

00345



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MEXICO 2

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“EFECTO DE LA HERBIVORÍA FOLIAR DEL GUSANO  
COGOLLERO (*Spodoptera frugiperda*, J. E. SMITH) Y DEL GUSANO  
BARRENADOR (*Diatraea grandiosella*, DYAR) SOBRE LA  
PRODUCCIÓN DE COMPUESTOS FENÓLICOS EN CUATRO  
LÍNEAS DE MAÍZ”.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA VEGETAL)

P R E S E N T A:

BIOL. SUSANA CONTRERAS ALCÁNTARA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA GUEVARA FEFER

MÉXICO, D.F.

2001



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.

---

## **A la Universidad Nacional Autónoma de México**

Quiero dedicarte este trabajo de tesis como tributo a tantos años de enseñanza, con respeto y admiración, por el sentimiento que me hiciste sentir desde que día que me compartiste tu conocimiento, gracias por haberme otorgado lo más valioso que uno puede recibir.

## **Al Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMyT)**

Gracias, por haber confiado en mí, al otorgarme el privilegio de utilizar tus instalaciones y el material que sería utilizado en este trabajo.

Dr. David Bergvinson, Jefe del Programa de Maíz. Un profundo agradecimiento por haber suministrado el material biológico para la realización de este trabajo.

Dr. David Beck. Gracias por la información que me proporciono aún sin conocerme.

Alejandro López Reyes. Gracias por la información proporcionada para la realización de este trabajo.

Mario, gracias por el apoyo brindado durante la siembra, cuidados, infestación y colectas de los cultivos.

Gracias al personal del CIMMyT por su apoyo.

---

**Al Centro de Investigación y de Estudios  
Avanzados del Instituto Politécnico Nacional**

Dr. Graciano Calva C., del Laboratorio de Biotecnología Vegetal. Gracias por la ayuda brindada en la realización de los análisis por HPLC y la asesoría en la interpretación de los mismos.

**Facultad de Ciencias, UNAM**

Gracias a la Dirección General de Estudios de Posgrado, al Programa de Becas Nacionales para Estudios de Posgrado, por otorgarme la Beca de Feb-Jul de 1999. **OF. DGEP/SAP/PBN/778/99**

Gracias al Laboratorio de Ecología por haberme permitido realizar las mediciones en el Aparato de Área Foliar, en especial a Irene y a Zenón por la asesoría.

Con todo mi corazón y gratitud a todo el Laboratorio de Química donde se realizó este trabajo. En especial a Paty no solo por ser la directora de esta tesis, sino por su cariño. Gracias Dra. Pérez-Amador, Joesina y Carlitos.

**SINODALES**

El jurado revisor de este trabajo me permitió enriquecerlo, todos ellos aportaron su conocimiento y me permitieron aprender de cada uno parte de su experiencia. Gracias, ya que sin su apoyo no se lograría este trabajo.

Dra. Ana Luisa Anaya Lang

Dr. Rodolfo Dirzo Minjares

Dra. Margarita Collazo Ortega

Dr. Zenón Cano Santana

Dra. Patricia Guevara Fefer

Dra. María Cristina Pérez Amador

Dra. Rocío Cruz Ortega

---

A lo largo de la vida, siempre se encuentra uno acompañado, y esa compañía a veces nos brinda ayuda, críticas, alegría, pesares, etc., pero sobre todo amistad. Por ello, quiero agradecer a todas las personas que en algún momento me dieron su compañía incluso a pesar de mis obvios descuidos. Mil gracias por siempre!

En particular, gracias a **Geno**, mi madre que durante todos estos años siempre estas conmigo dándome tu apoyo y cariño, pero sobre todo te agradezco la confianza que siempre me has dado, ya que eso me impulsa a que termine las metas que me propongo, Te quiero Ma! y estamos seguras que a mi Papá donde quiere que este, se sentiría muy contento de verme feliz.

Un especial agradecimiento a mi GRAN, pero GRAN familia, por hacerme feliz, a pesar que ya somos tantos y se me olvidan los nombres de los más pequeños y sobre todo, quiero dedicársela a los sobrinos y sobrinos nietos, como un ejemplo de que las metas que se propongan se esfuercen por terminarlás y si no tienen metas propónganselas, de verdad que estudiar lo que te gusta, vale la pena!

A mi pequeña familia Margarita y Marci, gracias, por la paciencia, hospitalidad y cariño que me dan.

Un día decidí emprender un nuevo viaje por la vida, pero decidir invitar a un gran compañero, a una persona que me hiciera placentero el viaje y que sorpresa tan maravillosa al darme cuenta lo afortunada que soy. Realmente encontré a un compañero que comparte conmigo: paciencia, confianza, sueños, cariño, metas, etc., y que además es digno de admiración. Gracias Oscar, porque desde que emprendimos el viaje juntos me doy cuenta que es muy fácil hacernos felices y deseo de todo corazón que continuemos viajando juntos. Lo logramos Amor!

Susana Contreras Alcántara  
2001.

## CONTENIDO

---

	RESUMEN	1
I.	INTRODUCCIÓN	2
II.	ANTECEDENTES	5
	A. RESPUESTA DE LAS PLANTAS AL ESTRÉS	5
	a) Respuesta de las plantas al estrés causado por herbívoros	6
	b) Teoría de la Defensa Vegetal	7
	B. INTERACCIONES PLANTA-HERBÍVORO.	11
	C. METABOLISMO SECUNDARIO	12
	D. COMPUESTOS FENÓLICOS	13
	E. IMPORTANCIA DEL MAÍZ	18
	a) Plagas que afectan al maíz	19
	b) <i>Spodoptera frugiperda</i> , J.E. Smith	19
	c) <i>Diatraea grandiosella</i> , Dyar	20
	F. EL PAPEL DE LOS COMPUESTOS FENÓLICOS...	22
	G. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	25
III.	HIPÓTESIS	26
IV.	OBJETIVOS	26
V.	MATERIALES Y MÉTODOS	27
	A. MATERIAL BIOLÓGICO	27
	B. TRATAMIENTOS	28
	a) CONTROL (CO)	28
	b) BARRENADOR (BR)	28
	c) COGOLLERO (CG)	28
	C. ANÁLISIS DE HERBIVORIA	30
	D. ANÁLISIS FITOQUÍMICO	31
VI.	RESULTADOS	33
	A. HERBIVORIA	33
	B. CONTENIDO DE ACIDOS FENOLICOS	40
	C. CORRELACION ENTRE EL CONTENIDO DE METABOLITOS SECUNDARIOS Y %AFC	57
VII.	DISCUSIÓN	59
VIII.	CONCLUSIONES	67
IX.	REFERENCIAS	68
	ANEXO 1	76

---

---

## RESUMEN

Se evaluó el efecto del daño foliar producido por el gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*, J. E. Smith) y del gusano barrenador (*Diatraea grandiosella*, Dyar) sobre la producción de compuestos fenólicos en cuatro líneas de maíz. Para ello, se cuantificó el porcentaje de área foliar consumida (%AFC) y el contenido de algunos compuestos fenólicos por medio de HPLC en diferentes tiempos del desarrollo vegetativo en hojas de cuatro líneas de maíz con diferente resistencia al ataque de estas plagas, previamente seleccionadas por el Programa de Maíz del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT).

Las variaciones en el grado de herbivoría a lo largo del tiempo indican diferencias en los hábitos de ataque de cada plaga. Mientras el gusano barrenador ataca fuertemente en el primer tiempo de colecta, el gusano cogollero mantiene un grado de ataque constante por lo menos durante las tres primeras colectas.

Se encontró que la concentración de compuestos fenólicos evaluados depende de la resistencia de la línea de maíz, de la presencia o ausencia del ataque del herbívoro, y de la especificidad de éste. Se reporta por primera vez la presencia del flavonoide maysina en hojas de maíz, ya que este compuesto se había reportado anteriormente sólo en estigmas.

Se presentó una correlación débil entre el contenido de fenólicos y el nivel de daño foliar.

---

## I. INTRODUCCIÓN

Para incrementar la productividad de los cultivos agrícolas se aplican y realizan estudios biotecnológicos que se encaminan al mejoramiento y a obtención de variedades vegetales más productivas y que soporten condiciones ambientales adversas, así como plagas y enfermedades (Serratos, 1993). En este sentido, existen diferentes factores bióticos y abióticos que ejercen una presión considerable sobre la calidad y cantidad de los cultivos. Uno de los factores bióticos de gran importancia son las plagas que provocan una menor producción tanto por el daño directo como por los altos costos para su control, por lo que se buscan alternativas menos riesgosas al ecosistema, es por ello que el fitomejoramiento ha cobrado renovado interés en muchos países del mundo. Un ejemplo de lo anterior es el cultivo del maíz ya que es un cereal de gran relevancia en la alimentación mundial y su mejoramiento es considerado fundamental, ya que dentro de los cereales cultivados es de los que se adapta fácilmente a condiciones adversas (Ortega, 1987; CIMMYT, 1995).

En forma natural, las plantas por su condición sésil y sus necesidades metabólicas para sobrevivir ante cualquier tipo de estrés, poseen adaptaciones de diferente tipo y generan respuestas defensivas dependiendo del tipo de planta, estado de desarrollo o características genéticas, ya sea de índole morfológico, físico, químico, nutricional, fenológico, o asociación (Harbone, 1985).

Existe gran interés en las investigaciones sobre las respuestas de las plantas en la producción de compuestos químicos ante cualquier tipo de estrés. Las plantas producen sustancias formadas en rutas especializadas de síntesis que inician siempre a partir del metabolismo primario. A estas sustancias naturales se les denomina **metabolitos secundarios** (Harbone, 1985).

Una de las teorías más importantes para la Ecología química es la Defensa Vegetal que intenta explicar cuáles son los principales mecanismos involucrados



---

en la defensa química ante el estrés y en las interacciones bióticas que las plantas establecen con otros organismos (Rosenthal y Janzen, 1989).

En este sentido, la investigación se basa en la búsqueda de respuesta a preguntas como: 1) ¿cuales son los mecanismos de defensa de las plantas?, 2) ¿cómo operan estos mecanismos desde una perspectiva ecológica?, 3) ¿cómo han evolucionado dichos mecanismos?, 4) ¿cómo opera el proceso de reconocimiento de los hospederos en los insectos?, 5) ¿cuál es el mecanismo que dispara la ruta de biosíntesis de metabolitos secundarios frente al estrés que causa la herbivoría?, y 6) ¿cómo reaccionan frente a esta respuesta los herbívoros? (Detheir, 1980, 1982; Serratos, 1993).

Puesto que la aceptación o el rechazo de una planta por un insecto herbívoro a una planta depende, en última instancia, de su habilidad de éste para evaluar las características de la planta, una pregunta interesante sería: ¿la presencia de metabolitos secundarios es de alguna forma una respuesta asociada frente al ataque del insecto? Las plantas presentan diferentes respuestas ante las condiciones de estrés causado por plagas. Una de las respuestas es la variación en la producción de compuestos secundarios como alcaloides, terpenos y flavonoides que han sido intensamente explorados dentro de la interacción planta-insecto: algunos de estos compuestos reducen o eliminan la apetecibilidad de la planta (Serratos *et al.*, 1987), otros son altamente tóxicos, o inclusive pueden afectar el balance hormonal del insecto (Tipping *et al.*, 1987) o el balance nutritivo de la planta (Bergvinson, 1993). Otra respuesta de la planta frente a cualquier factor de estrés, son los cambios y alteraciones en su metabolismo, los cuales se traducen en un bajo rendimiento en el desarrollo con una consiguiente disminución de la producción de fotosintatos en la biomasa vegetal (Bergvinson, 1995).

Dada la compleja matriz de variables que interactúan en la interfase planta-herbívoro, la evaluación correcta del papel de los metabolitos secundarios es considerablemente difícil, más aún, cuando la presumida acción defensiva ha de verse en un contexto de selección natural, con potencial de evolución, por tal razón, tal evaluación requiere dos condiciones: por un lado, que la evaluación

---

tenga la rigidez de un tratamiento experimental, y que tal análisis se realice en un nivel y en un escenario relevantes a la selección natural (Dirzo, 1985).

Tomando en cuenta que los ácidos fenólicos en la resistencia del maíz frente a diversas plagas de insectos que ocasionan daños en las diferentes etapas de crecimiento provocan una disminución en el rendimiento de este cultivo a nivel mundial, en este trabajo se evaluó el contenido de algunos de los ácidos fenólicos libres (luteolina, maysina, ác. cinámico, ác. ferúlico y ác. cumárico) y la evaluación de la tasa de herbivoría causado por dos plagas en líneas de maíz reportadas con diferente resistencia, previamente seleccionadas por el programa de maíz del CIMMyT y en diferentes etapas de desarrollo.

---

## II. ANTECEDENTES

### A. RESPUESTA DE LAS PLANTAS AL ESTRÉS

Las plantas, por su condición sésil y su naturaleza autotrófica, durante su crecimiento y desarrollo, se enfrentan a diferentes tipos de estrés de naturaleza biótica o abiótica. Dentro de los primeros encontramos el daño causado por diversos consumidores que van desde los herbívoros (mamíferos e insectos) hasta los patógenos (bacterias y hongos), entre otros, dentro de los abióticos tenemos las deficiencias en la calidad nutricional del suelo, las condiciones ambientales, temperatura, pH, los factores físicos, los químicos, y otros recursos como el CO<sub>2</sub>, agua y luz. Cuando las plantas se encuentran sometidas a cualquier tipo de estrés que produzca un daño en su metabolismo celular y por tanto en su crecimiento o desarrollo surgen cambios llamados "respuestas inducidas". Estos cambios pueden incrementar la "resistencia" de la planta al estrés al cual esté sometida (Azcon-Bieto y Talon, 1993). De forma global, ante condiciones adversas, las plantas pueden desarrollar dos tipos de respuestas: a) La planta desarrolla funciones y estructuras que contrarrestan (o protegen de) las condiciones, de forma que éstos no llegan, o llegan muy atenuadas a la mayoría de las células. b) en otro tipo de respuesta son las células las que adaptan sus funciones para que puedan operar en condiciones adversas, es decir, las células resisten esas condiciones adversas. Con frecuencia en las plantas se dan simultáneamente los dos tipos de respuesta o mecanismos de adaptación: contrarrestar y resistir (Barcelo y Nicolas, 1992).

Los diversos tipos de estrés que las plantas enfrentan constituyen presiones selectivas que han generado diferentes patrones de respuesta de las plantas frente a estos diferentes tipos de estrés, que pueden ser morfológicos, físicos, químicos, nutricionales, fenológicos, de asociación con otras plantas u otros organismos, así como diferentes grados de resistencia que pueden llegar a desarrollar para contrarrestarlo (Loyola-Vargas, 1990). Estas respuestas varían dependiendo del tipo de planta, de su estado de salud, así como de su estado de desarrollo, características genéticas y medio donde viven (Harbone, 1985)

---

**a) Respuesta de las plantas al estrés causado por herbívoros.** Dentro de los estudios de las plantas, el estrés causado por herbívoros y patógenos constituye uno de los temas sobresalientes en el campo de la ecología química (Rosenthal y Dirzo, 1997), ya que a los factores químicos se les ha atribuido un papel muy importante en la defensa de las plantas contra sus consumidores (Ehrlich y Raven, 1964; Kubo y Hanke, 1985; Rhoades, 1979).

El papel de los metabolitos secundarios de las plantas como mediadores de esta interfase biótica ha despertado el interés de los investigadores desde hace varias décadas y ha sido motivo de numerosas revisiones, dando pauta a nuevas investigaciones (Ehrlich y Raven, 1964; Rhoades y Cates, 1976, Rhoades, 1979, Kubo y Hanke, 1985; Berenbaum, 1988; Rosenthal y Janzen, 1989; Snook *et al.*, 1989; Espinosa-García y Langenheim, 1991; Wiseman *et al.*, 1992; Bergvinson, 1993, 1995; Bernays y Chapman, 1994; Rosenthal y Dirzo, 1997; Schultz, 1998).

Actualmente existen diversos trabajos que sustentan la teoría de la defensa química de las plantas frente al estrés causado por herbívoros; en estos trabajos la parte medular de la defensa es atribuida a factores químicos, por lo que se ha explorado el papel de los metabolitos secundarios como un mecanismo de respuesta ante el estrés causado por herbívoros (Berenbaum, 1988), ya sea por efecto de una sustancia en particular del metabolismo secundario (Berenbaum *et al.*, 1991), un grupo de sustancias, o bien, el efecto de mezclas de compuestos secundarios (Espinosa-García y Langenheim, 1991). Sin embargo, existe poca evidencia que pruebe que un compuesto individual o una mezcla determina la resistencia de las plantas contra un herbívoro o un patógeno con cierto grado de especialización (Berenbaum y Zangerl, 1993). En ocasiones, su actividad biológica se basa en la diversidad de compuestos; o bien, la efectividad contra un grupo de consumidores, pero puede ser ineficaz contra otros (Kubo y Hanke, 1985). Por ello, la teoría de la defensa química ha tratado de sustentar como responden las plantas al estrés por herbivoría y cual es el papel de los metabolitos secundarios, bajo diferentes perspectivas (Berenbaum, 1988).

---

**b) Teoría de la Defensa Vegetal.** Esta teoría pretende explicar cómo responden las plantas y su susceptibilidad a ciertos grupos de consumidores. Frankel (1959) fue uno de los primeros en proponer que la razón de ser de los metabolitos secundarios es la protección del vegetal frente a sus consumidores. Después, Erlich y Raven (1964) mostró que existe una asociación entre la alimentación de familias de mariposas y ciertas familias de plantas. Cada familia de mariposas estaba asociada con una serie específica de metabolitos secundarios de las familias de plantas. Estos datos los llevaron a suponer que los perfiles químicos de las plantas, así como la distribución y consumo de las mismas por las mariposas, era un claro resultado de coevolución, estas investigaciones proponen que la aparición de una característica nueva en la defensa vegetal le permite a las plantas escapar de la herbivoría y sufrir una especiación múltiple (Serratos, 1993). Posteriormente, Mitter et al. (1988) propusieron el proceso de evolución de la contradefensa del herbívoro, la cual le permite a este una nueva colonización sobre un grupo de plantas que se originó a partir de la nueva defensa; lo cual fue ampliamente aceptado, sin embargo no ayudó a explicar la diversidad de metabolitos secundarios en un solo tejido vegetal y su posible función.

Dentro de la teoría de la defensa vegetal surgen diferentes hipótesis para explicar la presencia de compuestos secundarios, haciendo énfasis a diferentes factores ambientales, según se detalla a continuación.

La **hipótesis de la apariencia** propone que las plantas o los tejidos vegetales varían de acuerdo a su "apariencia" para los herbívoros (Fenny, 1976; Rhoades y Cates, 1976). Las plantas aparentes estarían defendidas por compuestos cuantitativos, que son sustancias que actúan como reductores de digestibilidad en los herbívoros, las cuales son costosas y efectivas contra herbívoros especialistas y generalistas, su efecto es proporcional a la concentración y son difíciles de superar evolutivamente. Por su parte, las plantas no aparentes estarían defendidas por compuestos cualitativos, toxinas de bajo peso molecular, baratas y efectivas a bajas concentraciones contra herbívoros generalistas, pero ineficaces contra especialistas aún en concentraciones altas, las cuales pueden ser superadas evolutivamente sin mucha dificultad. Esta

---

hipótesis tiene varios puntos débiles: 1) en un mismo tejido o planta se pueden encontrar simultáneamente compuestos cualitativos o cuantitativos (Grubb, 1992), 2) se basa solamente en relaciones planta-insecto, 3) algunos compuestos se pueden comportar como toxinas y reductores de la digestibilidad, y 4) algunos herbívoros responden a las toxinas de manera dependiente de la dosis.

La **teoría de la defensa óptima** propuesta por Mckey (1977) sugiere que el nivel de defensa de un tejido, depende de su valor adaptativo, por lo que, según esta hipótesis, las plantas "optimizan" la cantidad de metabolitos secundarios destinados a un tejido con relación al costo-beneficio de la asignación de recursos a su defensa. Esta hipótesis supone que la defensa es costosa, ya que estos recursos podrían destinarse al crecimiento y la reproducción. Rhoades (1979) sugirió que el costo de la defensa de una estructura no debe ser mayor al costo de la pérdida de la misma.

La **hipótesis del balance de carbono-nitrógeno** propuesta por Bryant *et al.* (1983) sugiere que la defensa química estará en función del medio en que la planta se desarrolle. En ambientes ricos en luz y pobres en nutrientes (particularmente de nitrógeno) se desarrollarán plantas que serán capaces de producir fotosintatos excedentes, por lo que su principal defensa será con compuestos secundarios basados en carbono: terpenos y fenoles. En contraste, las plantas que crecen en suelos ricos en nutrientes tendrían mayor cantidad de compuestos secundarios con estructura química basada en nitrógeno: alcaloides, aminoácidos no proteicos y compuestos cianogénicos. Sin embargo aún falta más comprobación de ésta hipótesis y observar el significado biológico de los cambios en la resistencia de las plantas a los insectos y discutir todo ello (Coviella, C. E. y J T Trumble, 2000)

La **hipótesis de la disponibilidad de recursos** propuesta por Coley *et al.* (1985) afirma que las plantas que crecen en sitios pobres en recursos (luz, agua, nutrientes) tienen pocas posibilidades de recuperarse de una defoliación parcial, por lo que tendrán que invertir particularmente en defensas no móviles, que no se reabsorben ni se sintetizan continuamente e incluso, tampoco desaparecen de

---

plantas senescentes. Por otra parte, las plantas que crecen en ambientes ricos en recursos y que pueden recuperarse rápidamente de una defoliación parcial invertirán poco en defensas y éstas serán móviles, rápidas de sintetizar y de eliminar (p. ej., alcaloides y terpenos).

La **hipótesis de la defensa neutral** propuesta por Edwards en 1989 considera que solamente unos cuantos compuestos son efectivos en la defensa vegetal contra insectos y el resto son neutrales. En la defensa neutral se cuentan características como la dureza de las hojas o la presencia de taninos, características que pueden tener múltiples funciones, tanto fisiológicas como de resistencia al ataque de microorganismos y de animales. Según esta hipótesis las plantas con mayor proporción de defensa neutral serían las más primitivas. Un punto interesante de esta hipótesis según la evidencia que se tiene sugiere que los metabolitos secundarios han cambiado muy poco a través del tiempo. La evidencia bioquímica indica que, si bien los cambios bioquímicos que permiten a una planta entrar a una nueva zona adaptativa pueden darse, son menos comunes de lo que sugiere la teoría de la coevolución de Ehrlich y Raven (1964) (Harbone, 1985).

La **diversidad de los metabolitos secundarios**, en las plantas, se ha relacionado generalmente con la presión que ejercen los consumidores sobre ellas, debido a que existe una suposición muy difundida en que una gran diversidad de metabolitos secundarios provee mayor protección contra los consumidores (Berenbaum, 1985; Kubo y Hanke, 1985; Jones y Firms, 1991, Jones y Lawton, 1991). Basándose en esta idea Jones y Lawton (1991) proponen cuatro hipótesis para explicar la diversidad de los consumidores de una planta y su relación con la diversidad de metabolitos secundarios. (1) *La hipótesis de la defensa diversa* que predice una correlación negativa entre la diversidad química de la planta y la riqueza de consumidores que sustenta, suponiendo que varios compuestos son más difíciles de superar que uno o dos. (2) *La hipótesis de la barrera bioquímica*, que predice una baja diversidad de insectos en plantas con compuestos poco usuales, argumentando que sus tasas de colonización deben reducirse en el tiempo, a causa de químicos nuevos. (3) *La hipótesis de la química*

---

*común*, según la cual la planta con alta diversidad química aumenta la posibilidad de compartir al menos algunas clases de compuestos con otras especies, facilitando el intercambio de hospederos entre herbívoros. (4) *La hipótesis del escape de los enemigos*, la cual predice un mayor número de especies de insectos en plantas con una química desconocida, ya que muchos enemigos naturales de los insectos herbívoros utilizan características químicas de la planta para localizar a su presa. Para probar estas hipótesis, Jones y Lawton (1991) examinaron reportes bibliográficos sobre la diversidad química de las especies de la familia Umbelliferae y sobre las comunidades de insectos que las consumen, encontrando una débil correlación entre la química desconocida de estas plantas y la riqueza de especies de insectos. El gran reto es que falta probar esta hipótesis en escenarios naturales.

La *hipótesis de la diversidad moderada* propuesta por Jones y Firms (1991) plantea que sólo una parte de la diversidad de metabolitos secundarios en las plantas tienen actividad efectiva contra los herbívoros y patógenos, mientras que el resto de los metabolitos secundarios son inocuos. En este sentido, las plantas que pueden producir muchos compuestos estarán mejor defendidas porque producen mayor cantidad de compuestos activos. Por otra parte, proponen que los compuestos inactivos pueden conservarse debido a que los costos de producción son bajos, pues es común que los metabolitos secundarios compartan rutas de biosíntesis entre ellos. Una objeción a esta hipótesis es que se sustenta en estudios farmacéuticos y agroquímicos, en los que se buscan compuestos de alta actividad biológica, que no necesariamente implican actividad en interacciones ecológicas. Es decir, la baja actividad contra patógenos de humanos o plagas agrícolas no implica necesariamente la falta de actividad contra consumidores de las plantas (Espinosa-García y Langenheim, 1991). Además, los compuestos aislados se prueban individualmente y fuera de su contexto ecológico donde actúan (Kubo y Hanke, 1985). Por lo anterior, se requiere evidencia directa que pruebe o rechace la hipótesis. Algunos autores como Jones y Lawton (1991) y Jones y Firms (1991) han analizado teóricamente la diversidad de los metabolitos secundarios y su papel en la defensa de las plantas, aunque sin considerar el



---

papel de la asignación de recursos. Por otra parte, Grubb (1992) considera que el estudio de la defensa vegetal no puede basarse en una sola característica o estrategia defensiva. Este autor propone que la teoría general de la defensa vegetal debe considerar varios aspectos: la historia de vida de la planta, la presencia histórica de herbívoros en la zona, la disponibilidad de recursos, el valor nutricional de la planta en relación con sus vecinas, así como otros tipos de defensa.

## **B. INTERACCIONES PLANTA-HERBÍVORO**

La hipótesis de la diversidad química permite analizar las interacciones en los sistemas agrícolas y explicar por qué algunos individuos en una población soportan conjuntos de consumidores diferentes a los de otros (Espinosa-García y Langenheim, 1991). Así mismo, las interacciones planta-herbívoro y planta-patógeno en los sistemas agrícolas son más evidentes que en los sistemas naturales ya que en los primeros el equilibrio natural entre las plantas y sus consumidores se ha roto y aparecen patrones más marcados de herbivoría y de resistencia vegetal (Bradshaw y Mortimer, 1986)

Dentro de las interacciones planta-herbívoro, el de planta-insecto es el más estudiado, ya que los insectos son considerados los agentes más activos de la selección natural sobre las plantas dado que sus actividades de alimentación y reproducción de una gran cantidad de especies de insectos dependen de ellas. De esta forma, las interacciones que se establecen entre éstas y los insectos van desde las positivas (polinización) hasta las negativas (herbivoría y parasitismo), así como un gran número de interacciones particulares que han servido como modelos para el análisis de los mecanismos de evolución. Ejemplo de esto son las plagas de insectos en los cultivos de importancia económica, ampliamente documentados y en los que existe renovado interés en cuanto a establecer estudios que se consideran específicamente como modelos de coevolución en las interacciones planta-insecto (Via, 1990) Las interacciones maíz-insectos son ejemplos de interacciones negativas en los modelos de coevolución, ya que el

---

maíz es considerado uno de los cultivos más domesticados y en el proceso de mejoramiento de sus características morfológicas, fisiológicas y químicas se ven alteradas al promoverse por ejemplo, un incremento considerable en la producción de granos y otros componentes de interés humano; por ello, la asignación de recursos hacia otras funciones, tales como la defensa es menor haciéndolo más susceptible al ataque de plagas (Rosenthal y Dirzo, 1997), lo que permite el análisis de los posibles mecanismos naturales de defensa ante cualquier tipo de plaga (Darwin, 1859; Ehrlich y Raven, 1964; En Serratos, 1993).

### **C. METABOLISMO SECUNDARIO**

La producción de compuestos derivados del metabolismo secundario es una respuesta de las plantas ante el ataque de los herbívoros (Bernays y Chapman, 1994). Los primeros compuestos secundarios estudiados se encontraron asociados a glándulas y tricomas en las plantas (Morthes, 1980), motivo por el cual se supuso que eran sustancias de desecho que las plantas sólo excretaban o que eran vestigios de rutas metabólicas útiles en circunstancias ambientales anteriores, e incluso que eran respuestas metabólicas anteriores al surgimiento del metabolismo primario. Sin embargo, los compuestos secundarios aunque fueron consideradas menos importantes que el metabolismo primario, no se habrían conservado durante decenas, cientos y, algunas veces, miles de años sin conferir alguna ventaja selectiva a las plantas (Wink, 1997; Cavalier-Smith, 1992).

En los últimos 30 años la concepción del metabolismo secundario ha cambiado, sus productos ya no son considerados desperdicios celulares. Actualmente se sabe que son reguladores de procesos fisiológicos complejos, se entiende ya que el papel de los compuestos secundarios se debe buscar no sólo en las plantas, sino también en las respuestas bioquímicas que inducen en los organismos con los que interactúan (Croteau, 1987), puesto que, además de su participación en la resistencia vegetal contra herbívoros y patógenos (Bernays y Chapman, 1994; Ehrlich y Raven, 1964; Fenny, 1976, Schultz, 1998), se les ha asociado con diferentes interacciones ecológicas: alelopatía, interacciones

---

mutualistas de plantas con otros organismos (Turlings y Berney, 1998), interacciones de herbívoros con el tercer nivel trófico (Coley y Kursar, 1998), y resistencia contra factores abióticos (Bernays y Chapman, 1994; Cates, 1996).

Existe una gran diversidad de metabolitos secundarios involucrados en la defensa vegetal: terpenos, compuestos fenólicos, alcaloides, aminoácidos no proteicos, péptidos, glucósidos, etc. Su síntesis está determinada genéticamente, pero existen marcadas influencias del ambiente en su cantidad y calidad (Langenheim, 1994). Estos compuestos se forman en mayor grado en los tejidos jóvenes con activo crecimiento, por lo que los factores que afectan el crecimiento de estos tejidos también afectan su síntesis (Edwards *et al.*, 1983). Normalmente se encuentran en los tejidos vegetales como mezclas, por lo que la respuesta que causan en los consumidores puede ser diferencial, ya sea por compuestos individuales o por combinaciones (Berenbaum, 1988; Espinosa-García y Langenheim, 1991), pueden actuar como tóxicos generalizados, como venenos para sistemas específicos o bien como reductores de digestibilidad de proteínas o de carbohidratos (Langenheim, 1994) o incluso pueden también inducir el consumo por su asociación con azúcares (Guevara *et al.*, 1997).

#### **D. LOS COMPUESTOS FENÓLICOS**

Existen tres clases principales de compuestos secundarios de acuerdo a su origen o ruta de biosíntesis: fenólicos, nitrogenados y terpenos. Dentro de los compuestos fenólicos destacan los fenoles simples, los flavonoides, las quinonas y los taninos (Bernays y Chapman, 1994)

Los compuestos fenólicos (ácidos hidroxicinámicos) son compuestos que se caracterizan por presentar un anillo aromático con uno o más grupos sustituyentes como hidroxilo, carboxilo y metoxilo, y a menudo otras estructuras cíclicas aromáticas (Salisbury, 1994). El anillo aromático que presentan se une a diversos grupos libres o se liga con otra función éster o éter (Bruneton, 1991) y otros se encuentran ligados con azúcares y péptidos (Harborne, 1985).

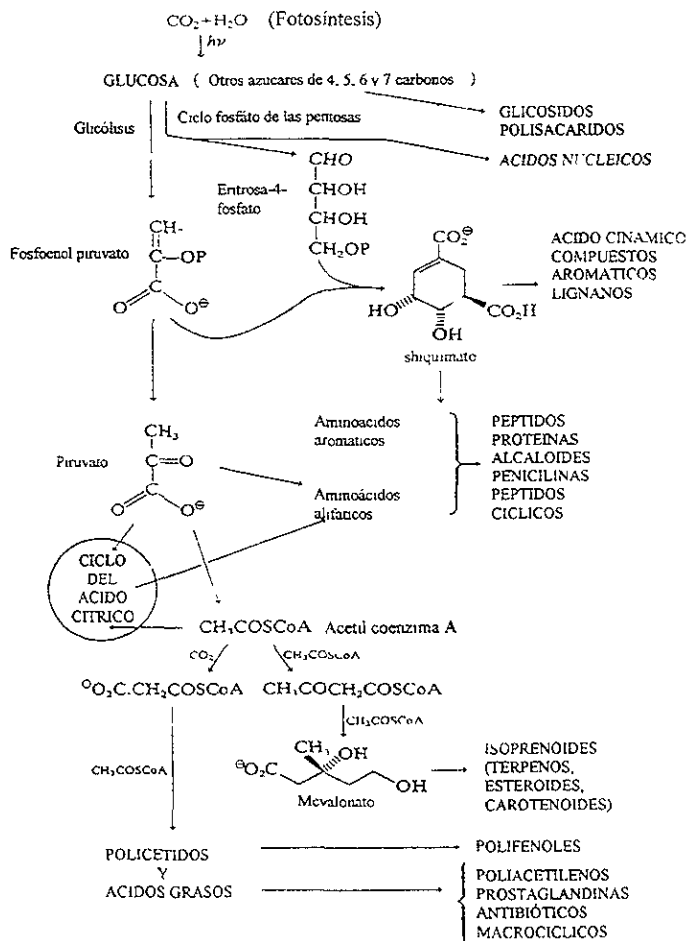


Figura 1. Esquema General de las Rutas Biosintéticas de Metabolitos Secundarios (Harbone, 1985)

---

Estos compuestos presentan propiedades ácidas, son ligeramente solubles en agua y tienden a formar puentes de hidrógeno con otras moléculas, incluyendo metabolitos secundarios (Waterman y Mole, 1994). En este grupo se incluyen los taninos, los flavonoides, las quinonas y los fenoles simples. A este último pertenecen los ácidos fenólicos (Herman, 1989).

Los ácidos fenólicos se pueden dividir en dos grupos: (1) los solubles o libres que los encontramos en menor proporción, y (2) los conjugados unidos a un azúcar ligados a pared celular (Bergvinson, 1993).

Uno de los pasos más importantes en la evolución de las plantas fue la biosíntesis de compuestos fenólicos, los cuales se encuentran presentes en la gran mayoría de las plantas, y resultan importantes porque se transforman en varios derivados combinados con proteínas, como las fitoalexinas, diversos flavonoides (antocianinas) y las ligninas, que además de la función de sostén, también proporciona protección contra el ataque de patógenos y el consumo por insectos (Swain, 1979; Salisbury, 1994). Durante los diferentes estadios de desarrollo de la planta, la concentración de estos compuestos puede incrementar, según el daño en la planta, en defensa ante el ataque de un depredador (Morse *et al.*, 1991).

Los ácidos fenólicos se encuentran íntimamente relacionados con el proceso de lignificación de los tejidos vegetales. El proceso de lignificación involucra una serie de reacciones catalizadas por enzimas, las cuales producen los derivados alcohol-cinámicos por medio de carbohidratos, aminoácidos fenilpropanóicos y, finalmente, derivados del ácido cinámico (Goodwin y Mercer, 1983). La fenilalanina es de particular importancia ya que ésta se deriva el ácido cinámico precursor de la mayoría de los compuestos fenólicos (Bergvinson, 1993). Una cierta proporción de estos derivados alcohol-cinámicos se convierten, mediante un proceso de deshidrogenación, en radicales libres los cuales inician un proceso aleatorio de polimerización no-enzimática que resulta en la producción de lignina (ver Figura 2) (Fujikawa *et al.*, 1982a, b; Goodwin y Mercer, 1983).

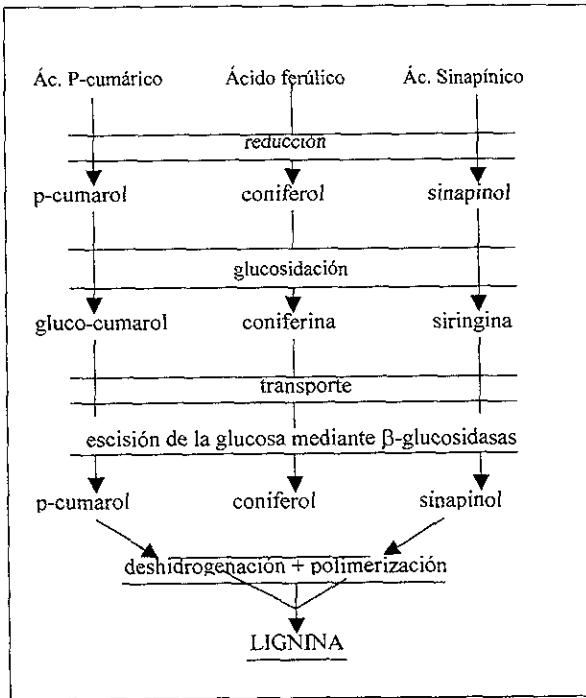


Figura 2. Esquema de la biosíntesis de la lignina (Hess, 1980).

Salisbury (1994) revisa los pasos de la síntesis del ácido cinámico a partir de una desaminación que se cataliza por la fenilalanina amonioliasa (*PAL*). Subsecuentemente, este ácido se convierte en el ácido p-cumárico por adición de un átomo de oxígeno del  $O_2$  y un átomo de hidrógeno del NADPH. Después, ocurre una segunda adición de otro hidroxilo al p-cumarato por una reacción similar a la anterior, formando el ácido cafeico. Una tercera adición pero esta vez de un grupo metilo de la s-adenosilmetionina a un grupo OH del ácido cafeico, forma el ácido ferúlico. Posteriormente, el ácido cafeico forma un éster con un alcohol derivado de la ruta del ácido shikímico: el ácido quinico, para producir el ácido clorogénico

La acumulación de ácidos hidroxicinámicos ocurre en todos los tejidos ver figura 3. Estos compuestos son constituyentes de la pared celular en vegetales, pero existe una gran variación en cuanto a cantidad y clase de dichos metabolitos

en los diferentes tejidos (Serratos, 1993; Wiermann, 1981). Otras posibles funciones de estos ácidos ligados a la pared celular sería como reguladores del crecimiento mecánico de la célula, mediante los cambios conformacionales en los polímeros de la pared celular, o bien, fungen como agentes protectores contra microorganismos, patógenos e insectos (Yamamoto y Towers, 1985; Nishitani y Nevins, 1990) y el ácido p-cumárico está asociado con la formación de paredes secundarias y correlacionadas con la formación de lignina (Fig.2) (Jung, 1989).

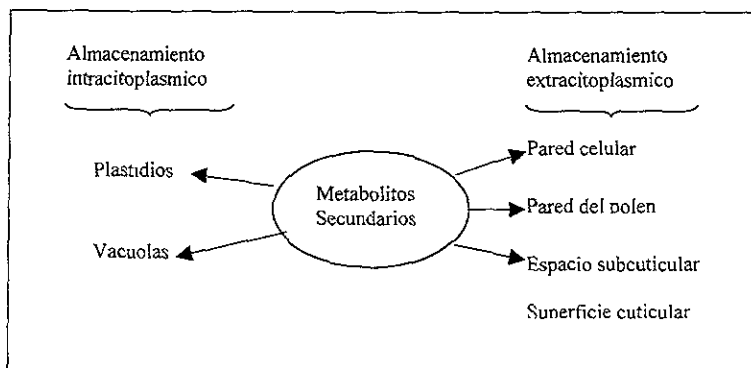


Figura 3. Esquema de la acumulación de metabolitos secundarios en diferentes áreas en la planta (Wiermann, 1981).

Los ácidos cumárico y cafeíco se encuentran universalmente presentes en las plantas superiores en forma libre o esterificados, así como sus derivados metilados como el ácido ferúlico y el ácido sinápico (Goodwin y Mercier, 1983).

Los fenoles presentan una clara función repelente, por ejemplo, son los taninos los principales responsables del sabor astringente y amargo de muchas plantas, en tanto que la rotenona se caracteriza por ser tóxico para insectos, dado que es un potente inhibidor de la respiración mitocondrial (Argilés y López, 1986).

---

## E. IMPORTANCIA DEL MAÍZ

El maíz (*Zea mays* L.) es una planta de la familia *Poaceae* que constituye uno de los recursos naturales relevantes en la historia de la humanidad atribuyéndole importantes características en el ámbito científico, tecnológico, social, cultural, económico y político (Reyes, 1990; Robles, 1994).

Una característica de este cultivo es su gran capacidad adaptativa, por lo que es exitoso en una amplia diversidad de climas desde el ecuador hasta los 50° de latitud norte y 42° de latitud sur y en altitudes hasta de 3800 m (Ortega, 1987). Sin embargo, se adapta mejor a suelos fértiles y húmedos, en las regiones subtropicales templadas y regiones subtropicales altas, en donde las temperaturas son altas en el día y bajas durante la noche (Reyes, 1990).

En México, el maíz representa uno de los principales cultivos por su volumen de producción, área cultivada y el valor de la producción, ya que para este se destina el 43% de la superficie agrícola (FAO, 2000). En nuestro país la utilización de este cultivo es principalmente como alimento con un alto valor nutritivo (Reyes, 1990).

Debido a la importancia del maíz para la población humana es necesario realizar un aumento en el rendimiento de los cultivos como un objetivo prioritario en cualquier programa agrícola destinado a satisfacer la demanda del mercado (Robles, 1994). Sin embargo, varios factores limitan la producción de maíz, uno de estos factores, son las pérdidas causadas por plagas de insectos que ocasionan deterioro sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas. Esto ha llevado a mejorar líneas de maíz resistentes al ataque de estas plagas, por lo que se requieren estudios en la resistencia de la planta y el comportamiento de las plagas ante las líneas desarrolladas (Ortega, 1987).



---

## **a) PLAGAS QUE AFECTAN AL MAÍZ**

Uno de los factores bióticos de mayor influencia en las pérdidas de este cultivo, está representado por las plagas de insectos que son capaces de infestar y atacar al maíz en cualquier etapa de su desarrollo, frecuentemente con graves consecuencias (Serratos, 1993).

Dentro de los insectos que son considerados como plagas importantes por causar daños en los principales cultivos en el continente americano, encontramos a algunos lepidópteros, en particular, los gusanos cortadores, eloteros y barrenadores. En este grupo se considera al gusano cogollero y al gusano barrenador (Ortega, 1987).

### **COGOLLERO**

**b) El gusano cogollero.** El gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*, J.E. Smith.) lo describe Ortega (1987) como una de las principales plagas que ataca al cultivo de maíz, causando destrozos desde la etapa de plántula temprana hasta la premadurez (Fig. 4). Otros cultivos de los cuales también se alimenta son: el sorgo, la alfalfa, el frijol, la papa, el tomate, el pepino, el algodón y el tabaco, entre otros.

Después de la eclosión, el insecto comienza a alimentarse raspando la epidermis foliar, y más tarde, pasa al verticilo (cogollo) donde se alimenta de manera voraz. En la etapa larvaria, los gusanos son pequeños, de color verde oscuro y causan extensos destrozos en las hojas que son muy evidentes y características en la forma de las marcas donde se alimentaron las larvas cuando éstas se despliegan. Por lo anterior una infestación tardía del verticilo afecta las espigas y todas las partes de la mazorca.

Cuando el clima es caliente y seco, las larvas completamente desarrolladas, que han caído al suelo antes de convertirse en pupas, comienzan a alimentarse de la base de la planta, cercenando el tallo tierno. Por lo general, una sola larva se encuentra en el verticilo debido a que durante el segundo o tercer estadio se presenta canibalismo

Después de seis estadios larvales, la larva de color café grisáceo (Fig. 4) completa su desarrollo (3 cm de largo), cae al suelo e inicia la etapa de pupa en una celdilla de tierra a unos pocos centímetros debajo de la superficie del suelo. En el verano, la metamorfosis tarda entre ocho y nueve días mientras que en el invierno, se lleva a cabo hasta en 30 días. Los adultos que emergen de la pupa, son palomillas de color gris oscuro que miden de 20 a 25 mm y tienen una conspicua mancha blanca en el extremo de las alas traseras.

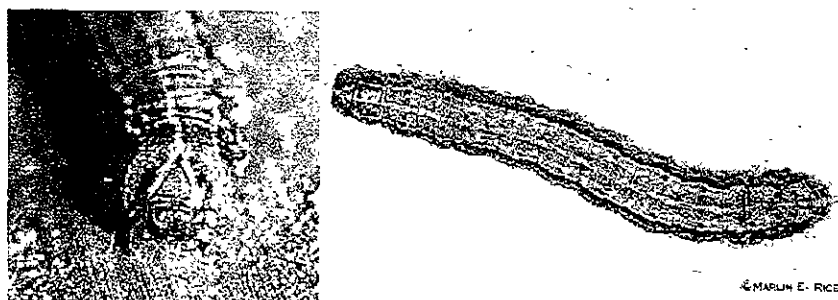


Figura 4. *Spodoptera frugiperda*

Esta plaga presenta una distribución amplia en México, principalmente en las regiones de zonas tropicales y subtropicales. Su distribución abarca desde el Norte de E.U.A. hasta América del Sur (Robles, 1994) y es posible encontrar especies muy afines en África y Asia (Ortega, 1987).

### **BARRENADOR**

c) **El gusano barrenador grande del maíz.** El gusano barrenador grande del maíz (*Diatraea grandiosella*, Dyar) como menciona Ortega (1987) es otra plaga de importancia que afecta el cultivo de maíz, sorgo y otros pastos (Fig. 5). Los primeros indicios del ataque de esta plaga son las hileras de pequeños agujeros (o el barrenado de las marcas) que pueden observarse cuando las hojas se van desplegando durante la etapa del verticilo medio, destruyendo otras partes de la planta, como la nervadura central y alimentándose de la sección de la hoja que envuelve al tallo. Una de las características de los daños causados, es el corte

parcial del tallo desde adentro, cerca del nivel del suelo, ya que los barrenadores permanecen en la base del tallo debajo de la sección afectada, por lo que los tallos que han sido cortados se quiebran fácilmente.

En estado de larva son blanquecinos de cabeza negra (Fig. 5) que se alimentan de las hojas enrolladas, más tarde son moteados blanquecinos o color crema, de cabeza color café. Las larvas en verano son moteadas (Fig. 5A) y las de invierno blanquecinas (Fig. 5B). Las larvas mudan varias veces antes de formar pupa que son de color café. En estado adulto miden de 3 a 3.5 cm de expansión alar, son de color paja con alas superiores triangulares y presentan manchas negras conspicuas en cada segmento de su cuerpo. Esta plaga se encuentra presente en zonas subtropicales en E.U.A. y México (Ortega, 1987).

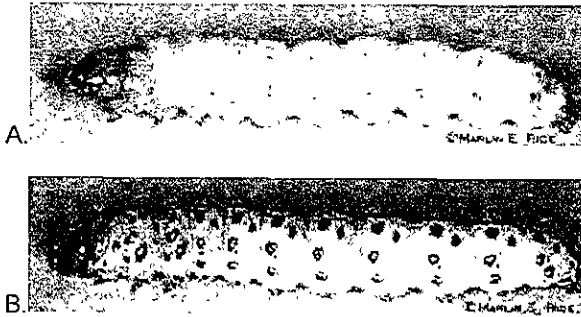


Figura 5. *Diatraea grandiosella*. a. Larva en invierno y b. Larva en verano.

---

## F. EL PAPEL DE LOS COMPUESTOS FENÓLICOS EN LA RESISTENCIA DE LAS PLANTAS.

Algunos trabajos con maíz destacan que los compuestos fenólicos se han relacionado con la resistencia de las plantas a herbívoros y patógenos (Waterman y Mole, 1994) y en el maíz se han encontrado frecuentemente ejemplos de estos compuestos: Farrell (1920) discute el papel activo del ácido maizénico de los estigmas del maíz en la atracción a las polillas del gusano de la mazorca, de igual forma Starks (1967) reporta que los estigmas de la mazorca presentan sustancias que provocan una respuesta en la alimentación de las larvas de cuarto estadio. Poole (1935) sugirió que los factores que confieren resistencia a la planta pueden ser compuestos químicos que la misma planta de maíz produce. De igual forma Walter (1957) reporta que las razas endogámicas de maíz dulce, parecen tener un factor letal en los pelos de la mazorca, y concluye que, aunque en las plantas se depositan más huevos, el número de larvas es menor y por lo tanto también se reduce la pérdida de grano. Omán (1964) señaló que los constituyentes que producen las planta tienen un marcado efecto sobre el desarrollo del insecto (Serratos, 1993). Así mismo se ha observado que los ácidos fenólicos forman parte del mecanismo de inhibición contra la invasión de microorganismos, en la aleurona y pericarpio de granos de maíz, actuando como agentes protectores o como inhibidores de crecimiento de los microorganismos (Fulcher *et al.*, 1972).

Serratos *et al.* (1987) reportó una correlación positiva entre la concentración total de compuestos fenólicos de granos de maíz adicionados a dietas artificiales de insectos adultos de *Sitophilus zeamais* que causan un efecto sobre el comportamiento alimenticio, ya que dichos extractos inhiben significativamente el consumo de alimento del insecto, especialmente cuando se usan extractos provenientes de razas de maíz consideradas como resistentes a la infestación. Resultados semejantes se obtuvieron al mostrar que algunas fracciones de extractos de maíz resistente presentaban mayor repelencia contra el gorgojo del maíz (Tipping *et al.*, 1987). Wiseman *et al.* (1992) evaluaron el efecto de la maizina, ácido clorogénico, epimaizina y 3-metoximaizina, que son compuestos

---

presentes en estigmas de diferentes variedades de maíz, sobre el crecimiento de las larvas de *Helicoverpa zea*, encontrando variación en el peso de las larvas al suministrarle estos compuestos en sus dietas

En trabajos con líneas resistentes y susceptibles del maíz frente a diferentes plagas de insectos, se reportan derivados fenólicos como el ácido E-ferúlico y p-cumárico que contribuyen a la resistencia del maíz cuando éstos son suministrados a las dietas de las larvas, asimismo se reporta que en granos de maíz, estos compuestos fenólicos se encuentran en cadenas largas en la pared celular, lo que provee una resistencia mecánica a *Sitophilus spp.* debido a la producción de ácido E-ferúlico y de arabinoxilano en una porción de la pared celular (Arnason *et al.*, 1992). Por otra parte, se encontró un efecto del ácido E-ferúlico y p-cumárico en maíz resistente a *Fusarium graminearum* (Assabgui *et al.*, 1993).

Los ácidos ferúlico y cumárico son los principales constituyentes de la pared celular de las gramíneas y los que prevalecen en la hoja y el grano de maíz (Hartley *et al.*, 1978, en Bergvinson, 1993). Estos se encuentran en forma conjugada (Harbone, 1985). Se ha sugerido que los ácidos ferúlico y trans-p-cumárico pueden afectar la sobrevivencia y el desarrollo de las larvas de *Sitophilus zeamais* y *Prostephanus truncatus*, dos plagas del grano de maíz, y que este efecto puede aumentar al mezclar ambos compuestos (Sen *et al.*, 1994). Philogene *et al.* (1995) encontraron que los ácidos hidroxámicos presentes en maíz resistente tienen un efecto importante en el desarrollo de insectos fitófagos.

En gramíneas, se ha reportado que los compuestos fenólicos desempeñan un papel importante en la defensa de las plantas contra los insectos (Frey *et al.*, 1997). Asimismo la enzima L-fenilalanina amonioliase precursora de compuestos fenólicos presenta el mismo incremento que los compuestos fenólicos (defensa inducida) en la resistencia contra herbívoros (Grey *et al.*, 1996, 1997, 1998) La concentración de ácidos fenólicos, fue el factor más importante en la inhibición de hongos en semillas de maíz (García, 2000). Chetrit *et al.* (1998) estudiaron la

---

variación ambiental con respecto a E-ferúlico y al P-cumárico contenidos en los granos de maíz.

Algunas de las investigaciones en las que se trata de elucidar los mecanismos involucrados en la resistencia del maíz, encontraron que los ácidos hidroxámicos y sus derivados pueden ser los causantes de la inhibición de la ingesta de los insectos (Arnason, 2000). Otras investigaciones que son enfocadas a los efectos de los metabolitos secundarios de maíz resistente sobre el crecimiento, desarrollo y fecundidad de los insectos considerados como plagas de importancia a escala mundial, fundamentan la importancia de éstos en la resistencia (Abel *et al.*, 1999, 2000; Binder *et al.*, 1999).

Como se menciona anteriormente, existen trabajos que reportan la resistencia de ciertos genotipos de maíz como el Zapalote Chico frente a *Heliothis zea* asociada con la toxicidad de sus estigmas. Snook *et al.* (1989) realizaron un análisis de flavonoides utilizando Cromatografía líquida de alta presión (CLAP, HPLC por sus siglas en inglés) y demostraron que la actividad de los estigmas puede atribuirse a un flavonoide identificado como maizina (2<sup>o</sup>-O- $\alpha$ -L-ramnosil-6-C-6-desoxi-xilo-hexo-4-ulosil luteonina), siendo un factor de antibiosis en la resistencia. Bergvinson (1993) registró que la resistencia del maíz frente al barrenador europeo *Ostrinia nubilalis* es atribuible al ácido hidroxámico DIMBOA (2,4-dihidroxy-7-metil-1,4-benzoxazin-3-ona), el cual disminuye el desarrollo e incrementa la mortandad de los insectos (Maxwell, 1984). Bergvinson *et al.* (1995) encontraron que diferentes genotipos de maíz tienden a reducir su valor nutricional cuando son atacados por plagas disminuyendo el contenido de nitrógeno y elevando los niveles de ácidos fenólicos en fibras de la pared celular.

---

## G. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El desarrollo de las plantas mejoradas de importancia económica y alimenticia como el maíz, ha llevado a profundizar el estudio de los mecanismos que estas plantas desarrollan para defenderse del ataque de diversos herbívoros. Los cultivos se adaptan fácilmente y por ello, cuando se manipulan las características que aparentemente dan mayor resistencia a una planta, se modifican las respuestas de ésta al ataque de los insectos que la consumen y éstos, a su vez, pueden modificar su conducta frente a la remoción de tejidos. Por tanto, el estudio de estos cambios, tanto en las plantas modificadas como en el marco de la teoría de la defensa vegetal señalada anteriormente planteó la necesidad de continuar con estos análisis integrando los posibles mecanismos de defensa química que se conocen basados en la producción de metabolitos secundarios, comparando la respuesta de las plantas de maíz resistentes a la herbivoría por medio de una evaluación cuantitativa del daño que le producen las plagas en diferentes etapas de desarrollo (Harbone, 1985; Serratos, 1993, CIMMYT, 1995).

Estudios preliminares realizados en el Laboratorio de Química de la Facultad de Ciencias de la UNAM con dos de las cuatro líneas de maíz estudiadas en el presente trabajo, revelaron diferencias significativas en el contenido de flavonoides en las hojas y estigmas de plantas previamente expuestas al ataque de barrenador y cogollero, así como diferencias importantes en la concentración de ácidos fenólicos, principalmente cumárico y ferúlico. Por otro lado, se ha detectado una disminución del peso de las larvas después de haber suministrado diferentes extractos a las dietas artificiales de *Spodoptera frugiperda* (Guevara et al., 1996, 1997, 1998). Sin embargo, no se ha dado un enfoque integral que relacione el comportamiento de la plaga en diferentes etapas del desarrollo del maíz. En el presente trabajo se decidió continuar las investigaciones encaminadas al estudio de los diferentes mecanismos químicos de respuesta de las plantas, basados en la producción de metabolitos secundarios, los cuales podrían jugar un papel de defensa en la planta, y que podría manifestarse por el nivel de daño foliar causado por los insectos

---

### III. HIPÓTESIS

Con base en la importancia de los compuestos fenólicos en la resistencia del maíz, frente al estrés causado por plagas en diferentes etapas de su ciclo de vida; y de su posible efecto en el nivel de daño foliar sobre las plantas de maíz con distinto grado de resistencia, se propone la siguiente hipótesis.

Si existen diferencias de susceptibilidad y resistencia a *Spodoptera frugiperda* y *Diatraea grandiosella* en ciertas líneas de maíz, entonces una mayor resistencia se reflejará en un menor ataque de una o ambas plagas, y que a su vez, el daño foliar estará relacionado inversamente con la producción de algunos compuestos fenólicos. Además la producción de metabolitos secundarios dependerá no sólo del daño producido por la herbivoría, sino también de las diferencias entre las líneas de maíz, de la etapa de desarrollo de la planta, de la biología de la plaga y del metabolito producido.

### IV. OBJETIVOS

El objetivo general de éste trabajo es conocer la relación entre la herbivoría foliar de *Spodoptera frugiperda* y *Diatraea grandiosella* en cuatro líneas de maíz con diferente grado de resistencia a estas plagas y la producción de compuestos fenólicos en las hojas de maíz.

Por otra parte, los objetivos particulares derivados de lo anterior son los siguientes:

- ◆ Conocer la variación en la resistencia y la variación en el daño foliar, en función de la edad de las hojas en cuatro líneas de maíz.
- ◆ Determinar la concentración de compuestos fenólicos (luteolina, maysina, ácido ferúlico, ácido cumárico y ácido cinámico) en las hojas de cuatro líneas de maíz, frente al daño causado por *Spodoptera frugiperda* y *Diatraea grandiosella*.



---

### III. HIPÓTESIS

Con base en la importancia de los compuestos fenólicos en la resistencia del maíz, frente al estrés causado por plagas en diferentes etapas de su ciclo de vida; y de su posible efecto en el nivel de daño foliar sobre las plantas de maíz con distinto grado de resistencia, se propone la siguiente hipótesis

Si existen diferencias de susceptibilidad y resistencia a *Spodoptera frugiperda* y *Diatraea grandiosella* en ciertas líneas de maíz, entonces una mayor resistencia se reflejará en un menor ataque de una o ambas plagas, y que a su vez, el daño foliar estará relacionado inversamente con la producción de algunos compuestos fenólicos. Además la producción de metabolitos secundarios dependerá no sólo del daño producido por la herbivoría, sino también de las diferencias entre las líneas de maíz, de la etapa de desarrollo de la planta, de la biología de la plaga y del metabolito producido.

### IV. OBJETIVOS

El objetivo general de éste trabajo es conocer la relación entre la herbivoría foliar de *Spodoptera frugiperda* y *Diatraea grandiosella* en cuatro líneas de maíz con diferente grado de resistencia a estas plagas y la producción de compuestos fenólicos en las hojas de maíz.

Por otra parte, los objetivos particulares derivados de lo anterior son los siguientes:

- ♦ Conocer la variación en la resistencia y la variación en el daño foliar, en función de la edad de las hojas en cuatro líneas de maíz.
- ♦ Determinar la concentración de compuestos fenólicos (luteolina, maysina, ác. ferúlico, ác. cumárico y ác. cinámico) en las hojas de cuatro líneas de maíz, frente al daño causado por *Spodoptera frugiperda* y *Diatraea grandiosella*.

---

## V. MATERIALES Y MÉTODOS

### A. MATERIAL BIOLÓGICO

Se utilizaron cuatro líneas de maíz, cuyas semillas fueron suministradas por el banco de germoplasma del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) en la estación del El Batán, Texcoco.

Las semillas se sembraron en el campo de la Estación Experimental del CIMMYT en Tlaltizapán, Morelos (ver anexo 1) en el Ciclo 98-B. Para cada línea se sembraron cinco surcos de 10 m de largo, en cada uno de 20 a 25 plantas por surco con una separación de 25 cm entre cada planta, las descripciones generales (D. Beck, com. pers.) de las cuatro líneas se encuentran a continuación.

La línea **CML 67** (CIMMYT Maize Line 67) (**L1**) fue derivada del germoplasma del Grupo 2 Antigua el cual es mejor para zonas tropicales y resistente para insectos. La línea es de maduración tardía y adaptada al trópico su grano es cristalino amarillo y ha sido usada en el programa del maíz del CIMMYT por muchos años como **línea resistente** contra el gusano cogollero, barrenador grande del maíz y barrenador de la caña de azúcar.

La línea **CML 139** (**L2**) fue adaptada a condiciones subtropicales y es derivada de la línea Mp78:518, la cual se desarrolló en la Universidad del Estado de Mississippi, basada sobre un germoplasma de Antigua obtenido del CIMMYT. Es intermedia en madurez con grano amarillo semicristalino. Tiene **buena resistencia** al gusano cogollero y al barrenador del maíz.

La línea **CML 135** (**L3**) fue derivada de la población 47 del CIMMYT, también conocida como Templado blanco dentado. Es subtropical, es intermedia en madurez y su grano es blanco dentado. Tiene **resistencia moderada** a varios insectos plaga del maíz.

La línea **CML 131** (**L4**) se derivada de la población 42 del CIMMYT, también se conoce como ETO de Illinois. Es subtropical, intermedia en madurez y su grano es blanco dentado. Es **altamente susceptible** al gusano cogollero, al barrenador del maíz y al barrenador de la caña de azúcar, y ha sido utilizada en el CIMMYT

---

durante varios años como variante susceptible a estas plagas. Tiene buena capacidad combinante y es resistente a la roya común *Puccinia sorghi*.

El orden de resistencia de las cuatro líneas para este trabajo es  $L1>L2>L3>L4$ .

## **B. TRATAMIENTOS**

Cada una de las líneas de maíz antes descritas fue sometida a tres tratamientos:

- a) **Control (CO)**. El control de cada línea consistió de plantas no infestadas, protegidas con insecticida granulado (Lorsban 450 2G) en tratamientos de 0.216 kg/ha, aplicado en el verticilo de las plantas como protección a los insectos masticadores.
- b) **Barrenador (BR)**. Cuatro semanas después de la siembra, en la etapa de seis a ocho hojas completamente extendidas, cada línea fue infestada artificialmente con larvas neonatas de gusano barrenador (*Diatraea grandiosella*)
- c) **Cogollero (CG)**. Cuatro semanas después de la siembra, en la etapa de seis a ocho hojas completamente extendidas, cada línea fue infestada artificialmente con larvas neonatas de gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*).

Los insectos fueron proporcionados por el CIMMYT, cultivados según Mihm (1983) y desarrollados en la Estación Experimental El Batán, Texcoco bajo los lineamientos establecidos por la Institución.

Para la infestación las larvas neonatas fueron mezcladas con granos molidos (polvos) de olote o de espiga. Se colocaron 30 larvas aproximadamente con un dispensador mecánico llamado "bazooka" (Mihm, 1989b).

La siembra se realizó el 16 de junio de 1998, posteriormente cuando las plantas presentaron de seis a ocho hojas extendidas, se realizó la infestación artificial de las plagas (6 de julio) A partir de esta fecha cada 8 días se realizaron las colectas. La primera colecta (**T1**) se realizó el día 15 de julio Segunda colecta (**T2**) el día 22 de julio Tercera colecta (**T3**) el día 15 de julio. La cuarta colecta (**T4**)

el día 5 de agosto. Este muestreo se llevó a cabo en cada línea de maíz: L 1, L 2, L 3 y L 4; y en cada tratamiento: CO, BR y CG.

Para determinar el efecto de la línea de maíz, la infestación por dos plagas y la edad foliar sobre una apical (A), una media (M) y una basal (B) se hizo un experimento factorial. Por lo tanto, la matriz para este diseño experimental es la siguiente:

$$\left( \begin{array}{c} 4 \text{ líneas de} \\ \text{maíz} \\ L1, L2, L3 \text{ y } L4 \end{array} \right) \times \left( \begin{array}{c} 4 \text{ etapas de desarrollo} \\ \text{de la planta (colectas)} \\ T1, T2, T3 \text{ y } T4. \end{array} \right) \times \left( \begin{array}{c} 3 \text{ tipos de} \\ \text{hoja} \\ A, M \text{ y } B \end{array} \right) \times \left( \begin{array}{c} 3 \text{ tratamientos} \\ \text{CO, BR y CG.} \end{array} \right)$$

En cada colecta (T1, T2, T3 y T4) se realizó un muestreo al azar (utilizando una tabla de números aleatorios) de hojas para determinar los niveles de daño y el contenido de fenólicos.

En cada colecta se obtuvieron 72 plantas, divididas de la siguiente forma: 18 por cada línea; seis controles, seis con barrenador (BR) y seis con cogollero (CG). De cada una de estas plantas se tomaron tres hojas, una apical (A), una media (M) y una basal (B) Es decir, en cada colecta se obtuvieron 216 hojas para evaluar el grado de herbivoría.

**Tabla 1.** Resume el protocolo de muestreo de las hojas de maíz para evaluar el grado de herbivoría, llevado a cabo en la primera colecta (T1) que, como se mencionó, se repitió en las colectas sucesivas (T2, T3 y T4)

T 1	L 1			L 2			L 3			L 4			Total
Tipo Hoja	Condición			Condición			Condición			Condición			
	CO	BR	CG	CO	BR	CG	CO	BR	CG	CO	BR	CG	
A	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	72
M	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	72
B	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	72
Total	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	216

Nota Primera colecta=T1, CML 67=L1, CML 139=L2, CML 135=L3, CML 131=L4, control=CO, barrenador=BR, cogollero=CG, ápical=A, media=M, basal=B, los número representan el total de hojas colectadas

Para el análisis fitoquímico en cada colecta se obtuvieron 48 plantas, divididas de la siguiente forma 12 por cada línea, cuatro controles, cuatro con

barrenador y cuatro con cogollero. De cada una de estas plantas se tomaron tres hojas, una apical (A), una media (M) y una basal (B), es decir, en cada colecta se obtuvieron 144 hojas para el análisis fitoquímico.

**Tabla 2.** Resume el protocolo de muestreo de las hojas de maíz para el análisis fitoquímico llevado a cabo en la primera colecta (T1) que, como se mencionó, se repitió en las colectas (T2, T3 y T4) sucesivas.

T 1	L 1			L 2			L 3			L 4			Total
Tipo Hoja	Condición			Condición			Condición			Condición			
	CO	BR	CG	CO	BR	CG	CO	BR	CG	CO	BR	CG	
A	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48
M	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48
B	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48
Total	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	144

Nota: Primera colecta=T1, CML 67=L1, CML 139=L2, CML 135=L3, CML 131=L4, control=CO, barrenador=BR, cogollero=CG, ápical=A, media=M, basal=B, los número representan el total de hojas colectadas.

### C. ANÁLISIS DE HERBIVORÍA

Posterior a la colecta de las plantas, se separaron las hojas, se prensaron e inmediatamente se dibujaron los contornos en cartulina opaca y recortaron. Este dibujo representó el área intacta (**AI**) en cada hoja.

Con el análisis de herbivoría se determinó el grado de consumo por parte del insecto a través del porcentaje de área foliar consumida (**%AFC**). Para la determinación se utilizó un medidor Área Foliar (Delta T de VISES serie No. cb-13175). Se midió el área de cada hoja dañada (**AD**) por las larvas, posteriormente el valor se compara con el que se obtiene al medir el área intacta (**AI**) de la hoja con el dibujo en cartulina. Para obtener el porcentaje de área foliar consumida (**%AFC**) se introducen estos valores en la siguiente fórmula.

$$\%AFC = \left( \frac{AD}{AI + AD} \right) \times 100$$

Para realizar el análisis estadístico ANDEVA los datos del **%AFC** se convirtieron a arcoseno de la raíz cuadrada del **%AFC**, posteriormente se realizaron los análisis *post hoc* (Duncan) correspondientes.

---

Este análisis se realizó comparando el porcentaje de AFC por cada especie de plaga contra el control, en cada línea de maíz y durante las cuatro colectas. Este análisis permitió establecer que el %AFC por ambas plagas no difiere significativamente entre las hojas apicales, medias y basales en todas las líneas de maíz. Por lo tanto, el tipo de hoja no fue considerado como otra variable para el análisis fitoquímico.

#### **D. ANÁLISIS FITOQUÍMICO**

Una vez colectadas las hojas fueron lavadas para retirar residuos de tierra, se retiraron nervaduras y se cortaron en pedazos pequeños introduciéndose en bolsas de plástico para ser clasificadas por línea, condición y colecta, siendo posteriormente congeladas a -20°C para su análisis. Por cada línea se obtuvieron 3 bolsas (3 tratamientos) por cada colecta y tres repeticiones para cada muestra. Se determinó llevar a cabo la extracción de compuestos fenólicos libres (no ligados a un azúcar) por HPLC (High-Pressure or High-Performance Liquid Chromatography).

a) **Liofilizado.** Las hojas de maíz congeladas se colocaron en matraces balon de 250 ml. Los matraces se colocaron en un liofilizador (Marca Heto Modelo FD3) hasta sequedad total este proceso duró de 8 a 12 horas.

b) **Molienda.** Las hojas después de la liofilización se retiraron del matraz balon y se introdujeron en un molino eléctrico para café de uso domestico marca Braun, para obtener un polvo fino y proceder a la extracción

c) **Extracción.** La extracción de ácidos fenólicos y flavonoides, se realizó de acuerdo a la metodología propuesta por Bergvinson *et al.* (1995). Se pesaron 0.5 g de tejido seco (tres repeticiones) y se adicionó MeOH al 70% a temperatura ambiente, se homogeneizó el tejido con un Polytron modelo PT-1200 Brinkmann para posteriormente centrifugar a 500 g (centrifuga clínica Beckman) durante 10 min, se reunieron los sobrenadantes y el metanol fue evaporado en un rotovapor a 35°C, se ajustó la muestra a un pH 2.0 usando HCl 1M. La fracción acuosa resultante fue extraída a temperatura ambiente con 50 ml de acetato de etilo,

## VI. RESULTADOS

### A. HERBIVORIA

El análisis del nivel de daño foliar (%AFC) mostró que no hubo diferencias significativas entre las hojas apicales, medias y basales, tanto en el tratamiento con barrenador como con cogollero (Tabla 1). Por lo tanto, las hojas se juntaron para el análisis fitoquímico.

**Tabla 1** Análisis de varianza para determinar el efecto del daño foliar sobre las hojas de maíz en los tratamientos con (A) barrenador y (B) cogollero.

(A) Barrenador	gl	CM	F	P
<i>Fuente</i>				
Tiempo	3	50.3	173.5	<0.01
Tipo de hoja	2	0.3	1.1	n.s.
Tiempo x Tipo de hoja	6	0.5	1.6	n.s.
Error	276	0.3		
$F(6, 276) = 1.58; p < 0.2$				

(B) Cogollero	gl	CM	F	P
<i>Fuente</i>				
Tiempo	3	18.1	35.2	<0.01
Tipo de hoja	2	0.4	0.8	n.s.
Tiempo x Tipo de hoja	6	0.5	0.9	n.s.
Error	276	0.5		
$F(6, 276) = 0.9, p < 0.5$				

### a) CONTROL (CO)

Los resultados obtenidos del nivel de daño foliar (%AFC) en el tratamiento control (CO) se muestran en la figura 6, en la que se observa que los valores del %AFC son mínimos (no mayor de 0.2) y los resultados del análisis estadístico (ANDEVA) se muestran en la Tabla 2.

BARRENADOR

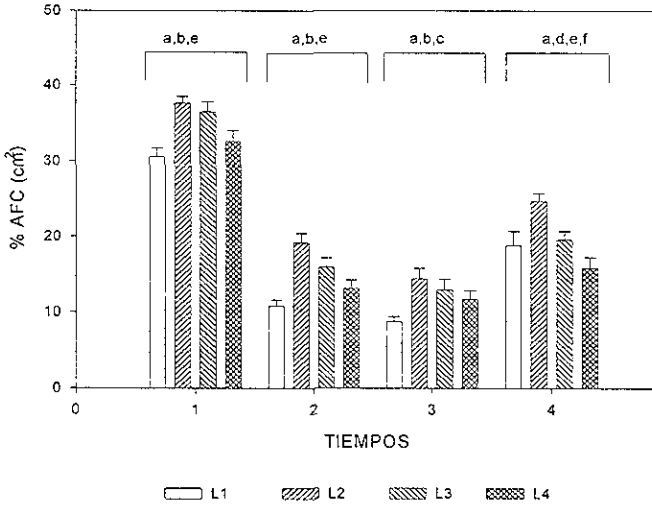


Figura 7. Nivel de daño foliar (%AFC) por el gusano barrenador en las 4 líneas de maíz a través del tiempo. Las siguientes comparaciones (de las líneas) son significativas (Duncan Post Hoc  $P < 0.05$ ). a= L1 vs L2, b= L1 vs L3, c= L1 vs L4, d= L2 vs L3, e= L2 vs L4, f= L3 vs L4. Las comparaciones significativas entre tiempos se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Análisis Post Hoc Duncan de las comparaciones significativas entre los tiempos en el tratamiento con barrenador (BR)

FACTOR	L1	L2	L3	L4
TIEMPO				
T1 vs T2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
T1 vs T3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
T1 vs T4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
T2 vs T3	n.s	<0.01	<0.01	n.s
T2 vs T4	<0.001	<0.01	<0.01	n.s
T3 vs T4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001



### c) COGOLLERO (CG)

Los resultados obtenidos del %AFC en las cuatro líneas de maíz y en los cuatro tiempos infestadas con cogollero, se muestran en la figura 8. El análisis estadístico (ANDEVA) se muestra en la Tabla 6.

**Tabla 6** Análisis de varianza para determinar el efecto del daño foliar sobre las hojas de maíz en el tratamiento con cogollero (CG).

Cogollero				
Fuente	gl	CM	F	P
Tiempo	3	18.1	61.3	<0.001
Línea	3	15.3	51.9	<0.001
Tiempo x Línea	9	2.2	7.3	<0.001
Error	272	0.23		

$F(9, 272) = 7.3; p < 0.0001$

El %AFC presenta una interacción significativa con la variable Tiempo y entre líneas, y en la interacción Tiempo-Línea con el %AFC, es decir, el %AFC varía a lo largo del Tiempo y en cada una de las líneas, y las cuatro líneas se comportan diferente a lo largo de los cuatro tiempos.

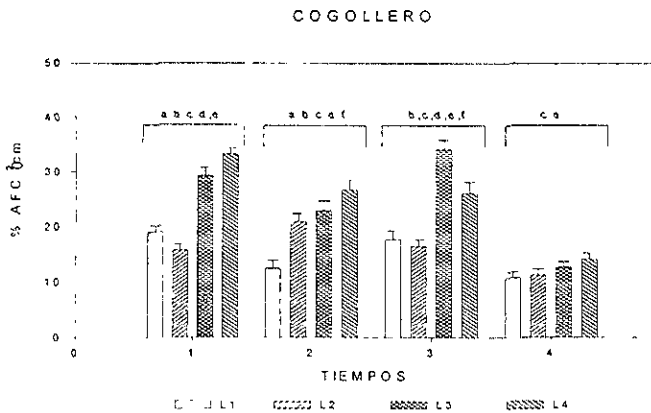


Figura 8 Nivel de daño foliar (%AFC) por el gusano cogollero en las cuatro líneas de maíz a través del tiempo. Las siguientes comparaciones (entre líneas) son

significativas (Duncan Post Hoc  $P < 0.05$ ): a= L1 vs L2, b= L1 vs L3, c= L1 vs L4, d= L2 vs L3, e= L2 vs L4, f= L3 vs L4. Las comparaciones significativas entre tiempos se muestran en la Tabla 7.

**Tabla 7.** Análisis Post Hoc Duncan de las comparaciones significativas entre los tiempos en el tratamiento con cogollero (CG).

FACTOR TIEMPO	L1	L2	L3	L4
T1 vs T2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
T1 vs T3	n.s.	n.s.	<0.001	<0.001
T1 vs T4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
T2 vs T3	<0.001	<0.05	<0.01	n.s.
T2 vs T4	n.s.	<0.01	<0.01	<0.001
T3 vs T4	<0.05	<0.001	<0.001	<0.001

A partir de estos datos podemos observar en la figura 8 que las cuatro líneas presentan un comportamiento diferente a lo largo del tiempo, en el que se aprecian diferencias en cuanto el nivel de daño foliar, aunque, se puede apreciar que las cuatro líneas en el cuarto tiempo presentan %AFC similar.

Es evidente que la L1 fue menos dañada y a lo largo del tiempo se mantiene casi en los mismos niveles de daño, aunque en el primer y tercer tiempo aumentan un poco el daño, en el cuarto tiempo disminuye

La L2 se observa que en el primer tiempo el daño es menor y aumenta en el segundo tiempo y disminuye en los siguientes tiempos.

Es evidente el daño en la L3 en el primer tiempo, pero éste disminuye en el segundo tiempo, y en el tercer tiempo, aumenta, aún más que en la primer tiempo, y en el cuarto tiempo disminuye.

La L4 fue la mas dañada de todas en el primer tiempo con una tendencia a disminuir a lo largo de los siguientes tiempos.

## ANÁLISIS DE VARIANZA (ANDEVA) MULTIVARIADO

Los resultados del análisis estadístico (ANDEVA) multivariado se muestra en la Tabla 8.

**Tabla 6.** Análisis de ANDEVA para determinar el efecto del daño foliar sobre las hojas de maíz en los tres tratamientos (CO, BR y CG), en las cuatro líneas (L1, L2, L3, L4) y en los cuatro tiempos (T1, T2, T3, T4).

Fuente	gl	CM	F	P
Tiempo	3	22.9	128.4	<0.001
Tratamiento	2	955.6	5364.8	<0.001
Línea	3	6.8	37.9	<0.001
Tiempo x Tratamiento.	6	23.0	129.1	<0.001
Tiempo x Línea	9	1.3	7.2	<0.001
Trat. x Línea	6	7.1	40.1	<0.001
Tiempo x Trat. x Línea	18	0.6	3.4	<0.001
Error	816	0.2		

$F(9, 272) = 2.47; p < 0.05$

Podemos observar en estos resultados que existe significancia o interacción en todas las variables, es decir el %AFC varía a lo largo del tiempo, varía dependiendo del tratamiento y es diferente en cada línea. Asimismo, cada interacción resultó ser significativo

Los resultados del análisis estadístico Post Hoc (DUNCAN), mostraron significancia ( $p < 0.05$ ) en los tratamientos con barrenador y cogollero como se muestra en la Tabla 9

En barrenador (BR) resultó significativo ( $p < 0.05$ ) en todos los tiempos con las líneas a excepción de la L1 y L4 en el T2 vs T3 y en la L4 con T2 vs T4. En la variable Línea en la L1 vs L2 en los cuatro tiempos, L1 vs L3 en T1, T2 y T3, en la L1 vs L4 en el T3, L2 vs L3 en el T4, L2 vs L4 en T1, T2 y T4, L3 vs L4 en T4.

En el tratamiento con cogollero (CG) encontramos significancia ( $p < 0.05$ ) en la variable Tiempo en todas las líneas a excepción de la L1 y L2 en T1 vs T3, L4 en T2 vs T3, L1 en T2 vs T4. En la variable Línea encontramos significancia en su mayoría a excepción de la L1 vs L2 en el T3 y T4, L1 vs L3 en T4, L2 vs L3 en T2 y T4, L3 vs L4 en T1 y T4

---

## **B. CONTENIDO DE ÁCIDOS FENÓLICOS**

En el análisis fitoquímico, se determinó el contenido de ácidos fenólicos (ácido cinámico, ácido ferúlico y ácido cumárico) y 2 flavonoides (luteolina y maysina). En las tres repeticiones por muestra analizadas, no en todos los casos pudo obtenerse un valor de concentración para cada compuesto. Por lo tanto, en ocasiones el contenido no se detectó, aunque pudiese estar presente. Debido a esto se ha omitido el error estándar en las figuras de contenido de compuestos fenólicos.

Los resultados obtenidos en el análisis fitoquímico se muestran a continuación por compuesto y posteriormente por línea.

### **a. LUTEOLINA**

La concentración de luteolina se muestra en la figura 9. A partir de estos datos podemos observar que en los tres tratamientos hay variación en la concentración de luteolina.

En el control la L1 en T1, tuvo muy poca concentración de luteolina, incrementándose en T2 considerablemente. En L2 solo hay concentración en el T2 y T3. En la L3, en T1 hay concentración alta, que disminuye en T2 y se incrementa en T3. En la L4, en T1, hay concentración de luteolina que disminuye en T2, aumenta en T3 y en T4 vuelve a disminuir un poco.

En barrenador observamos que en la L1 aparece en una mínima concentración en los tiempos T1 y T3. En la L3, en T2 se detectó pero disminuye en T3 y aumenta un poco en T4.

En cogollero podemos observar que en la L3 hay una concentración alta en T1, que va disminuyendo en T2, aumenta en T3 y se incrementa más en T4. La L4 detectó luteolina en T3.

## CONTENIDO DE LUTEOLINA

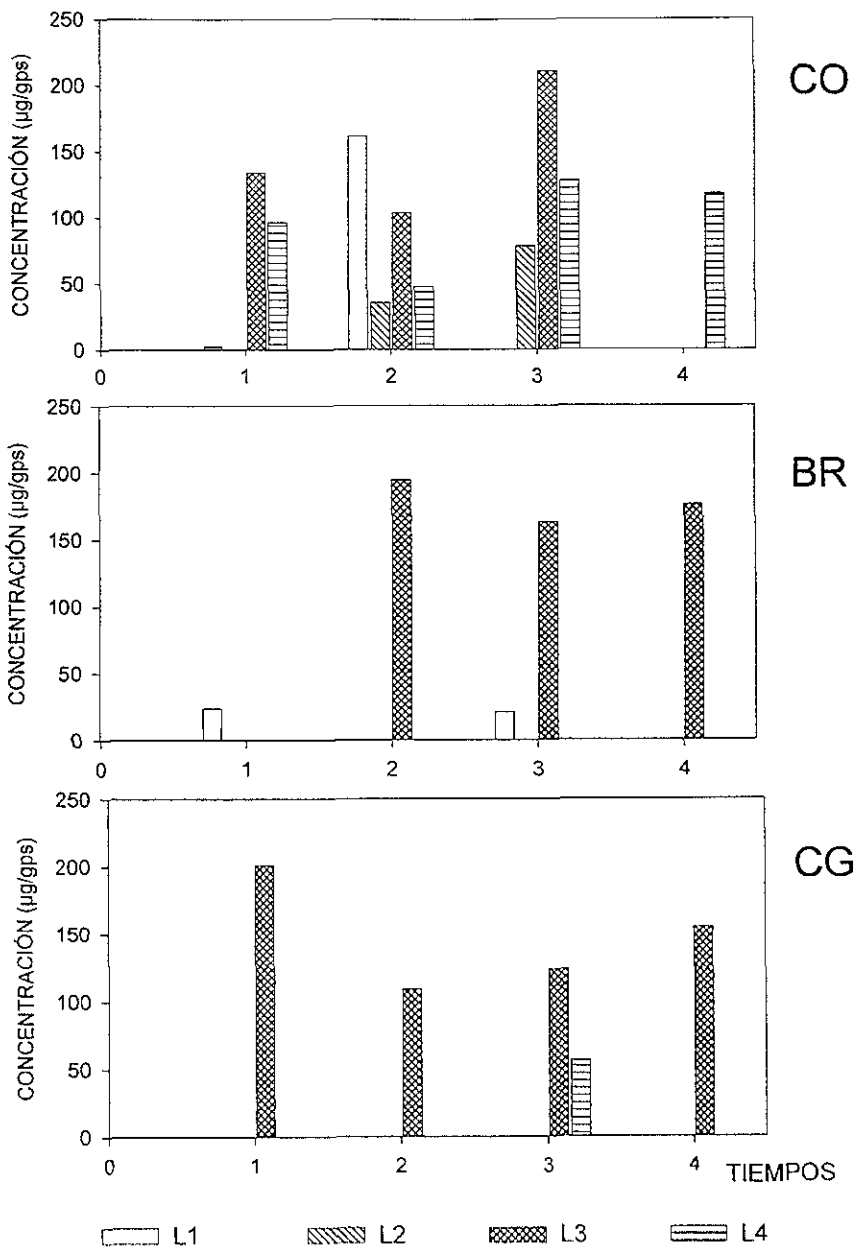


Figura 9. Contenido de luteolina en las cuatro líneas (L1, L2, L3 y L4) en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos

---

**b. ÁCIDO CINÁMICO**

Los resultados obtenidos en la concentración del ácido cinámico se muestran en la figura 10. A partir de estos datos podemos observar, que en el tratamiento control (CO) en la L1 se detectó en T1, disminuye en T2 casi a la mitad y aumenta nuevamente en T3 mas que al inicio. En la L3 solo se presentó en T1 y en la L4 en T3

En el tratamiento con barrenador (BR) podemos observar que hay presencia en la L1 en T2 y en T3. La L3 presentó ác. cinámico en los cuatro tiempos; las concentraciones más altas se presentaron en T1 y T4.

En el tratamiento con cogollero (CG) encontramos que en la L1, se produce ác. cinámico en T2 y en T4. En la L3 encontramos en los cuatro tiempos, las mayores concentraciones se presentan en T1 y en T4.

**c. MAYSINA.**

Los resultados obtenidos en la concentración de maysina se muestra en la figura 11. A partir de estos resultados podemos apreciar que en el tratamiento control (CO) en la L1 y en la L2, encontramos en T2 en diferente concentración. En la L3 encontramos en los tiempos T1 y T4. En la L4 en T3.

En el tratamiento con barrenador (BR) en las líneas L1, L2, L3 y L4 se detectó maysina únicamente en el T2. En la L1 y en la L2 la concentración es similar en T2, pero en la L4 difiere. En la L3 encontramos en el T2 y en el T4.

En el tratamiento con cogollero (CG) se detrmirió maysina en la L3 en todos los tiempos, variando la concentración en cada tiempo

## CONTENIDO DE ÁCIDO CINÁMICO

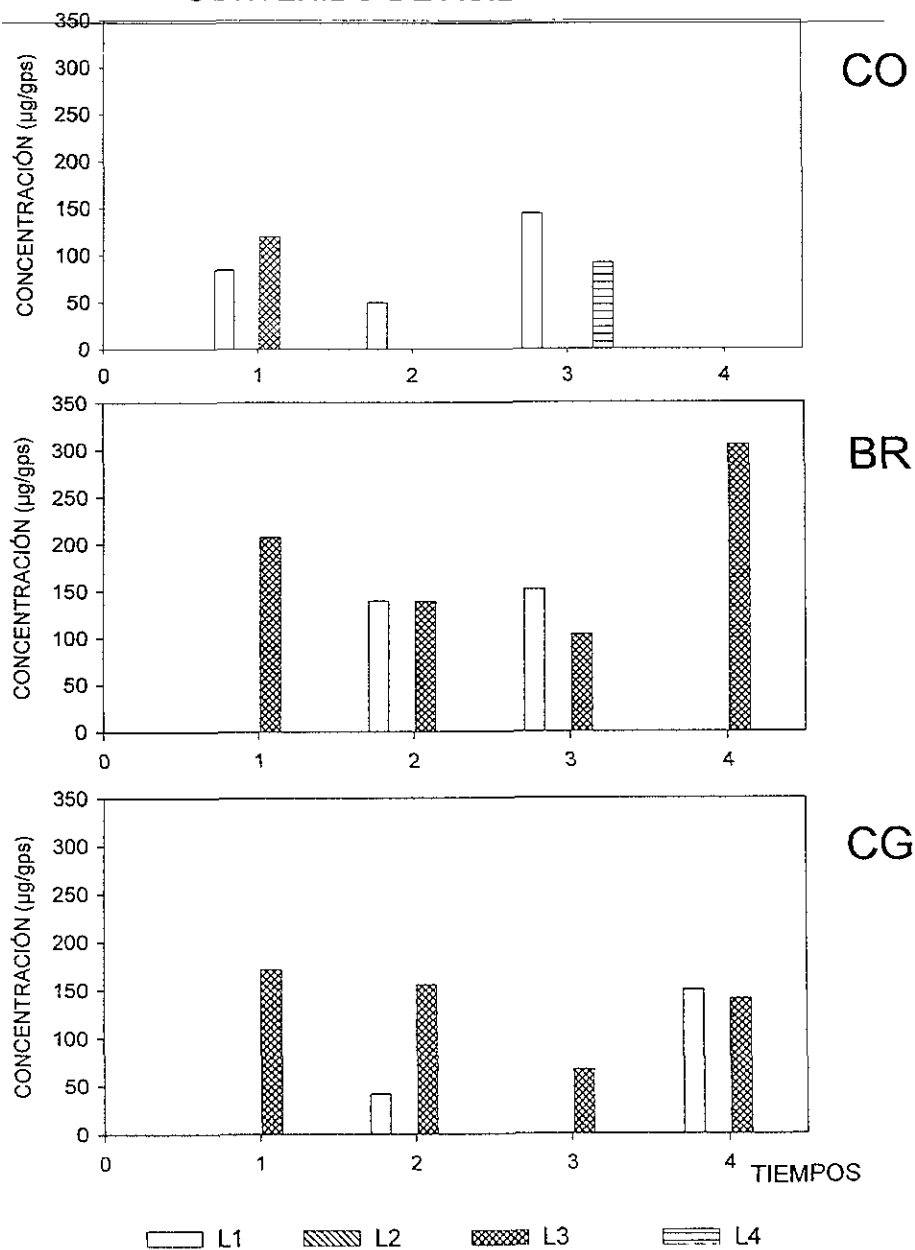


Figura 10. Contenido de ácido cinámico en las cuatro líneas (L1, L2, L3 y L4) en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos

### CONTENIDO DE MAYSINA

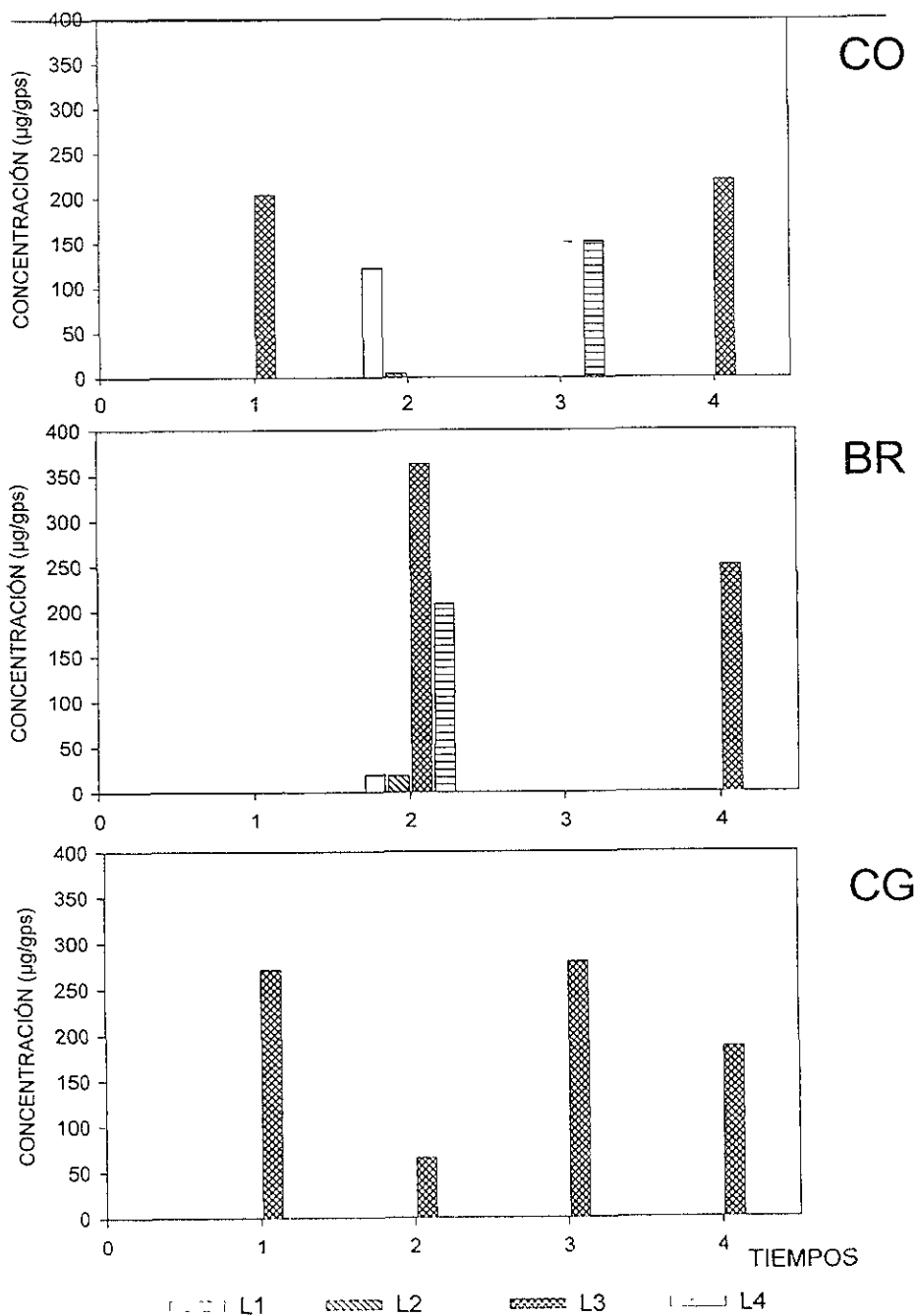


Figura 11. Contenido de maysina en las cuatro líneas (L1, L2, L3 y L4) en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos.



---

#### **d. ÁCIDO FERÚLICO**

Los resultados obtenidos en la concentración del ácido ferúlico se muestran en la figura 12. A partir de estos resultados podemos apreciar que en el tratamiento control (CO) el ácido ferúlico aparece solo en la L1 en el T3. En la L4 encontramos a este ácido solamente en T1 y en T4, a muy altas concentraciones.

En el tratamiento con barrenador (BR) encontramos ácido ferúlico en la L4 en los cuatro tiempos, en concentraciones altas, particularmente en el T1 y T3.

En cogollero (CG) en la L1 encontramos en el T2 y T3. En la L4 encontramos en T1, T2 y T4. Este último presentó la mayor concentración.

#### **e. ÁCIDO CUMÁRICO.**

Los resultados obtenidos en la concentración del ácido cumárico se muestran en la figura 13. A partir de estos resultados podemos apreciar que en el tratamiento control (CO) en la L3 se detectó ácido cumárico en el T1.

En barrenador (BR) podemos observar ácido cumárico en la L1 en el T1 y T2, presentando este último mayor concentración.

En cogollero (CG) observamos que en la L1 solo se encuentra ácido cumárico en el T1. En la L2 encontramos en el T2.

## CONTENIDO DE ÁCIDO FERÚLICO

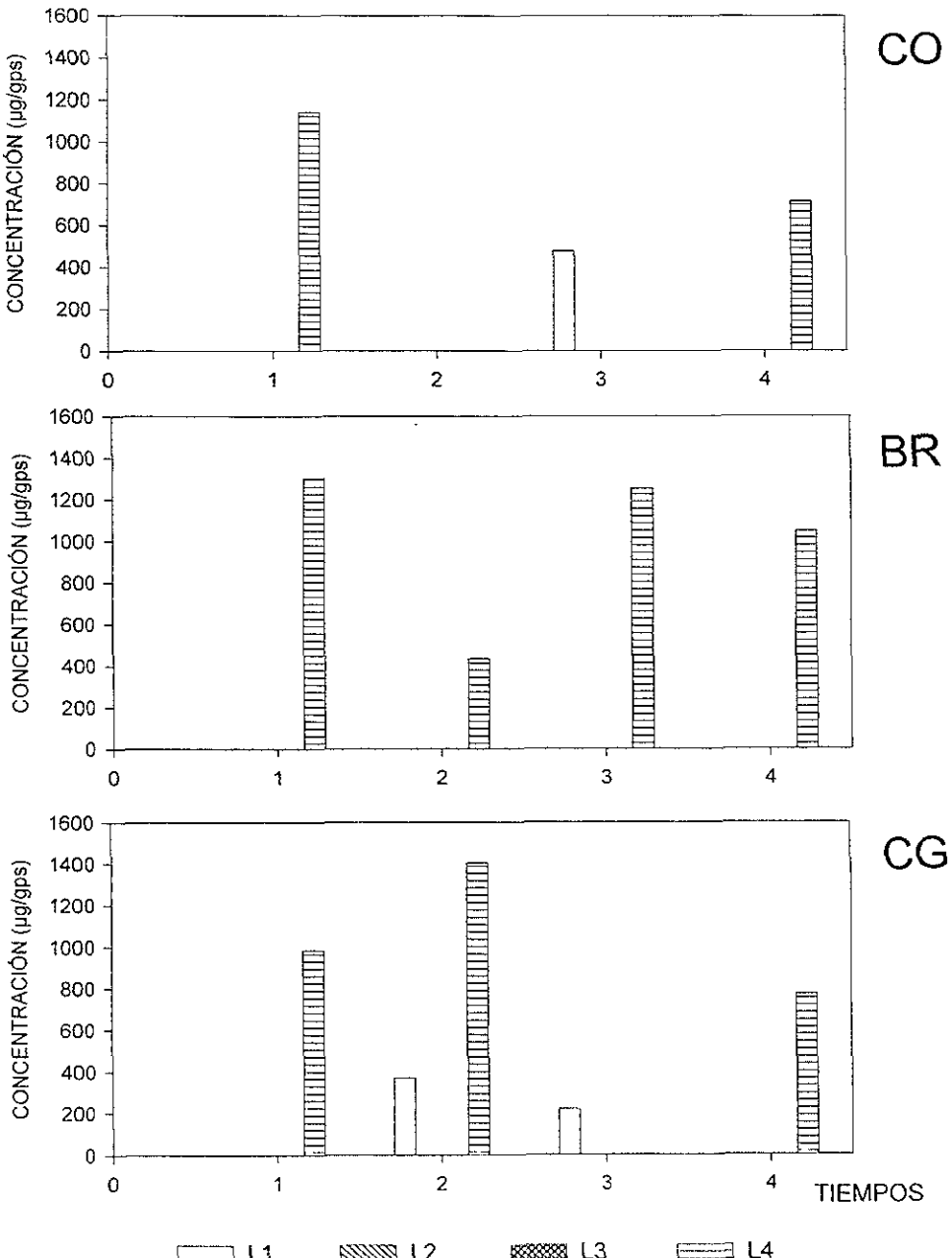


Figura 12. Contenido de ácido ferúlico en las cuatro líneas (L1, L2, L3 y L4)

en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos.

### CONTENIDO DE ÁCIDO CUMÁRICO

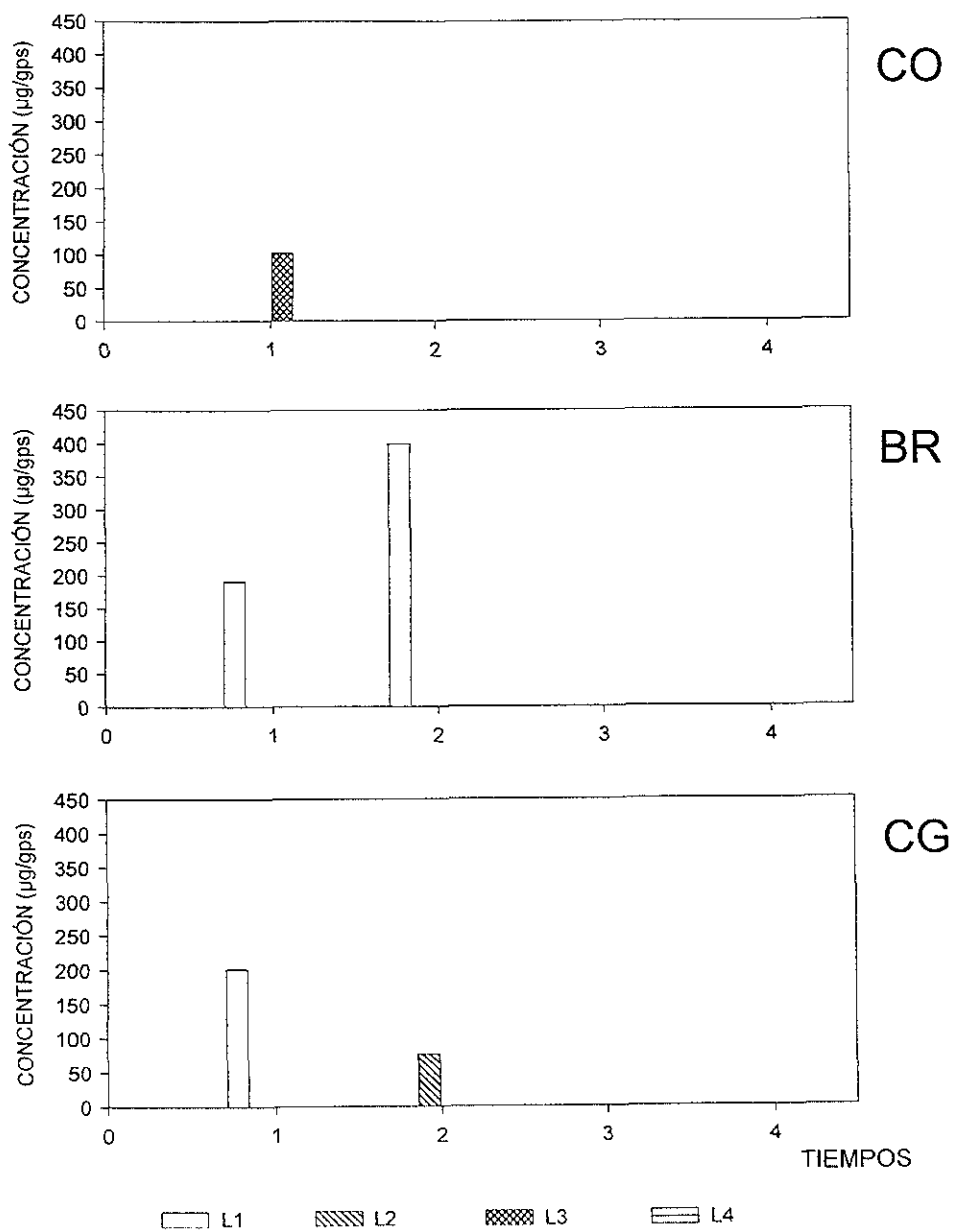


Figura 13. Contenido de ácido cumárico en las cuatro líneas (L1, L2, L3 y L4) en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos

---

A continuación se detalla el contenido de compuestos fenólicos por Línea.

**f. LÍNEA CML 67 (L1)**

Los resultados obtenidos en la L1, de los cinco compuestos se muestran en la figura 14, en la que observamos diferencias en el contenido de fenólicos.

En el tratamiento control (CO) la luteolina se encontró en T2, en barrenador (BR) se encuentra en T1 y en T3. El ácido cinámico en el tratamiento control en los T1, T2 y T3, en barrenador en el T2 y en T3, y en cogollero en el T2 y T4.

Podemos observar que maysina esta presente en los tratamientos control y barrenador en el T2. En el caso del ácido ferúlico observamos que en el control lo encontramos en el T3, encogollero en los tiempos T2 y T3.

El caso del ácido cumárico en el tratamiento con barrenador lo encontramos en el T1 y T2, mientras que en cogollero en el T1.

En general en la L1 observamos que en el tratamiento control se encontró presencia de 4 compuestos: luteolina, ácido cinámico, maysina y ácido ferúlico. En barrenador encontramos 4 compuestos: luteolina, ác. cinámico, maysina y ác. cumárico. En cogollero encontramos la presencia de 3 compuestos: ác. cinámico, ác. ferúlico y ác. cumárico.

**g. LÍNEA CML 139 (L2)**

Los resultados obtenidos de la L2 de los cinco compuestos se muestran en la figura 15, en la que observamos diferencias en cuanto al contenido de fenólicos.

En el tratamiento control la luteolina se encuentra en el T2 y T3. La maysina esta presente en los tratamientos control y barrenador en el T2. El ácido cumárico únicamente se detectó en cogollero en el T2

En general en la L2 observamos que en el tratamiento control se encontró la presencia de 2 compuestos: luteolina y maysina. En barrenador encontramos maysina y en cogollero el ác. cumárico.

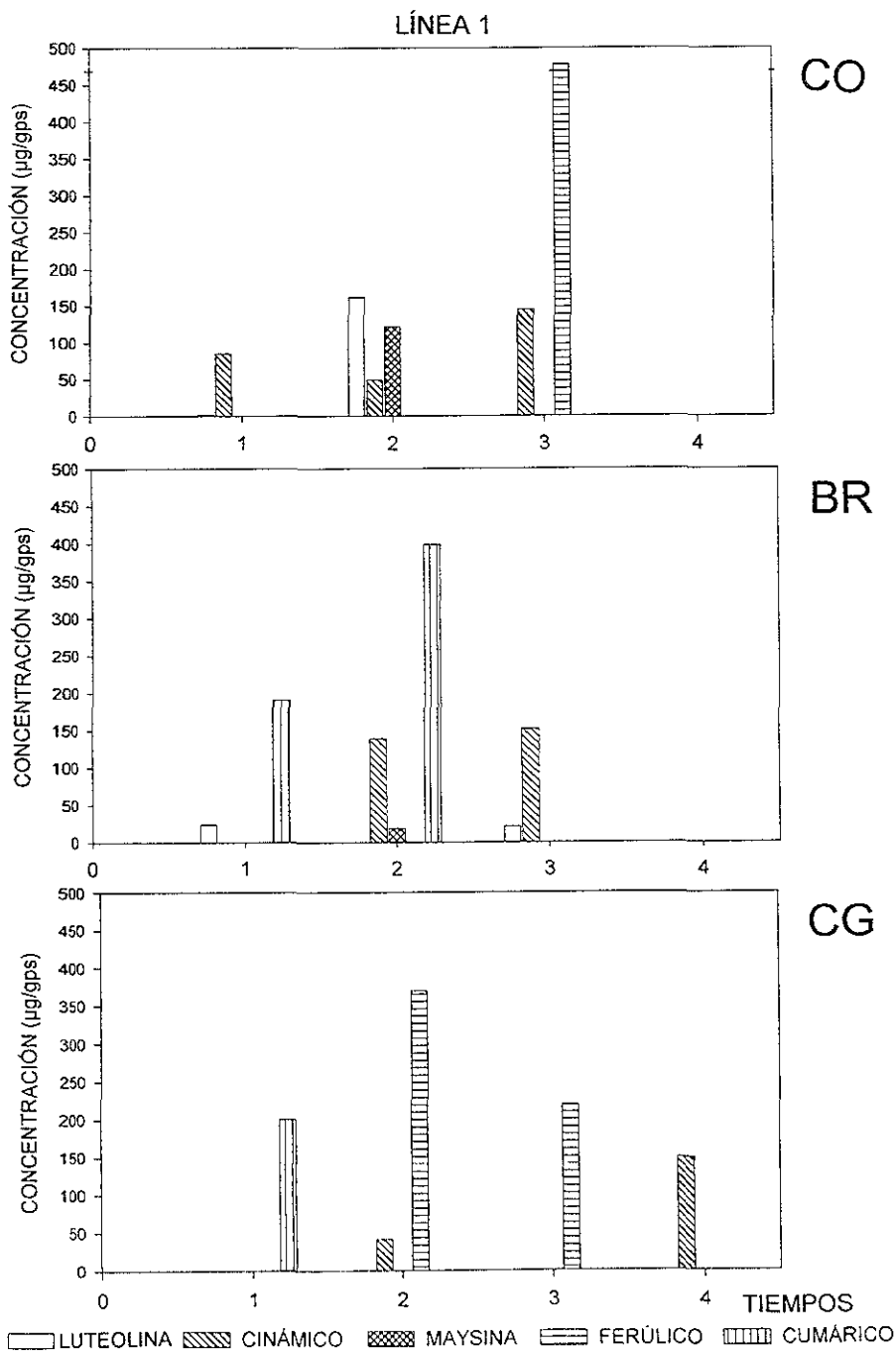


Figura 14. Contenido de ácidos fenólicos en la L1 en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos

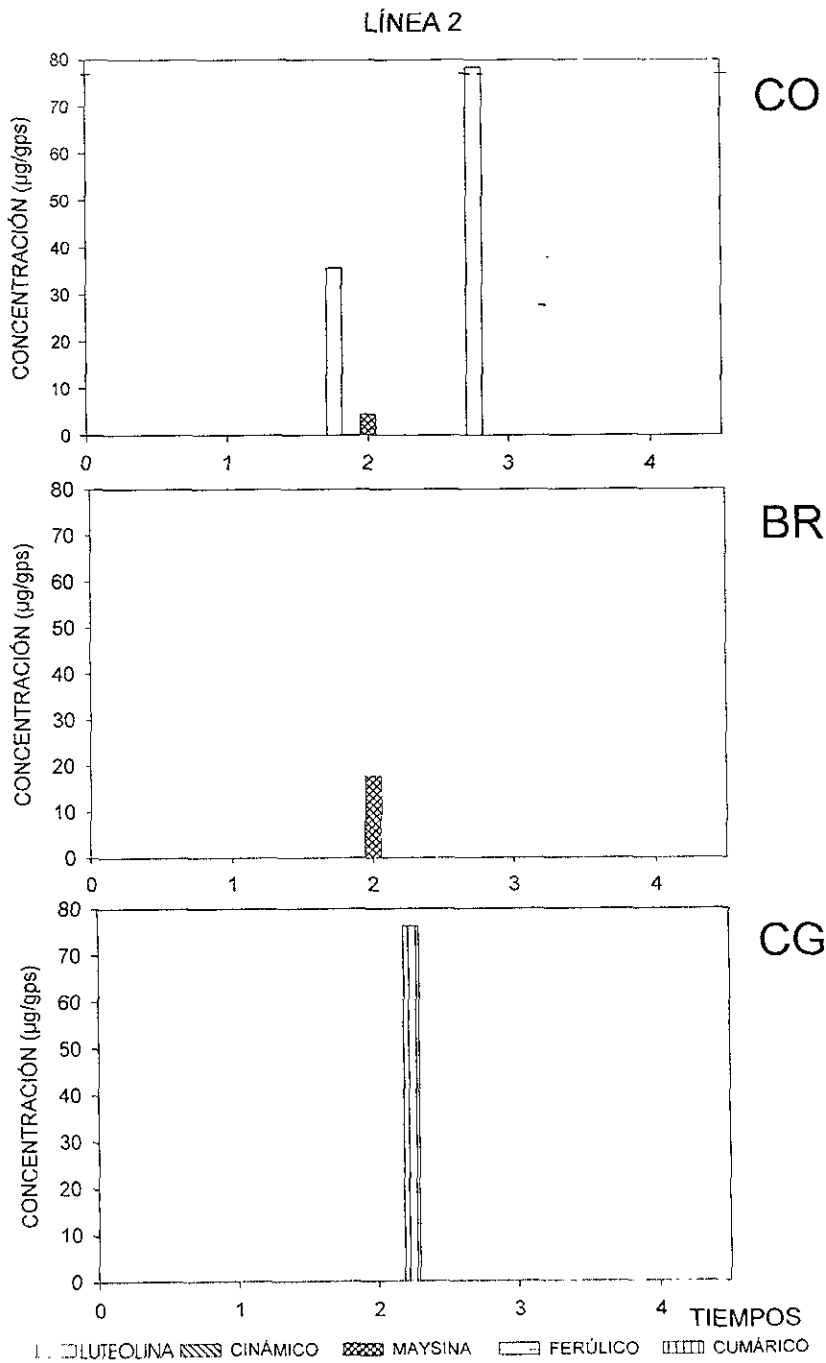


Figura 15. Contenido de ácidos fenólicos en la L2 en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos

---

#### ***h. LÍNEA CML 135 (L3)***

Los resultados obtenidos en la L3 de los cinco se muestran en la figura 16, en la que observamos diferencias en cuanto al contenido de fenólicos.

En el tratamiento control luteolina se encuentra en los tres primeros tiempos. En barrenador se detectó en los tiempos T2, T3 y T4, mientras que en cogollero encontramos en los cuatro tiempos

En el tratamiento control se encontró ácido cinámico el T1, en barrenador y cogollero en los cuatro tiempos.

Podemos observar que maysina se detectó en el tratamiento control en el T1 y en T4, en barrenador en los tiempos T2 y T4, sin embargo en cogollero se detectó en todos los tiempos. Por otra parte, el ácido cumárico se detectó solo en el tratamiento control en el T1.

En general en la L3 observamos que en el control encontramos presencia de 4 compuestos: luteolina, ácido cinámico, maysina y ácido cumárico. En barrenador y cogollero encontramos 3 compuestos: luteolina, ácido cinámico y maysina, pero en cogollero a diferencia de barrenador encontramos a los tres compuestos en los cuatro tiempos.

#### ***i. LÍNEA CML 131 (L4)***

Los resultados obtenidos en la L4, de los cinco compuestos se muestran en la figura 17, en la que observamos diferencias en cuanto al contenido de fenólicos.

En el control podemos observar que la luteolina se encuentra en los cuatro tiempos y en cogollero únicamente lo encontramos en el T3. Encontramos ácido cinámico en el control en el T3. Podemos observar que la maysina esta presente en control en el T3 y en barrenador en T2

En el caso del ácido ferúlico observamos que en control lo encontramos en el T1 y en T4, en barrenador hay presencia en los cuatro tiempos y en cogollero lo encontramos en todas las colectas a excepción del T3.

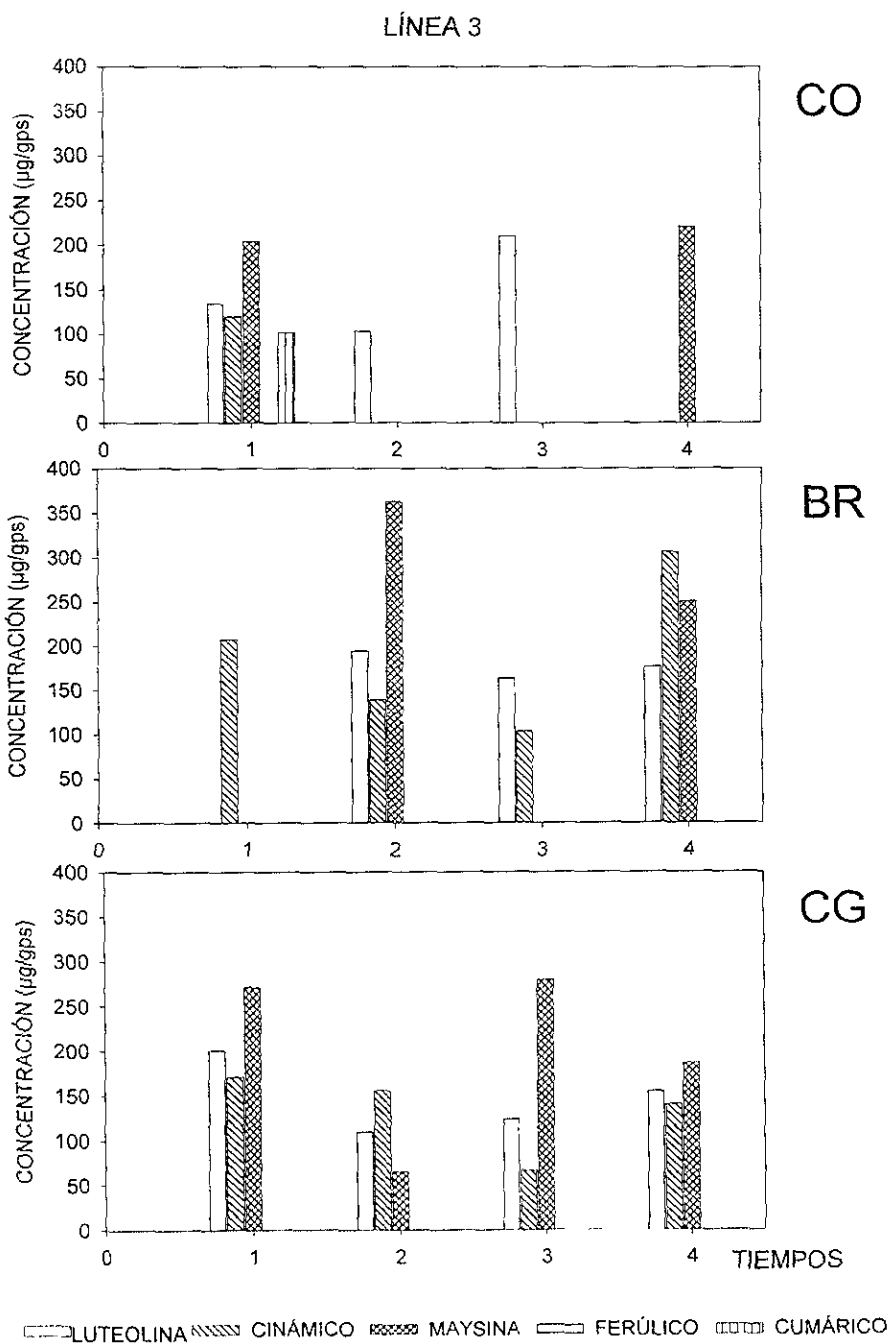


Figura 16 Contenido de ácidos fenólicos en la L3 en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos



LÍNEA 4

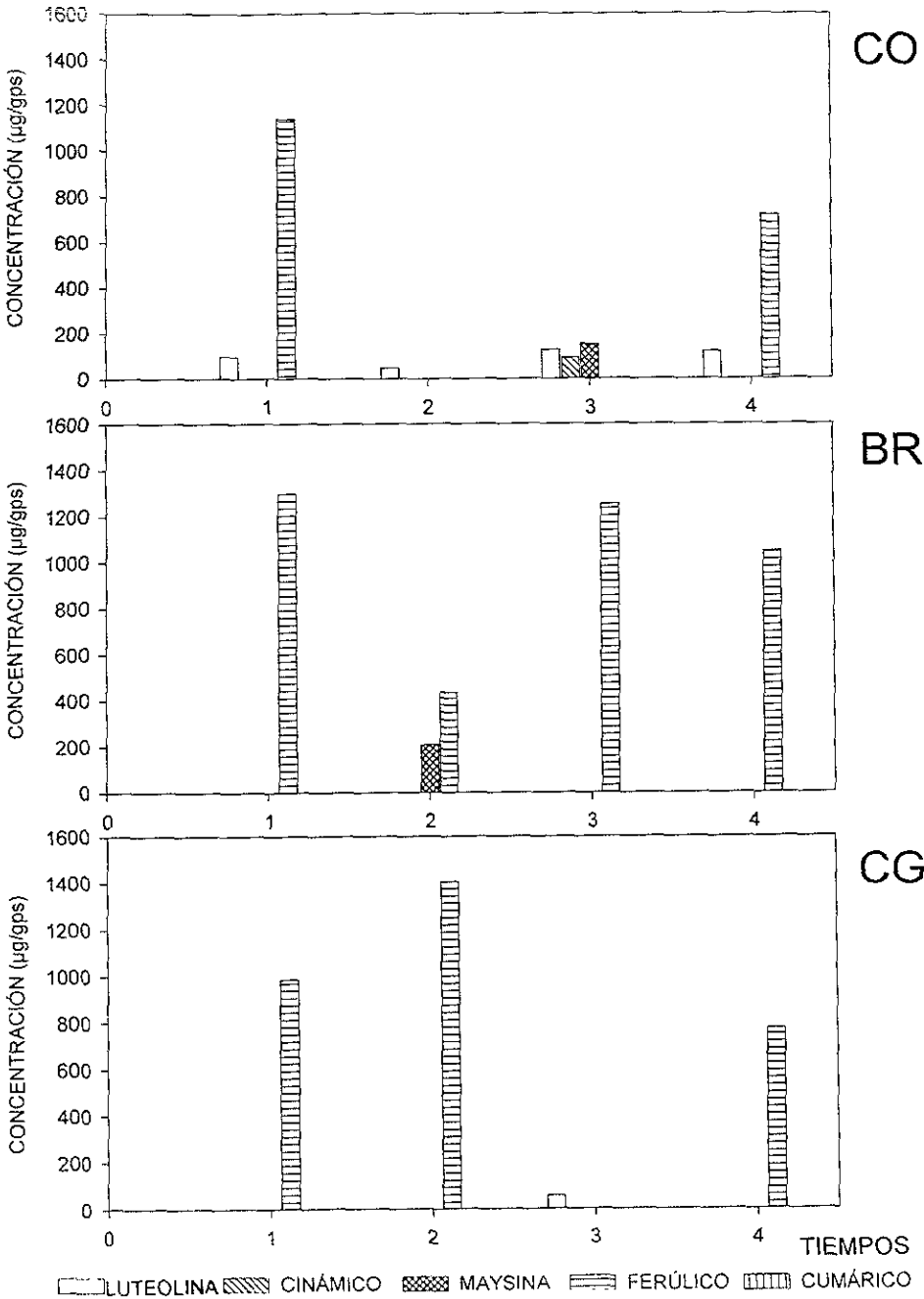


Figura 17. Contenido de ácidos fenólicos en la L4 en los tres tratamientos (CO, BR y CG) durante los cuatro tiempos

En general en la L4 observamos que en control encontramos presencia de 4 compuestos: luteolina, ácido cinámico, maysina y ácido ferúlico, aunque en una baja concentración, a excepción del ácido ferúlico. En barrenador encontramos 2 compuestos: maysina y ácido ferúlico predominando. En cogollero encontramos la presencia de 2 compuestos: luteolina y ácido ferúlico, predominando el ácido ferúlico

## ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS COMPUESTOS FENÓLICOS

Los resultados del análisis estadístico (ANDEVA) por contenido en cada compuesto se muestran a continuación en las siguientes Tablas.

Se encontró que la variable independiente Tiempo (colectas) no fue significativa ( $F = 0.2096$  y  $p = 0.8897$ ), por lo cual ya no se incluye en los siguientes resultados.

### LUTEOLINA

**Tabla 9.** (A) Análisis de ANDEVA para determinar el efecto del contenido de luteolina en las hojas en los tres tratamientos (CO, BR y CG), y en las cuatro líneas (L1, L2, L3, L4). (B) Post Hoc Duncan

#### A) ANDEVA

FUENTE	gl	CM	F	P
Tratamiento	2	5348.8	2.3	n.s
Línea	3	37583.0	16.4	<0.001
Trat. x Línea	6	3285.4	1.4	n.s
Error	36	2284.9		

#### (B) Post Hoc Duncan

FACTOR	CO	BR	CG	FACTOR	L1	L2	L3	L4
L1 vs L2	n.s.	n.s.	n.s.	CO vs BR	n.s	n.s.	n.s	<0.05
L1 vs L3	n.s.	<0.05	n.s.	CO vs CG	n.s.	n.s.	n.s	<0.05
L1 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.	BR vs CG	n.s.	n.s.	n.s	n.s.
L2 vs L3	<0.05	n.s.	<0.05					
L2 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.					
L3 vs L4	n.s.	n.s.	<0.05					

## ÁCIDO CINÁMICO

**Tabla 10.** (A) Análisis de ANDEVA para determinar el efecto del contenido de **ácido cinámico** en las hojas en los tres tratamientos (CO, BR y CG), y en las cuatro líneas (L1, L2, L3, L4). (B) Post Hoc Duncan

### A) ANDEVA

FUENTE	gl	CM	F	P
Tratamiento	2	4851.7	1.9	n.s.
Línea	3	35911.3	13.7	<0.001
Trat. x Línea	6	7511.1	2.9	n.s.
Error	36	2627.1		

### (B) Post Hoc Duncan

FACTOR	CO	BR	CG	FACTOR	L1	L2	L3	L4
L1 vs L2	n.s.	n.s.	n.s.	CO vs BR	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
L1 vs L3	n.s.	<0.05	<0.05	CO vs CG	n.s.	n.s.	<0.05	n.s.
L1 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.	BR vs CG	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
L2 vs L3	n.s.	n.s.	<0.05					
L2 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.					
L3 vs L4	n.s.	n.s.	<0.05					

## MAYSINA

**Tabla 11.** (A) Análisis de ANDEVA para determinar el efecto del contenido de **maysina** en las hojas en los tres tratamientos (CO, BR y CG), y en las cuatro líneas (L1, L2, L3, L4). (B) Post Hoc Duncan

### A) ANDEVA

FUENTE	gl	CM	F	P
Tratamiento	2	380.7	0.1	n.s.
Línea	3	59449.8	9.1	<0.001
Trat. x Línea	6	4167.2	0.6	n.s.
Error	36	6572.5		

### (B) Post Hoc Duncan

FACTOR	CO	BR	CG
L1 vs L2	n.s.	n.s.	n.s.
L1 vs L3	n.s.	<0.05	<0.05
L1 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.
L2 vs L3	n.s.	<0.05	<0.05
L2 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.
L3 vs L4	n.s.	n.s.	<0.05

## ÁCIDO FERÚLICO

**Tabla 12.** (A) Análisis de ANDEVA para determinar el efecto del contenido de **ácido ferúlico** en las hojas en los tres tratamientos (CO, BR y CG), y en las cuatro líneas (L1, L2, L3, L4). (B) Post Hoc Duncan

### A) ANDEVA

FUENTE	gl	CM	F	P
Tratamiento	2	51790.2	0.7	n.s.
Línea	3	1596423.5	21.0	<0.001
Trat. x Línea	6	90958.3	1.2	n.s.
Error	36	75916.27		

### (B) Post Hoc Duncan

FACTOR	CO	BR	CG	FACTOR	L1	L2	L3	L4
L1 vs L2	n.s.	n.s.	n.s.	CO vs BR	n.s.	n.s.	n.s.	<0.05
L1 vs L3	n.s.	n.s.	n.s.	CO vs CG	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
L1 vs L4	n.s.	<0.05	<0.05	BR vs CG	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
L2 vs L3	n.s.	n.s.	n.s.					
L2 vs L4	n.s.	<0.05	<0.05					
L3 vs L4	<0.05	<0.05	<0.05					

## ÁCIDO CUMÁRICO

**Tabla 13.** (A) Análisis de ANDEVA para determinar el efecto del contenido de **ácido cumárico** en las hojas en los tres tratamientos (CO, BR y CG), y en las cuatro líneas (L1, L2, L3, L4). (B) Post Hoc Duncan

### A) ANDEVA

FUENTE	gl	CM	F	P
Tratamiento	2	3821.4	0.9	n.s.
Línea	3	11294.0	2.7	n.s.
Trat. x Línea	6	6669.0	1.6	n.s.
Error	36	4195.1		

### (B) Post Hoc Duncan

FACTOR	CO	BR	CG	FACTOR	L1	L2	L3	L4
L1 vs L2	n.s.	<0.05	n.s.	CO vs BR	<0.05	n.s.	n.s.	n.s.
L1 vs L3	n.s.	<0.05	n.s.	CO vs CG	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
L1 vs L4	n.s.	<0.05	n.s.	BR vs CG	<0.05	n.s.	n.s.	n.s.
L2 vs L3	n.s.	n.s.	n.s.					
L2 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.					
L3 vs L4	n.s.	n.s.	n.s.					

### C. CORRELACIÓN ENTRE METABOLITOS SECUNDARIOS y EL %AFC.

Se llevó a cabo un análisis de correlación entre cada compuesto y el %AFC, los resultados se muestran en la figura 18. En esta figura observamos que los resultados del análisis de correlación en cada compuesto son muy bajos.

Los valores de  $r$  muestran que luteolina presentó el valor más alto ( $r= 0.1534$ ) en la correlación de los cinco compuestos, pero este valor es bajo ya que no se puede afirmar que exista una relación lineal entre los compuestos y el nivel de daño foliar.

Los resultados del análisis de varianza (ANDEVA) de la regresión muestran que todos los compuestos no son significativos ( $p>0.05$ ) como lo podemos observar en la Tabla 14.

**Tabla 14.** Resultados del análisis de varianza de la regresión de cada uno de los compuestos fenólicos analizados.

COMPUESTO	$r^2$	$P$
Luteolina	0.0235	0.2979
Ac. ferúlico	0.0198	0.3401
Ac. cinámico	0.0103	0.4916
Maysina	0.0041	0.6657
Ac. cumárico	0.0040	0.6675

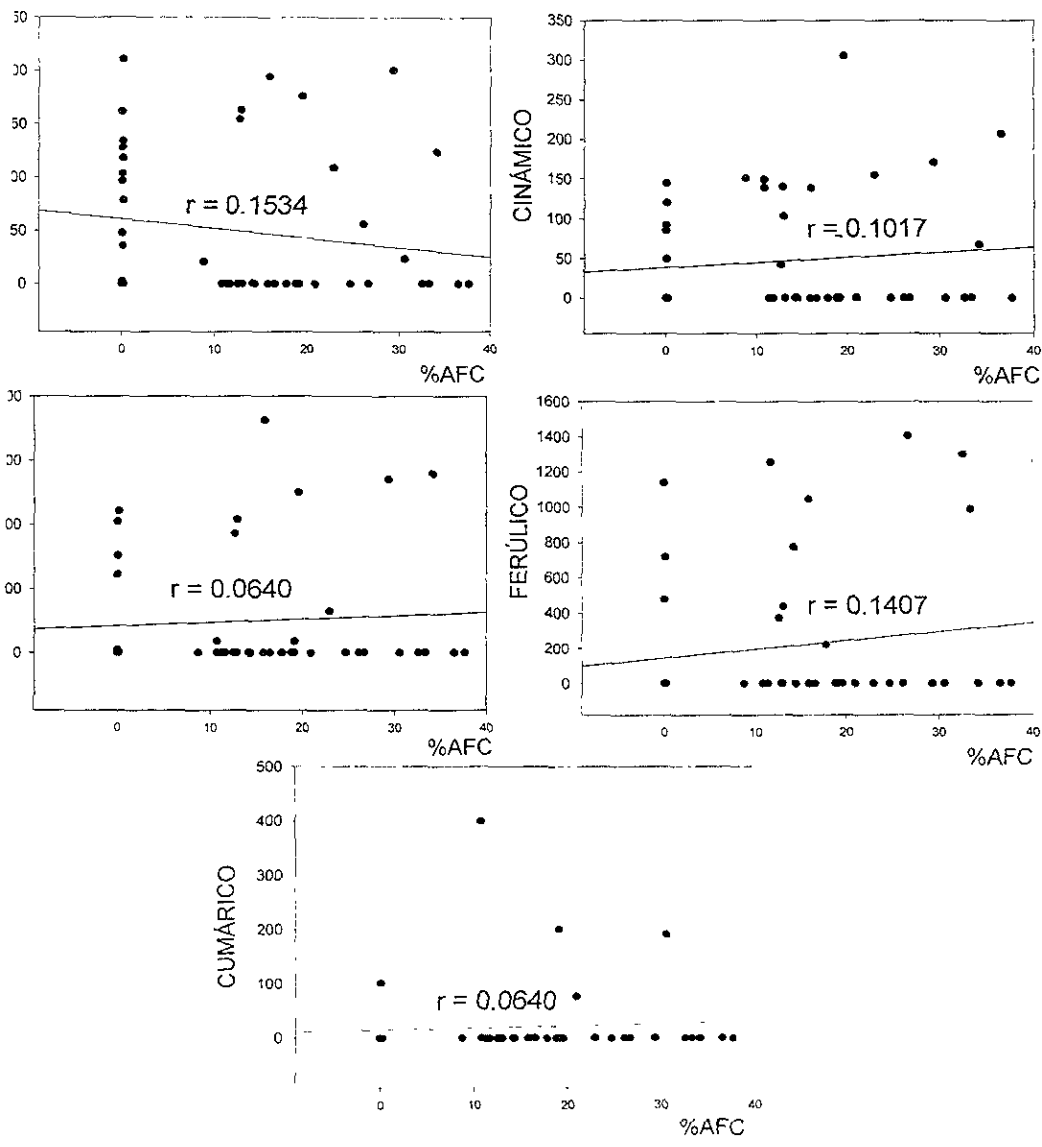


Figura 18 Correlación entre el contenido de cada ácido fenólico y el nivel de daño foliar (%AFC), mostrando los valores de  $r$

---

## VII. DISCUSIÓN

### A. GRADO DE HERBIVORIA

Los resultados del análisis de herbivoría en este trabajo confirman que en el tratamiento control (CO) las líneas de maíz son resistentes al ataque de herbívoros por el herbicida aplicado y fueron un buen control para comparar los otros tratamientos planteados, por lo que se logró efectivamente que el daño foliar fuera menor (0 5%AFC), por lo que se puede considerar como daño cero.

En el tratamiento con barrenador (BR) la L1 es la menos dañada por la herbivoría continuando la L4, L3 y L2, respectivamente. No hay diferencia significativa en el daño foliar entre la L1 y la L4. Trabajos previos, en que el daño foliar se evaluó con una escala del 1 al 9, indican que en la L1, se presenta un daño de 5 a 6, mientras que en la L4 de 8 a 9 (Guevara *et al.*, 1998).

Es importante señalar que los niveles de daño foliar no dependen solamente de la resistencia de las líneas, sino que además está en función de otros parámetros, (a) como contradicción compuestos ricos en azúcares pueden inducir un mayor consumo (b) La biología de cada una de los insectos. (c) una baja concentración de metabolitos secundarios que no afecta al consumidor, y que por lo tanto, no disminuye el grado de herbivoría.

En el tratamiento con cogollero (CG), la intensidad del daño dependió de la fecha de muestreo y de la línea de maíz que ataque. Por ejemplo, el daño foliar en la L1 fue de 15.1% contra 25.0% en la L4, lo cual concuerda con los datos de Guevara *et al.* (1998).

Los resultados aquí expuestos confirman que el daño foliar producido en el maíz, varía dependiendo de la plaga, la resistencia de las líneas y el tiempo en que se evalúe el daño. Existe variación en algunas características del ciclo ó desarrollo biológico de estas dos especies de lepidópteros, indican diferencias en cuanto a su comportamiento en el consumo del alimento y en la eficiencia de la

---

utilización de éste lo cual varía entre machos y hembras (Seong *et al.*, 1993). De igual forma, se encuentra que al comparar el crecimiento y la supervivencia de las larvas existen diferencias importantes en el peso de estas ya que dependiendo del tiempo en que se realice la infestación, el estado de desarrollo de la planta y la cantidad de larvas con que se infeste varían estos parámetros (Videla *et al.*, 1992). Por esta razón, el grado de daño foliar cambia en cada línea y en cada tratamiento. En el tratamiento con barrenador se presenta un nivel de daño foliar similar en las cuatro líneas a diferencia del tratamiento con cogollero donde el daño depende de la línea de maíz y del tiempo en que se realizó la colecta.

### **B. CONTENIDO DE ÁCIDOS FENÓLICOS**

Al analizar los resultados por compuestos se encontró que la presencia de los mismos varía dependiendo del tratamiento y de la línea de maíz. Se encontró que la acumulación de ácidos hidroxicinámicos ocurre en todos los tejidos del maíz, ya que éstos son constituyentes de la pared celular en vegetales (Serratos, 1993), es por ello que los encontramos aún en las plantas no infestadas (CO). Sin embargo, en este trabajo sólo se analizaron los compuestos fenólicos libres (no ligados a un azúcar).

La luteolina, en la L3, aparece de manera similar en los tratamientos control y con cogollero, aunque en esta última su presencia fue constante a lo largo de los cuatro tiempos de colecta. Por esta razón, la presencia de luteolina no parece estar relacionada con la reacción de defensa química de la planta ante el consumo que el cogollero hace de la misma. En el tratamiento con barrenador, la luteolina en L3, aparece en los tiempos 2, 3 y 4, donde pareciera estar relacionada con la disminución del daño foliar, sin embargo, esta tendencia de disminución de consumo en barrenador es muy semejante en las cuatro líneas, aun sin la presencia de éste y otros metabolitos secundarios. La síntesis de estos compuestos puede obedecer a otros factores tanto intrínsecos como extrínsecos independientes de la herbivoría.

El contenido de ácido cinámico varía según la condición. En el control lo encontramos en baja concentración y principalmente en la L1, pero no se detectó



---

en L2. En cambio en el tratamiento con barrenador, en L3, encontramos ác. cinámico en los cuatro tiempos de colecta; y en L1, sólo en dos tiempos. En el tratamiento con cogollero, el contenido de ác. cinámico es similar a barrenador; se detectó principalmente en L3 en los cuatro tiempos de colecta, y en menor concentración en L1. En L4 no hay ác. cinámico en barrenador ni con cogollero. En este sentido, es probable que L3 responda frente a la herbivoría sintetizando ácido cinámico, sin embargo podría tener una función más importante como constituyente del metabolismo basal de la planta que como mecanismo de defensa contra la herbivoría, ya que, el ácido cinámico es considerado importante por participar en el proceso de lignificación (Fujikawa *et al.*, 1982a, b; Goodwin y Mercer, 1983) y ser precursor de la mayoría de los compuestos fenólicos (Bergvinson, 1993).

Los resultados obtenidos en el caso del flavonoide **maysina** nos indican que la presencia de este compuesto es diferente en cada tratamiento. Aparece con más frecuencia y abundancia en L3, en especial en el tratamiento con cogollero. En barrenador hay presencia de maysina en todas las líneas, pero es más abundante en la L3. El compuesto aparece esporádicamente en L1, en control y en barrenador, y en L4, en control y barrenador. Su síntesis como respuesta a la herbivoría probablemente puede señalarse sólo en la L3 por efecto del ataque por cogollero. Es importante destacar que este compuesto había sido reportado sólo en estigmas de maíz, reconociéndosele como un factor de antibiosis en la resistencia al ataque por microorganismos patógenos y herbívoros (Snook *et al.*, 1989), y en este trabajo se detectó en las hojas de maíz.

Starks (1967) encuentra que la maysina provoca una respuesta en la disminución en la alimentación de las larvas de cuarto estadio; por otro lado, Wiseman *et al* (1992) reportan una variación en el peso (bajo) de las larvas al suministrarle este flavonoide en sus dietas. La maysina ha sido identificada como antibiótico en los estigmas del maíz Zapalote chico frente a *Heliothis zea* (Snook *et al*, 1989); por todo esto, su presencia puede estar relacionada con la herbivoría.

---

Los resultados obtenidos con ácido **ferúlico**, indican que este compuesto se presenta en L1 y L4, particularmente en ésta última línea, en los tres tratamientos. No se encontró en L2, ni L3. En el tratamiento control se encontró en la L1 solo en el T3, y en la L4 encontramos en T1 y T4. En cambio en el tratamiento con barrenador lo encontramos en la L4 en los cuatro tiempos. Con cogollero en la L1 en los tiempos T2 y T3, y en la L4 en T1, T2 y T4. A este compuesto se le considera uno de los ácidos que se encuentran ligados a la pared celular primaria, y una de sus funciones principales podría ser la de regular el crecimiento mecánico de la célula mediante los cambios conformacionales en los polímeros de la pared celular, causados por la dimerización del ácido ferúlico ligado a la pared celular, además de su posible papel como agente protector contra microorganismos patógenos e insectos (Yamamoto y Towers, 1985; Nishitani y Nevins, 1990; Assabgui *et al.*, 1993). En algunos trabajos previos con líneas resistentes y susceptibles del maíz frente a diferentes plagas de insectos, se reporta que derivados fenólicos como el ácido E-ferúlico y p-cumárico contribuyen a la resistencia cuando estos son suministrados a las dietas de las larvas, así mismo, se encuentra que en granos de maíz los fenólicos se encuentran en cadenas largas en la pared celular, lo que provee una resistencia mecánica a *Sitophilus spp.* debido a la producción de ácido E-ferúlico en una porción de la pared celular (Arnason *et al.*, 1992).

En el ácido **cumárico** los resultado muestran notables diferencias en los tres tratamientos aunque coinciden en que no hay presencia de este compuesto en la L4 en ninguno de los tratamientos. En el tratamiento control se encuentra en la L3 en el T1 En barrenador en la L1 en los dos primeros tiempos y en cambio en cogollero lo encontramos en la L1 en el T1 y en la L2 en T2 El ácido cumárico está asociado con la formación de paredes secundarias y correlacionados con la formación de lignina (Jung, 1989), por lo que es considerado de gran importancia, al igual que el ácido ferúlico, en la resistencia de las plantas; además es el que más se encuentra en forma conjugada, comparado con otros compuestos fenólicos (Harbone, 1985) En trabajos previos se encontraron diferencias importantes en la concentración de ácidos fenólicos en hojas de maíz,

---

principalmente cumárico y ferúlico. Por otro lado, se ha detectado una disminución del peso de las larvas después de haber suministrado diferentes extractos de hojas de maíz resistentes (dietas artificiales) a *Spodoptera frugiperda* (Guevara, *et al.*, 1996, 1997, 1998).

La ausencia o la no detección de los ácidos cumárico y ferúlico podría sugerirnos en primer lugar que al estar involucrados en la síntesis de lignina se encuentran en mayor proporción en forma conjugada en las fibras que conforman la pared celular. En nuestro caso, estos ácidos no fueron extraídos y por consiguiente analizados para su cuantificación.

Por otro lado, es importante tener en cuenta la necesidad de evaluar no solo productos finales, sino intermediarios o productos iniciales implicados en el metabolismo de estos compuestos ya que el no detectar un compuesto no implica que no se esté sintetizando. También cabe señalar la importancia de evaluar las enzimas como las fenoloxidasas involucradas en la polimerización de fenólicos para la síntesis de lignina en la pared celular, como la enzima fenilalanina amonioliasa (PAL) implicada en el metabolismo de los compuestos fenólicos vía ácido shikimico (Harbone, 1985).

Es importante considerar que las diferencias detectadas, ausencia del compuesto o la no determinación del mismo, pueden estar relacionadas con los espacios de tiempo entre colectas, por lo que sería interesante un seguimiento exhaustivo de la concentración de este compuesto, teniendo en cuenta que los cambios durante el desarrollo de la planta se consideran importantes, por ejemplo, etapas tempranas, etapas reproductivas, etc.

### **C. CONTENIDO DE METABOLITOS SECUNDARIOS y % AFC POR LÍNEA.**

Los resultados de este trabajo indican que la L1 es la más resistente y en general fue la que presentó menor nivel de daño foliar en los tratamientos con barrenador y cogollero y en menor proporción por barrenador que por cogollero. En L1 línea el %AFC y el contenido de los compuestos en los tratamientos con barrenador y cogollero parecen indicar que posiblemente un solo compuesto no determina la

---

resistencia al daño provocado por la plaga, y como se menciona en trabajos previos, faltan más evidencias que prueben si un compuesto individual o una mezcla es lo que determina la resistencia en las plantas contra un herbívoro o un patógeno (Espinosa-García y Langenheim, 1991; Berenbaum y Zangerl, 1993; García, 2000). Probablemente la mezcla de compuestos resulte más efectiva, aunque no de igual forma para una u otra plaga, ya que como se reporta en algunos trabajos la efectividad de un compuesto contra cierto grupo de consumidores puede ser ineficaz contra otros (Kubo y Hanke, 1985).

En la **L2** encontramos diferencias en el porcentaje de AFC y la concentración de los compuestos en los tres tratamientos. En esta línea presentó en el tratamiento control a luteolina en el T2 y T3, maysina en el T2, en el tratamiento con barrenador maysina en T2, en cogollero cumárico en T2, además de que es la más dañada de las cuatro líneas tanto por el barrenador y posteriormente por el cogollero; es de las líneas consideradas medianamente resistente que se adaptan fácilmente y por ello, cuando se manipulan las características que dan mayor resistencia a una planta se modifican las respuestas de ésta al ataque de los insectos que la consumen y éstos a su vez, puede modificar su conducta frente a la herbivoría. Por ejemplo, al promover en las plantas nutritivas como los cereales, un incremento considerable en la producción de granos y otros componentes de interés humano, probablemente la asignación de recursos hacia otras funciones, tales como la defensa a través de compuestos secundarios, es menor, haciendo a las plantas más susceptible al ataque de plagas (Rosenthal y Dirzo, 1997).

Los resultados de la **L3** indican que presentó diferencias en el porcentaje del nivel de daño foliar y en la concentración de los compuestos en los tres tratamientos. Podemos decir que en esta línea, hay coincidencia en la presencia de luteolina, del ácido cinámico y de maysina en los tratamientos con barrenador y cogollero, y la concentración de estos compuestos parece estar en función del daño producido por cada plaga. Así mismo, podemos resaltar que en trabajos anteriores, se apoya la hipótesis de la diversidad moderada, en la que se plantea que sólo una parte de la diversidad de metabolitos secundarios en las plantas tienen actividad efectiva contra los herbívoros y patógenos, mientras que el resto

---

de los metabolitos secundarios son inocuos. Se sugiere que las plantas que pueden producir muchos compuestos estarán mejor defendidas y que la diversidad de los metabolitos secundarios en las plantas está relacionada generalmente, con la presión que ejercen los consumidores sobre ellas. Existe una aceptación general sobre la idea de que una gran diversidad de metabolitos secundarios provee mayor protección contra los consumidores (Berenbaum, 1985; Kubo y Hanke, 1985; Jones y Firns, 1991; Jones y Lawton, 1991).

En la **L4** podemos observar que existen diferencias en la concentración de compuestos, pero predomina el ác. ferúlico en altas concentraciones. El nivel de daño foliar (%AFC) en esta línea es muy elevado en el primer tiempo y tiende a disminuir en los siguientes tanto en cogollero como en barrenador, mientras que *aumenta con el tiempo en el control. De acuerdo con el CIMMYT, ésta es la línea más susceptible* (D. Beck, com. pers.).

En esta línea se encontró en particular que el contenido del ácido ferúlico varía significativamente dependiendo del tratamiento en que se encuentre, pero sin importar el tiempo de colecta. Los resultados indican que en esta línea *predomina el ferúlico en los tratamientos con barrenador y cogollero* y es la línea con el mayor contenido de compuestos en el control y con mayor nivel de daño foliar en cogollero y la segunda menos dañada por barrenador. Considerado como se menciona anteriormente como uno de los compuestos relacionados con la pared celular y además, que en concentraciones altas puede afectar la sobrevivencia y el desarrollo de plagas que atacan al maíz (Yamamoto y Towers, 1985; Nishitani y Nevins, 1990; Arnason *et al.*, 1992; Assabgui *et al.*, 1993; Sen *et al.*, 1994).

#### **D. CONTENIDO DE LOS COMPUESTOS vs. %AFC.**

En el compuesto luteolina presentó el valor de  $r$  más alto ( $r=0.1534$ ) que indicó que si aumenta su contenido el %AFC disminuye, de igual forma, el ácido ferúlico presentó un valor de  $r = 0.1407$  que indicó que si aumenta su contenido el %AFC aumenta, pero como son valores de  $r$  bajos, esta correlación no se puede aseverar en ninguno de los compuestos

---

## PROPUESTAS

- Continuar estos análisis basados en los metabolitos secundarios, pero no solo productos finales de síntesis o de producción, sino aquellos intermediarios o iniciales implicados en el metabolismo de los compuestos fenólicos, así como sería importante evaluar las enzimas implicadas en la polimerización de ácidos fenólicos.
- Realizar una evaluación individual y con mezclas sobre el posible efecto de los compuestos fenólicos en cada plaga.
- Complementar este tipo de trabajos con otros que involucren los efectos de los metabolitos secundarios en la fisiología de la plaga, ya que en este trabajo solo observamos el efecto que produce en las líneas la ausencia o presencia de herbivoría y ésta también podría modificarse por el efecto que los metabolitos tengan sobre las funciones vitales de la plaga.
- Complementar este trabajo determinando los compuestos fenólicos ligados a un azúcar y comparando el contenido de las fibras que conforman la pared celular.

---

## VIII. CONCLUSIONES

1. El grado de herbivoría en el tratamiento con barrenador es similar independientemente de la resistencia de las líneas, sus hábitos alimenticios no resultaron afectados por la resistencia de las líneas de maíz.
2. El grado de herbivoría en el tratamiento con cogollero depende de la resistencia de las líneas, ya que a esta plaga si le afecta la resistencia de las líneas de maíz.
3. Las variaciones en el nivel de daño foliar (%AFC) a lo largo del tiempo, indican diferencias en los hábitos de ataque de cada plaga. Mientras barrenador ataca fuertemente en el primer tiempo, cogollero mantiene un grado de ataque constante por lo menos durante los tres primeros tiempos de colecta.
4. La concentración de compuestos fenólicos en las líneas varía dependiendo del tratamiento a que esté sometida, ya que se encuentran diferentes compuestos y contenido de los mismos dependiendo de la etapa de desarrollo de la planta.
5. El tratamiento afectó la concentración del ácido ferúlico en la L4 (línea susceptible a estas plagas) sin importar el tiempo de colecta
6. El contenido de fenólicos es menor en el tratamiento control que en los tratamientos con barrenador y cogollero en las cuatro líneas. Esto indica que el ataque de las plagas produce cambios en la concentración de compuestos fenólicos.
7. En general, el contenido total de fenólicos aumentó independientemente de los tiempos de colecta y del tratamiento en el siguiente orden: L2, L1, L3 y L4; mientras que el nivel de daño foliar total aumentó en el siguiente orden. en barrenador  $L1 > L4 > L3 > L2$ , en cogollero  $L1 > L2 > L3 > L4$ , y en control  $L4 > L1 > L2 > L3$ . El tratamiento con cogollero presentó el mismo orden de resistencia planteado para este trabajo

## IX. REFERENCIAS

- Abel, C. A y R. L. Wilson. 1999. Evaluation of 11 maize populations from Peru for mechanisms of resistance to leaf feeding by European corn borer. *J. Kan. Entomol. Soc.* 72, 149-159.
- Abel, C. A., R. L. Wilson, B. R. Wiseman, W. H. White y F. M. Davis. 2000. Conventional resistance of experimental maize lines to corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae), fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae), southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae), and sugarcane borer (Lepidoptera: Crambidae). *J. Econ. Entomol.* 93, 982-988.
- Anaya, A. L., F. J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega. 2001. Relaciones Químicas entre Organismos: Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación. Editorial: Instituto de Ecología, UNAM, Plaza y Valdés, México.
- Argilés, H.J.M. y S. F. J. López. 1986. Las armas bioquímicas de los seres vivos *Mundo Científico* 57(6):444-451.
- Arnason, J.T. 2000. Phytochemical Control of the European Corn Borer. Research Projects Summary. *Agriculture and food research* AG2000.
- Arnason, J.T., J. D. H. Lambert, J. Gale, J. Mihm. 1991. Is quality protein maize more susceptible than normal maize to the maize weevil *Sitophilus zeamais*. *Post-harvest Biol. and Tech.*
- Arnason, J.T., J. Gale, B. C. Conilh deBeysac, A. Sen, S. S. Miller, B. J. R. Philogene, J. D. H. Lambert, R. G. Fulcher, A. Serratos, J. Mihm. 1992. The Role of phenolics in resistance of maize grain to the stored grain insects, *Prostephanus truncatus* (Horn) and *Sitophilus zeamais* (Motsch.) *J. Stored Prod. Res* 28(2),119-126.
- Assabgui R. A., L. M. Reid, R. I. Hamilton y J. T. Arnason. 1993. Correlation of kernel (E)-ferulic acid content of maize with resistance to *Fusarium graminearum* *Phytopathology* 83:949-953
- Azcon-Bieto, J. y M. Talon 1993 *Fisiología y Bioquímica vegetal* McGraw-Hill-Interamericana, España 581 pp.
- Barcelo, J. C. y G. R. Nicolas. 1992. *Fisiología Vegetal*. Pirámide, S. A. Madrid, España. Sexta edición Pp. 662
- Berenbaum, M. R. 1985. Broomrape revisited: interactions among allelochemicals in plants. *Recent Advances in Phytochemistry* 19:139-169
- Berenbaum, M. R. 1988. Allelochemicals in insect-microbe-plant-interactions. Agrtms provocateurs in coevolutionary arms race Pp 97-124. En: Barbosa,



- 
- P. y D. K. Lentourneau, (eds.). Novel Aspects of Insect-Plant Interactions. John Wiley y Sons. New York. U.S.A.
- Berenbaum, M.R. y A. R. Zangerl. 1993. Furacoumarin metabolism in *Papilio polyxenes*: biochemistry, genetic variability, and ecological significance. *Oecologia* 95:30-375.
- Berenbaum, M.R., J. K. Nitao, L. Zangerl. 1991. Adaptive significance of furanocoumarin diversity in *Pastinaca sativa* (Apiaceae). *Journal Chemical Ecology* 17:207-215.
- Bergvinson, D. 1993. Role phenolic acids in maize resistance to the European Corn Borer, *Ostunia nubilialis*. Tesis Doctoral. Univ. Ottawa. 145 pp.
- Bergvinson, D., R. I. Hamilton y J.T. Arnason. 1995. Leaf Profile of Maize Resistance Factors to European Corn Borer, *Ostunia nubilialis*. *J. Chem. Ecol.* 21(3):343-354.
- Bernays, E. A. y R. F. Chapman. 1994. Host Plant Selection by Phytophagous Insects. Chapman y Hall. New York. 312 pp.
- Bradshaw, T. y M. Mortimer. 1986. Evolution in communities. En Kikkawa, J., D.J. Anderson (eds.). Community Ecology. Patterns and process. Blackwell Scientific Publications Oxford:309-341.
- Bruneton, J. 1991. Pharmacognosy, Phytochemistry Medicinal Plants.
- Bryant, J. P., F. S. Chapin, D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40:357-368.
- Calva-Calva, G. 1997. Glycosylation and Síntesis of Capsaicin in Cell Cultures and Fruits. Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy. The University of East Anglia.
- Cates, R. G. 1996. The role of mixtures and variation in the production of terpenoids in conifer-insect-pathogen interactions. Pp. 180-215. En. Romeo, J.T., Saunders, J.A., Barbosa, P. (eds.). Recent Advances in Phytochemistry. Plenum Press. New York.
- Cavalier-Smith, T. 1992. Origins of secondary metabolism. En: Secondary metabolites: their function and evolution (Chadwick, D. y Wiley, J. eds.) Ciba Foundation Symposium 171, 64-79pp
- CIMMYT 1995. Toward insect resistant maize for the third world: Proceedings of the International Symposium on Methodologies for developing host-plant resistance to maize insects. México, D.F. CIMMYT
- Coley, P.D. y T. A. Kursar 1998. Herbivoria, defensas vegetales y enemigos naturales en bosques tropicales. Manuscrito inédito

- 
- Coley, P D , J. P. Bryant, F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899
- Coviella, C.E. y J. T. Trumble. 2000 "Plant Allocation to Secondary Defensive Compounds: Testing the Carbon/Nutrient Balance Hypothesis in Elevated CO<sup>2</sup>. *International Plant Resistance to Insects*. Volume 26, 2000
- Croteau, R. 1987. Biosintesis and Catabolism of Monoterpenoids. *Chem Rev.* 87:929-954.
- Chetrit, D., F. Benetrix, X. Rouau, A. Surget, B. J. R. Philogene y C. Regnault-Roger. 1998. Genetic and environmental variation in ferulic acid and *p*-coumaric acid contents of maize (*Zea mays*) grain. 2<sup>nd</sup> International Electronic Conference on Synthetic Organic Chemistry (ECSOC-2) Sep. 1-30, 1998 <http://www.mdpi.org/ecsoc/September1-30,1998>
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies. Versión abreviada e introducción de R. E. Leakey. CONACYT, México. 1983
- Dethier, V. G. 1980. Evolution of receptor sensitivity to secondary plant substances with special reference to deterrents. *AM. NAT.* 115:45-65.
- Dethier, V. G 1982. Mechanism of host-plant recognition *ENT EXP. APPL.* 31:49-56.
- Dirzo, R 1985. Metabolitos secundarios en las plantas. *Ciencia* 36:137-145.
- Edwards, P.J. 1989. Insect Herbivory and plant defence pp 141-145. En: Grubb, P.J. y Whittaker, J.B. (eds.). *Toward a More Exact Ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- Edwards, P.J. y S. D. Wratten, H Cox 1985 Wound induced changes in the acceptability of tomato to larvae of *Spodoptera littoralis* a laboratory bioassay. *Ecol. Entomol* 10:155-58
- Ehrlich, P R. y Raven, P H 1964. Butterflies and Plants. A Study in Coevolution *Evolution* 18:586-608. En: Harbone, J B 1985. *Introducción a la Bioquímica Ecológica* (eds ). Alhambra, España, Madrid. pp. 297-337.
- Espinosa-García, F J. y J.L. Langenheim. 1991. Effects of sabinene and  $\gamma$ -terpinene from coastal redwood leaves acting singly or in mixtures on the growth of some of their fungus endophytes *Biochemical Systematics and Ecology* 8:643-650.
- Fenny, P P. 1976. Plant Apparency and Chemical Defense. *Recent Advances in Phytochemistry* 10:1-40
- Frankel, G S. 1959 The raison d'etre of secondary plant substances. *Science* 129 1466-1470 En: Harbone, J B 1985. *Introducción a la Bioquímica Ecológica* (eds ) Alhambra Espana, Madrid pp 297-337

- 
- Frey, M., P. Chomet, E. Glawischnig, C. Stettner, S. Grun, A. Winklmaier, W. Eisenreich, A. Bacher, R. B. Meeley, S. P. Sriggs, K. Simcox, A. Gierl. 1997. Analysis of a chemical plant defence mechanism in grasses. *Science* **277** 696 - 699.
- Fujikawa, H., T. Suzuki y K. Iwai. 1982a. Intracellular distributions of enzymes and intermediates involved in biosynthesis of capsaicin and its analogues in *Capsicum* fruits. *Agric. Biol. Chem.* **46**(11):2685-2689.
- Fujikawa, H., T. Suzuki y K. Iwai. 1982b. Capsaicinoid formation in the protoplast from the placenta of *Capsicum* fruits. *Agric. Biol. Chem.* **46**(10):2591-2592.
- Fulcher, R.G., T. P. O'Brien y J. W. Lee. 1972. Studies on the aleurone layer. Conventional and Fluorescence microscopy of the cell wall with emphasis on phenol-carbohydrate complexes in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* **15**:23-24.
- García, R. Y. M. 2000. Respuesta de hongos acarreados en semillas de maíz a mezclas de metabolitos secundarios de cereales. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México.
- Goodwin, T. W. y E. I. Mercier. 1983. Introduction to plant Biochemistry. 2a. ed. Pergamon Press. Toronto, Canadá.
- Grey C. B., D. P. Cowan, S. D. Langton y R. W. Watkins. 1997. Systemic application of L-phenylalanine increases plant resistance to vertebrate herbivory. *J. Chem. Ecol.* **23** (5), 1463 - 1470.
- Grey C. B., R. W. Watkins y D. P. Cowan. 1996. Wheat leaf silicification: An inducible defence against vertebrate herbivores. *Brighton Crop Protection Conference - Pests and Diseases.* 829 - 834.
- Grey C. B., R. W. Watkins, D. P. Cowan. 1998. Elevated free phenolic compounds in wheat: an inducible defence against vertebrate herbivores. 2<sup>nd</sup> International Electronic Conference on Synthetic Organic Chemistry (ECSOC-2) Sep. 1-30, 1998 <http://www.mdpi.org/ecsoc/September1-30,1998>
- Grubb, P. J. 1992. A positive distrust in simplicity: lessons from plant defense and from competition among plants and among animal. *Journal of Ecology* **80**:585-610.
- Guevara, P., C. Pérez-Amador, B. Zuñiga, J. Herrera, E. Rios, F. Rangel. 1998. Phenolic acid content in leaves of two strains of maize in three developmental stages. *FYTON* **62**(1/2): 213-216
- Guevara, P., C. Pérez-Amador, C. E. Díaz, y J. A. Mihm. 1996. Flavonoid chromatographic profiles and phenolic acid determination in four maize lines. *FYTON* **59** 1-4.

- 
- Guevara, P., C. Pérez-Amador, J. Herrera. 1997. Influence of UV light on flavonoid profiles of two maize lines with different response to armyworm (*Spodoptera frugiperda*) attack. *FYTON* 60(1/2):137-140.
- Harbone, J. B. 1985. Introducción a la Bioquímica Ecológica. Alhambra, España, Madrid. pp 297-337.
- Hartley, S E., J. H. Lawton. 1987. Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage and the responses of birch feeding insects. *Oecologia* 74:432-437.
- Herman, K. 1989. Occurrence and content of hydroxycinnamic and hydroxybenzoic acid compounds in foods. *Critical Review in Food Science and Nutrition* 28:315-347.
- Hess, D. 1980. Fisiología Vegetal: Fenoles. Omega. Madrid, España. Pp 137-149.
- Jones, C.G. y J. H. Lawton. 1991. Plant chemistry and insect species richness of british umbellifers. *Journal of Animal Ecology* 60:767-777.
- Jones, C.G. y R. D. Firns 1991. On the evolution of plant secondary chemical diversity. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 333:273-280.
- Jung, H.G 1989. Forage ligning and their effects of fiber digestibility. *Agron. J.* 81:33-38.
- Kubo, I. y F. J. Hanke. 1985. Multifaceted chemically based resistance in plants. *Recent Advances in Phytochemistry* 19:171.
- Langenheim, J.H. 1994. Higher plant terpenoids: a phyto-centric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20:1223-1280
- Loyola-Vargas, V.M. 1990 El efecto del Estrés en la Síntesis de Productos Secundarios. 1-24pp.
- Maxwell, F. G. 1984. Mejoramiento de plantas resistentes a insectos. Editorial Limusa. México, D.F. pp.21-235.
- Mckey, D. 1977. The distribution of secondary compounds within plants. Pp:55-133. En: Rosental, G. A y D. H. Janzen (eds.). *Herbivores: Their interaction with Secondary Plant metabolites*. Academic Press. New York. USA.
- Mihm, J A. 1989b. Evaluating maize for resistance to tropical stem borers, armyworms and earworms. P 109-121. En: *Toward Insect resistant maize for the third world Proc. Int. Symp On Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects CIMMYT, México*

- 
- Morse, S., S. D. Wratten, P. J. Edwards y H. M. Niemeyer. 1991. Changes in the hidroxamic acid content of maize leaves with time and after artificial damage, implications for insects attack. *Ann. Appl. Biol.* 119:239-249.
- Morthes, K. 1980. Historical Introduction. En: *Encyclopedia of Plant Physiology Secondary Plant Products.*(Bell, E. and Charlwood, B. eds.) Springer-Verlag, New York. 1-19pp.
- Nishitani, K. and Nevins, D. J. 1990. Enzymic analysis of feruloylated arabinoxylans (feraxon) derived from *Zea mays* cell wall. *Plant Physiol.* 93:396-402.
- Ortega, C. A. 1987. *Insectos Nocivos del Maíz: Una guía para su identificación en el campo.* Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. México, D. F.
- Philogene, B.J.R. y J. T. Arnason. 1995. Maize resistance to phytophagous insects: a question of molecules. *Cah Agric* 4:85-90.
- Reyes, C. P. 1990. *El maíz y su cultivo.* Ed. AGT Editor, S. A. México.
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores Pp:3-54. En: Rosenthal, G.A. and Janzen, D.H. (eds ). *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites* Academic Press, New York. USA.
- Rhoades, D. F. y R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry* 10 168-213.
- Rosenthal, G. A. y D. H. Janzen. 1989 *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites* Academic Press, New York.
- Rosenthal, J.P. y R. Dirzo 1997 Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects evidence from maizes and wild relatives. *Evolution Ecology.*
- Salisbury, F. B. 1994. *Fisiología vegetal.* Grupo Editorial Iberoamericana, México, D.F. pp. 583-585.
- Schultz, J. C. 1998. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology* 69:896-897.
- Sen, A., D. Bergvinson, J. T. Arnason, J. Atkinson, J. 1994 Role of phenolic acid amides in resistance of maize towards *Sitophilus zeamais* and *Prostephanus truncates*. Manuscrito inédito.
- Seong, S. N., F. M. Davis y J. C. Reese. 1993 Southwestern Corn Borer (Lepidoptera Pyralidae) and Fall Armyworm (Lepidoptera Noctuidae)

---

Comparative Developmental Biology and Food Consumption and Utilization. *J. of Economic Entomology* 86(2):394-400.

- Serratos, A., J. T. Amanson, C. Nozzolillo, J. D. H. Lambert, B. J. R. Philogene, G. Fulcher, K. Davidson, L. Peacock, J. Atkinson, P. Morand. 1987. Factors contributing to resistance of exotic maize populations to maize weevil, *Sitophilus zeamais*. *J. Chem. Ecol.* 13:751-762.
- Serratos, H. J. A. 1993. Análisis genético de algunas características bioquímicas y estructurales del grano de maíz (*Zea mays*) y su relación con la resistencia a la infestación de *Sitophilus zeamais* (Motsch.). Tesis Doctorado. CINVESTAV del I.P.N., Irapuato, Guanajuato.
- Snook, H. E., N. W. Widstrom y R. C. Gueldner. 1989. Reversed-phase high-performance liquid chromatographic procedure for the determination of maysin in corn silks. *J. Chromatography* 477:439-477.
- Swain, T. 1979. Tannins and lignins. En: G.A. Rosenthal y D. H. Janzen (Eds.) *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*, Academic Press, New York. Pp 657-682
- Tipping, P. W. 1987. Effects of whole corn kernels and extracts on behavior of maize weevil (Coleoptera:Curculionidae). *J. Econ. Entomol.* 80(5): 830-833.
- Turlings, T. C. J. y B. Berney. 1998. Efectos de los metabolitos secundarios vegetales en el comportamiento y desarrollo de avispas parasitoids. Manuscrito inédito.
- Via, S. 1990. *Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems.* *Annu. Rev. Entomol.* 35: 421-446.
- Videla, G. W. F. M. Davis, W. P. Williams y S. N. Seong. 1992. Fall Armyworm (*Lepidoptera: Noctuidae*) Larval Growth and Survivorship on Susceptible and Resistant Corn at Different Vegetative Growth Stages. *J. of Economic Entomology* 85(6):2486-2491.
- Waterman, P.G. y S. Mole. 1994. *Analysis of phenolic Plant Metabolites*. Blackwell Scientific Publications, New York, USA 238 pp
- Wiermann, R. 1981. Secondary Plant Products and Cell and Tissue Differentiation. En. *The Biochemistry of Plants*. Academic Press, Londres, 7.86-112
- Wink, M. 1997. Special Nitrogen Metabolism. En. *Plant Biochemistry*. Academic Press, Londres 439-484pp

- 
- Wiseman, B. R. y E. M. Snook. 1996. Flavone content of silks from commercial corn hybrids and growth responses of corn earworm (*Helicoverpa zea*). Larvae fed silk diets. *J. Agric. Entomol.* 13(3):231-241.
- Wiseman, B. R., R. L. Wilson y D. J. Isenhour. 1992. Allelochemical content of selected popcorn silks: effects on growth of corn earworm larvae. (Lepidoptera Noctuidae). *Plant. Res. J. of Econ. Entom.* 85(6):2500-2504.
- Yamamoto, E. y G. H. N. Towers. 1985. Cell wall bound ferulic acid in barley seedling during development and its photoisomerization. *J. Plant. Physiol.* 117:441-449.

---

# ANEXO 1

Características de la Estación de Tlaltizapán, Morelos del CIMMYT.

La información contenida en este anexo se encuentra reportada en el Boletín del Programa de Maíz editado en Agosto de 1997 por el Superintendente de la Estación Experimental de Tlaltizapán, Morelos, Alejandro López Reyes, quien proporcionó además otra información complementaria.

## CONTENIDO

- a) Localización geográfica.
- b) Clima
- c) Temperatura.
- d) Análisis de Suelo.
- e) Preparación del suelo para el cultivo.



La Estación Experimental de Tlaltzapán, Morelos, fue fundada en 1969. Tiene una superficie total de 46 hectáreas con un área de cultivo de 32 hectáreas.

**a) Localización Geográfica**

Se encuentra localizada en el centro del Estado de Morelos a 18°41' N Latitud, 99°08' W Longitud, a una Altitud de 940m con un promedio anual de lluvia de 840mm y con lluvias de junio a octubre.

**b) Clima**

La estación de Tlaltzapán es considerada tipo A(w)<sub>0</sub> descrito como caliente subhúmedo con lluvias en verano de acuerdo con la Clasificación de Köppen modificado en 1964 por E. García para las condiciones particulares de México.

**c) Temperatura**

Presenta un rango de Temperatura de 15°C a 39.5°C, con un promedio de temperatura de 23°C.

La siembra se realizó el 16 de junio de 1998, terminando la última colecta el 5 de agosto de 1998. En la siguiente tabla se resume la temperatura de ese periodo.

Mes	Año	Tmax °C	Tmin °C	Lluvia mm
junio	1998	32.6	20.8	2.7
julio	1998	32.5	18.2	7.6
agosto	1998	31.4	18.7	7.2
		32.2	19.2	5.8
		32.2	19.2	5.8
Promedio Anual	1998	32.8	15.1	2.7

La precipitación registrada corresponde a la que se haya acumulado en un periodo de 24 hrs (precipitación diaria). Generalmente la precipitación no se promedia, solo se va acumulando en forma mensual y anual (es decir, se van sumando las precipitaciones diarias).

#### d) Análisis de Suelo

El suelo en la estación es un vertisol negro desarrollado de subsuelo calcáreo. Es considerado un suelo grueso (pesado) con grietas de arcilla mantillo o tierra labrantía con más del 40% de arcilla y >50% en 2:1 de minerales en la fracción de arcilla; por peso es considerado como tipo montmorillonítico.

El análisis del suelo de la estación es el siguiente:

Arcilla (%)	41.2
Cieno (%)	36.8
Arena (%)	22.0
Capacidad de campo (% por peso)	36.3
Punto permanente de marchitamiento	24.2
Ph	7.8
E.C. (mmhos/cm)	0.64 – 2.7
C.E.C. (meq/100gr)	34.8 – 45.4
Materia orgánica (%)	1.65 – 2.13
P (ppm)	3.2 – 8.4
Ca (ppm)	5875 – 7865
Mg (ppm)	521 – 763
K (ppm)	209 – 396
Na (ppm)	32 – 78
Fe (ppm)	5.5 – 9.1
Mn (ppm)	7.8 – 13.3
Zn (ppm)	1.1 – 2.0
Cu (ppm)	0.9 – 2.4

Respecto a la información sobre los suelos en la estación, el último análisis exhaustivo se hizo en 1996. Se considera que lo reportado entonces no ha variado en forma importante hasta el día de la siembra, sin embargo se debe notar que los resultados que aparecen en la tabla son un promedio de todos los lotes de la Estación

---

**e) Preparación del suelo para el cultivo**

En la estación experimental realizan dos ciclos de cultivo al año. A - Riego de noviembre-abril B - Lluvia de mayo-octubre.

El presente trabajo se realizó en el Ciclo 98-B, con la siguiente preparación para su cultivo: la dosis de fertilización fue de 300-50-00 (esto es 300 kg de N/ha utilizando sulfato de amonio con 20.5% de N, y 50 kg de  $P_2O_5$  utilizando superfosfato triple con 46% de  $P_2O_5$ ).

Al preparar el terreno antes de la siembra se incorporaron los primeros 150 kg de N/ha y al surcar para la siembra se aplicó en banda el total de la dosis de P. Los restantes 150 kg de N/ha fueron aplicados en banda al momento del aporque, a los 45 días después de la siembra.

Para el control de "gusano cogollero" en todas las siembras de maíz en ese ciclo, se utilizó el insecticida "Disparo" en dosis de 1.0 lt/ha (es una mezcla de dos ingredientes activos: clorpirifos 33.8% + permetrina 4.8%).

## DIAGRAMA DE MÉTODOS

