por ello uno de los temas más importantes para el manejo y aprovechamiento de los bosques tropicales del planeta es el estudio de los procesos de domesticación de árboles en el Neotrópico, específicamente para Mesoamérica debido a que esta región alberga la mayor diversidad biológica del mundo, enfocarse a la domesticación de árboles, puede ser clave para entender los procesos de especiación y patrones de diversificación evolutiva en ecosistemas tropicales (Galindo-Tovar *et al.*, 2008). Un rasgo importante de esta zona es la relación ancestral de las culturas con su

ambiente, en especial la domesticación de especies vegetales perennes como la yuca (*Manihot esculenta* Crantz), el rábano picante (*Armeria rustica* G. Gaertn., B. Mey. & Scherb) (Miller & Gross, 2011), el cacao (*Theobroma cacao* L), el ojoche (*Brosimum alicastrum* Sw.), el mamey (*Pouteria sapota* Jacq. H.E. Moore y Stearn), el zapote negro (*Diospyros dyginia* J.F.Gmel.), la guanábana (*Annona muricata* L.) y el aguacate (*Persea americana* Mill). Aunque estas especies han sido domesticadas durante largos periodos de tiempo, es escaso el conocimiento en cuanto a los mecanismos de selección y manejo utilizados (Galindo *et al.*, 2008). La mayoría de los estudios realizados no han incluido todas las principales regiones agrícolas y sólo se han enfocado en grupos específicos como la familia Asteraceae o Poaceae (Meyer *et al.* 2011), por lo que se ha puesto poca o nula atención en cultivos de propagación vegetativa y plantas perennes como el aguacate ya que a diferencia de las plantas anuales, la domesticación en este tipo de plantas ocurre de manera más lenta por el bajo número de generaciones que ocurren en cada periodo de tiempo y sus bajas tasas de autofecundación (Miller y Gross, 2011; Meyer *et al.*, 2012). Debido a su importancia comercial y por las condiciones que presenta como monocultivo, lo cual deriva en problemas como daños de plagas y enfermedades pre y poscosecha (CEDRSSA, 2017), el aguacate es un buen modelo para estudiar si la domesticación tiene un efecto en interacciones con sus insectos herbívoros y si esto influye directa o indirectamente en la producción de este fruto. Aunado a esto no existen estudios comparativos entre plantas silvestres y cultivadas respecto a la variación morfológica del fruto ocurridos durante su domesticación (Jardón-Barbolla *et al.*, 2013).

1.2. Experiencia en el proceso de domesticación del aguacate y producción tecnificada actual en México

El aguacate (*P. americana*) es una especie de importancia comercial de la familia Lauraceae, la cual comprende alrededor de 3000 especies (Ashworth *et al.*, 2011; Pérez Álvarez *et al.*, 2015). Los árboles de aguacate silvestre pueden alcanzar una altura de hasta 20 m, sin embargo cuando se cultiva extensivamente no se deja crecer más de 5 m, esto para facilitar las prácticas de control fitosanitario (uso de agroquímicos), cosecha, poda y fertilización foliar. El aguacate es considerado un producto perenne debido a que se cultiva durante todo el año (SAGARPA, 2011).

En México existen diferentes variedades de aguacate como Hass, Fuerte, Bacon, Reed, Pinkerton, Gwen (SAGARPA, 2011) y variedades criollas que tienen nombres regionales (Mijares-Oviedo & López-López, 1998), de las cuales no existe un registro completo de su distribución en México así como de sus características.

Mesoamérica es el centro de origen del aguacate (*Persea americana* Mill) (Ashworth *et al.*, 2011) por lo que es un modelo que destaca debido a su importancia económica principalmente en las partes altas del centro y oeste del país (Fig. 2) Esta región, incluida en Mesoamérica, también es considerada como el área de domesticación del mismo (Sánchez *et al.*, 2004).



Figura 2. Mapa de principales estados productores de aguacate en México. Modificado de SAGARPA, 2014.

Como resultado de la selección y domesticación del aguacate, existen al menos tres variedades con diferencias relacionadas en las preferencias ecológicas del árbol y características de fruto: (1) *Persea americana* var. *drymifolia* (Schltdl. & Cham.) S. F. Blake (Mexicana) caracterizada por su buena tolerancia al frío y frutos pequeños cubiertos por una delgada piel negra purpúrea; (2) *P. americana* var. *guatemalensis* L. Wms. (Guatemalteca) que es tolerante al frío, el fruto tiene una piel gruesa que permanece verde hasta su madurez; (3) *P. americana* var. *americana* (Oeste) que se adapta a condiciones tropicales húmedas, la fruta tiene una piel suave y con un sabor casi dulce (Ashworth et al., 2011; Galindo-Tovar et al., 2008).

En la actualidad, la mayor producción de aguacate en México se focaliza en el Estado de Michoacán, ya que reporta el 85.9% del total de la producción nacional (SAGARPA, 2011). Esta expansión del cultivo del aguacate, se alcanzó a

partir de la década de 1960 cuando aparecieron los primeros viveros de giro comercial de la variedad Hass en México, cuya producción potencial se llevó a cabo con yemas certificadas provenientes de Santa Paula, California, Estados Unidos (Torres, 2009). A partir de entonces, dicha variedad ha monopolizado tanto la producción nacional como en el extranjero, esto debido a ciertas características como la adherencia del fruto al árbol por más de tres meses después de haber alcanzado su madurez fisiológica (Salazar-García *et al.*, 2016), además del manejo que se le puede dar al fruto en la etapa post-cosecha (Alcántar *et al.*, 1999) lo cual hace al aguacate Hass menos perecedero y capaz de soportar largos periodos de transporte lo que facilita su tiempo de arancel.

Esta variedad inició con una semilla plantada por Albert Raymond Rideout, un innovador pionero en aguacates a finales de 1920, posteriormente Rudolph Hass compró una semilla de Albert Rideout para finalmente plantarla en su huerto. Por su alta calidad y rendimiento la familia Hass prefería el sabor de la fruta de este árbol comparado con la variedad Fuerte (la variedad dominante y más comercializada en esa década), Rudolph Hass nombró la variedad y obtuvo una patente en 1935. Ese mismo año, firmó un acuerdo con Harold Brokaw para cultivar y promover el aguacate Hass en California. Para 1970, el aguacate Hass comenzó a reemplazar a la variedad Fuerte como la principal variedad en California (California avocados, 2017).

1.3. Disyuntivas de la domesticación del aguacate y su interacción con insectos herbívoros

A lo largo de su historia, la domesticación del aguacate se ha enfocado en la selección de frutos de mayor tamaño, aunque en algunas regiones del centro-sur de México (p. ej. Oaxaca, Guerrero y Chiapas) también se han seleccionado otros caracteres como las hojas por su olor a anís y su uso como condimento (Galindo-Tovar *et al.*, 2008). A pesar de que el proceso de domesticación ha traído como resultado la evolución de una serie de rasgos incluyendo el mayor rendimiento de las cosechas y una mayor uniformidad de germinación, los programas de fitomejoramiento no han puesto mucha atención a la selección de caracteres de defensa en contra de enemigos naturales (Maxwell y Jennings 1980; Peng *et al.*, 1999; Rodríguez-Saona *et al.*, 2011).

Esta selección artificial de las plantas se ha realizado directamente contra los caracteres de defensa pues pueden ser dañinos o desagradables para los humanos, entonces la asignación de recursos entre crecimiento y defensa puede provocar el aumento en la productividad de los cultivos y dar como resultado una disminución de las defensas en las plantas (Turcotte *et al.*, 2014) tales como glicósidos cianogénicos o alcaloides y, en otras estructuras interpretables como defensivas (Rosenthal y Dirzo, 1997). Una consecuencia de esta reducción es que las plantas domesticadas se vuelven más vulnerables a los herbívoros, patógenos y competidores que sus contrapartes silvestres (Bautista *et al.*, 2012; Gols *et al.*, 2008; Hernández-Cumplido *et al.*, 2018). Este patrón se denomina “hipótesis de asignación diferencial de recursos”, la cual predice que la selección para un mayor

rendimiento provocará que la planta comprometa los recursos disponibles para defensa (Herms y Mattson, 1992) y que por lo tanto, las plantas que han asignado la mayoría de sus recursos a la reproducción, podrían tener menor grado de defensa contra insectos herbívoros, es decir que las plantas con mayor grado de domesticación tendrían menores defensas comparadas con poblaciones silvestres (Rodríguez-Saona *et al.*, 2011).

Aunado a esto se ha encontrado que la respuesta de defensa a insectos herbívoros se torna diferente frente a insectos especialistas o generalistas, o con distintos hábitos alimenticios (masticador vs. chupador) (Turcotte *et al.*, 2014; Hernández-Cumplido *et al.*, 2018) o para especies invasivas (Hernández-Cumplido *et al.*, 2018; Rodríguez-Saona *et al.*, 2018). Dado que los insectos especialistas comparten una historia evolutiva íntima con sus plantas hospederas, podrían tolerar las defensas de las plantas en mayor medida debido a enzimas con las que pueden desintoxicar compuestos específicos en las plantas, manipular a los huéspedes en su beneficio y desarrollar formas para reducir la depredación y el parasitismo (Gols *et al.*, 2008; Ballhorn *et al.*, 2010; Ali y Agrawal, 2012). Por otro lado, los insectos generalistas no presentan adaptaciones fisiológicas específicas, sino que pueden desintoxicar una amplia gama de compuestos pero en menor grado que un insecto más especializado (Ballhorn *et al.*, 2010). De este modo, los insectos generalistas son más sensibles a altos niveles de metabolitos secundarios específicos comparado con los especialistas.

Evidencia de esta disminución en los caracteres de defensa en plantas cultivadas fue documentada por Benrey y colaboradores (1998) quienes

encontraron que la domesticación de la col (*Brassica*) y el frijol (*Phaseolus*) ha resultado en un aumento en el rendimiento de sus insectos en las especies cultivadas en comparación a las silvestres, lo cual está dado por la disminución en compuestos tóxicos presentes en las hojas y un incremento en la calidad de los recursos disponibles para los insectos.

Chen y colaboradores (2015) realizaron una revisión de los caracteres vegetales que se ven afectados por la selección artificial y el efecto que tienen sobre las interacciones entre planta-insecto herbívoro. Ellos encontraron que no sólo existe una reducción en la cantidad y calidad de metabolitos secundarios, sino también en otros rasgos secundarios como la disminución de las ramificaciones y tallos, por lo cual son más susceptibles a la herbivoría. Otro rasgo asociado al fenómeno de domesticación es la reducción en la densidad de tricomas, lo cual facilita a los insectos herbívoros el acceso a las estructuras de las plantas, además de reducir los tiempos de desarrollo de los insectos herbívoros (Chen *et al.*, 2015). Contrastado con lo anterior, las especies silvestres presentan mayor longitud en los tallos y mayor ramificación, lo cual es importante para compensar el daño al meristemo apical causado por insectos herbívoros (Chen *et al.*, 2015).

Recientemente, Whitehead y colaboradores (2017) mediante un meta análisis mostraron que los cambios producidos por la domesticación no son consistentes, es decir, la dirección del efecto es altamente variable y depende del órgano de la planta que este bajo proceso de domesticación. De todos los trabajos analizados, la mayoría muestra un efecto negativo de la domesticación

específicamente en la disminución de defensa en semillas y frutos; seguido por un efecto positivo; y finalmente sin efecto, como en las hojas. Además, se ha encontrado que a veces los metabolitos secundarios no tienen una relación directa con la defensa contra herbívoros, por lo que destacan la importancia de realizar estudios experimentales y comparativos para mejorar el entendimiento del efecto de la domesticación en las plantas.

1.4. Plagas potenciales del aguacate

El aguacate al igual que la mayoría de los cultivos, es afectada por plagas insectiles que merman su producción y comercialización (SENASICA, 2018). Las enfermedades del aguacate afectan la producción hasta en 40% y son consideradas de gran importancia por el número, distribución e intensidad, y como un factor de incremento en los costos de producción (Gutiérrez-Contreras *et al.*, 2010). En el cultivo del aguacate Hass en México se presentan diversas plagas de importancia económica, así como otros insectos que se consideran plagas ocasionales que incluyen varias especies de lepidópteros defoliadores (González-Hernández *et al.*, 2017).

Entre las principales plagas del aguacate se encuentran los trips, los cuales pueden provocar la deformación de frutos, disminuir su calidad y limitar su comercialización. También los escarabajos se consideran plagas por ser herbívoros de los frutos, entre los más importantes se encuentran *Conotracheolus aguacatae* y *C. serpentinus* (González-Hernández *et al.*, 2017). Durante su estado larvario, los lepidópteros pueden ser plagas importantes como *Stenoma catenifer*,

o plagas secundarias como *Papilio garamas garamas* o *Copaxa multifenestrata* (especialista del aguacate)(Jardón-Barbolla *et al.*, 2013).

1.4.1. *Copaxa multifenestrata* (Heinrich-Shaffer) insecto especialista.

Es un lepidóptero de la familia Saturniidae (Fig. 3a), que en México se considera una plaga específica del aguacate. Las larvas de esta especie se alimentan en las hojas más viejas, y no se considera de importancia económica (Ripa y Larral, 2008), sin embargo, un número alto de larvas logran consumir una gran área de superficie del hospedero debido al gran tamaño que adquiere antes de pupar (Pérez *et al.*, 2016). Actualmente, no existen estudios donde se describa su ciclo de vida o el grado de herbivoría que puede provocar, además no hay estudios recientes donde se determine su distribución en México. Debido a su disponibilidad y fácil cultivo, este herbívoro especialista fue utilizado para este estudio con el propósito de realizar el contraste entre herbívoros con diferente grado de especialización.

1.4.2. *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) insecto generalista.

Este insecto herbívoro es un lepidóptero de la familia Noctuidae (Fig. 3b), se considera una plaga polífaga ya que puede consumir cultivos importantes como maíz, sorgo, arroz, algodón, alfalfa, pastos, entre otros (Nexticapan-Garcéz *et al.*, 2009) por lo que causa pérdidas económicas considerables y se ha utilizado en diversos estudios como modelo para comparar el efecto generalista vs. especialista (Turcotte *et al.*, 2014). La característica de esta especie de ser polífaga, en conjunto con su alta aclimatación a diferentes condiciones permite que su distribución geográfica sea amplia al sur de EE.UU., México, Centro y

Sudamérica (Juárez *et al.*, 2010; León-García *et al.*, 2012). Es conocida comúnmente como “cogollero del maíz” (derivado de su forma de daño más conocida) u “oruga militar tardía” debido a que, si el alimento se hace escaso, las larvas se trasladan a otros cultivos desplazándose en masa. Una característica importante es que cuando consume plantas jóvenes, los daños pueden ser totales. Por otro lado, si consume plantas en estados fenológicos avanzados, pueden reponerse de la defoliación llegando a una producción normal (Juárez *et al.*, 2010).

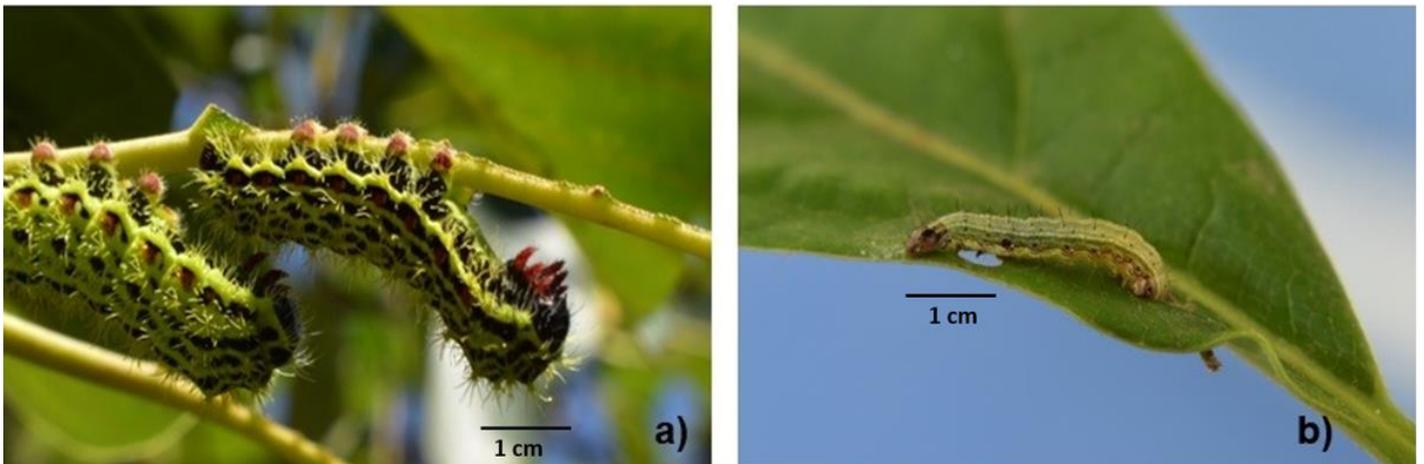


Figura. 3. Larvas utilizadas en este estudio. a) *Copaxa multifenestrata*, b) *Spodoptera frugiperda*.

1.5. Justificación

México es centro de domesticación y diversificación del aguacate, siendo Michoacán el mayor productor a nivel nacional de la variedad Hass. Esta variedad, originaria de California, EUA presenta una serie de caracteres (producto de su domesticación) para soportar largos periodos de estiaje, lo que ha elevado su valor comercial y ha llevado a las variedades criollas y silvestres a una baja

comercialización, a la reducción de sus áreas de siembra y finalmente, una expansión no controlada de cultivos de aguacate Hass en gran parte del estado de Michoacán. A pesar de que se ha observado el aumento en la superficie de siembra de este árbol, las enfermedades del aguacate afectan la producción y aumentan los costos de producción.

En este sentido, si bajo el proceso de domesticación del aguacate se han reducido algunos caracteres defensivos, entonces el monocultivo de la variedad Hass podría verse afectado negativamente por diferentes plagas, por lo que es necesario estudiar los efectos de la domesticación con la interacción de insectos herbívoros especialistas y generalistas.

Debido a esto, la contribución de este estudio es determinar si el proceso de domesticación ha tenido algún efecto en la producción de defensas en contra de insectos con distinto grado de especialización en el aguacate y si de encontrarse esto podría comprometer la producción de este fruto pues se tiene un ingreso promedio a los mil 270 millones de dólares anuales. De este modo, si existiera un efecto en la reducción de las defensas, el aguacate se vería susceptible a diferentes plagas, poniendo en riesgo la obtención de frutos y reduciendo su comercialización. Además, contribuye al conocimiento de variedades que podrían tener características deseables para su comercialización o como portainjertos para la variedad Hass.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es determinar el efecto de la domesticación del aguacate (*Persea americana* Mill) en la interacción planta-insecto defoliador.

Los objetivos particulares que se plantean en este trabajo son:

1. Evaluar la diferenciación morfológica de los frutos de plantas a lo largo de un gradiente de domesticación, el cual incluye plantas silvestres, criollas y domesticadas (Hass).
2. Evaluar si la domesticación tiene efecto en la germinación de las semillas y en el crecimiento de las plantas de aguacate.
3. Evaluar si en el gradiente de domesticación del aguacate existen diferencias en la resistencia a insectos defoliadores especialistas y generalistas.

Las hipótesis que se plantean en este trabajo son:

1. Si la domesticación del aguacate se ha enfocado en una selección del tamaño del fruto, entonces la variedad Hass presentará frutos de mayor tamaño respecto a las criollas y silvestres.
2. Si la domesticación produce una disyuntiva (*trade-off*) entre la productividad y las defensas, entonces los cultivos con mayor grado de domesticación serán más vulnerables a insectos herbívoros defoliadores.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Muestreo de frutos

Debido a su disponibilidad, y con la ayuda del Dr. Salvador Aguirre Paleo investigador de la unidad de la Agrobiología de Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo; y del productor Ing. Serafín Miranda Trejo, se identificó un individuo por cada variedad de aguacate silvestre, criollo y del cultivar Hass en la localidad de Tacámbaro que se ubica en las coordenadas: 19° 25' N, 19° 06' S y 101°38' E (Medina-Aguilar *et al.*, 2011). Posteriormente se realizaron dos colectas (agosto y diciembre de 2017) en los 9 árboles identificados tomando entre 7 y 10 frutos maduros por cada variedad. Las variedades silvestres colectadas son S1, S2 y S3. Las variedades criollas corresponden a Lonjas, Vargas, Rodolfo, Blanco, Zarcoli (de acuerdo al ing. Serafín Miranda Trejo, Productor y comercializador local de Tacámbaro) (Cuadro 1). Estas variedades tienen un menor valor comercial en comparación con la última variedad muestreada, el cultivar Hass (Roldán-Estrada *et al.*, 1999).

Cuadro 1. Variedades de aguacate colectadas en Tacámbaro, Michoacán, México.

Silvestre	Criollo	Cultivar
S1 Tingambato	Lonjas	
S2 Tacámbaro	Rodolfo	
S3 Tacámbaro	Blanco	Hass
	Vargas	
	Zarcoli	

Para cada fruto maduro se tomaron medidas del ancho y largo, del mismo modo se realizó para las semillas. Debido a que se desconocían las tasas de germinación de cada variedad, a partir de las semillas obtenidas de cada variedad,

se realizó el proceso de germinación en un mismo tiempo durante 8 semanas en agua para tener una etapa de desarrollo similar al iniciar cada experimento (Fig. 5). Durante este periodo se midió el crecimiento de raíz por semana. Posteriormente se sembraron en suelo comercial esterilizado en macetas de 5 l. El proceso de esterilización del suelo se llevó a cabo en autoclave vertical manual a una temperatura de 90°C dos veces durante una hora.

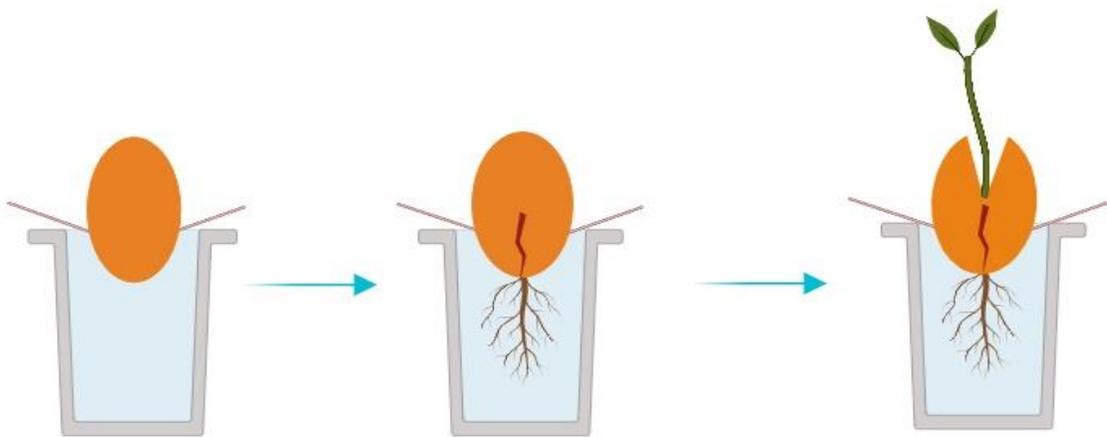


Figura. 5. Proceso de germinación de semillas de aguacate.

Las plantas se dejaron crecer durante cuatro meses. Durante este periodo se midió el crecimiento de cada planta por mes. Posteriormente, se realizaron los experimentos de rendimiento con dos especies de insectos: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidea) y *Copaxa multifenestrata* (Lepidoptera: Saturniidae) (Fig. 3).

3.2. Experimentos de rendimiento de los insectos herbívoros

Para el primer tratamiento con *Spodoptera frugiperda* (generalista), se utilizaron larvas proporcionadas por la M. en C. Beatriz Zúñiga Ruiz, las cuales se encontraban en condiciones controladas: 25 °C, con fotoperiodo 16/8 y humedad relativa del 60%; en una cámara de incubación Lab-line. Se utilizaron dos plantas por cada variedad tomando como un solo grupo a las silvestres, cada una con cinco larvas de tercer estadio. Esto dio un total de 70 repeticiones. Las larvas se colocaron en cinco cajas con clip (Fig.6) las cuales consisten en cajas de Petri de 60 × 15 mm con un área aproximada de 28.27 cm² recortadas y cubiertas por un lado con tul de nylon (Fig. 7). Estas cajas facilitan el movimiento y respiración de las larvas, y evitan que las larvas sean depredadas por hormigas, que se oculten bajo la tierra o que caigan de la planta y mueran por inanición. Se dejó que las larvas se alimentaran del tejido durante 11 días. Las plantas utilizadas se mantuvieron en una casa de sombra en las mismas condiciones durante el experimento. Posteriormente se tomó el peso de las larvas al inicio y al final del ensayo obteniéndose una diferencia (peso ganado) en una balanza de precisión marca Precisa modelo EP-220A con legibilidad de 220g × 0.1mg, además se evaluaron las tasas de mortalidad y daño foliar por planta.

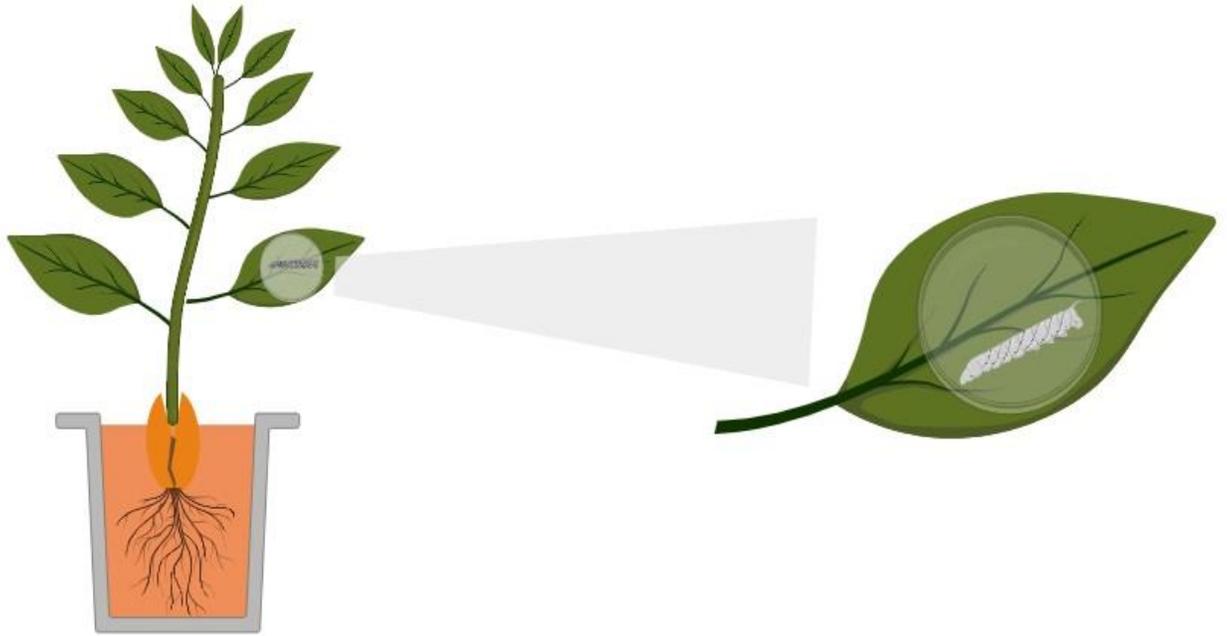


Figura. 6. Experimentos de rendimiento con cajas con clip.

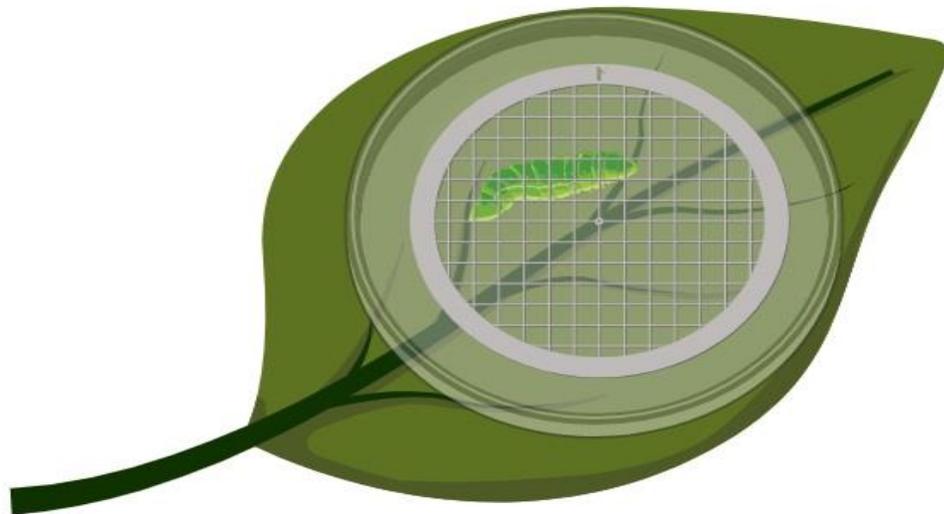


Figura 7. Cajas con clip

Para el segundo tratamiento con *Copaxa multifenestrata* (especialista), debido a su disponibilidad y fácil cultivo, este herbívoro especialista fue utilizado

para este estudio mediante un cultivo en condiciones controladas hasta la obtención de la primera generación de larvas. Las larvas fueron colectadas en Chilpancingo, Guerrero con el Dr. Juan Pérez de la UAGro Campus Chilpancingo. Se utilizaron dos plantas de cada variedad (excepto Lonjas, Vargas y Zarcoli por disponibilidad de plantas) tomando a las silvestres como un solo grupo, cada una de ellas con tres larvas de *C. multifenestrata* en cajas con clip con un área aproximada de 28.27 cm² dando como resultado un total de 33 repeticiones. El número de larvas fue determinado basándonos en el comportamiento gregario de esta especie, un mayor número de larvas por planta podría provocar una sobrestimación en el daño foliar. Se dejó que los individuos de siete días después de la eclosión se alimentaran del tejido durante nueve días. Las plantas utilizadas se mantuvieron en una casa de sombra en las mismas condiciones durante el experimento. Posteriormente se obtuvo el peso de las larvas al inicio y al final del ensayo (peso ganado), se evaluaron las tasas de mortalidad y daño foliar por planta.

El daño foliar para ambos tratamientos se determinó mediante la aplicación BioLeaf - Foliar Analysis, la cual identifica las zonas dañadas de la hoja mediante la captura de fotografías y con esto estima el porcentaje de defoliación con respecto a la superficie total (Machado *et al.*, 2016). Para estos experimentos la superficie total evaluada corresponde al tamaño de las cajas con clip, por lo que la medición del daño foliar se hizo basado en un círculo con área aproximada de 28.27 cm².

3.3 Análisis estadístico

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) para visualizar diferencias entre variedades silvestres, criollas y el cultivar Hass en cuanto a la morfología de sus frutos y semillas (ancho y largo).

Se realizó una prueba de χ^2 con una tabla contingencia para comprar las frecuencias de germinación de las semillas por variedad y si esto representa una correlación entre la germinación y variedad.

Respecto al crecimiento de raíz y tallo, se realizó una prueba de ANOVA de medidas repetidas para saber si existe un efecto en el tiempo por cada variedad.

En cuanto a los experimentos de rendimiento para *S. frugiperda* se realizó una prueba de Kruskal-Wallis debido a que los datos no se ajustaron a una distribución normal y posteriormente una prueba entre pares de Wilcoxon para evaluar diferencias en el rendimiento de estos insectos herbívoros en las diferentes variedades de aguacate.

Los resultados de supervivencia, daño foliar y peso ganado de *C. multifenestrata* no cumplieron con el supuesto de normalidad aun después de ser transformados por lo que fueron analizados mediante una prueba de Kruskal-Wallis. Por último, se aplicó una prueba *post hoc* de Wilcoxon entre pares para encontrar diferencias entre las variedades.

IV. RESULTADOS

4.1. Características morfométricas del aguacate en su gradiente de domesticación

Las variedades de aguacate fueron distintas en cuanto a las características del fruto como lo muestra el PCA (Fig. 8) donde el largo del fruto fue la variable que obtuvo mayor peso para formar los 4 grupos representados en el gráfico. Los dos primeros ejes del PCA representan el 83.5% de la varianza total de los datos.

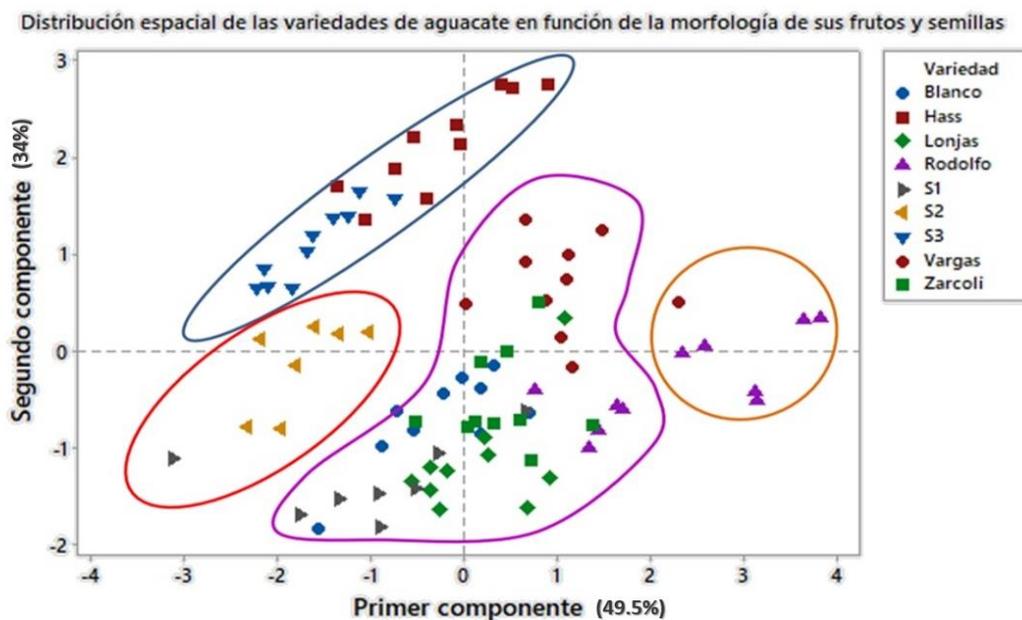


Figura 8. Análisis de Componentes Principales (PCA) muestra diferencias en la morfología del fruto del aguacate entre las variedades.

4.2. Crecimiento de las plantas de aguacate bajo el gradiente de domesticación

Se encontró un efecto del tiempo en el crecimiento de tallo ($F_{3,74}=10.80$, $P<0.0001$); y de la raíz ($F_{3,75}=30.74$, $P<0.0001$). Con base en la prueba de

comparación múltiple y prueba *post hoc* de Bonferroni, el crecimiento del tallo fue significativamente mayor en Vargas con respecto a Hass, Lonjas S1 y S2. Por su parte, el crecimiento de la raíz fue significativamente diferente con base en la prueba *post hoc* de Duncan, Vargas es diferente de Hass, Lonjas, Rodolfo, S1, S2 y S3.

4.3. Diferencias de germinación del aguacate en relación con el gradiente de domesticación

Se encontraron diferentes porcentajes de germinación entre las variedades de aguacate (Cuadro 2), además se encontró dependencia entre la variedad y la germinación de sus semillas ($\chi^2=15.73$, g.l.=8, $P=0.046$). La variedad Vargas presentó el mayor porcentaje de germinación (100%), en contraste, la variedad Hass obtuvo el menor porcentaje de germinación (30%). Blanco, Zarcoli, S3 Tacámbaro y Lonjas obtuvieron porcentajes de germinación con niveles intermedio comparación con el resto de las variedades.

Cuadro 2. Porcentaje de germinación de las diferentes variedades de aguacate.

VARIEDAD	NÚMERO DE SEMILLAS	SEMILLAS GERMINADAS	%
S1 Tingambato	7	3	42.85
S2 Tacámbaro	8	3	37.5
S3 Tacámbaro	10	7	70
Vargas	10	10	100
Zarcoli	10	7	70
Blanco	10	8	80
Rodolfo	11	6	54.54
Lonjas	10	6	60
Hass	10	3	30

4.4. Experimentos de rendimiento de *Spodoptera frugiperda*.

No se encontraron diferencias significativas en el número de días en que se mantuvieron vivas las larvas de *S. frugiperda* en cada variedad ($\chi^2=9.87$, g.l.=6, $P=0.130$) (Fig. 11). Las larvas sobrevivieron por igual el mismo número de días en todas las variedades.

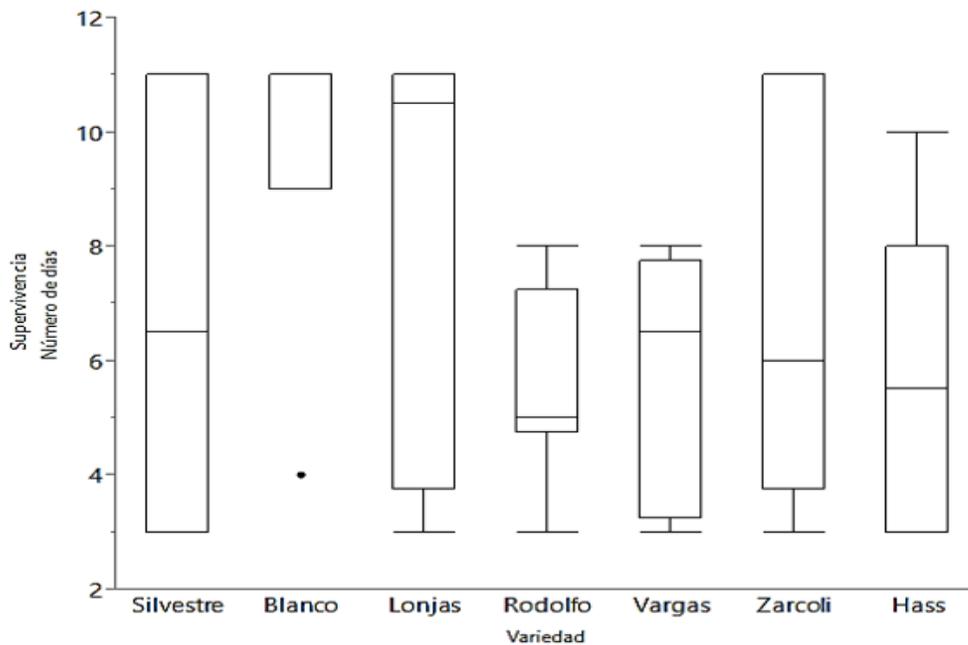


Figura. 11. Supervivencia de larvas de *Spodoptera frugiperda* por cada variedad de acuerdo con la prueba Kruskal Wallis. Los datos representados indican las medianas.

No se encontraron diferencias significativas en la ganancia de peso de larvas de *S. frugiperda* por cada variedad ($\chi^2=5.72$, g.l.=6, $P=0.456$) (Fig. 12). En cuanto a las variedades Vargas, Rodolfo y Hass no se pudo obtener el peso ganado ya que las larvas murieron antes de que pudieran ser pesadas. Blanco obtuvo un valor negativo en el promedio de peso ganado, es decir en un principio las larvas ganaron pero al pesarlas finalmente redujeron este.

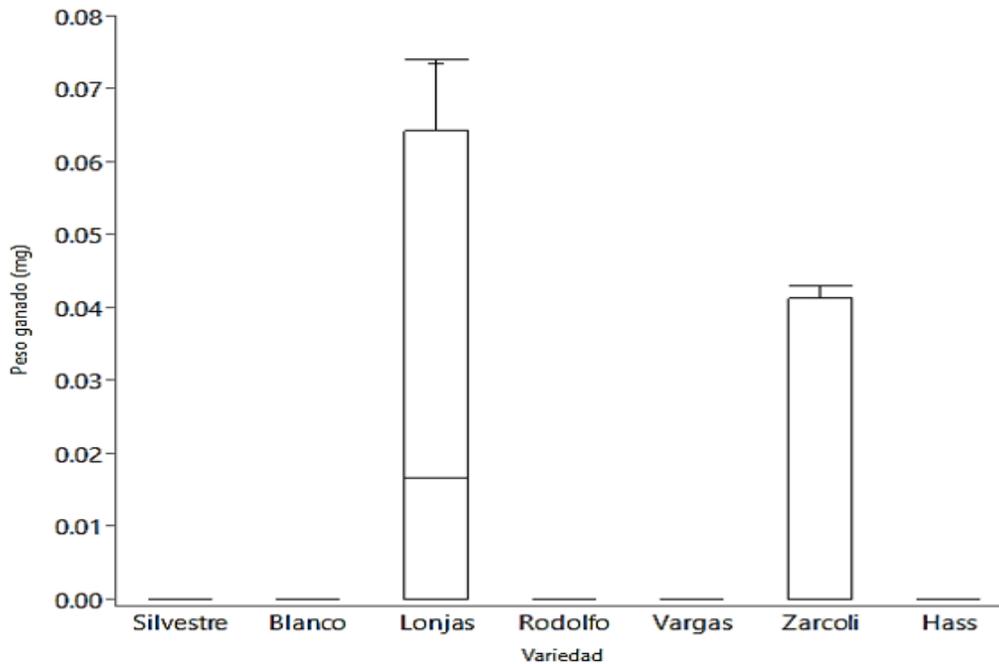


Figura 12. Ganancia promedio de peso de larvas de *Spodoptera frugiperda* por cada variedad de acuerdo con la prueba Kruskal Wallis. Los datos representados indican las medianas.

Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de daño foliar producido por larvas de *S. frugiperda* en cada variedad ($\chi^2=14.71$, g.l.=6, $P=0.023$) (Fig. 13). Las variedades Rodolfo y Hass tuvieron la menor defoliación por estas larvas. Por otro lado, la variedad Lonjas presentó mayor daño foliar ocasionado por las larvas de *S. frugiperda*.

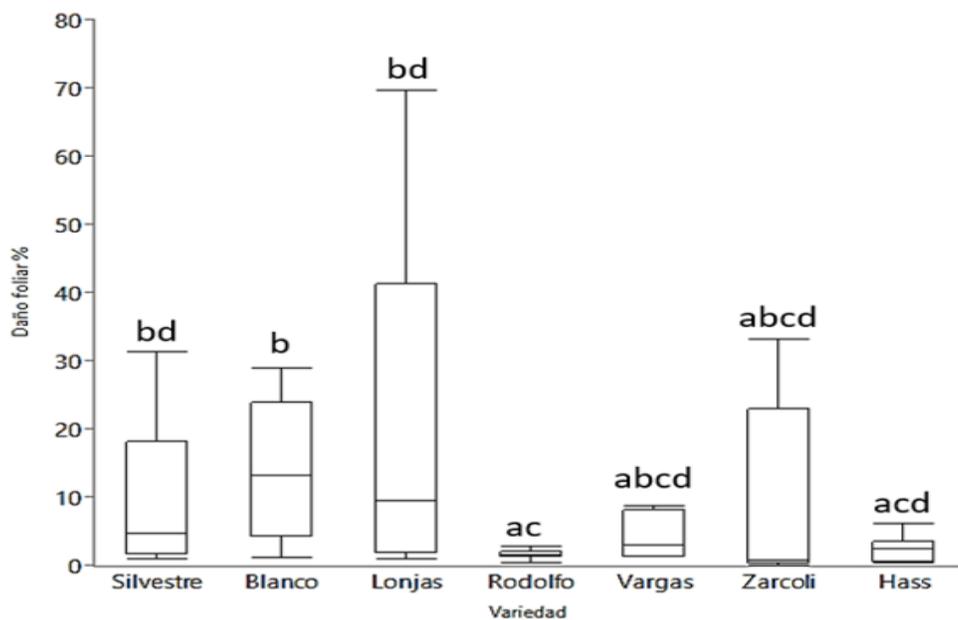


Figura 13. Daño foliar producido por larvas de *Spodoptera frugiperda* en cada variedad de acuerdo con la prueba Kruskal Wallis. Diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba *post hoc* Wilcoxon por pares con Wilcoxon (Apéndice I). Los datos representados indican las medianas.

4.5. Experimentos de rendimiento de *Coapaxa multifenestrata*

No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de *C. multifenestrata* ($\chi^2=11.25$, g.l.=6, $P=0.081$) (Fig. 14). Las larvas sobrevivieron por igual en todas las variedades puestas a prueba.

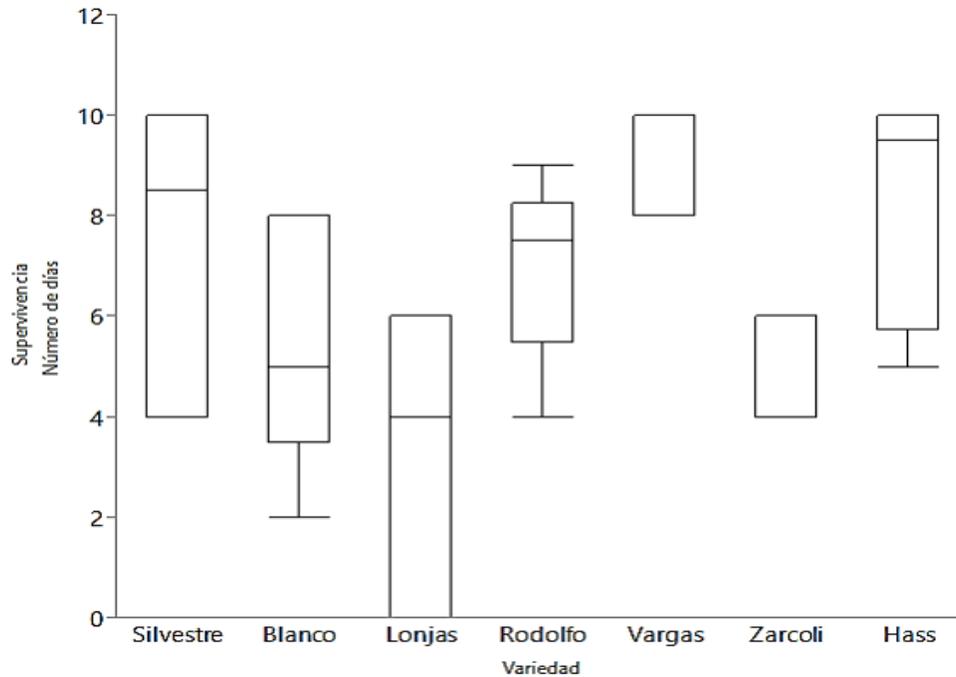


Figura 14. Supervivencia de larvas de *Copaxa multifenestrata* por cada variedad de acuerdo con la prueba Kruskal Wallis. Los datos representados indican las medianas.

No se encontraron diferencias significativas en el peso ganado de *C. multifenestrata* ($\chi^2=4.35$, g.l.=6, $P=0.630$) (Fig. 15). Las larvas sobrevivieron por igual en todas las variedades puestas a prueba.

Se encontraron diferencias significativas en el daño foliar producido por *C. multifenestrata* ($F_{1,32}=6.01$, $P<0.001$) (Fig. 16). Hass presentó el mayor porcentaje de defoliación. El resto de las variedades tuvieron un daño similar entre sí (<7%).

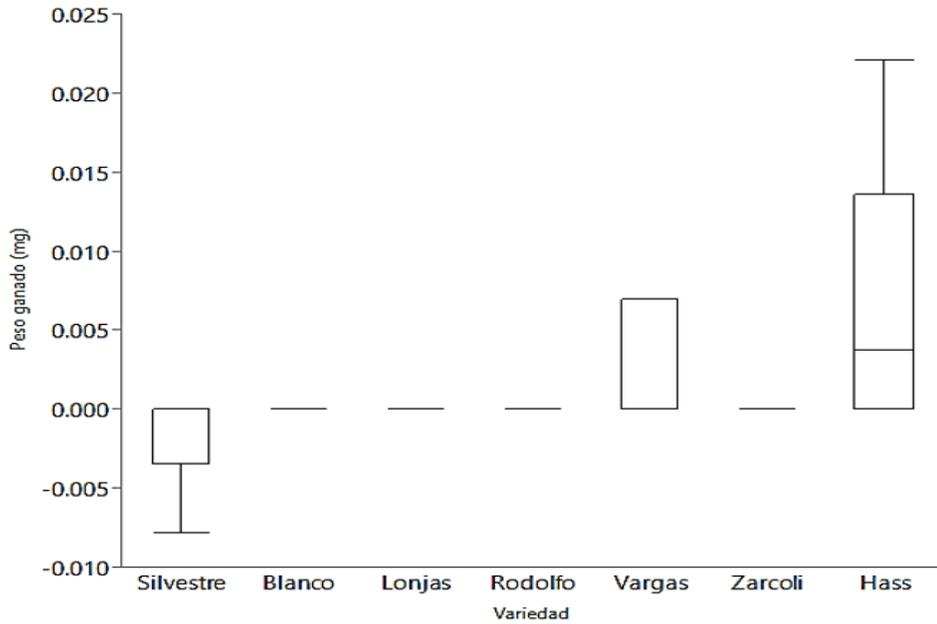


Figura 15. Peso ganado (mg) de larvas de *Copaxa multifenestrata* por cada variedad de acuerdo con la prueba de Kruskal Wallis. Los datos representados indican las medianas.

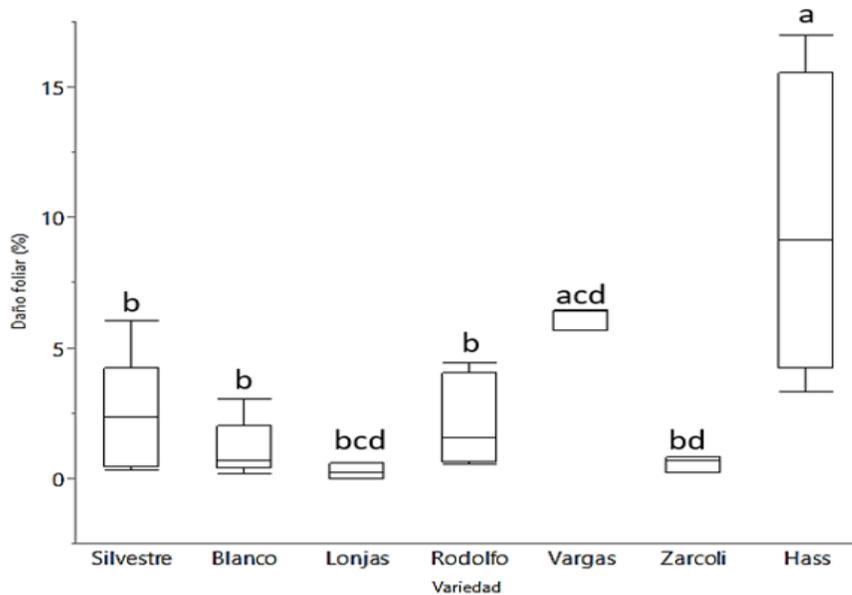


Figura 16. Daño foliar producido por larvas de *Copaxa multifenestrata* en cada variedad de acuerdo con la prueba Kruskal Wallis. Diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba post hoc Wilcoxon entre pares (Apéndice I). Los datos representados indican las medianas.

V. DISCUSIÓN

5.1. ¿La domesticación afectó la morfología del aguacate?

En este estudio se encontró que la domesticación del aguacate ha tenido una influencia significativa en caracteres morfológicos de las principales estructuras sujetas a selección. Debido a que la domesticación en este caso se ha enfocado en la reproducción y la selección de características deseables del fruto, se ha llevado a una modificación morfológica considerable (Rodriguez-Saona *et al.*, 2011) lo cual es notable en los frutos de la variedad Hass, sin embargo y contrario a lo esperado se encontró similitud en tamaño con la variedad silvestre S3 (Fig. 8). Este resultado en similitud se explica debido a que la variedad Hass presenta un tamaño estandarizado pues la selección (manual o computarizada) para su comercialización el cual está basado en un tamaño y peso específico de acuerdo a la Norma Mexicana NMX-FF-0008 (APEAM y Proaguacate, 2010).

Por otro lado, se encontró como un grupo independiente a la variedad Rodolfo (Fig. 8) la cual presentó frutos más largos, lo cual puede sugerir que esta variedad fue domesticada por un tiempo antes de la expansión de Hass en México en 1960. Este planteamiento concuerda con los comentarios de los productores, en que estas variedades tuvieron una alta demanda durante varios años, sin embargo debido a la explosión de Hass, estas variedades han ido perdiendo valor en el mercado por lo tanto, los productores han dejado de cultivarlas o hicieron injertos de Hass en estos árboles. De hecho, en la figura 8 se puede observar que el resto de las variedades criollas están agrupadas, esto indica que tienen un tamaño similar entre sí por lo que estas variedades probablemente no han tenido

una modificación significativa en cuanto a su tamaño y que por lo tanto no han sido fuertemente domesticadas.

Estos resultados contribuyen al conocimiento de la gran variación que presenta *Persea americana* en cuanto a la morfología del fruto, pues ya se ha reportado en otros estudios que esta especie presenta un elevado nivel de variación en diferentes caracteres, lo que a su vez indica que la domesticación del aguacate ha ocurrido sin pérdidas sensibles de diversidad genética (Jardón-Barbolla *et al.*, 2013).

Finalmente, las métricas obtenidas de frutos son un buen estimador de la domesticación en plantas, sin embargo, hay otros caracteres como la cantidad de pulpa o peso de la semilla que puede ser un indicador de cómo se ha ido modificando el fenotipo de estas plantas y las consecuencias que esto tiene en otras funciones vitales como es el caso de la germinación y crecimiento.

5.2. Efecto de la domesticación en la germinación y crecimiento del aguacate

Si bien la domesticación se enfoca en aumentar directamente la frecuencia de aquellos fenotipos deseables, promover su crecimiento y cuidado (Bautista *et al.*, 2012), esto ha provocado que la variedad Hass presente un menor porcentaje de germinación en comparación con otras variedades (Cuadro 1), además se ha encontrado un crecimiento diferencial entre variedades. Un reflejo de este efecto es que los productores realizan injertos de Hass con otras variedades, ellos mencionan que el Hass no crece de manera rápida si se cultiva desde semilla además de que las semillas de los árboles Hass no son de muy buena calidad, por lo que la producción de frutos se vería retardada (S. Miranda, com. pers.). El

método que utilizan para crecer obtener plántulas de manera rápida es la colecta y siembra de semillas criollas, crecerlas hasta plántulas de dos meses y hacer injerto de Hass en el tallo. Esto coincide con lo reportado por Gepts (2004), quien menciona que las plantas pueden llegar a perder su capacidad de sobrevivir solas en la naturaleza (como por ejemplo el maíz). Es decir, que cuando se lleva a las plantas a un mayor cultivo, esto provoca que pierdan la capacidad de reproducirse por sí solas con éxito en la naturaleza, en consecuencia, dependen enteramente del hombre para poder sobrevivir.

Además, se ha reportado que el tamaño de la semilla es un factor importante en los procesos de germinación y en el establecimiento de plántulas. La mayor germinación de diferentes plantas se ha observado en semillas grandes y esto también ha tiene un efecto positivo en la supervivencia de las plántulas (Huerta-Paniagua y Rodríguez-Trejo, 2011).

5.3. Efecto de la domesticación a la interacción planta-insecto herbívoro

Los resultados obtenidos en el rendimiento de los herbívoros coinciden con lo encontrado por Gols y colaboradores (2008) donde indican que el costo en términos de reducción de rendimiento en plantas silvestres de col de bruselas (*Brassica oleracea* L.), es más alto para insectos generalistas que para especialistas. En nuestros resultados se observa una tendencia en el que los insectos especialistas (*C. multifenestrata*) en general presentaron una mayor supervivencia. A pesar de que no existen diferencias en la supervivencia de los insectos herbívoros de manera independiente, sí existe una tendencia al comparar especialista contra generalista. En plantas silvestres, Hass y Vargas, la

supervivencia del insecto especialista tiene a ser mayor en comparación con el generalista *S. frugiperda* (Fig. 11 y 14).

A diferencia de esto *S. frugiperda* presentó una mayor supervivencia en las variedades Lonjas y Blanco, caso contrario en Rodolfo, donde los insectos generalistas comenzaron a morir más rápido (Fig. 14). Este patrón en el cómo sobreviven las larvas a lo largo de los días indica que el insecto especialista *C. multifenestrata* podría estar presentando adaptaciones fisiológicas para enfrentar las defensas de las plantas a diferencia de los generalistas como por ejemplo la desintoxicación de toxinas (Chen, 2016). Por lo tanto, los insectos especialistas tienen mayor tolerancia y se ven menos afectados por las defensas de las plantas (Ballhorn *et al.*, 2010; Gaillard *et al.*, 2017).

Por otro lado, el daño foliar de *C. multifenestrata* tiende a ser más bajo en comparación con el daño foliar ocasionado por *S. frugiperda* aun teniendo más larvas por unidad de área del generalista que del especialista (Fig. 13 y 16). Para el insecto especialista se observa un máximo de 10% de defoliación para la variedad Hass; a diferencia de esto *S. frugiperda* ocasionó un daño máximo de 20% para la variedad Lonjas.

Se encontró un patrón inverso en la cantidad consumida por el insecto especialista en las variedades Lonjas y Hass pues causó menor daño en Lonjas y un mayor daño en Hass (Fig. 19). Por otra parte, el insecto generalista causó mayor daño foliar en la variedad Lonjas y menor en la variedad Hass (Fig. 16). Aunado a esto, se sugiere una tendencia de *S. frugiperda* a ganar mayor peso en

Lonjas (Fig. 15) en contraste con *C. multifenestrata* que tiende a ganar más peso en Hass (Fig. 18).

Estos resultados indican que la secuencia de sucesos también está mediada por las plantas y no sólo por los insectos, pues las defensas en las plantas que afectan a los insectos generalistas tienden a aumentar la mortalidad. Por otro lado, las defensas que afectan a los insectos especialistas prolongan el tiempo necesario para la alimentación, aumentando la mortalidad indirectamente a través de un mayor riesgo de depredación o parasitismo (Volf *et al.*, 2015). Esto podría ser un indicador de la coevolución de diferentes insectos con el aguacate como hospedero, pues las plantas podrían haber adquirido mecanismos específicos de protección contra insectos especialistas y generalistas, puntualmente los especialistas pueden crear contra-adaptaciones en forma de respuestas de defensa contra estos insectos, es decir que este escalamiento entre hospedero y herbívoro implica que para cada respuesta adaptativa por parte del herbívoro, existe una “novedad defensiva” por parte del hospedero (del Val y Boege, 2012; Florent, 2013).

Este patrón encontrado apoya la hipótesis de crecimiento lento-alta mortalidad (“slow growth- high mortality hypothesis”) la cual plantea que la calidad nutricional o aleloquímica en las plantas puede influir negativamente en el desarrollo de los insectos ralentizándolo y de este modo, aumentar la mortalidad de los insectos por la exposición a un periodo de tiempo prolongado a enemigos naturales (Benrey y Denno, 1997; Chen y Chen; 2016).

Los patrones encontrados para las tres variables medidas muestran que existe una diferencia en la respuesta a insectos con diferente grado de especialización ya que en general el especialista *C. multifenestrata* presentó una tendencia de mayor rendimiento que el generalista *S. frugiperda* a lo largo de las tres variedades.

Esta idea está apoyada por lo encontrado por Hernández-Cumplido y colaboradores (2018), donde indican que el efecto de la domesticación en la resistencia contra insectos, depende de la identidad de éstos. En *Vaccinium corymbosum* (mora azul) encontraron que de manera general las plantas cultivadas son más susceptibles a insectos que sus contrapartes silvestres, además el efecto de la domesticación depende de la historia evolutiva y de la especialización de los insectos respecto a sus plantas hospederas.

Además de esta evidencia, gracias a las charlas con los productores michoacanos, se pudo determinar que en este estado no se han encontrado grandes cantidades de *C. multifenestrata*. También los productores piensan que los aclareos en el dosel de las plantas de aguacate ocasionados por el daño foliar gregario de esta especie (el cual es relativamente bajo, comparado con el número de plantas por parcela), podría permitir la entrada de luz y de este modo atenuar los patógenos que se generan por la humedad del dosel cerrado.

De manera general, los resultados del rendimiento de los insectos indican que la domesticación no provoca estrictamente una disminución de defensas, es decir que los resultados encontrados en este estudio no apoyan la hipótesis de asignación diferencial de recursos, pues se encontró un patrón en el que las

defensas del aguacate sólo están actuando sobre el insecto generalista (*S. frugiperda*) lo cual podría explicar que los cambios en las defensas pueden depender del gremio de alimentación del insecto (Turcotte *et al.*, 2014). Esto también podría ser explicado debido a que si el objetivo principal de los agricultores ha sido la selección de defensas en contra de los especialistas (*C. multifenestrata*), podemos esperar que los caracteres de resistencia que son efectivos contra estos insectos se hayan mantenido debido a que brindan mayor protección contra los insectos generalistas (Gaillard *et al.*, 2017).

Sin embargo, esto no quiere decir que este patrón sea consistente a lo largo de toda la distribución del aguacate en Mesoamérica ya que se encontró que en los suburbios de la ciudad de Chilpancingo (Guerrero) las infestaciones de esta especie son bastante severas debido a que la densidad de árboles por unidad de área es muy baja (J. Pérez, com. pers.), con ello podemos argumentar que a baja densidad de árboles de aguacate, *C. multifenestrata* puede ser muy agresiva, lo que se traduciría en una pérdida de follaje y finalmente, comprometería la adecuación de los organismos y por ende la producción para los agricultores.

De este modo, se puede observar que la domesticación es un evento contexto-dependiente, pues el efecto no es unidireccional hacia la pérdida de defensas. Los resultados obtenidos para la evaluación de la domesticación en plantas pueden depender del órgano (frutos, hojas o semillas) que se pone a prueba, del gremio alimenticio del herbívoro, del evento de domesticación de las plantas o incluso si se ponen a prueba dos o más herbívoros simultáneamente (Turcotte *et al.*, 2014; Whitehead *et al.*, 2017).

5.4. La domesticación bajo la perspectiva económica

Si bien la domesticación ha traído beneficios a los productores de aguacate en términos del tamaño del fruto, también ha ocasionado que las defensas de estas plantas ya no sean suficientes para insectos especialistas y que la variedad Hass no pueda crecer por sí sola o que los árboles provenientes de sus semillas no presenten el vigor deseado (Cuadro 1). Esto nos habla del efecto negativo que puede tener la domesticación en las plantas si no se tiene conciencia de esta y si no se incluye en planes de manejo futuros.

Dado que el aguacate está en una constante selección artificial, aunado a la generación de monocultivos, con los resultados de este estudio, podemos inferir que el ataque de un insecto especialista puede traer consecuencias graves a la producción de aguacate en el mediano y largo plazo, si la población de esta plaga crece lo suficiente; pero a su vez, nos ha puesto en expectativa la variedad Lonjas como candidata con la que se pueden generar cruzas y de este modo intentar reducir los efectos negativos de la domesticación en el aguacate Hass.

La reunión de todas las características morfológicas y de crecimiento aquí medida y analizada, en conjunto con los resultados de rendimiento de los insectos, nos permite enfocarnos en la variedad Lonjas, pues tiene frutos de tamaño considerable (3 cm más largo que Hass), germinación medianamente alta, y no presentó herbivoría y supervivencia alta de los insectos especialistas (*C. multifenestrata*), por lo que esta variedad criolla podría ser una opción para realizar cruzas o portainjertos con Hass y obtener plantas más resistentes ante diferentes insectos defoliadores.

5.5. La domesticación a la luz de la coevolución

El estudio de la domesticación y su efecto en las interacciones con diferentes insectos permite entender qué dirección ha tomado la selección de los diferentes rasgos (en especial los caracteres de defensa) en estas plantas y el cómo sus insectos herbívoros coevolucionan con éstas, pues esto implica la evolución gradual y presiones selectivas recíprocas, es decir que la evolución de una especie ocurre en función de la otra (del Val y Boege, 2012). En este sentido la domesticación podría direccionar los caracteres de defensa en las plantas hacia diferentes vías (positivo, negativo o sin efecto) contra sus depredadores, herbívoros o patógenos.

Por otro lado, este trabajo ha permitido determinar el efecto diferencial que tienen distintos insectos al consumir a su hospedero y la importancia de incluir insectos con diferente grado de especialización y con la misma distribución al origen de la planta, ya que al analizarlos por separado, los resultados pueden volverse erróneos (Turcotte *et al.*, 2014). En este caso si tomamos en cuenta sólo al insecto generalista, podríamos inferir que sí hay un efecto de la domesticación con respecto al patrón mostrado donde algunas variedades tienen menor daño foliar y menor supervivencia de las larvas, es decir, que la domesticación sí ha reducido las defensas en ciertas variedades. Por otro lado, si sólo se considera al insecto especialista, el resultado sería erróneo a decir que hay un efecto muy fuerte de la domesticación debido a que *C. multifenestrata* puede sobrevivir en cualquier variedad, es decir, que la domesticación habría reducido las defensas en todas las variedades.

De este modo también se pueden realizar estudios donde se ponga a prueba el efecto que puede tener un insecto herbívoro en presencia de otro en términos de adecuación del mismo insecto o daño que puedan causar a la planta hospedera (coevolución difusa), pues las interacciones no ocurren exclusivamente en pares, sino en un conjunto de especies que finalmente determinan la composición de la comunidad y los cambios evolutivos en caracteres importantes de plantas y animales (del Val y Boege, 2012) y abrir paso a estudios evolutivos donde se determine la existencia de algún tipo de selección en función del cambio en la abundancia de individuos (selección direccional, disruptiva o estabilizadora) o en función de la composición de especies (selección dependiente de la densidad o de la frecuencia).

5.6. Conservación de la diversidad del aguacate

Los problemas que limitan la producción y comercialización como el mal manejo de las podas, riegos deficientes, daños de plagas y enfermedades pre y post cosecha son debido a las condiciones que presenta el aguacate como monocultivo (CEDRSSA, 2017) pues el tipo de selección que se lleva a cabo en el aguacate se basa en su mayoría en variedades “modernas” o mejoradas dejando a un lado a las variedades nativas, lo que finalmente puede promover que las plantas comerciales de aguacate sean genéticamente homogéneas (Royo *et al.*, 2009). Es por ello que este estudio contribuye a la conservación de variedades criollas y silvestres que comprenden una fuente de variación en cuanto a resistencia contra plagas y otros caracteres que permitan su comercialización, pues la mayor parte de los estudios están basados en el análisis de las formas cultivadas del aguacate.

Además no se ha estudiado suficientemente a las poblaciones silvestres y es bajo el conocimiento de la variación genética en variedades criollas

Un aspecto importante para la conservación de las variedades criollas y silvestres del aguacate es que podría permitirnos determinar el área donde esta especie comenzó a ser domesticada, y aún más importante, la conservación de estas poblaciones es vital para poder enfrentar cambios en el ambiente que puedan afectar las condiciones de vida en los cultivos de interés (Jardón Barbolla *et al.*, 2013). Aunado a esto parte de la diversidad de esta especie sirve para la formación de huertos familiares de los cuales se seleccionan semillas para utilizarse en huertos comerciales. Un ejemplo de esto se encuentra en Michoacán, donde aseguran que son una fuente de variabilidad con una buena adaptación a las condiciones regionales (Bellón *et al.*, 2009)

Debido a que en el país sólo hay dos instituciones que se dedican al fitomejoramiento genético del aguacate: el INIFAP y la Fundación Salvador Sánchez Colín-Cictamex, en colaboración con la Universidad de Chapingo (Bellón *et al.*, 2009), este estudio podría dar pie al estudio genético de *Persea americana* en Michoacán y emplear un fitomejoramiento más adecuado, es decir, aumentar las características deseadas para el fruto sin dejar a un lado las defensas con base en las características individuales de las variedades aquí estudiadas. Así el costo y esfuerzo de mantenimiento de las plantas de aguacate ante sus plagas podría disminuir sin aminorar la producción de frutos.

VI. CONCLUSIONES

La domesticación del aguacate implica cambios fenotípicos en las plantas con mayor grado de cultivo, y en general, cambios en la respuesta de las variedades a diferentes insectos. Estos cambios han tenido consecuencias en la capacidad de germinación y en el éxito de establecimiento de estas plantas, así como la forma en la que éstas interactúan con diversos insectos herbívoros.

El razonamiento de que la domesticación reduce las defensas no se cumple en esta especie vegetal y probablemente se siga este patrón en otros cultivos de plantas de importancia económica debido a que las plantas cultivadas se pueden encontrar en bajas cantidades en poblaciones de plantas silvestres.

Este estudio demostró que la domesticación en una especie vegetal perenne, podría no eliminar totalmente las defensas contra insectos herbívoros, sino canalizarla a cierto tipo dependiendo de la selección que se haga por parte de los agricultores para controlar / erradicar a ciertas plagas cuando se realiza el cultivo de aguacate.

Si bien la historia evolutiva que el aguacate tiene con sus insectos especialistas es importante, la presencia de estos insectos como plagas emergentes o invasivas y la selección de las defensas en contra de ellos, son cruciales para determinar la forma en que estas plantas interactúan con otro tipo de insectos.

Los resultados obtenidos en este trabajo mediante la evaluación de caracteres fenotípicos en los frutos y el análisis del rendimiento de los insectos,

permiten hacer una estimación aproximada de los diversos efectos de la domesticación. Sin embargo, es de suma importancia la implementación de otro tipo de herramientas como el análisis de metabolitos secundarios o el análisis molecular para complementar este tipo de estudios.

Finalmente, aunado a la importancia ecológica de este trabajo, está la importancia económica, debido a que esta especie tiene relevancia en el ámbito comercial por lo que los resultados obtenidos serán un punto de referencia para el fitomejoramiento del aguacate, así como un antecedente para la conservación de variedades que pudieran ser más resistentes y tener características deseables para su comercialización.

LITERATURA CITADA

- Alcántar, J., Anguiano, J., Coria, V., Hernández, G., & Ruiz, J. (1999). ÁREAS POTENCIALES PARA CULTIVO DEL AGUACATE (*Persea americana* cv. Hass) EN EL ESTADO DE MICHOACÁN, MÉXICO. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, (5), 151–154.
- Ali, J. G., y Agrawal, A. A. (2012). Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17(5), 293–302. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>
- APEAM, y Proaguacate. (2010). *Guía Técnica. Aguacates de Michoacan, sabor y energía todo el día*. 8. Retrieved from http://www.aguacatesdemichoacan.com/descargables/guia_tecnica_aguacate.pdf
- Ashworth, V. E. T. M., Chen, H., y Clegg, M. T. (2011). *Persea*. In C. Kole (Ed.), *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Tropical and Subtropical Fruits* (1st ed., p. 256). <https://doi.org/10.1007/978-3-642-20447-0>
- Ballhorn, D. J., Kautz, S., y Lieberei, R. (2010). Comparing responses of generalist and specialist herbivores to various cyanogenic plant features. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 134(3), 245–259. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00961.x>
- Bautista, L. A., Parra, R. F., y Espinosa, G. F. (2012). Efectos de la Domesticación de Plantas en la Diversidad Fitoquímica. *Temas Selectos En Ecología Química de Insetos*, (February 2017), 253–267. Retrieved from

<https://www.researchgate.net/publication/233408389>

Bellón, M. R., Barrientos-Priego, A. F., Colunga-GarcíaMarín, P., Perales, H., Reyes-Agüero, J. A., Rosales-Serna, R., y Zizumbo-Villareal, D. (2009). Diversidad y conservación de recursos genéticos en plantas cultivadas. *Capital Natural de México*, 2, 355–382.

Benrey, B., y Denno, R. F. (2019). *The Slow-Growth--High-Mortality Hypothesis : A Test Using the Cabbage Butterfly*. 78(4), 987–999.

CEDRSSA. (2017). *REPORTE Caso de Exportación: El Aguacate*. 29.

Chen, K. W., y Chen, Y. (2016). Slow-Growth high mortality: A meta-analysis for insects. *Insect Science*, 25(2), 337–351. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12399>.This

Chen, Y. H. (2016). Crop domestication, global human-mediated migration, and the unresolved role of geography in pest control. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 4(May), 000106. <https://doi.org/10.12952/journal.elementa.000106>

Chen, Y. H., Gols, R., y Benrey, B. (2015). Crop domestication and naturally selected species trophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 60(September 2014), 35–58. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020601>

Florent, F. (2013). Differential Signalling and Metabolic Responses Activated in Plants by Generalist and Specialist Herbivorous Insects. *BioSciences Master Reviews*, 1–9. Retrieved from <http://biologie.ens->

lyon.fr/ressources/bibliographies/m1-12-13-biosci-reviews-figon-f-1c-m.xml

Gaillard, M. D. P., Glauser, G., Robert, C. A. M., y Turlings, T. C. J. (2017). Fine-tuning the “plant domestication-reduced defense” hypothesis: Specialist vs generalist herbivores. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.14757>

Galindo-Tovar, M. E., Ogata-Aguilar, N., y Arzate-Fernández, A. M. (2008). Algunos aspectos de aguacate (*Persea americana* Mill.) La diversidad y domesticación en Mesoamérica. *Recursos Genéticos y La Evolución de Cultivos*, 55, 441–450.

Galindo, M., Arzate, A., Ogata, N., Murguía, J., Lee, H., y Landero, I. (2008). *Origen y domesticación del aguacate (Persea americana Mill) en Mesoamérica*. 516–523. Retrieved from <http://www.uv.mx/personal/megalindo/files/2010/07/PD2.pdf>

Gepts, P. (2004). Selection Experiment. *Plant Breeding*, 24(2), 1–44. <https://doi.org/0-471-46892-4>

Gols, R., Bukovinszky, T., Dam, N. M. Van, Dicke, M., Bullock, J. M., y Harvey, J. A. (2008). Performance of Generalist and Specialist Herbivores and their Endoparasitoids Differs on Cultivated and Wild Brassica Populations. *Journal of Chemical Ecology*, 34(2), 132–143. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9429-z>

González-Hernández, H., Ortega-Arenas, L. D., Santillán-Galicia, M. T., Johansen-Naimen, R., Lomelí-Flores, J. R., Ochoa-Ascencio, S., y Bravo-Perez, D. (2017). *Plagas De Importancia Económica Del Aguacate En México*. 36–44.

- Gutiérrez-Contreras, M., Lara-chávez, M. B. N., Guillén-andrade, H., y Chávez-Bárceñas, A. T. (2010). AGROECOLOGÍA DE LA FRANJA AGUACATERA EN MICHOACÁN, MÉXICO. *Interciencia*, 35(3), 647-653.
- Harms, D. A., y Mattson, W. J. (1992). The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335.
- Hernández-Cumplido, J., Giusti, M. M., Zhou, Y., Kyryczenko, V., Yolanda, R., y Saona, C. R. (2018). Testing the ‘ plant domestication-reduced defense ’ hypothesis in blueberries: the role of herbivore identity. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(12), 483–493. <https://doi.org/10.1007/s11829-018-9605-1>
- Huerta-Paniagua, R., y Rodríguez-Trejo, D. A. (2011). Efecto del tamaño de semilla y la temperatura en la germinación de *Quercus rugosa* Née. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 17(2), 179–187. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.08.053>
- Jardón Barbolla, L., Alvaez Gómez, V., Méndez, V., Gaona, A., Damián Domínguez, M. de J. X., Piñero, D., y Wegier Briuolo, A. L. (2013). Análisis para la determinación de los centros de origen, domesticación y diversidad genética del género *Persea* y la especie *Persea americana* (aguacate). *Biodiversidad.Gob.Mx*, 99. Retrieved from <http://www.biodiversidad.gob.mx/genes/centrosOrigen/Persea/Proyecto/Proyecto Persea.pdf>
- Juárez, M. L., Socías, M. G., y Willink, E. (2010). *Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz , Spodoptera frugiperda (Lepidoptera : Noctuidae)*.

5680(186), 209–231.

León-García, I., Rodríguez-Leyva, E., Ortega-Arenas, L. D., y Solís-Aguilar, J. F. (2012). Insecticide susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) associated with turfgrass at Quintana Roo, México. *Agrociencia*, 46(3), 279–287.

Machado, B. B., Orue, J. P. M., Arruda, M. S., Santos, C. V., Sarath, D. S., Goncalves, W. N., y Rodrigues-Jr, J. F. (2016). BioLeaf: A professional mobile application to measure foliar damage caused by insect herbivory. *Computers and Electronics in Agriculture*, 129, 44–55.
<https://doi.org/10.1016/j.compag.2016.09.007>

Medina-Aguilar, O., Alvarado-Díaz, J., y Suazo-Ortuño, I. (2011). Herpetofauna de Tacámbaro, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1194–1202.

Meyer, R. S., Duval, A. E., y Jensen, H. R. (2012). Tansley review Patterns and processes in crop domestication : an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 1(196), 29–48.

Mijares-Oviedo, P., y López-López, L. (1998). Variedades de aguacate y su producción en México (Avocado Varieties and Its Production in Mexico). In *Memoria Fundación Salvador Sánchez Colín CICTAMEXS.C., México* (pp. 88–99).

Miller, A. J., y Gross, B. L. (2011). From forest to field: Perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany*, 98(9), 1389–1414.

<https://doi.org/10.3732/ajb.1000522>

Nexticapan-Garcéz, A., Magdub-Méndez, A., Vergara-Yoisura, S., Martín-Mex, R., y 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* Population changes and damages caused by the fall armyworm (*Spodoptera*. 25(3), 273–277.

Peng, S., Cassman, K. G., Virmani, S. S., Sheehy, J., y Khush, G. S. (1999). Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential. *Agronomy & Horticulture -- Faculty Publications*, 1552–1559. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961552x>

Pérez, J.; Rios, M.; Cayetano, M.; Bernabé, T.; y Pérez, E. (2016). Efectividad biológica *In Vitro* de *Tagetes lucida* CAV, *Ricinus communis* L, *Nicotiana glauca* Graham, *Amphipterygium adstringens* Schltdl y el hongo *Ganoderma lucidum* Curtis en larvas de *Copaxa multifenestrata* Herrich-Schaffer 1858 en aguacate. *Entomología Mexicana*, 3, 255–261. Retrieved from http://www.entomologia.socmexent.org/revista/entomologia/2016/CB/Em_255-261.pdf

Pérez Álvarez, S., Ávila Quezada, G., y Coto Arbelo, O. (2015). Revisión bibliográfica El aguacatero (*Persea americana* Mill). *Cultivos Tropicales*, 36(2), 111–123. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.19879.55200>

Ripa, R., y Larral, P. (2008). *Manejo de plagas en paltos y cítricos* (R. Ripa & P.

Larral, eds.). Chile.

Rodriguez-saona, C., y Benrey, B. (2018). *Differential Susceptibility of Wild and Cultivated Blueberries to an Invasive Frugivorous Pest*. (Darwin 1868).

Rodriguez-Saona, C., Vorsa, N., Singh, A. P., Johnson-Cicalese, J., Szendrei, Z., Mescher, M. C., y Frost, C. J. (2011). Tracing the history of plant traits under domestication in cranberries: Potential consequences on anti-herbivore defences. *Journal of Experimental Botany*, 62(8), 2633–2644. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq466>

Roldán-Estrada, A., Aguirre-Paleo, S., Barcenas-Ortega, A., Hernández-Tovar, I., Verduzco-Ortega, R., Pérez-Zavala, M., y Gutiérrez-Segovia, Y. (1999). Rescate de ecotipos criollos y silvestres de aguacate. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 5, 69–71.

Rosenthal, J. P., y Dirzo, R. (1997). Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*, 337–355. <https://doi.org/10.1023/A>

Royo, J. B., Miranda, C., & Santesteban, L. G. (2009). *Frutales y leñosas*. (August).

SAGARPA. (2011). *Monografía de cultivos: Aguacate*.

Salazar-García, S., Medina-Carrillo, R. E., y Álvarez-Bravo, A. (2016). Initial evaluation of some aspects of quality fruit avocado “Hass” produced in three regions of Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(2), 277–289.

- Sánchez, S., Mijares, P., López, L., y Barrientos, A. (2004). Historia del aguacate en México. *Journal Cictamex*, 1(1), 171–187. Retrieved from http://www.avocadosource.com/journals/cictamex/cictamex_1998-2001/CICTAMEX_1998-2001_PG_171-187.pdf
- SENASICA. (2018). *Manual de Identificación de las Principales Plagas del Aguacate en México*.
- Torres, V. H. (2009). La competitividad del aguacate mexicano en el mercado estadounidense. *Revista de Geografía Agrícola*, 43, 1–39. Retrieved from <http://mpira.ub.uni-muenchen.de/id/eprint/25039>
- Turcotte, M. M., Turley, N. E., y Johnson, M. T. J. (2014). The impact of domestication on resistance to two generalist herbivores across 29 independent domestication events. *New Phytologist*, 204(3), 671–681. <https://doi.org/10.1111/nph.12935>
- Volf, M., Hrcek, J., Julkunen-Tiitto, R., y Novotny, V. (2015). To each its own: Differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of Animal Ecology*, 84(4), 1123–1132. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12349>

APÉNDICE I

Cuadro 3. Prueba post hoc cada par de Wilcoxon del daño foliar de *Spodoptera frugiperda*.

Nivel	- Nivel	Z	Valor p
Silvestre	Rodolfo	2.30645	0.0211*
Lonjas	Hass	1.92762	0.0539
Silvestre	Hass	1.47406	0.1405
Vargas	Rodolfo	1.46682	0.1424
Vargas	Hass	1.11065	0.2667
Lonjas	Blanco	0.04880	0.9611
Zarcoli	Hass	0.00000	1.0000
Zarcoli	Rodolfo	-0.41592	0.6775
Vargas	Silvestre	-0.66639	0.5052
Rodolfo	Hass	-0.86965	0.3845
Zarcoli	Vargas	-0.93295	0.3508
Silvestre	Lonjas	-1.02050	0.3075
Zarcoli	Silvestre	-1.02050	0.3075
Silvestre	Blanco	-1.12229	0.2617
Zarcoli	Blanco	-1.41506	0.1571
Vargas	Lonjas	-1.46606	0.1426
Vargas	Blanco	-1.90950	0.0562
Zarcoli	Lonjas	-1.85203	0.0640
Rodolfo	Blanco	-2.49007	0.0128*
Hass	Blanco	-2.58614	0.0097*
Rodolfo	Lonjas	-2.53331	0.0113*

Cuadro 4. Prueba *post hoc* cada par de Wilcoxon del daño foliar de *Copaxa multifenestrata*.

Nivel	- Nivel	Z	Valor p
Hass	Blanco	2.80224	0.0051*
Vargas	Blanco	2.19469	0.0282*
Vargas	Rodolfo	2.19469	0.0282*
Rodolfo	Lonjas	1.93649	0.0528
Vargas	Silvestre	1.93649	0.0528
Silvestre	Lonjas	1.67829	0.0933
Vargas	Lonjas	1.74574	0.0809
Rodolfo	Blanco	1.20096	0.2298
Silvestre	Blanco	0.88070	0.3785
Zarcoli	Lonjas	1.10702	0.2683
Silvestre	Rodolfo	-0.08006	0.9362
Zarcoli	Blanco	-0.12910	0.8973
Vargas	Hass	-0.64550	0.5186
Lonjas	Blanco	-1.16190	0.2453
Zarcoli	Rodolfo	-1.16190	0.2453
Zarcoli	Silvestre	-1.16190	0.2453
Zarcoli	Vargas	-1.74574	0.0809
Lonjas	Hass	-2.19469	0.0282*
Zarcoli	Hass	-2.19469	0.0282*
Silvestre	Hass	-2.16173	0.0306*
Rodolfo	Hass	-2.48199	0.0131*