



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA

**RESPUESTA DEL PARASITOIDE *Campoletis sonorensis* A LOS FACTORES  
AMBIENTALES EN RELACIÓN CON SU EFICIENCIA DE CONTROL  
BIOLÓGICO SOBRE EL HERBÍVORO *Spodoptera frugiperda* en MAÍZ**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ORNELLA BARRETO BARRIGA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTORAL:**

**DR. JOHN LARSEN**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN**

**OCTUBRE, 2018**



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.

OFICIO CPCB/593/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día **26 de febrero de 2018**, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** a la alumna **BARRETO BARRIGA ORNELLA**, con número de cuenta **514012386** con la tesis titulada, "**Respuesta del parasitoide *Campoletis sonorensis* a los factores ambientales en relación con su eficiencia de control biológico sobre el herbívoro *Spodoptera frugiperda* en Maíz**", dirigida por la DRA. EK DEL VAL DE GORTARI.

Presidente: Dr. Abel Muñoz Orozco  
Vocal: Dr. Erick de la Barrera Montppellier  
Secretario: Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli  
Suplente: Dra. Marta Astier Calderón  
Suplente: Dr. Ángel Rebolgar Alviter

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 09 de agosto de 2018

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) por darme la oportunidad de seguir preparándome. También quiero agradecer al personal administrativo tanto de la UNAM como del IIES por las facilidades otorgadas para la realización de los trámites relacionados con la titulación.

También manifiesto toda mi gratitud al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca que recibí durante mis estudios de doctorado, sin ella no hubiera sido posible la realización de este trabajo de tesis.

Gracias a mi tutora principal, la Dra. Ek del Val de Gortari, y a los miembros de mi comité tutorial, el Dr. John Larsen y el Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli por guiarme durante mi formación con Doctor en Ciencias.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Dra. Ek, muchas gracias por recibirme en su laboratorio, darme la oportunidad de realizar esta tesis, y por todo el apoyo que me brindó durante mi doctorado. En especial gracias por guiarme durante la escritura de mi tesis, sus valiosos comentarios y correcciones en cada uno de los borradores de esta tesis fueron fundamentales para la estructuración y conclusión del manuscrito final de mi tesis. Muchas gracias por todo.

John, muchas gracias por todo el apoyo que me diste en la candidatura. Nunca olvidaré nuestras reuniones previas a la presentación de mi candidatura porque durante ellas tuve la oportunidad de conocer al gran ser humano que eres, aprendí muchísimo de ti, y me motivaste y diste la confianza para seguir adelante con mi tesis mientras me preparabas para presentar mi examen de candidatura. Además, agradezco el apoyo que me brindaste después de la candidatura, en especial gracias por tus sugerencias sobre el diseño y la ejecución de los experimentos, y las revisiones de los borradores de esta tesis. Finalmente, gracias por el interés que siempre tuviste en mi tesis. Que Dios te bendiga siempre.

Agradezco al Dr. Juan Fornoni por sus comentarios relacionados con el marco teórico de la tesis, las hipótesis, y la discusión de los capítulos de la tesis. Sus valiosas aportaciones contribuyeron a mejorar mi tesis.

Agradezco al Dr. Fernando Bahena por enseñarme como reproducir a *C. sonorensis* en laboratorio. Sin todos sus consejos no hubiera sido posible establecer la cría de *C. sonorensis* en laboratorio ni realizar los experimentos. Además, gracias por todo el apoyo que recibí de su parte para la realización de las colectas de campo.

Agradezco a mi comité de candidatura, Dr. John Larsen, Dr. Alejandro Saldívar Riverón, Dra. Ellen Andresen, Dr. José Pablo Liedo Fernández, Dr. Juan Núñez Farfán por sus valiosas aportaciones a mi tesis. Dra. Ellen y Dr. Pablo, además quiero agradecerles sus comentarios sobre el manuscrito del ensayo de la candidatura.

Gracias Dra. Marta Astier, Dr. Erick de la Barrera, Dr. Juan Fornoni, Dr. Abel Muñoz y Dr. Ángel Rebollar por aceptar ser parte de mi jurado de examen. También quiero darles las gracias por todos sus comentarios y sugerencias, los cuales contribuyeron a mejorar y enriquecer este trabajo.

Omar muchas gracias por apoyarme en los análisis estadísticos de esta tesis y en las colectas de campo. También te agradezco por ayudarme a realizar los experimentos de esta tesis, sobretodo por los que se establecieron en el invernadero con plantas e insectos. Gracias por todas las horas de trabajo que dedicaste a esta tesis, y por compartir conmigo tu experiencia en la ejecución de experimentos con *S. frugiperda* y maíz. Gracias por apoyarme en los trámites de titulación. Por último, gracias por estar a mi lado.

A Wendy, Liz, Hedain, Gina por apoyarme en la revisión de material de mis experimentos, y por esos momentos tan agradables en los que conviví con ustedes en el lab.

A don Noe (técnico del Dr. Bahena), Misael, Gris y Nayelli por su apoyo en las colectas de campo y en la revisión de material de laboratorio.

También agradezco a Ricardo, Perla, Yoselin, y todos los que ayudaron en algún momento con el mantenimiento de la cría de *S. frugiperda*.

## **DEDICATORIA**

Esta tesis es dedicada a mi familia, en especial a mi mamá la Sra. Maria, por todo el empeño y esfuerzo que siempre pusiste en la educación de tus hijos, y por tu cariño y amor, lo que me ha dado la fortaleza para seguir adelante y alcanzar logros profesionales como este. He sido muy afortunada y bendecida por Dios por tenerte.

## ÍNDICE

RESUMEN GENERAL .....	7
ABSTRACT .....	10
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	12
HIPÓTESIS GENERAL.....	23
OBJETIVO GENERAL.....	23
OBJETIVOS PARTICULARES.....	23
ESTRATEGIA METODOLÓGICA .....	23
<b>CAPÍTULO I. INFLUENCE OF MALE PRESENCE AND HOST DIET ON <i>CAMPOLETIS SONORENSIS</i> PARASITISM OF <i>SPODOPTERA FRUGIPERDA</i> .....</b>	<b>32</b>
<b>CAPÍTULO II. EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE EL PARASITISMO DE <i>CAMPOLETIS SONORENSIS</i> SOBRE <i>SPODOPTERA FRUGIPERDA</i>.....</b>	<b>45</b>
<b>CAPITULO III. EFECTO DIFERENCIAL DEL CONTROL BIOLÓGICO EJERCIDO POR <i>CAMPOLETIS SONORENSIS</i> SOBRE LAS LARVAS DE <i>SPODOPTERA FRUGIPERDA</i> EN MAÍCES HÍBRIDOS Y CRIOLLOS .....</b>	<b>58</b>
<b>CAPÍTULO IV. PREFERENCIA DE PARASITISMO DE <i>C. SONORENSIS</i> SOBRE <i>S. FRUGIPERDA</i> EN DIFERENTES GENOTIPOS DE MAÍZ.....</b>	<b>81</b>
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES .....	96

## RESUMEN GENERAL

Los cultivos a nivel mundial anualmente son afectados por diversos organismos, entre los que destacan los insectos herbívoros por las cuantiosas pérdidas que ocasionan (Oerke 2005, Ansari et al. 2014). Uno de los principales cultivos a nivel mundial y de los más afectados por los insectos es el maíz. En México, entre los insectos que atacan al maíz, sobresale *S. frugiperda* puesto que cuando este insecto es muy abundante, puede ocasionar la pérdida total del cultivo. El control de *S. frugiperda* se ha realizado mediante la aplicación de insecticidas químicos, lo que ha provocado graves problemas ambientales. Por ello, se propone el estudio de alternativas sustentables, como el control biológico (CB) con parasitoides nativos como *Campoletis sonorensis*. Este parasitoide es una candidata idónea para ser estudiado y determinar su potencial como agente de control biológico puesto que ha demostrado su efectividad en los agroecosistemas de maíz en Michoacán, México y registra porcentajes de parasitismo altos (30-35%) sobre *S. frugiperda*. Además, es una de las especies de parasitoides más abundantes. Sin embargo, sobre este parasitoide, se desconocen todavía muchos aspectos ecológicos para que pudiera ser utilizado como un agente de control biológico, como por ejemplo el efecto de los factores ambientales. Por ello, el objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de los factores ambientales (temperatura, presencia del macho, dieta y genotipo de maíz) en la reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia del CB sobre *S. frugiperda*. Para lograr este objetivo, se evaluó el parasitismo de *C. sonorensis*, sobre *S. frugiperda* en diferentes escenarios. En la fase 1, que corresponde a la optimización de la cría, se estudió el efecto de la presencia del macho parasitoide y la dieta (capítulo 1), y la temperatura (capítulo 2) sobre *C. sonorensis*. La fase 2, se enfoca en las interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis*, en particular, se estudió el efecto del genotipo de maíz (criollos e híbridos) en las interacciones tritróficas (capítulo 3) y en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre larvas de *S. frugiperda* (Capítulo 4).

Los experimentos mostraron que la mayoría de los factores ambientales (dieta, temperatura y genotipo de maíz), excepto la presencia continua del macho con la hembra, afectaron la reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia del CB sobre *S. frugiperda*.

En el caso de la presencia del macho durante la parasitación, se encontró que no afectó el sexo de la descendencia de *C. sonorensis*, posiblemente porque las hembras utilizadas para

parasitar previamente ya se habían apareado con machos vírgenes en las jaulas de procedencia.

Respecto a la temperatura (capítulo 2), se encontró que esta variable afectó el ciclo de vida de *C. sonorensis*, particularmente, con el incremento de la temperatura, se acortó el tiempo de desarrollo, desde la parasitación hasta la emergencia del adulto de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*.

Sobre el impacto de la dieta en el desempeño de *C. sonorensis*, se encontró que el tipo de dieta afectó la mortalidad y la longevidad del parasitoide, pero sobre todo la tasa de parasitismo sobre *S. frugiperda*. Entre las dietas, el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* fue mayor cuando las larvas se alimentaron con el maíz criollo blanco, intermedio en el maíz híbrido H318 y la higuierilla, y menor en la dieta semisintética. Entre los genotipos de maíz, el parasitismo cambio con los experimentos. En el experimento de las dietas (capítulo 1), con larvas alimentadas de plantas en trozos, el maíz criollo blanco fue más parasitado (100%), en el experimento de interacciones (capítulo 3), con larvas alimentadas sobre plantas vivas y de pie, el genotipo híbrido Puma (60%) fue el más parasitado, mientras que en el experimento de preferencia (capítulo 4), con larvas alimentadas sobre plantas vivas y de pie, no se encontraron diferencias en el parasitismo entre los genotipos criollos e híbridos. Estas diferencias en el parasitismo sobre *S. frugiperda* entre los genotipos criollos e híbridos en diferentes experimentos es muy posible que se deba al estado fisiológico de las plantas en cada experimento, ya que en algunos estaban vivas y de pie y en otros en trozos. En la literatura se menciona que, en los experimentos con plantas en trozos, puesto que está ausente la parte aérea de la planta, el parasitismo solo depende de la nutrición que la planta proporciona a los insectos herbívoros (Campbell y Duffey 1979, Amalin et al. 2005). En cambio, en los experimentos con plantas vivas de pie, el parasitismo es influenciado al mismo tiempo por la nutrición y la parte aérea o estructura física (tricomas, dureza de las hojas, etc.) de la planta. Considerando estos antecedentes, en la presente investigación, es posible decir que bajo las condiciones del experimento del efecto de las dietas (capítulo 2), el genotipo criollo Blanco fue más parasitado por *C. sonorensis* porque este genotipo es mejor nutricionalmente; que bajo las condiciones del experimento de interacciones (capítulo 3) el genotipo híbrido Puma fue el más parasitado porque la nutrición (compuestos de defensa y nutrientes) proporcionada por este genotipo a las larvas de *S. frugiperda* y *C. sonorensis*

talvez fue la mejor. Además, la estructura física, es muy posible que facilitara la búsqueda y localización de las larvas de *S. frugiperda* sobre la planta de este genotipo. En el experimento de preferencia (capítulo 4), con larvas alimentadas sobre plantas vivas aunque el parasitismo fue resultado de los efectos de la nutrición y la estructura física de la planta, no se encontraron diferencias en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, posiblemente porque en este caso las plantas de los diferentes genotipos de maíz se encontraban juntas en las jaulas de parasitación, y por ello, los compuestos volátiles liberados de los genotipos se mezclaron y *C. sonorensis* no pudo diferenciar los volátiles de cada genotipo de maíz. Además, el contenido de compuestos de defensa fue de igual forma tolerado por *C. sonorensis*.

En general, los resultados de este trabajo con *C. sonorensis*, en el que se estudiaron los factores ambientales ya discutidos, indican que para la reproducción óptima de *C. sonorensis* en laboratorio se recomienda parasitar sin el macho, alimentar *S. frugiperda* con maíz criollo Blanco y utilizar las temperaturas de 25 y 28 °C.

En los genotipos híbrido Puma y criollo Blanco, *C. sonorensis* es más eficiente como agente de control biológico porque en estos genotipos parasitó más (99% y 60 %, respectivamente). Con esto en mente y para aumentar la capacidad de control biológico de *C. sonorensis* en campo y reducir el uso de insecticidas químicos, se podrían diseñar agroecosistemas en donde estos genotipos se siembren alrededor de otros cultivos de maíz para que las larvas de *S. frugiperda* sean parasitadas por *C. sonorensis* en ellos, y no lleguen a los genotipos focales destinados a la producción.

Además, este trabajo demostró que, aunque *C. sonorensis* es más eficiente en los genotipos híbrido Puma y criollo Blanco, si puede actuar como agente de control biológico en los otros genotipos (criollo Ancho y Azul e Híbrido H318). Esto debido a que en el experimento de preferencia *C. sonorensis* parasitó de igual forma a los genotipos de maíz.

## ABSTRACT

Plant pest including insects are causing important cause important crop yield losses in agroecosystems worldwide. Maize is one of the main cereal crops, which is strongly affected by insect pest. In Mexican maize agroecosystems, the Fall Armyworm *S. frugiperda* is an important insect pest, which in some cases even cause total crop loss.

Application of chemical insecticides is conventionally used to control *S. frugiperda*, which however cause strong adverse effects on the environment. Biological control (BC) offers a sound alternative pest control method based on natural pest enemies. The parasitoid *C. sonorensis* is a common and abundant natural enemy of *S. frugiperda* larvae with strong potential for BC as indicated by notable biocontrol efficacy in maize agroecosystems with high levels of parasitism of *S. frugiperda* (30-35%) reported.

However, integration of *C. sonorensis* as biocontrol agent in maize agroecosystems requires profound knowledge about plant-pest-parasitoid interactions and how these interactions are affected by environmental factors. Therefore, the objective of the present study was to evaluate the effects of environmental factors (temperature, male presence, diet and genotype of maize) on reproduction and biocontrol efficacy of *C. sonorensis*.

Project was divided in two phases focusing on the effects of environmental factors on *C. sonorensis* reproduction and multitrophic interactions between maize, in phase one and two respectively. In phase one optimization of *C. sonorensis* reproduction was examined including the effect of male presence and diet (Chapter 1) and temperature (Chapter 2). In phase two multitrophic-interactions between maize, *S. frugiperda* and *C. sonorensis* were examined including the role of maize genotype (landraces and hybrids) on *C. sonorensis* biocontrol efficacy (Chapter 3) and preference of *C. sonorensis* for parasitism of *S. frugiperda* larva feeding on different maize genotypes (Chapter 4).

The experiments showed that most of the environmental factors (diet, temperature and maize genotype) affected the reproduction and *C. sonorensis* biocontrol efficacy, with the exception of the continuous presence of male with female. In the case of male presence during the parasitism, it was found that offspring sex of *C. sonorensis* was unaffected, which may be due to the fact that the females used for parasitism had previously been mated with virgin males in breeding cages. Regarding temperature (chapter 2), this variable affects the

life cycle of *C. sonorensis*. In particular, increased temperatures reduced the time of development from parasitism to adult emergence of *C. sonorensis* on *S. frugiperda*.

With respect to the impact of diet on performance of *C. sonorensis*, it was found that the type of diet affected mortality and longevity to a greater extent. In particular, parasitism of *C. sonorensis* among diets, was greater when the larvae of *S. frugiperda* were fed on landrace maize and castorbean, and poorer with the semisynthetic diet. Parasitism of *C. sonorensis* on *S. frugiperda* changed among experiments. In Chapter 1, with larvae feeding on excised leaves, parasitism was greater (100%) on landrace maize Blanco, while in Chapter 2, with larvae feeding on whole plants, larvae feed on the maize hybrid maize Puma had greater parasitism, and in the preference experiment with larvae parasitized on whole plants no differences were found between parasitism on larva fed on landrace natives-and hybrid maizes. These differences may be due to different environmental conditions and highlight the importance of choosing the appropriate experimental design to prove certain hypotheses.

In general, our results suggest that the temperature range for optimal reproduction of *C. sonorensis* is between 25 and 28 °C., that male presence is not recommended during parasitism and that parasitism is higher with the landrace maize Blanco. However, the maize hybrid Puma also proved to serve as a good food base for *S. frugiperda* providing high levels of parasitism.

Improvement of the biocontrol efficacy of *C. sonorensis* in maize agroecosystems may be achieved by mixing maize genotypes that increase *S. frugiperda* biocontrol efficacy with the maize genotype destined for production. However, it is important to note that *C. sonorensis* had no preference for larvae of *S. frugiperda* feeding on these maize genotypes compared to other maize land race and hybrid genotypes.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Los cultivos en los agroecosistemas a nivel mundial anualmente son afectados por diversas plagas, entre las que destacan los insectos herbívoros (masticadores de hojas, minadores, formadores de agallas, barrenadores de tallos y chupadores) por las cuantiosas pérdidas que ocasionan (Oerke 2005, Ansari *et al.* 2014). Uno de los principales cultivos a nivel mundial y de los más afectados por los insectos es el maíz. En México, considerado el centro de origen del maíz (Kwak *et al.* 2009), las pérdidas ocasionadas por los insectos tienen un gran impacto en la economía puesto que el maíz, siendo el principal cultivo, ocupa el 33% de la superficie sembrada en el territorio nacional (7.5 millones de hectáreas) (SAGARPA 2014). Además, este cultivo, es fundamental como base de la alimentación de la mayoría de la población, y constituye un insumo para la ganadería y la obtención de numerosos productos industriales (Polanco y Flores 2008, SIAP 2012). Se cultivan miles de variedades de maíz, que son el resultado de una intensa interacción entre genotipos y un rango muy diverso de ambientes, y de un proceso coevolutivo entre planta y hombre (Nadal 2002, Warman 1988). En particular, en el estado de Michoacán, los daños ocasionados por los insectos en este cultivo impactan de forma muy importante a la economía puesto que este estado ocupa el cuarto lugar a nivel nacional en la producción del maíz. Es el segundo cultivo más importante de Michoacán, después del aguacate (SIAP 2012).

En México diversos insectos herbívoros atacan al maíz. Entre ellos destaca el gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* por la severidad de los daños que ocasiona, en este cultivo que fluctúan entre 10 y 100% (Pacheco 1993, SAGAR 1999). Es una especie nativa del trópico y de las plagas más importantes en América, con amplia distribución geográfica, que va desde Canadá hasta Argentina e incluye el Caribe (SAGAR 1999). *Spodoptera frugiperda*, es un lepidóptero polífago, es decir que se alimenta de muchas especies de plantas, tales como el arroz, trigo, sorgo, soya y diversas variedades ornamentales (Wiseman y Davis 1979). La duración del ciclo de vida es de 24 a 40 días, dependiendo de las condiciones ambientales como fotoperiodo y temperatura (Willink *et al.* 1993). Durante su estadio larval, esta plaga presenta entre 6 y 8 estadios (Negrete y Morales 2003). Las larvas son activas tanto de noche como de día, atacan a la planta de maíz actuando como cortadoras, defoliadoras y cogolleras según el momento de su desarrollo, y producen daños directos cuando se alimentan de los

granos de la espiga (Willink *et al.* 1993). Las pérdidas del área foliar causadas por la herbivoría de las larvas de *S. frugiperda* afectan la actividad fotosintética de las plantas, y ocasionan una disminución del rendimiento del cultivo de maíz por hectárea (Hernández 1989).

El control de *S. frugiperda* en los agroecosistemas de maíz, se ha realizado en México principalmente mediante la aplicación de insecticidas químicos (Bahena *et al.* 2010), comúnmente se usan los insecticidas organofosforados como el paratión metílico, metamidofos y clorpirifos (McConnell y Hruska 1993, Willink *et al.* 1993). Sin embargo, este método de control de plagas en los cultivos de maíz ha ocasionado diversos problemas tales como la contaminación ambiental, la eliminación de la biodiversidad, la resistencia de los insectos a los insecticidas, impactos colaterales a insectos no plaga, y la dependencia de insumos externos (Bahena *et al.* 2010, USDA.gov, Pérez 2000). Por lo tanto, es urgente buscar alternativas sustentables al control químico de plagas.

Al respecto, en los agroecosistemas de maíz, existe una enorme diversidad de insectos como los parasitoides, que ejercen un control natural muy importante sobre *S. frugiperda*, mediante interacciones complejas (Bahena 2005, Nicholls 2008, García y Tarango 2009, Bahena y Velázquez 2012). Particularmente, en los agroecosistemas de maíz en México, se han registrado 40 especies de parasitoides asociados a *S. frugiperda*. Entre estas especies destacan por su abundancia los himenópteros braconidos: *Chelonus* spp., *Apanteles* spp., *Cotesia marginiventris*, *Meteorus laphygmae*; el eulophido *Euplectrus* spp.; *Trichogramma* spp. (Trichogrammatidae); los ichneumonidos *Ophion* spp., *Pristomerus spinator* (F) y *Campoletis* spp., así como varias especies de moscas parásitas de las familias Sarcophagidae y Tachinidae, por ejemplo, los tachinidos *Archytas marmoratus* y *Lespesia archippivora* (Bahena 2005, Bahena *et al.* 2010).

En el caso de Michoacán, en 85 localidades se han encontrado 25 especies de parasitoides de *S. frugiperda* (Bahena *et al.* 2010). Entre estos parasitoides, se encuentra la avispa *Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae). Esta especie además de Michoacán se encuentra en los estados de Colima y Jalisco como parasitoide de *S. frugiperda* en cultivos de maíz. Sin embargo, del total de especies de parasitoides de *S. frugiperda* reportadas para México, incluyendo a *C. sonorensis*, ninguna se está reproduciendo masivamente y liberando para controlar a *S. frugiperda* en agroecosistemas. Por ello, en México han sido introducidos

en agroecosistemas de maíz, dos especies de himenópteros parasitoides: *Trichogramma pretiosum* (Trichogrammatidae) y *Telenomus remus* (Scelionidae) para el control de *S. frugiperda*. *Trichogramma pretiosum* ha demostrado su eficacia para controlar al gusano cogollero (García *et al.* 1999). Por su parte, *Telenomus remus* (Scelionidae), es un parasitoide originario del suroeste de Asia, que se introdujo recientemente en Chiapas (Gutiérrez *et al.* 2012, Bahena y Cortez 2015).

Sobre la biología de *C. sonorensis*, se ha documentado que esta especie nativa es oligófaga, que parasita diversas especies de la familia Noctuidae, entre ellas *S. frugiperda*. Además, es un endoparasitoide solitario, es decir la hembra oviposita dentro de la larva hospedera, donde se desarrolla un solo individuo de *C. sonorensis* y se considera un koinobionte porque la larva hospedera parasitada continúa su desarrollo (Bahena 2008).

El ciclo de vida de *C. sonorensis* inicia cuando la hembra oviposita un huevo en una larva de *S. frugiperda*, de 2 a 6 días de edad. Dentro de la larva hospedera se desarrollan las etapas de huevo y larva. La etapa de larva de *C. sonorensis* tiene una duración de 5 estadios (Wilson y Ridgway 1975). Cuando la larva de *C. sonorensis* alcanza el último estadio, emerge de la larva hospedera para tejer su capullo. Posteriormente de este capullo emergerá el adulto de *C. sonorensis* (Bahena 2008). Por su parte, la larva hospedera deja de comer de 3 a 4 días después de haber sido parasitada y muere antes de llegar al cuarto estadio.

Otro aspecto importante de la biología de *C. sonorensis*, es su reproducción. Es un parasitoide que se reproduce por arrenotoquia, que es el tipo de reproducción más común en el orden Hymenoptera. A través de este, se mantiene un sistema genético haplodiploide. Con esta forma de reproducción partenogénica se originan machos de huevos no fertilizados, haploides, mientras que las hembras descienden de huevos fertilizados, diploides (Hamilton 1967, Werren y Charnov 1978, Heinz 1996).

*C. sonorensis*, es un parasitoide que destaca por su efectividad en los agroecosistemas de maíz, puesto que registra porcentajes de parasitismo altos entre 30-35% sobre *S. frugiperda* y al mismo tiempo es una de las especies más abundantes (Bahena *et al.* 2010). Por ello, esta especie es una candidata idónea para ser estudiada y conocer si tiene potencial para ser utilizada como un agente de control biológico (CB).

El CB es un método de control de plagas que consiste en el uso de organismos naturales o modificados, genes o productos genéticos para reducir los efectos de las plagas y

enfermedades (Sharma *et al.* 2013). Entre los organismos naturales se encuentran los parasitoides, depredadores y patógenos, los cuales se conocen como enemigos naturales.

Un parasitoide es un insecto que en su estado inmaduro es parasito de otros insectos y artrópodos y de vida libre en su estado adulto. Los parasitoides se encuentran en seis órdenes de insectos: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera y Strepsiptera. El orden más importante ha sido Hymenoptera seguido de Diptera. Dentro del orden Hymenoptera, una de las familias más importantes ha sido Ichneumonidae (Hall y Ehler 1979, Greathead 1986, Nicholls 2008).

El CB se considera el método más apropiado para reducir el número de insectos plaga por debajo del umbral de daño económico (McFadyen 1998, Day 2005, van Lenteren *et al.* 2006, Sharma *et al.* 2013). Además, es una de las técnicas que se emplean en los agroecosistemas bajo manejo agroecológico, utilizando un enfoque para restaurar el equilibrio y las interacciones entre los seres vivos (Alteri y Nicholls 2000, SAGARPA 2015).

Existen tres estrategias de control biológico: clásico, por incremento y de conservación. El CB clásico consiste en la introducción de enemigos naturales exóticos para que se establezcan permanentemente en el agroecosistema y de esta forma regulen las poblaciones de organismos exóticos. Estos enemigos naturales se colectan en su región de origen y posteriormente se introducen en el agroecosistema donde la plaga es exótica (Pedigo y Rice 2006, Nicholls 2008, Bale *et al.* 2008). Este tipo de control ha sido exitoso en cultivos perenes (ej; plantaciones forestales y cultivos frutícolas), donde la naturaleza a largo plazo de los cultivos permite que se establezcan las interacciones entre el parasitoide y el insecto plaga en un periodo de tiempo (Bale *et al.* 2008). Existen muchos ejemplos de casos exitosos con esta estrategia de CB a nivel mundial. Por ejemplo, la catarinita depredadora “Vedalia” *Rodolia cardinalis* (Mulsant) se introdujo exitosamente para el control de la escama algodonosa de los cítricos en el estado de California, con este caso se inició la disciplina del control biológico. Otros ejemplos sobresalientes incluyen la introducción del parasitoide himenóptero *Eretmocerus serius* (Aphelinidae) para el control de la mosca prieta de los cítricos, *Aleurocanthus woglumi* (Hemiptera: Aleyrodidae); y la introducción del parasitoide *Aphelinus mali* (Aphelinidae) para el control del pulgón lanífero del manzano *Eriosoma lanigerum* (Homoptera: Aphididae) (Pedigo y Rice 2006).

En México existen diversos casos exitosos de este tipo de CB. Por ejemplo, se ha controlado exitosamente la mosca prieta de los cítricos *A. woglumi*, que es originaria del sureste asiático, con el uso de cuatro especies de parasitoides exóticos de la familia Aphelinidae: *Amitus hesperidum*, *Encarsia perplexa*, *Encarsia clypealis* y *Encarsia smithi*, que se introdujeron en nuestro país desde los años 1950's. Entre estos parasitoides *E. perplexa*, ha sido el agente benéfico más importante en el control de la mosca prieta, ya que se adapta a diferentes climas (Arredondo *et al.* 2008). Sin embargo, en otros países se han reportado desequilibrios ecológicos en las cadenas tróficas por la introducción de especies exóticas de parasitoides, como agentes de CB en los agroecosistemas contra insectos plaga. Por ejemplo, en Hawái, el declive de las chinches apestosas nativas, incluyendo la chinche Koa (*Coleotichus blackburniae*: Scutelleridae), ha sido atribuido a la introducción de los parasitoides *Trissolcus basalis* (Scelionidae), *Trichopoda pilipes* y *T. pennipes* (Tachinidae) (Louda *et al.* 2002). Estos desequilibrios ecológicos fueron atribuidos a que previo a las introducciones, no se hicieron los estudios adecuados sobre su ecología (Bale *et al.* 2008). Por ello, deben tener prioridad los estudios biológicos y ecológicos con parasitoides nativos (Haye *et al.* 2015).

El CB por conservación tiene como objetivo proteger y conservar las poblaciones de enemigos naturales. Algunos ejemplos de métodos para conservar los enemigos naturales son el sembrado de flores y la poda menos frecuente de la vegetación que se encuentra alrededor de los cultivos (Pedigo y Rice 2006). Estos métodos fomentan la disponibilidad de alimento, refugio, hospederos alternos y otros recursos para los enemigos naturales dentro y fuera del cultivo (Huffaker y Messenger 1976, Nicholls 2008). El CB por conservación, es el enfoque más antiguo del control biológico con parasitoides, pero ha sido poco estudiado. Un ejemplo de esta estrategia de CB, es el manejo agroecológico que se está realizando en los viñedos de Australia para controlar la plaga *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae), considerada la plaga más devastadora en viñedos. Este manejo incluye la investigación y aplicación de aquellas prácticas agrícolas que favorezcan la abundancia de los enemigos naturales como el parasitoide *Trichogramma carverae* Oatman y Pinto (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (Begum *et al.* 2004, Vincent *et al.* 2007).

El CB por incremento, es una estrategia que se realiza con la finalidad de aumentar el número y, por lo tanto, el efecto de los enemigos naturales nativos o exóticos existentes en

los sistemas (Pedigo y Rice 2006). Para ello se requiere de la reproducción masiva y liberación periódica de los enemigos naturales (Bale 2008).

La liberación de los enemigos naturales en los sistemas, como agentes de CB, se realiza tanto por el método de incremento como por el clásico. Sin embargo, en el CB por incremento se espera que las liberaciones controlen temporalmente a la plaga y no permanentemente como sucede en el CB clásico (Pedigo y Rice 2006, Nicholls 2008).

Las liberaciones periódicas de agentes de CB por incremento se realizan de manera inoculativa o inundativa. En las liberaciones inoculativas, los agentes de control biológico liberados y su descendencia controla a la plaga por un tiempo determinado (Batra 1982, Bale *et al.* 2008). Algunos de los programas más exitosos de control biológico en el mundo han utilizado este enfoque con depredadores y parasitoides. Por ejemplo, en los Estados Unidos se han realizado liberaciones inoculativas de las especies de *Aphytis* (Hymenoptera: Aphelinidae) contra el piojo rojo de California, *Aonidiella aurantii* (Hemiptera: Diaspididae), en 4,450 hectáreas. También se han liberado especies de *Trichogramma* para controlar varias plagas de lepidópteros en más de 100,000 hectáreas de cultivos (Pedigo y Rice 2006).

Las liberaciones por inundación involucran la liberación de un gran número de enemigos naturales de tal modo que su población domine por completo la plaga (Nicholls 2008). Los enemigos naturales liberados en los sistemas provienen de laboratorios especiales de reproducción de agentes de control biológico, donde se reproduce un gran número de ellos. Los enemigos naturales liberados controlan la población de la plaga y no se espera que la progenie de los enemigos naturales liberados continúe con el control de la plaga, aunque no se descarta (Batra 1982, Pedigo y Rice 2006, Bale *et al.* 2008). Las liberaciones inundativas han sido muy exitosas. Un ejemplo de ello es *Trichogramma*, especie de parasitoide que se ha reproducido en gran número y liberado por casi setenta años en diferentes sistemas agrícolas y forestales en diecinueve países. En 2008, en el mundo, más de 32,000,000 hectáreas de cultivos agrícolas y forestales se trataron con estas especies (Nicholls 2008).

En México, el CB por inundación ha sido muy exitoso. Por ejemplo, actualmente se está reproduciendo masivamente y liberando el parasitoide *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae) para controlar en huertas de cítricos al psilido asiático *Diaphorina citri* Kwayama (Hemiptera: Psyllidae) (SENASICA 2014). Otro ejemplo, es la reproducción de parasitoides de moscas de la fruta, ya que se ha encontrado que el

parasitismo natural tanto de especies nativas como introducidas no es suficiente por sí mismo para lograr un control adecuado de moscas de la fruta (Leyva, 1999, Montoya et al. 2000, Montoya y Cancino 2004).

Dada esta coyuntura, el presente trabajo con *C. sonorensis*, se enfocó al CB por incremento para optimizar la reproducción de *C. sonorensis* en laboratorio y evaluar algunos de los factores (genotipo de maíz) que afectarían su efectividad como agente de CB en caso de que se liberare en los agroecosistemas de maíz. Además, el presente estudio es relevante para esta área y en general dentro del CB, debido a que se propone investigar si es posible hacer CB en un sistema formado exclusivamente por especies nativas (planta-herbívoro-parasitoide), cuyas poblaciones han coevolucionado y se supone que se encuentran en equilibrio. Al respecto, en la literatura se ha encontrado que la mayoría de los casos exitosos de CB tienen que ver con las plagas exóticas que han sido controladas por especies de parasitoides exóticos y, en algunos casos, nativos (Arredondo y Rodríguez del B. 2015).

Por otro lado, previo a la implementación del CB, es necesario llevar a cabo estudios ecológicos sobre las interacciones tritróficas que se presentan entre planta, herbívoro y parasitoide como son la herbivoría y el parasitismo. Estas interacciones son uno de los componentes más importantes de las cadenas alimentarias más grandes y complejas (Schoonhoven *et al.* 2007). Estos estudios permiten conocer bajo qué circunstancias se favorecen o perjudican estas interacciones que son fundamentales para que ocurra el CB, y por lo tanto son de interés. Dentro de este contexto, se ha demostrado que existen condiciones ambientales (factores bióticos y abióticos) que incrementan o disminuyen el tamaño las poblaciones de los insectos involucrados en las interacciones (Roy *et al.* 2002, Kalyebi *et al.* 2006, Sarfraz et al. 2009). Por ejemplo, ciertos factores (ej. la ausencia de competencia, la densidad de la población del herbívoro) incrementan el parasitismo de las especies de parasitoides sobre los herbívoros, lo que disminuye las poblaciones de los herbívoros que se alimentan de las plantas en los agroecosistemas. Este conocimiento se ha utilizado para manipular las interacciones tritróficas por medio del CB, con el objetivo de controlar las poblaciones de diferentes especies de organismos plaga en los agroecosistemas.

Los factores bióticos, incluyen a los organismos descomponedores, genotipo y contenido de nutrientes de la planta, presencia del macho parasitoide con la hembra, la densidad y edad de hembras y machos en el sitio de forrajeo, así como el estado nutricional

de las hembras (Hurlbutt 1987, Schowalter 2013, Turlings *et al.* 1995). Los factores abióticos por su parte son la temperatura, la humedad, el fotoperiodo, la sequía, la fertilización mineral, entre otros (Oliveira y Tavares 1998, Sarfraz *et al.* 2009, Schowalter 2013).

En el presente trabajo se estudiaron los factores abióticos: temperatura y dieta; y los bióticos: la presencia del macho parasitoide con la hembra, y el genotipo de la planta.

Entre los factores mencionados, la temperatura, la dieta y la presencia del macho parasitoide, destacan por su efecto en la reproducción de los parasitoides en laboratorio. El genotipo de maíz es un factor que está más relacionado con el manejo en campo de los cultivos de maíz. Se ha documentado que los efectos de estos factores varían enormemente con el sistema de estudio (Ohsaki y Sato 1994, Mulatu *et al.* 2004, Singer *et al.* 2004, Schoonhoven *et al.* 2005 Chabi-Olaye *et al.* 2008, Parrella y Nicholls 2010). Por ello, es necesario realizar más estudios para tener una mayor comprensión de la importancia de estos factores en las interacciones. En el presente trabajo en la fase 1, que corresponde a la optimización de la cría, se estudió el efecto de la dieta y la presencia del macho parasitoide (capítulo 1), y la temperatura (capítulo 2) sobre *C. sonorensis*. La fase 2, se enfoca en las interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis*, en particular, se estudió el efecto del genotipo de maíz (maíces criollos e híbridos) en las interacciones tritróficas (capítulo 3) y en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre larvas de *S. frugiperda* (Capítulo 4).

La temperatura es un factor determinante en la sobrevivencia de los insectos. Esto se debe a que los insectos son organismos poiquiloterms que producen poco calor, por lo tanto, su temperatura corporal depende de la ambiental (Borror *et al.* 1989). La temperatura también dirige los procesos biológicos de los artrópodos. Particularmente, el incremento de la temperatura tiene un efecto en la disminución de la duración del ciclo de vida de los parasitoides (Ayqui 1992, Monnerat *et al.* 2002, Ramos 2002, Arias *et al.* 2009, Spanoudis y Andreadis 2011). Aunque las temperaturas óptimas, así como las máximas y mínimas que son capaces de tolerar los parasitoides, varían dependiendo de las especies (Daane *et al.* 2004, Zhou *et al.* 2010b). Por ello es necesario realizar estudios específicos de temperatura con cada especie de parasitoide.

Respecto a la dieta, se sabe que las dietas de mejor calidad nutricional favorecen el desempeño de los herbívoros y a su vez el de sus parasitoides (ej. mayor longevidad de los

adultos). Los pocos estudios que comparan el desempeño de los parasitoides entre la dieta natural y la semisintética, han encontrado resultados opuestos (Kennedy *et al.* 1994, Uçkan y Ergin 2003, Bakthavatsalam y Tandon 2005, Sarfraz *et al.* 2009, Smith y Davis 2014).

En algunos estudios la alimentación de las larvas hospederas con dieta semisintética favorece el desempeño de los parasitoides, es decir se incrementa el parasitismo, la sobrevivencia, el tamaño del adulto parasitoide mientras que en otros lo perjudica (Nandihalli y Lee JoonHo 1995, Harvey *et al.* 1995, Bakthavatsalam y Tandon 2005, Smith y Davis 2014, Edem et al. 2014). Sanders *et al.* (2007), reportaron que el desempeño de *C. sonorensis*, estuvo correlacionado con el genotipo de maíz (variedades resistentes y susceptibles al barrenador europeo del maíz -*Ostrinia nubilalis*). Por lo que hacen falta más estudios para entender de manera general que dieta (natural o semisintética) es la más conveniente para reproducir los parasitoides con fines de CB. Además, estos estudios contribuyen a entender si los parasitoides reproducidos en la dieta semisintética podrían ser igual de eficientes como agentes de CB que los que viven naturalmente en las plantas en los agroecosistemas. Edem *et al.* (2014), mencionan que la reproducción masiva de los parasitoides himenópteros sobre hospederos que se alimentan exclusivamente de dietas semisintéticas podría resultar en la pérdida de su adecuación, y potencial reproductivo, que se refleja en un mayor tiempo de desarrollo, menor tamaño y baja fecundidad (Fanti and Vinson 2000).

En el caso de la presencia del macho parasitoide con la hembra, se sabe que es un factor que influye en las proporciones de sexos de la descendencia de los parasitoides del orden Himenóptera reproducidos en laboratorio (Leatemala *et al.* 1995, Sagarra *et al.* 2001, Shu-sheng *et al.* 2001, Malati y Hatami 2010). Por ejemplo, en las especies de parasitoides que presentan el tipo de reproducción arrenotoquia como *C. sonorensis*, en ausencia de los machos parasitoides, la descendencia de las hembras será exclusivamente de machos. Por lo tanto, es necesaria la presencia del macho para obtener hembras en la descendencia y así mantener colonias viables de crías de parasitoides en laboratorio. En este sentido, los pocos estudios que reportan la influencia de la presencia del macho con la hembra, particularmente durante la parasitación, obtuvieron resultados contradictorios. En algunos el efecto fue negativo, es decir se redujo el número de hembras en la descendencia (Pandey *et al.* 2004, Murillo *et al.* 2012) mientras que en otros hubo un efecto positivo. Por lo anterior, hacen falta

más estudios para tener una idea más clara de la importancia de la presencia del macho para la cría masiva de parasitoides que se reproducen por arrenotoquia (Malati y Hatami 2010).

El genotipo de la planta es considerado un factor biótico importante, puesto que las interacciones multitróficas pueden cambiar sustancialmente entre genotipos de una especie de planta (Dungey *et al.* 2000, Johnson 2008, Mooney y Agrawal 2008, Behmer 2009). De tal manera que el efecto del genotipo de la planta de una misma especie, en algunos casos puede llegar a ser similar en magnitud al efecto de diferentes especies de plantas (Mooney *et al.* 2010, Abdala y Mooney 2013).

El genotipo de la planta controla las características de las plantas que son de importancia para las interacciones tritróficas como son la calidad nutricional y las defensas contra herbívoros (Abdala y Mooney 2013). Estas características de las plantas influyen en el crecimiento y el desarrollo de los herbívoros, así como en los parasitoides (Rossiter *et al.* 1988, Zangerl, 1990, Fritz 1995, Schoonhoven *et al.* 2005, Feng *et al.* 2015).

Las calidades nutricionales de las dietas, de las que se alimentan los herbívoros, están determinadas principalmente por el contenido de agua, sustancias tóxicas y el nitrógeno (Dirzo 1985, Ríos 2011). Al respecto, está bien documentado que los herbívoros que consumen alimento de baja calidad nutricional presentan un crecimiento lento, lo que los expone por más tiempo a la parasitación y en consecuencia a una mayor mortalidad (Betancourt *et al.* 2004, Uesugi 2015). En el caso de los parasitoides, se reporta que son afectados por la calidad nutricional de la planta a través de los herbívoros, ya que se sabe que las hembras parasitoides prefieren larvas hospederas de mejor calidad que favorecerán diversos atributos de su descendencia, como: tamaño del adulto, tiempo de desarrollo, sobrevivencia, longevidad, fecundidad y capacidad de búsqueda (Bloem y Duffey 1990, Godfray 1994, Hemerik y Harvey 1999, Harvey 2005, Urrutia *et al.* 2007, Moreau *et al.* 2009, Sarfraz *et al.* 2009).

Por otra parte, es necesario que los estudios sobre las interacciones, en los que se incluyen genotipos de plantas se lleven a cabo en escenarios más reales, es decir en condiciones de campo y semicampo (Kennedy *et al.* 1994, Dhillon y Sharma 2007, Signoreti *et al.* 2012, Fortuna *et al.* 2013, Veromann *et al.* 2013, Kaasik *et al.* 2014), para poder encontrar los comportamientos o patrones de los seres vivos en la naturaleza (Harvey *et al.* 2015).

Los estudios que han evaluado el efecto que la genética de la planta ejerce sobre el tercer nivel trófico (parasitoides y depredadores), los han hecho con uno o dos genotipos de plantas (Jiang y Schulthess 2005, Uesugi *et al.* 2015). Sin embargo, estos estudios incluyen a otras especies de organismos, tales como hongos micorrízicos, y enfermedades de las plantas (Banks *et al.* 2011, Veromann *et al.* 2013). Específicamente, no existe mucha información sobre el sistema de estudio *S. frugiperda* - *C. sonorensis*- genotipos de maíz. Además, el conocimiento de la ecología de *C. sonorensis* es limitado, en particular se desconoce el efecto de los factores ambientales temperatura, presencia de macho con la hembra, dieta, genotipo de maíz en la reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia del CB sobre *S. frugiperda*. Por ello, no se ha logrado su reproducción masiva en laboratorio y su uso en campo como agente de CB. En este contexto, la pregunta de investigación de este trabajo es ¿Cómo afectan los factores ambientales a la reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia del CB sobre *S. frugiperda*?

Este estudio con maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis* contribuye al conocimiento universal de las interacciones tritróficas (planta-herbívoro-parasitoide). Porque a pesar de los estudios realizados sobre las interacciones entre las plantas, los parasitoides y sus insectos hospederos, existe una carencia de conocimiento para un gran número de interacciones tritróficas. Las diferencias entre las especies es la principal razón por la que ha sido difícil determinar los patrones universales. Por ello, es necesario hacer estudios específicos de las especies (Lewinsohn *et al.* 2005).

## **HIPÓTESIS GENERAL**

La reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia de CB sobre *S. frugiperda* depende de los factores ambientales (temperatura, presencia de macho con la hembra, dieta, genotipo de maíz).

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar los efectos de los factores ambientales (temperatura, presencia del macho, dieta y genotipo de maíz) en la reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia del CB sobre *S. frugiperda*.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Determinar el efecto de la presencia del macho de *C. sonorensis* durante la parasitación y las diferentes dietas en el desempeño de *C. sonorensis* (capítulo1).
- Determinar el efecto de la temperatura en el desempeño de *C. sonorensis* (capítulo2).
- Determinar el efecto de los genotipos de maíz en las interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis* (cap.3).
- Evaluar si el genotipo de maíz modifica la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre larvas de *S. frugiperda* (cap.3).

## **ESTRATEGIA METODOLÓGICA**

### **FASE 1. Optimización de la cría (cap. 1)**

- Exp.1. Influencia de la presencia del macho durante la parasitación en la proporción de sexos de *C. sonorensis*.
- Exp. 2. Efecto de la alimentación de *S. frugiperda* en los parámetros biológicos de *C. sonorensis*
- Exp.3. Efecto de la temperatura en el ciclo de vida de *C. sonorensis*

### **FASE 2. Efecto de los genotipos de maíz en las interacciones tritróficas (cap. 2)**

- Exp. 4. Interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis*
- Exp.5. Preferencia de oviposición de *C. sonorensis*

## LITERATURA CITADA

- Abdala, R. L., y Mooney, K.A. 2013.** Environmental and plant genetic effects on tri-trophic interactions. *Oikos* 122:1157-1166.
- Alteri, M., y Nicholls, C. I. 2000.** Agroecología: Teoría y práctica para una agricultura sustentable. 1.ª ed. México D.F., México, Red de formación ambiental para América Latina y el Caribe. 250 pp.
- Anaya L., A. L., y Espinosa, G. F. J. 2006.** La química que entreteje a los seres vivos. *Ciencias* 83.
- Arias, D., Cantor, F., Cure, J. R., y Rodríguez, D. 2009.** Biología y ciclo reproductivo de *Praon* pos. *occidentale* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoide de *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae). *Agronomía Colombiana* 27(3): 375-383.  
[www.revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/13281](http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/13281) (Accesada en mayo del 2015).
- Arredondo, B. H. C., Mellín, R. M.A, y Jiménez, J. E. Mosca prieta de los cítricos, *Aleurocanthus woglumi* (Hemiptera: Aleyrodidae).** En: Arredondo, B. H. C., y Rodríguez, del B. L. A. (Ed). Casos de control biológico en México. *Mundi-prensa*. México, D.F. pp. 333-346.
- Ayqui, V. S. E. 1992.** Morfología y biología de *Campoletis curvicauda* (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitoide de *Spodoptera frugiperda*. *Revista Peruana de Entomología* 35: 31-36. <http://sisbib.unmsm.edu.pe/BVRevistas/entomologia/v35/pdf/a09v35.pdf>
- Bahena, J. F. 2005.** Alternativas agroecológicas para el control del gusano cogollero, plaga primaria del maíz en México. p. 319 – 348. En: Sánchez-Brito, C. *et al.* (ed.). Avances de investigación en agricultura sostenible III: Bases técnicas para la construcción de indicadores biofísicos de sostenibilidad. *Libro técnico # 3*. CENAPROS-INIFAP, Morelia, Michoacán, México.
- Bahena, J. F. 2008.** Enemigos naturales de las plagas agrícolas del maíz y otros cultivos, *Libro Técnico* No. 5 SAGARPA-INIFAP: Uruapan, Michoacán, México. 180 pp.
- Bahena, J. F., De Lange, E., Farnier, K., Cortez, M. E., Sánchez, M. R., García, P. F., Miranda, S. M., Degen, T., Gaudillat, B., y Aguilar, R. R. 2010.** Parasitismo en gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el centro de México. *Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Control Biológico*. Uruapan, Michoacán, México. pp. 204-209.
- Bahena, J. F., y Velázquez, G. J de J. 2012.** Manejo agroecológico en plagas de maíz para una agricultura de conservación en el valle Morelia-Queréndaro. INIFAP. CIRPAC. *Folleto Técnico* No. 27. Uruapan, Michoacán, México. 81p.
- Bahena, F. J., y Cortez, M. E. 2015.** Gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). En: Arredondo, B. H. C., y Rodríguez, del B. L. A. (Ed). Casos de control biológico en México, vol. 2. *Biblioteca básica de agricultura*, Guadalajara, Jalisco. pp. 181-250.
- Bautista, L. A., Bravo, M. A. E. y Espinoza, G. F. J. 2012.** Importancia ecológica de la emisión de compuestos volátiles vegetales. 268-286. En: Rojas, J. C., y Mato, F. A. (Eds.) *Temas selectos en ecología química de insectos*. El colegio de la frontera sur. México. 446 p.

- Bakthavatsalam, N., y Tandon, P. L. 2005.** Interactions between plant chemicals and the entomophages. *Pestology* 29(11):17-31.
- Bale, J. S., van Lenteren, J.C. y Bigler, F. 2008.** Biological control and sustainable food production. *Philosophical transactions of the royal society* 363: 761-776.
- Banks, J. E., Cline, E., Castro, S., Urena, N., Nichols, K., Hannon, L., Singer, R., y Chandler, M. 2011.** Effects of Synthetic Fertilizer on Coffee Yields and Ecosystem Services: Parasitoids and Soil Glomalin in a Costa Rican Coffee Agroecosystem, *Journal of Crop Improvement* 25(6): 650-663.
- Batra, S. W. T., 1982.** Biological control in agroecosystems, *Science*, 215: 134-139.
- Behmer, S. T. 2009.** Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review of Entomology* 54:165-187.
- Betancourt, C. M., Scatoni, I. B., González, A., y Franco, J. 2004.** Ecology, behaviour and bionomics. Biology of *Bonagota cranaodes* (Meyrick) (Lepidoptera: Tortricidae) on seven natural foods. *Neotropical Entomology* 33:299-306.
- Begum, M., Gurr, G. M., Wratten, S. D., y Nicol, H. I. 2004.** Flower color affects tri-trophic-level biocontrol interactions. *Biological control* 30: 584-590.
- Bloem, K. A., y Duffey, S. S. 1990.** Effect of protein type and quantity on growth and developmental of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua* and the endoparasitoid *Hyposoter exiguae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 54(2): 141-148
- Borrer, D. J., Triplehorn, C. A., y Johnson, N. F. 1989.** An introduction to the study of insects. 6a ed. Philadelphia, Saunders College Publishing. 875 pp.
- Campbell, B. C. y Duffey, S. S. 1979.** Tomatine and parasitic wasp: potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science* 205: 700-702.
- Chabi-Olaye, A. Nolte., Schulthess, F., y Borgemeister, C. 2008.** Effects of nitrogen and potassium combinations on yields and infestations of maize by *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) in the humid forest of Cameroon. 2008. *Journal of Entomology* 101(1):90-98.
- Daane, K. M., Malakar-Kuenen, R. D., y Walton, V.M. 2004.** Temperature-dependent development of *Anagyrus pseudococci* (Hymenoptera: Encyrtidae) as a parasitoid of the vine mealybug, *Planococcus ficus* (Homoptera: Pseudococcidae). *Biological Control* 31:123-132.
- Dhaliwal, G. S., Jindal, V., y Dhawan, A. K. 2010.** Insect pest problems and crops losses: changing trends. *Indian journal of ecology* 37(1): 1-7.
- Dhillon, M. K., y Sharma, H. C. 2007.** Survival and development of *Campoletis chloridae* on various insect and crop hosts: implications for *Bt*-transgenic crops. *Journal of Applied Entomology* 4(3):175-180.
- Dirzo, R. 1985.** Metabolitos secundarios en las plantas. ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia* 36: 137-145.
- Dungey, H. S., Potts, B. M., Whitham, T. G., y Li, H. F. 2000.** Plant genetics affects arthropod community richness and composition: evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution*, 54(6): 1938-1946.
- Edem, W., Kodjo Tounou, A., Agboton, C., Datinon, B., Dannon, E., Srinivasan, R., Pittendrigh, B.R., y Tamò. 2014.** Bionomics of the parasitoid *Apanteles taragamae* as influenced by different diets fed to its host, *Maruca vitrata*. *Biocontrol* 59:55-65.

- Fanti, P., y Vinson, B. 2000.** In vitro rearing of *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) on artificial diets with and devoid of insect material. *Biological Control* 18, 49–54.
- Fortuna, T. M., Woelke, J. B., Hordijk, C. A., Jansen, J. J., van Dam, N. M., Vet, L. E. M., Harvey J. A. 2013.** A tritrophic approach to the preference–performance hypothesis involving an exotic and a native plant. *Biological Invasions* 15:2387–2401.
- Hernández, M. J. L. 1989.** Ecopathologie et degats de *Spodopera frugiperda* (J. E. Smith) en culture de maiz au Mexique (etat de Colima) possibilite de lutte a l'aide de la bacterie entomopatogene *Bacillus thuringiensis*. Tesis Doctorado, Escuela Nacional Superior de Agronomía, ENSAM Montpellier, Francia: 147 p.
- Kaasik, R., Kovács, G., Kaart, T., Metspalu, L., Williams, I. H. y Veromann, E. 2014.** *Meligethes aeneus* oviposition preferences, larval parasitism rate and species composition of parasitoids on *Brassica nigra*, *Raphanus sativus* and *Eruca sativa* compared with on *Brassica napus*. 69: 65–71.
- Feng, Y., Wratten, S., Sandhu, H., Keller, M. 2015.** Host plants affect the foraging success of two parasitoids that attack light brown apple moth *Epiphyas postvittana* (walker) (Lepidoptera: Tortricidae). *Plos one* 10 (4): 1-20.
- Fritz, R. S. 1995.** Direct and indirect effects of plant genetic variation on enemy impact. *Ecological Entomology* 20: 18-26.
- García, R. F., Mosquera, A. T., Vargas, S. C. A., y Rojas, A. L. 1999.** Manejo integrado del gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Boletín técnico* No. 7. Corpoica.
- García, N. G., y Tarango, R. S. H. 2009.** Manejo biorracional del gusano cogollero en maíz. INIFAP. *Folleto técnico* No. 30. Chihuahua, México.
- Godfray, H. C. J. 1994.** Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Greathead, D. J. 1986.** Parasitoids in classical biological control. En: Waage, J., y Greathead, D. (eds.). *Insect parasitoids*, 13<sup>th</sup> Symposium of Royal Entomological Society of London, 18-19, sept. 1985. Londres, Academic Press, pp. 289-318.
- Gutiérrez, M.A., Tolon, B.A., y Lastra, B.X.B. 2012.** Biological control of *Spodoptera frugiperda* eggs usig *Telenomus remus* Nixon in maize-bean-squash polyculture. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences* 7(3):285-292.
- Hamilton, W. D. 1967.** Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Hall, R. W., y Ehler, L. E. 1979.** Rate of establishment of natural enemies in classical biological control. *Bulletin of Entomological Society of America* 25: 280-282.
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., y Boivin, G. 2007.** Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology* 52:107-126.
- Harvey, 2005.** Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117: 1-13.
- Harvey, J. A., Malcicka, M., y Ellers, J. 2015.** Integrating more biological and ecological realism into studies of multitrophic interactions. *Ecological Entomology* 40: 349–352.
- Haye, T., Fischer, S., Zhang, J., y Garipey, T. 2015.** Can native egg parasitoids adopt the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) in Europe? *Journal of Pest Science* 88:693–705.

- Heinz, M. K. 1996.** Host size selection and sex allocation behavior among parasitoid trophic levels. *Ecological Entomology* 21:218-226.
- Hemerik, L., y Harvey, J. 1999.** Flexible larval development and the timing of destructive feeding by a solitary endoparasitoid: an optimal foraging problem in evolutionary perspective. *Ecological Entomology* 24: 308–315.
- Hurlbutt, B. L. 1987.** Offspring sex ratios in parasitoid wasp. *The Quarterly Review of Biology* 4 (62): 367-396.
- Huffaker, C. B. y Messenger, P. S. 1976.** *Theory and practice of biological control*, Nueva York, Academic Press.
- Jiang, N., y Schulthess F. 2005.** The effect of nitrogen fertilizer application to maize and sorghum on the bionomics of *Chilo partellus* (Lepidoptera: Crambidae) and the performance of its larval parasitoid *Cotesia flavipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research* 95:495–504.
- Johnson, M. T. J. 2008.** Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants and predators. *Ecology* 89:145-154.
- Kalyebi, A., Overholt, W. A., Schulthess, F., Mueke, J. M., y Sithanatham, S. 2006.** The effect of temperature and humidity on bionomics of six african egg parasitoids (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Bulletin of Entomological Research* 96:305-314.
- Kennedy, G. G., Farrar Jr., R. R., Barbour, J. D., y Kennedy, G. G. 1994.** Field evaluation of insect resistance in a wild tomato and its effects on insect parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71(3): 211–226.
- Krauss, J., Härri, S. A., Bush, L., Husi, R., Bigler, L., Power, S. A., y Müller, C. B. 2007.** Effects of fertilizer, fungal endophytes and plant cultivar on the performance of insect herbivores and their natural enemies. *Functional Ecology* 21:107–116.
- Lan-Shao, Y., Runihua, L., Jie-xian, J., Liang-Yang, Bo., y Zhi-Shu, Xiao. 2002.** Bionomic of *Campoletis Chlorideae* (Hym: Ichneumonidae) as a parasitoid of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lep: Noctuidae). *Entomologia SINICA* 3(9): 29-37.
- Leatemia, J. A., Laing, J. E. y Corrigan, J. E. 1995.** Effects on adult nutrition on longevity, fecundity and offspring sex ratio of *Trichogramma minutum* Riley (Hym.: Trichogrammatidae). *Canadian Entomologist* 127: 245–254.
- Lewinsohn T.M., Novotny, V., y Basset, Y. 2005.** Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 597–620.
- Leyva, J.L. 1999.** Control biológico de moscas de la fruta: Uso de parasitoides. *Vedalia* 6: 15-21.
- Liu, F. H., y Smith, S. M. 2000.** Measurement and selection of parasitoid quality for mass reared *Trichogramma minutum* Riley used in inundative release. *Biocontrol Science and Technology* 10: 3–13.
- Losey, J. E., y Calvin, D. D. 1995.** Quality assessment of four commercially available species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Economic Entomology* 88: 1243–1250.
- Louda, S.M., Pemberton, R.W., Johnson, M.T. y Follett, P.A. 2002.** Nontarget effects – the Achilles’ heel of biological control? Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual review of entomology* 48: 365-396.

- Lu, B., Zhu, W., Bellis, G., Qi-an, Jin., Wen, H., Feng, Y., y Peng, Z. 2014.** Factors affecting the parasitism rate and the number and sex ratio of offspring of *Asecodes hispinarum* Boucek (Hymenoptera: Eulophidae), a biological control agent of *Brontispa longissima* (Gestro) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biocontrol Science and Technology* 24 (3): 270–278.
- Malati, A.K., y Hatami, B. 2010.** Effect of feeding and male presence on some biological characteristics of female *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Entomological Society of Iran* 29 (2):1-11.
- Matos Neto, F.C., Cruz, I., Cola Zanuncio, J., Osório Silva, C. H., y Coutinho Pican ço, M. 2004.** Parasitismo de *Campoletis flavicincta* sobre *Spodoptera frugiperda* en plantas de milho. *Pesquisa agropecuária brasileira, Brasília* 39(11): 1077-1081.
- McConnell, R., y Hruska, A. 1993.** An epidemic of pesticide poisoning in Nicaragua: implications for prevention in developing countries. *American journal of Public Health* 83: 1559-1562.
- McFadyen, R. E. C. 1998.** Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 43: 369-393.
- Monnerat, R. G., Kirk, A. A., y Bordat, D. 2002.** Biology of *Diadegma* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), from Reunion Island. *Neotropical Entomology* 31(2): 271-274.
- Mooney, K.A., y Agrawal, A.A. 2008.** Plant genotype shapes ant-aphid interactions: implications for community structure and indirect plant defense. *The American naturalist* 171: 195-205.
- Moreau, J., Richard, A., Benrey, B., y Thiery, D. 2009.** Host plant cultivar of the grapevine moth *Lobesia botrana* affects the life history traits of an egg parasitoid. *Biological Control* 50: 117–122.
- Montoya, P., Liedo, P., Benrey, B., Cancino, J., Barrera, J. F., Sivinski, J., Aluja, M. 2000.** Biological control of *Anastrepha* spp (Diptera: Tephritidae) in mango orchards through augmentative releases of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 18: 216-224
- Montoya, P, y Cancino, J. 2004.** Control biológico por aumento en moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae). *Folia Entomológica Mexicana* 43(3): 257-270.
- Mulatu, B., Applebaum, S. W., y Coll, M. 2004.** A recently acquired host plant provides and oligophagous insect herbivore with enemy-free space. *Oikos* 107: 231-8.
- Murillo, H., Hunt, D. W. A., y VanLaerhoven, S. L. 2012.** Fecundity and life table parameters of *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an endoparasitoid of the cabbage looper *Trichoplusia ni* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) under laboratory conditions. *Biocontrol Science and Technology* 22(2): 125-134.
- Negrete, B. F., y Morales, A. J. 2003.** El gusano cogollero del maíz (*Spodoptera frugiperda*. Smith). Centro de investigación Turipaná. Montería, Colombia. *Manual Técnico* No. 3.
- Nicholls, C. I. 2008.** Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico, Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 282 p.
- Oerke, E. C. 2006.** Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science* 144: 31–43.
- Ohsaki, N., y Sato, Y. 1994.** Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75: 59-68.

- Oliveira, L., y Tavares, J. 1998.** Response of *Glyptapanteles militaris* (Walsh) (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of the armyworm, *Mythimna unipuncta* (Haworth) (Lepidoptera: Noctuidae), to different temperatures. *Journal of Hymenoptera Research* 7: 268-273.
- Pacheco, C. J. J. 1993.** Monitoring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* populations from the Yaqui Valley, Son. México. *Resistant Pest Management Newsletter* 5:3-4.
- Pandey, P., Kumar, N., y Tripathi, C. P. M. 2004.** Impact of males on the progeny sex ratio of *Campoletis Chlorideae* (Hym., Ichneumonidae), a parasitoid of *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lep.: Noctuidae). *Journal of Applied Entomology* 128, 254-25.
- Pedigo, L. P., y Rice, M. E. 2006.** Entomology and pest management, Editorial Pearson Prentice Hall, Estados Unidos de América. 749p.
- Pérez, M. E. 2000.** Control biológico de *Spodoptera frugiperda* Smith en maíz. Departamento de manejo integrado de plagas, INISAV. La Habana, Cuba. 11pp. <http://www.aguascalientes.gob.mx/codagea/produce/SPODOPTTE.htm> (Accesada el 1 diciembre del 2014).
- Polanco, J. A., y Flores, M. T. 2008.** Bases para una política de innovación de la cadena de valor del maíz. Foro Consultivo y Científico, A.C. México Distrito Federal. 246 pp.
- Ramos, S. A. C. 2002.** Longevidad, fertilidad, estadística del crecimiento de población y cantidad óptima de liberación de *Telenomus remus* en laboratorio. Tesis de licenciatura. Carrera de Ciencia y Producción Agropecuaria. Zamorano. Tegucigalpa, Honduras. 41 pp.
- Ríos, C.L. 2011.** ¿Qué son los parasitoides? *Ciencia* abril-junio 25
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. y H. C. Arredondo-Bernal (eds.). 2007.** Teoría y aplicación del control biológico. Sociedad Mexicana de Control Biológico, México. pp. 303.
- Rodríguez, del B. L. A., Arredondo, B. H. C., Williams, T., y Barrera, G. J. F. 2015.** Pasado, presente y perspectivas del control biológico en México. En: Arredondo, B. H. C., y Rodríguez, del B. L. A. (Ed). Casos de control biológico en México, vol. 2. *Biblioteca básica de agricultura*, Guadalajara, Jalisco. pp. 17-28.
- Roog, H.W. 2000.** Manejo integrado y control biológico de plagas y enfermedades. Editorial Proexant, Quito, Ecuador.
- Rositer, M., Schultz, J. C., y Baldwin, T. 1988.** Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology* 69: 267-277.
- Roy, M., Brodeur, J., y Cloutier. 2002.** Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environmental Entomology* 31(1):177-187.
- SAGAR. 1999.** Sistema de producción del gusano cogollero (Lepidoptera: Noctuidae) y su parasitoides *Chelonus insularis* (Hymenoptera: Braconidae). *Ficha técnica* CB-17.
- SAGARPA. 2014.** Panorama del maíz. [www.sagarpa.mx](http://www.sagarpa.mx). (Accesada el 30 de mayo del 2014).
- SAGARPA. 2015.** Manejo integrado de plagas. Ficha técnica CB-17. [www.sagarpa.gob.mx/.../Manejo%20integrado%20de%20plagas.pdf](http://www.sagarpa.gob.mx/.../Manejo%20integrado%20de%20plagas.pdf). (Accesada el 14 de enero del 2015).
- SENASICA. 2014.** <http://www.senasica.gob.mx>. (Accesada el 24 de febrero del 2016)

- Sagarra, L. A., Vincen, C., y Stewart, R. K. 2001.** Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research* 91(5): 363-8.
- Sanders, C. J., Pell, J. K., Poppy, G. M., Raybould, A., García, A. M., y Schuler, T. H. 2007.** Host-plant mediated effects of transgenic maize on the insect parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Biological control* 40: 362-369.
- Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A., y Dicke, M. 2007.** Insect-plant biology. Oxford, UK, Oxford University Press. 412 pp.
- Sharma, A., Diwevidi, V.D., Singh S., Kumar, P. K., Jerman, M., Singh, L.B., Singh, S., y Srivastawa, D. 2013.** Biological control and its important in agriculture. *International Journal of Biotechnology and Bioengineering Research* 4(3): 175-180
- Sarfraz, M., Dossall, L. M., y Keddie, B. A. 2009.** Host plant nutritional quality affects the performance of the parasitoid *Diadegma insulare*. *Biological control* 51: 34-41.
- Schoonhoven, M. L., van Loon, J. J. A., y Dicke, M. 2005.** Insect-plant biology (2a.ed.) New York, Oxford University Press. pp. 421.
- Shu-sheng, L., Xin-geng, W., Zu-hua, Shi., y Gebremeskel, F.B. 2001.** The biology of *Diadromus collaris* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a pupal parasitoid of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), and its interactions with *Oomyzus sokolowskii* (Hymenoptera: Eulophidae). *Entomological Research* 91:461-469.
- SIAP. 2012.** Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Anuario estadístico de la producción agrícola. <http://www.siap.gob.mx>. (Accesada el 20 de agosto del 2013).
- Signoretto, A. G. C., Peñaflor M. F. G. V., Moreira, L. S. D., Noronha, N. C., y Bento, J. M. S. 2012.** Diurnal and nocturnal herbivore induction on maize elicit different innate response of the fall armyworm parasitoid, *Campoletis flavicincta*. *Journal of Pest Science* 85:101–107
- Singer, M. S., Rodríguez, D., Stireman, J. O., y Carrière, Y. 2004.** Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology* 85: 2747-53.
- Spanoudis, G. C., y Andreadis, S. S. 2011.** Temperature-dependent survival, development, and adult longevity of the koinobiont endoparasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitizing *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Pest Science* 85:75-80.
- Turlings, T., Loughrin, J., McCall, P., Röse, U., Lewis, W., y Tumlinson, J. 1995.** How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 92: 4169-4174.
- Uçkan, F., y Ergin, E. 2003.** Temperature and food Source effects on adult longevity of *Apanteles galleriae* Wilkinson (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology* 32: 441-446.
- Uesugi, A. 2015.** The slow-growth high-mortality hypothesis: direct experimental support in a leafmining fly. *Ecological Entomology* 40:221-228.
- Urrutia, M. A., Wade, M. R., Phillips, C. B., y Wratten, S. D. 2007.** Influence of host diet on parasitoid fitness: unraveling the complexity of a temperate pastoral agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 123: 63–71.
- USDA 2015.** [www.usda.gov](http://www.usda.gov). (Accesada 20 de agosto del 2015).

- Van Lenteren, J. C., Bale, J., Bigler, F., Hokkanen, H. M. T., y Loomans, A. J. M. 2006.** Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annual Review of Entomology* 51: 609-634.
- Veromann, E., Toome, M., Kännaste A., Kaasik, R., Copolovici, L., Flink, J., Kovács G., Narits, L., Luik, A., Niinemets, Ü. 2013.** Effects of nitrogen fertilization on insect pests, their parasitoids, plant diseases and volatile organic compounds in *Brassica napus*. *Crop Protection* 43:79-88.
- Vincent, C., Goettel, M. S., y Lazarovits, G. (2007).** Biological control a global perspective. Cromwell, Press, Trowbridge, U.K. pp. 439.
- Walker, M., Hartley, S. E., y Jones, T. H. 2008.** The relative importance of resources and natural enemies in determining herbivore abundance: thistles, tephritids and parasitoids. *Journal of Animal Ecology* 77: 1063–1071.
- Warman, A. 1988.** La historia de un bastardo: Maíz y capitalismo. FCE, UNAM, México, pp. 283.
- Wason, E. L., y Hunter, M. D. 2014.** Genetic variation in plant volatile emission does not result in differential attraction of natural enemies in the field. *Oecologia* 174:479–491.
- Werren, J. H., y Charnov, E. L. 1978.** Facultative sex ratios and population dynamics. *Nature* 272: 349-350.
- Willink, E., Osoreo, V. M., y Costill, M. A. 1993.** Daños, pérdidas y niveles de daño económico por *Spodoptera frugiperda* (Lepidóptera: Noctuidae) en maíz. *Rev. Ind. Y Agricul. De Tuc.* 70 (1-2):49-52.
- Wilson, D., y Ridgway, R. L. 1975.** Morphology, development, and behavior of the immature stages of the parasitoid, *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Annals of the entomological society of America* 68 (2): 191-196.
- Wiseman, B. R., y Davis, F. M. 1979.** Plant resistance to the fall armyworm. *Florida Entomologist* 62(2): 123-130.
- Wong, T. T. Y. 1993.** Quality control parameters of mass-reared opine parasitoids used in augmentative biological control of tephritid fruit flies in Hawaii. *Biological Control* 3: 140–147.
- Zangerl, A. 1990.** Furanocoumarin induction in wild parsnip: evidence for an induced defence against herbivores. *Ecology* 71: 1926-1932.
- Zhou, Z. S., Z. P. Chen, y Z. F. Xu. 2010a.** Niches and interspecific competitive relationships of the parasitoids, *Microplitis prodeniae* and *Campoletis chloridae*, of the Oriental leafworm moth, *Spodoptera litura*, in tobacco. *Journal of Insect Science* 10: 1-12.
- Zhou, Z. S., J. Y. Guo, H. S. Chen, a F. H. Wan. 2010b.** Effects of temperature on survival, development, longevity and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent against invasive ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae). *Environmental Entomology* 39: 1021-1027.

**CAPÍTULO I.**  
**Influence of male presence and host diet on *Campoletis sonorensis* parasitism of  
*Spodoptera frugiperda***



Biocontrol Science and Technology



ISSN: 0958-3157 (Print) 1360-0478 (Online) Journal homepage: <http://www.tandfonline.com/loi/cbst20>

## Influence of male presence and host diet on *Campoletis sonorensis* parasitism of *Spodoptera* *frugiperda*

Ornella Barreto-Barriga, John Larsen, Fernando Bahena & Ek del-Val

To cite this article: Ornella Barreto-Barriga, John Larsen, Fernando Bahena & Ek del-Val (2017) Influence of male presence and host diet on *Campoletis sonorensis* parasitism of *Spodoptera frugiperda*, *Biocontrol Science and Technology*, 27:11, 1279-1291, DOI: [10.1080/09583157.2017.1393497](https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1393497)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1393497>



Published online: 10 Nov 2017.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 71



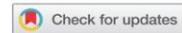
View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

Full Terms & Conditions of access and use can be found at  
<http://www.tandfonline.com/action/journalInformation?journalCode=cbst20>

RESEARCH ARTICLE



## Influence of male presence and host diet on *Campoletis sonorensis* parasitism of *Spodoptera frugiperda*

Ornella Barreto-Barriga<sup>a</sup>, John Larsen<sup>a</sup>, Fernando Bahena<sup>b</sup> and Ek del-Val<sup>a,c</sup>

<sup>a</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México; <sup>b</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Uruapan, México; <sup>c</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México

### ABSTRACT

*Campoletis sonorensis* is an important native parasitoid of herbivore *Spodoptera frugiperda* that produces significant losses in maize agroecosystems. Here we evaluated the influence of *C. sonorensis* male presence during parasitization and the influence of *S. frugiperda* larvae diet (native maize, hybrid maize, the castorbean and a semisynthetic diet) on the performance of the parasitoid. The sex ratio of *C. sonorensis* progeny and the percentage of parasitism were similar both with and without the presence of the male. Larvae of *S. frugiperda* fed on native maize were parasitized to a greater extent. The semisynthetic diet produced larger *C. sonorensis* cocoons. No significant differences were found in the longevity of the descendants, the duration of the developmental stages of *C. sonorensis* or the mortality of the parasitized larvae of *S. frugiperda* on the different diet treatments. To ensure optimal reproduction of *C. sonorensis* in the laboratory, we recommend parasitization without the male, feeding *S. frugiperda* with native maize.

### ARTICLE HISTORY

Received 8 April 2017  
Accepted 9 October 2017

### KEYWORDS

Insect performance; abiotic conditions; maize; biological control; parasitoid

## Introduction

Mexico is considered as the centre of origin of maize (Kwak, Kami, & Gepts, 2009) and it constitutes the main crop of the country; 33% of the national territory (7.5 million ha) is sown with maize (SAGARPA, 2014). However, different pests attack maize and the most important pest is the fall armyworm moth, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), due to the severity of the damage it causes to this crop, ranging from 10% to 100% (Pacheco, 1993). This moth is a polyphagous species native to the American tropics. The duration of its lifecycle is between 24 and 40 days, depending on environmental conditions such as photoperiod and temperature (Willink, Osoreo, & Costill, 1993). Its larvae have between 6 and 8 stages and feed mainly on maize shoots (Negrete & Morales, 2003; Willink et al., 1993).

**CONTACT** Ek del-Val  [ekdelval@cieco.unam.mx](mailto:ekdelval@cieco.unam.mx)  Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro, No. 8701 Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México; Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro, No. 8701 Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México

© 2017 Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group

In Mexican maize agroecosystems, *S. frugiperda* has mainly been controlled through the application of chemical insecticides (Bahena & Velázquez, 2012); however, this method has caused various environmental problems, such as the contamination of water bodies, elimination of beneficial biodiversity, insecticide resistance among insects and dependence on external inputs (United States Department of Agriculture [USDA], 2015). Sustainable alternatives to the chemical control of pests are therefore urgently needed. In the maize agroecosystems of Mexico, 40 species of parasitoids have been recorded that, through complex interactions, exercise a very important natural control over *S. frugiperda* (Bahena & Velázquez, 2012; García & Tarango, 2009). However, none of these parasitoid species are being mass produced in order to control *S. frugiperda* in these agroecosystems (Gutiérrez, Tolon, & Lastra, 2012).

*Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae) is an oligophagous endoparasitoid of various moths of the family Noctuidae including *S. frugiperda* that reproduces by arrhenotoky (Bahena, 2008). With this form of parthenogenetic reproduction, males are produced from non-fertilised, haploid eggs, while the females are produced from the fertilised, diploid eggs (Werren & Charnov, 1978).

*Campoletis sonorensis* is notable for its biocontrol effectiveness in maize agroecosystems, especially in Michoacán. High percentages of parasitism in the pest *S. frugiperda* (30–35%) are presented in Mexico and *C. sonorensis* represents one of the most abundant parasitoid species (Bahena & Velázquez, 2012). For this reason, the species is an ideal candidate to determine its potential for use as an agent of biological control (BC) using the augmentation strategy, which involves the mass production and periodic release of natural enemies (Bale, van Lenteren, & Bigler, 2008).

In this regard, a wide diversity of abiotic (photoperiod, humidity, plant nutrient contents, etc.) and biotic (age and density of females, nutritional state of the female, competition, etc.) factors has been shown to affect the reproduction of parasitoids in the laboratory (Hurlbutt, 1987; Oliveira & Tavares, 1998; Sarfraz, Dosdall, & Keddie, 2009).

With respect to host diet, it is recognised that parasitoids prefer to parasitize herbivore hosts that consume a higher nutritional quality diet (Benrey & Denno, 1997), since this favours various attributes that can increase the adaptability of their progeny (Godfray, 1994; Sarfraz et al., 2009; Urrutia, Wade, Phillips, & Wratten, 2007).

The defensive compounds of plants reduce their net nutritional value for herbivores and necessitate special behaviours or the production of costly detoxification enzymes in order to feed on certain plants (Schoonhoven, van Loon, & Dicke, 2005). These compounds affect upper trophic levels differently. For example, tomatine, an alkaloid present in the tomato (*Lycopersicon esculentum*), has little effect on the corn earworm (*Helicoverpa zea*), but severely affects its parasitoid *Hyposoter exiguae* (Campbell & Duffey, 1979). Increasing nicotine content on *S. frugiperda* diet significantly reduced the performance of its parasitoid *Hyposoter annulipes* (Hymenoptera: Ichneumonidae; El-Heneidy, Barbosa, & Gross, 1988).

Studies with *C. sonorensis*, comparing the parasitoid performance between a natural (plants) and semisynthetic diet, have found contrasting results (Bakthavatsalam & Tandon, 2005; Paraiso, Smith, & Davis, 2014; Sarfraz et al., 2009; Uçkan & Erginin, 2003). For example, studies, feeding the host larvae with a semisynthetic diet, favoured the performance of the parasitoid while in others natural diet increased parasitoid performance (Bakthavatsalam & Tandon, 2005; Harvey, Harvey, & Thompson, 1995;

Nandihalli & Lee, 1995; Paraiso et al., 2014; Wetrot et al., 2014). For this reason, more studies are required in order to understand, which diet (natural or semisynthetic) is the most suitable for reproducing parasitoids for BC purposes.

Continuous presence of male parasitoids with the female is a factor that influences sex ratios in the progeny of laboratory-reared parasitoids of the order Hymenoptera (Malati & Hatami, 2010; Sagarra, Vincent, & Stewart, 2001). In the case of parasitoids that reproduce by arrhenotoky, such as *C. sonorensis*, in the absence of males, the progeny of the females will be exclusively male. However, it remains unknown whether the continuous presence of the male with the female is required in order to maintain viable colonies of these parasitoids offspring in the laboratory. In this regard, few studies that have explored the influence of the continuous presence of the male with the female, particularly during parasitization, report contradictory results. In some of these studies, the effect was negative (Murillo, Hunt, & VanLaerhoven, 2012; Pandey, Kumar, & Tripathi, 2004), while in others it was positive (Malati & Hatami, 2010). This indicates the need for further investigation in order to clarify the importance of male presence for massive rearing of parasitoids that reproduce by arrhenotoky (Malati & Hatami, 2010).

Given the importance of mass rearing of biological control agents for important pests such as *S. frugiperda*, this study explores how male presence and host diet affects the performance of the parasitoid *C. sonorensis*.

## Materials and methods

### **Collection and establishment of the offspring of *S. frugiperda* and *C. sonorensis***

Prior to conducting the experiments of this study, *C. sonorensis* rearing was established in the laboratory. For this purpose, 400 larvae of the second and third larval stages of *S. frugiperda* were collected in maize (*Zea mays*) crops from Indaparapeo, Michoacán, México. Once in the laboratory, the larvae were fed with maize leaves. Laboratory rearing of the parasitoid was initiated with the first *C. sonorensis* adults (25 females and 25 males) that emerged from the parasitized larvae fed on maize leaves, considered as generation zero ( $G_0$ ). *C. sonorensis* juveniles were maintained in  $30 \times 30 \times 10$  cm wooden cages with walls made of fine mesh fabric and plastic, each containing 40 females and 50 males under controlled conditions of  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  relative humidity and a photoperiod of 12:12 h (Light: Darkness). Larvae of *S. frugiperda* undergoing metamorphosis from second to third stage were used for parasitization.

### **Experiment 1. Influence of the presence of the male during parasitization on biological parameters of *C. sonorensis***

This experiment was conducted under controlled conditions of  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  relative humidity and a photoperiod of 12:12 h (Light: Darkness). Five replicates per treatment were established, for a total of 10 experimental units (described later in the paper).

Adults of *C. sonorensis* used in this experiment were from the first laboratory generation. For treatment 1, the experimental unit consisted of a plastic cup (12 cm in diameter  $\times$  7.5 cm in height) containing 20 *S. frugiperda* larvae metamorphosing from second to third stage, five pieces (0.5 cm  $\times$  0.5 cm) of food from a semisynthetic diet based on maize semolina and wheat germ (Poitout & Bues, 1974), two previously

mated females of 4 days of age (naive females) and one male, as well as a drop of honey. The larvae were exposed to the wasps for 2 hours. Immediately after this period of parasitization, the larvae were separated into individual plastic cups (height 4 cm × diameter 6 cm) together with a piece of the semisynthetic food. The food provided to the individual larvae was changed every third day. The percentages of *C. sonorensis* males and females in the progeny were recorded, as well as the incidence of parasitism and the mortality of the parasitized larvae. Parasitism was calculated with the formula (healthy larvae × parasitized larvae)/100. Larvae that died from unknown causes were not included within the healthy larvae. Dead parasitized larvae and cocoons of *C. sonorensis* were considered as parasitized larvae. For the second treatment, two females parasitized with no male present, while the rest of the conditions and procedure were the same.

### **Experiment 2. Effect of *S. frugiperda* diet on *C. sonorensis* performance**

This experiment evaluated the performance of *C. sonorensis* depending on the diet on which the *S. frugiperda* larvae fed: (1) hybrid maize (H318 of Inifap), (2) white native maize, (3) castorbean and (4) a semisynthetic diet. The maize variety H318 originates entirely from Michoacán and is cultivated in the Morelia-Queréndaro valley, as well as in the Bajío region (Vallejo, Ramírez, Chuela, & González, 2004). White native maize is a variety that is sown in the community of Pichátaro, in the municipality of Nahuátzen, Michoacán (Martínez, 2015). The castorbean *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae) has proved to be an excellent food for *S. frugiperda* larvae in other laboratory experiences (Valencia, Rodríguez, & Mesa, 2014). As explained earlier, the semisynthetic diet used was based on maize semolina and wheat germ (Poitout & Bues, 1974). In total, seven replicates were established per treatment ( $N = 28$  experimental units).

The two varieties of maize were sown in the greenhouse in a substrate composed of equal parts sand and soil. Soil from the Centro Regional Morelia de la Universidad de Chapingo (CRUCO) was used. The soil texture was clayish consisting of 53.2% clay, 27.3% silt and 19.5% sand and the chemical characteristics of the soil were: organic matter content (2.7%), inorganic nitrogen (23.2 mg g<sup>-1</sup>) and pH (H<sub>2</sub>O) 7.3. This substrate was placed in plastic pots (1 kg) and fertilised with 75 mg soil kg<sup>-1</sup> (K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), 75 mg soil kg<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub> × 5H<sub>2</sub>O, 2.1 mg soil kg<sup>-1</sup> CuSO<sub>4</sub> × 5H<sub>2</sub>O, 5.4 mg soil kg<sup>-1</sup> de ZnSO<sub>4</sub> × 7H<sub>2</sub>O, 10.5 mg soil kg<sup>-1</sup> MnSO<sub>4</sub> × H<sub>2</sub>O, 0.39 mg soil kg<sup>-1</sup> CoSO<sub>4</sub> × 7H<sub>2</sub>O, 45 mg soil kg<sup>-1</sup> MgSO<sub>4</sub> × 7H<sub>2</sub>O, 0.18 mg soil kg<sup>-1</sup> Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>, and 100 mg soil kg<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> and 4 maize seeds were sown in each pot at a depth of 3 cm with 100 ml of water added. Prior to maize germination, the soil of the pots was irrigated with 50 ml of water.

When the maize seeds germinated, the extra maize seedlings were eliminated, leaving one seedling per pot. A total of 20 native maize and 20 hybrid maize plants were kept in the greenhouse in controlled conditions with 15°C during the night and 30 ± 7°C during the day with 60 ± 10% relative humidity. Plants were daily watered up to 65% field capacity and weekly fertilised with 86.2 mg l<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> (Zitlalpopoca-Hernandez et al., 2017).

When these plants were 73 days old, 7 plants of uniform size were selected from each treatment and their leaves cut. Moist cotton wool was placed around the base of these leaves. Each leaf was then placed in a plastic cup (30 × 10 cm) together with 50 neonate larvae of *S. frugiperda*. A paper towel was placed between the cup and the lid. The same methodology was followed for the maize diets.

In the case of the castorbean, one leaf was placed in each cup together with moist cotton wool around its petiole. Castorbean leaves were collected from 7 different plants in the surroundings of the IIES-UNAM and disinfected with 1% chlorine. For the semisynthetic diet, 3 pieces ( $5 \times 2$  cm) of the semisynthetic food were placed in each cup. The larvae were reviewed daily in order to monitor their development. Parasitization was conducted once the larvae had reached the third stage in all treatments.

### Parasitization

Previously mated females of 8 days of age (naive females) of *C. sonorensis*, with no experience of oviposition, were used for the parasitization experiment. These corresponded to the first laboratory generation. Parasitization was conducted in a plastic cup (7 cm in diameter and 11 cm in height), with 21 *S. frugiperda* larvae, recently moulted to the third stage, 5 pieces ( $0.5 \times 0.5$  cm) of food, according to treatment (native or hybrid maize, castorbean or the semisynthetic diet were replaced every 3 days), one drop of honey and two female *C. sonorensis* individuals.

The time allocated for the parasitization process was 2 hours, and the female parasitoids were removed immediately afterwards. Then *S. frugiperda* larvae were individually placed into separate plastic cups (2.5 cm in diameter and 4 cm in height) along with their respective food of origin (native or hybrid maize, castorbean or semisynthetic diet). The larvae that originated from the castorbean and the maize fed on a rectangle ( $6 \times 3$  cm) of each respective plant material, with moist cotton wool placed on the base. Those coming from the diet were provided with a piece of semisynthetic food ( $0.5 \times 0.5$  cm) (Poitout & Bues, 1974). Plant material and diet were replaced every 3 days.

The separated larvae were reviewed every third day for maintenance to monitor their development. Food in a bad condition was replaced, the cotton moistened and a drop of honey placed in the cup prior to emergence of the adult parasitoids. Performance parameters and the development of cocoons were recorded. At 4 days after formation, the cocoons were measured. For this measurement, they were photographed with a stereoscope and the resulting images of the cocoons were measured using the program GIM 2.6 and processed in the program Toup View. In order to evaluate *C. sonorensis* longevity, we maintained experimental females and exposed them to *S. frugiperda* on two consecutive occasions. Subsequently, larvae of *S. frugiperda* that had been fed with the semisynthetic diet were exposed to the parasitoids that emerged from the cocoons originating from the different diets ( $F_1$ ), in order for parasitization to occur. Parasitization took place on two consecutive occasions, when the females of *C. sonorensis* had reached 5 and 10 days of age.

The response variables evaluated in *C. sonorensis* were: (1) time of development, (2) sex ratio of the progeny, (3) percentage of parasitism, (4) mortality of the parasitized larvae, (5) size of the pupae and (6) longevity.

### Statistical analysis

In order to compare differences among treatments related to male presence and to different diets, one-way ANOVAs were conducted, considering time of development, percentage of parasitism, sex ratio and mortality as response variables. In addition, a repeated-measures ANOVA was conducted in order to analyse the percentage of parasitism in females of *C. sonorensis* originating from different diets. *Post hoc* comparisons were

conducted using a Tukey test. The program Statgraphics® XV was used (Statpoint Inc, 2007), along with Levene's test, in order to verify the homogeneity of variance with an alpha of 0.05. Adult longevity was determined through life analysis, linear configuration and a Bonferroni adjustment, using the statistical package SAS V.9.2 (2011) with  $P \leq .05$ .

## Results

### Experiment 1. Influence of the presence of the male during parasitization on biological parameters of *C. sonorensis*

The presence of the male during parasitization did not significantly affect the sex ratio of *C. sonorensis* progeny ( $F_{2,24} = 0.83$ ;  $P = .45$ ) and no significant differences were found between the two parasitization methods (presence or absence of male) in terms of percentage of parasitism ( $F_{13,2} = 1.74$ ;  $P = .22$ ; Table 1).

### Experiment 2. Effects of *S. frugiperda* diet on the performance of *C. sonorensis*

#### *C. sonorensis* developmental stages duration

The diet of *S. frugiperda* larvae did not significantly affect the duration of the developmental stages of egg larva ( $F_{3,19} = 2.83$ ;  $P = .07$ ), pupa ( $F_{3,19} = 1.94$ ;  $P = .16$ ) and adult emergence ( $F_{3,19} = 1.27$ ;  $P = .32$ ) in *C. sonorensis* (Table 2).

#### *C. sonorensis* life cycle parameters

*Spodoptera frugiperda* consumed diet did not significantly affect the sex ratios of *C. sonorensis* progeny ( $F_{3,39} = 0.00$ ;  $P = 1.00$ ; Figure 1(a)). Similarly, no statistically significant interaction was found between the diet and sex ( $F_{3,39} = 1.65$ ;  $P < .2$ ). There were no significant differences ( $F_{3,21} = 1.64$ ;  $P = .21$ ) in the per cent mortality of *S. frugiperda* parasitized larvae originating from the different diets (Figure 1(b)). In contrast, significant differences ( $F_{3,24} = 4.05$ ;  $P = .018$ ) were found in the percent parasitism by *C. sonorensis* on *S. frugiperda* larvae originating from the different diets. Larvae fed with native maize presented a greater percentage of parasitism, while those originating from the semisynthetic diet were parasitized to a lesser extent (Figure 1(c)).

**Table 1.** Average parasitization percentages of *C. sonorensis* under two parasitization methods.

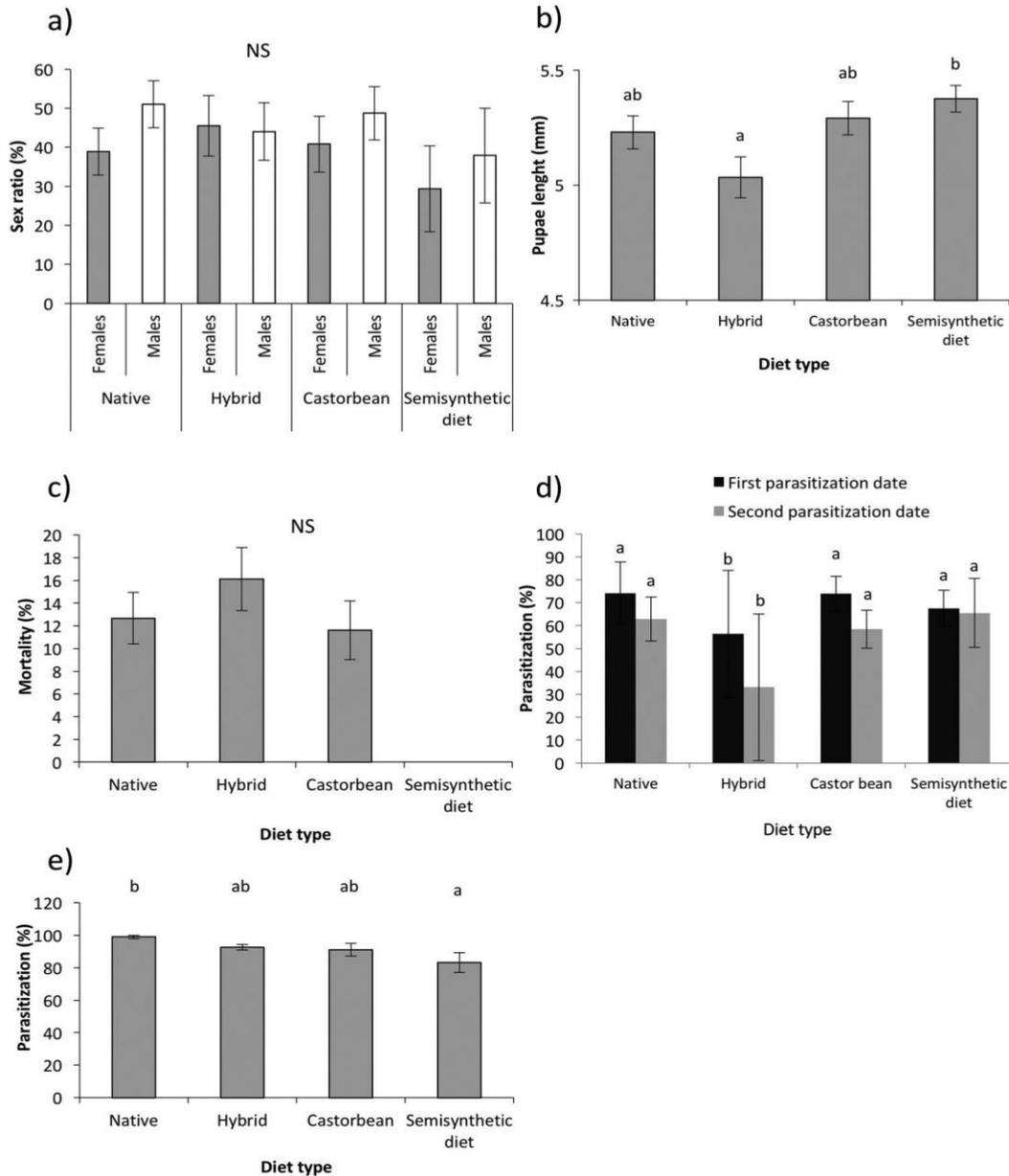
Parasitization method	N	Females (%)	Males (%)	Moth* (%)	Dead Larvae (%)	Non-emerged Parasitoid Pupae (%)	Parasitoidism Total (%)
2 ♀ & 1 ♂	5	35.7	35.2	6.4	9.1	13.5	<b>93.5</b>
2 ♀ & no ♂	5	39.0	40.4	3.2	9.4	8.0	<b>96.8</b>

\*Moth corresponds to the percentages of non-parasitized hosts that as adult moths.

**Table 2.** Duration (mean number of days  $\pm$  SE) of the egg larva, egg pupa, pupa and adult stages in *C. sonorensis*.

Developmental stage	Food type (n = 100)			
	Native maize	Hybrid maize	Castorbean	Semisynthetic diet
Egg larva	10.12 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>	10.09 $\pm$ 0.19 <sup>a</sup>	9.78 $\pm$ 0.13 <sup>a</sup>	10.02 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>
Pupa	5.61 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>	5.83 $\pm$ 0.204 <sup>a</sup>	6.02 $\pm$ 0.15 <sup>a</sup>	6.17 $\pm$ 0.15 <sup>a</sup>
Emergence of adult	15.64 $\pm$ 0.19 <sup>a</sup>	15.69 $\pm$ 0.22 <sup>a</sup>	15.79 $\pm$ 0.19 <sup>a</sup>	16.21 $\pm$ 0.16 <sup>a</sup>

Data in the same row followed by the same superscript letter do not differ significantly ( $P > .05$ ; Tukey means separation).



**Figure 1.** Effect of the diet of *S. frugiperda* larvae on (a) percentage of males and females of *C. sonorensis*, (b) percentage of mortality in parasitized larvae, (c) percentage of parasitization of *C. sonorensis* females, (d) average *C. sonorensis* cocoon size, (e) percentage of parasitization by females originating from the different diets on *S. frugiperda* larvae fed with semisynthetic diet.

The diet of *S. frugiperda* significantly affected *C. sonorensis* cocoon size ( $F_{3,79} = 3.92$ ,  $P = .011$ ), the semisynthetic diet treatment produced the largest cocoons, while the smallest were produced by the hybrid maize treatment (Figure 1(d)).

Longevity of *C. sonorensis* adults originating from the different diets did not differ significantly (life analysis,  $df = 4$ ,  $\chi^2 = 6.35$ ,  $P = .17$ ). In contrast, significant differences

**Table 3.** Longevity of *C. sonorensis* adults under different diets.

Diet	Females	Males
Native maize	40.68 ± 1.93 <sup>a</sup>	27.58 ± 1.32 <sup>a</sup>
Hybrid maize	40.52 ± 1.15 <sup>a</sup>	33.14 ± 1.79 <sup>a</sup>
Castorbean	33.80 ± 1.45 <sup>a</sup>	25.86 ± 1.73 <sup>a</sup>
Semisynthetic diet	31.12 ± 1.99 <sup>a</sup>	25.59 ± 1.13 <sup>a</sup>

Data in the same row followed by the same superscript letter do not differ significantly ( $P > .05$ ; Tukey means separation).

were found in the factor sex ( $df = 1$ ,  $\chi^2 = 4.99$ ,  $P = .025$ ), since the females lived longer than the males, regardless of diet type (Table 3).

Per cent parasitism of the new adult female generation was affected by the diet from which the parasitized larvae originated ( $F_{1,3} = 8.13$ ,  $P = .01$ ). Females originated from hybrid maize showed the lowest percentage of parasitism of *S. frugiperda* (Figure 1(e)).

## Discussion

### ***Influence male presence during parasitization on biological parameters of C. sonorensis***

Interestingly the presence of the male during parasitization did not affect the sex ratio of the progeny of *C. sonorensis*. Guo (1997) and Hurlbutt (1987) stated that despite some parasitoid wasps mating several times over the course of their lives, many only do this once in their life. In addition, females mate preferentially with virgin males, therefore when they are placed together they copulate immediately. Neither the number of matings, nor the quality of the female parasitoid, increased when a male was present with the female during parasitization. However, these results may not be conclusive due to our few experimental units and further investigation should consider a larger sample size. Other studies with *Trichogramma ostrinae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitizing *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Gelechiidae) also found that male presence did not affect the percentage of females in the progeny (Malati & Hatami, 2010). While Pandey et al. (2004) found that treatments with two females and two males of *Campoletis chloridae* Uchida produced significantly more males (10%) in the progeny compared to using two females only, Murillo et al. (2012) also reported that five *C. sonorensis* females (previously mated) without males parasitizing *Trichoplusia ni* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) produced a female biased sex ratio progeny (0.13%). Differences between our results and those of Pandey et al. (2004) and Murillo et al. (2012) may be due to variation in the density of females and larvae utilised for parasitization.

### ***Effect of S. frugiperda diet on the performance of C. sonorensis***

The nutritional quality and defence compounds of herbivore food are the main characteristics responsible for the efficacy of parasitoids (Hilker & Meiners, 2002; Schoonhoven et al., 2005). In the present study, the diet consumed by *S. frugiperda* larvae significantly affected the performance of the parasitoid *C. sonorensis*. In particular, considering the percentages of parasitism, the performance of *C. sonorensis* was greater when *S. frugiperda* larvae fed on native maize and castorbean, and poorer with the semisynthetic diet.

Therefore, native maize would appear to be the best food for *C. sonorensis*. Tello, Cantor, Rodriguez, and Cure (2007) stated that the success of a biological control agent also depends on the efficiency or level of parasitization by the wasps. In our experiment while semisynthetic diet produced the largest *C. sonorensis* cocoons, this effect has not translated into longer longevity. For this reason, the performance of *C. sonorensis* in the semisynthetic diet is not considered superior to that of the native maize. In general terms, larger cocoons are correlated with larger adults, which in turn should be more reproductively successful (Sagarra et al., 2001; Slansky, 1986). However, this was not reflected in our experiment because the other *C. sonorensis* performance indicators (time of development, sex ratio, mortality and longevity of adults) were all unaffected by the different diets.

In this experiment, larvae feeding on native maize were parasitized to a greater extent probably because this diet also exposes larvae to odours that are known to attract parasitoids (Elzen, Williams, & Vinson, 1984). In contrast, *S. frugiperda* larvae fed with the semisynthetic diet were parasitized to a lesser extent possibly because the level of nutrition provided by this diet helped them to defend themselves from the parasitoids. The literature suggests that herbivorous insects feeding on nutritionally optimal plants can better defend themselves, both physiologically and physically, from the parasitoids (Sarfray et al., 2009). Physiologically, the immune system of the herbivores is strengthened and encapsulation of the parasitoid eggs is increased as a result. Physically, the herbivore larvae can defend themselves more quickly from parasitoid attack, e.g. they writhe violently when a female parasitoid attempts to oviposit on them and thus avoid parasitization (Bakthavatsalam & Tandon, 2005; Godfray, 1994). While *S. frugiperda* larvae feeding on castorbean and hybrid maize showed intermediate parasitism rates, these diets may contain certain defence compounds sequestered by the herbivores for their own defence against the parasitoid (Campbell & Duffey, 1979) and do not present as many attractants as the native maize.

Studies comparing parasitoid performance on larvae fed on semisynthetic and natural (plants) diets have found contradictory results. Wetrot et al. (2014) found greater performance and percentage of parasitism by *Apanteles taragamae* (Hymenoptera: Braconidae) on the larvae of *Maruca vitrata* Fabricius (Lepidoptera: Crambidae) feeding on leaves of the cowpea *Vigna unguiculata* (Fabaceae), and a poorer performance and lower percentage of parasitism with the artificial diet; while Bakthavatsalam and Tandon (2005) found greater parasitism by *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) of the aphid *Aulacorthum circumflexus* (Buckton) with the synthetic diet. Differences between studies could be due to the biology of the herbivores in each study system.

Other authors have found different parasitoid performance indicators related to host diet. Paraiso et al. (2014) found that the use of an artificial diet to reproduce the host *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae) improves the efficiency of massive production *Apanteles opuntiarum* Martínez & Bertha (Hymenoptera: Braconidae). In particular, the duration of *A. opuntiarum* life cycle in *C. cactorum* larvae that fed on *Opuntia* was longer compared to artificial diet, but no differences were found in mortality and duration of the pupal phase, as was the case in the present study with *C. sonorensis*, where no differences in the mortality and the duration of the cocoon stage between the semisynthetic and the natural diets were found. Harvey et al. (1995) reported that when the host *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) fed on a low quality artificial diet, development of the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae)

took longer and presented higher mortality. Nandihalli and Lee (1995) found a longer duration of total developmental time in the ichneumonid *Campoletis chlorideae*, and higher mortality when the host larvae of *Helicoverpa assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae) fed on *Capsicum* compared to that with a tobacco-based or artificial diet.

The fact that no significant differences were found in terms of the *C. sonorensis* life cycle duration (egg larva, pupa) and mortality among diets, could imply that all diets contain similar quantities of fatty acids and vitamin B<sub>12</sub>, a factor that merits further study.

Regarding sex ratios, some studies report no differences between parasitoids originating from different diets, as found in the present study. For example, Senravan and Annadurai (1991) found no sex ratio differences on the egg parasitoid *Anastatus ramakrishnae* (Mani) (Hymenoptera: Eupelmidae) feeding on *Coridius obscurus* (Fab) (Hemiptera: Pentatomidae) with three different Cucurbitaceae plants: *Coccinea indica* W.y A., *Mukia scabrela* Arn. and *Luffa cylindrica* Roem.

Since we found greater *C. sonorensis* parasitism on *S. frugiperda* that fed on native maize, probably due to maize volatiles and higher nutritional host quality, it was considered the best diet to produce parasitoids in the lab. However, to massively reproduce *C. sonorensis*, this technique may not be the best option because *S. frugiperda* could be infected with parasites (fungi, virus or bacteria) present on maize leaves. Therefore, a semi-synthetic diet would be preferred for this scenario. Additionally the diet could be improved if maize volatiles are incorporated into it and warrants further investigation.

## Conclusion

Our study suggests that male presence during parasitization was not relevant to obtain a suitable sex ratio in the progeny in our experimental conditions. Native maize is the best food for *C. sonorensis* reproduction since the highest percentages of parasitism were obtained with hosts fed on this diet. However, feeding the parasitized larvae with native maize is time-consuming because the leaves dehydrate very quickly and must be continuously replaced with fresh leaves. While it presented lower percentages of parasitism (83%), the semisynthetic diet has the advantage that it remains fresh for a longer period of time.

## Acknowledgements

This paper constitutes a partial fulfilment of the Graduate Program Posgrado en Ciencias Biológicas at the Universidad Nacional Autónoma de México. We are thankful with all the students involved on *S. frugiperda* raising, N. Luviano, G. García, O. Santillán, L. Solis. O.B. acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACyT) and UNAM.

## Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

## References

- Bahena, J. F. (2008). Enemigos naturales de las plagas agrícolas del maíz y otros cultivos. *Libro Técnico* No. 5 (pp. 180). Uruapan, Michoacán, México: SAGARPA-INIFAP.

- Bahena, J. F., & Velázquez, G. J. d. J. (2012). Manejo agroecológico en plagas de maíz para una agricultura de conservación en el valle Morelia – Queréndaro, Michoacán. *Folleto Técnico* No. 27. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Uruapan, Michoacán, México.
- Bakthavatsalam, N., & Tandon, P. L. (2005). Interactions between plant chemicals and the entomophages. *Pestology*, 29(11), 17–31.
- Bale, J. S., van Lenteren, J. C., & Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 761–776. doi:10.1098/rstb.2007.2182
- Benrey, B., & Denno, R. F. (1997). The slow growth-high mortality hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology*, 78, 987–999.
- Campbell, B. C., & Duffey, S. S. (1979). Tomatine and parasitic wasp: Potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science*, 205, 700–702. doi:10.1126/science.205.4407.700
- El-Heneidy, A., Barbosa, P., & Gross, P. (1988). Influence of dietary nicotine on the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* and its parasitoid, the ichneumonid wasp *Hyposoter annulipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 46(3), 227–232.
- Elzen, G. W., Williams, H. J., & Vinson, S. B. (1984). Role of diet in host selection of *Heliothis virescens* by parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Chemical Ecology*, 10(11), 1535–1541. doi:10.1007/BF00988422
- García, N. G., & Tarango, R. S. H. (2009). Manejo biorracional del gusano cogollero en maíz. *Folleto técnico* No. 30. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Chihuahua, México.
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Guo, M. (1997). Study on parasitizing behavior of *Trichogramma*: Effect of mating behavior on sex ratio of progeny. In Y. L. Li, (Ed.), *Parasitoids and predators (Insecta) of agricultural and forestry arthropod pest* (pp. 76–77). China: Guangdong High Education Press.
- Gutiérrez, M. A., Tolon, B. A., & Lastra, B. X. B. (2012). Biological control of *Spodoptera frugiperda* eggs using *Telenomus remus* Nixon in maize-bean-squash polyculture. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, 7(3), 285–292.
- Harvey, J. A., Harvey, I. F., & Thompson, D. J. (1995). The effect of host nutrition on growth and development of the parasitoid wasp *Venturia canescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75, 213–220.
- Hilker, M., & Meiners, T. (2002). *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Berlin: Blackwell Publishing.
- Hurlbutt, B. L. (1987). Offspring sex ratios in parasitoid wasp. *The Quarterly Review of Biology*, 4 (62), 367–396.
- Kwak, M., Kami, J. A., & Gepts, P. (2009). The putative mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma–Santiago basin of Mexico. *Crop Science*, 49, 554–563. doi:10.2135/cropsci2008.07.0421
- Malati, A. K., & Hatami, B. (2010). Effect of feeding and male presence on some biological characteristics of female *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Entomological Society of Iran*, 29(2), 1–11. Retrieved from [http://jesi.areeo.ac.ir/article\\_105259\\_7a948de820f943a1dac765eaaa8fd281.pdf](http://jesi.areeo.ac.ir/article_105259_7a948de820f943a1dac765eaaa8fd281.pdf)
- Martínez, Z. J. P. (2015). Desempeño del gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) bajo escenarios de cambio climático alimentándose de maíz (*Zea mays*): implicaciones para la agricultura (*Undergraduate thesis*). Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Morelia, Michoacán, México.
- Murillo, H., Hunt, D. W. A., & VanLaerhoven, S. L. (2012). Fecundity and life table parameters of *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an endoparasitoid of the cabbage looper *Trichoplusia ni* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) under laboratory conditions. *Biocontrol Science and Technology*, 22(2), 125–134. doi:10.1080/09583157.2011.643224
- Nandihalli, B. S., & Lee, J. H. (1995). Effect of host food plants on the biology of the host, *Helicoverpa assulta* (Guenee), and its parasitoid, *Campoletis chloridae* Uchida. *Advances in*

- United States Department of Agriculture [USDA]. (2015). Retrieved from <https://usdasearch.usda.gov/search?utf8=%E2%9C%93&affiliate=usda&query=insecticidas+effects&x=0&y=0&commit=Search>
- Urrutia, M. A., Wade, M. R., Phillips, C. B., & Wratten, S. D. (2007). Influence of host diet on parasitoid fitness: Unraveling the complexity of a temperate pastoral agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123, 63–71. doi:10.1111/j.1570-7458.2007.00526.x
- Valencia, C. S. J., Rodríguez, C. J., & Mesa, C. N. C. (2014). Efecto de variedades de algodón genéticamente modificadas sobre larvas de *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Agronómica*, 63(1), 1–10. Retrieved from <http://www.redalyc.org/pdf/1699/169930903009.pdf>
- Vallejo, D. H. L., Ramírez, D. J. L., Chuela, B. M., & González, I. R. (2004). Tecnología para producir maíz en el Bajío Michoacano. *Folleto para productores* No.3. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, campo experimental Uruapan, Michoacán. Retrieved from [http://biblioteca.inifap.gob.mx:8080/jspui/bitstream/handle/123456789/1267/maiz\\_bajio\\_1267.pdf?sequence=1](http://biblioteca.inifap.gob.mx:8080/jspui/bitstream/handle/123456789/1267/maiz_bajio_1267.pdf?sequence=1)
- Werren, J. H., & Charnov, E. L. (1978). Facultative sex ratios and population dynamics. *Nature*, 272, 349–350. Retrieved from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/634359>
- Wetro, E., Tounou, A. K., Agboton, C., Datinon, B., Dannon, E., Srinivasan, R., ... Tamò, M. (2014). Bionomics of the parasitoid *Apanteles taragamae* as influenced by different diets fed to its host. *Maruca vitrata*. *Biocontrol*, 59, 55–65. doi:10.1007/s10526-013-9547-6
- Willink, E., Osoreo, V. M., & Costill, M. A. (1993). Daños, pérdidas y niveles de daño económico por *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) en maíz. *Revista Industrial y Agrícola de Tucumán*, 70(1–2), 49–52. Retrieved from <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=SERAMZ.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mf=008795>
- Zitlalpopoca-Hernandez, G., Najera-Rincon, M. B., del Val, E., Alarcón, A., Jackson, T., & Larsen, J. (2017). Multitrophic interactions between maize mycorrhizas, the root feeding insect *Phyllophaga vetula* and the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Applied Soil Ecology*, 115, 38–43. doi:10.1016/j.apsoil.2017.03.014

## CAPÍTULO II.

### Efecto de la temperatura sobre el parasitismo de *Campoletis sonorensis* sobre *Spodoptera frugiperda*

#### Resumen

*Campoletis sonorensis* es uno de los parasitoides más abundantes y que registra porcentajes de parasitismo altos (30-35%) sobre *S. frugiperda* en los agroecosistemas de maíz en Michoacán, México. Por ello, esta especie es una candidata idónea para ser estudiada y conocer su potencial como agente de control biológico (CB) bajo la estrategia de CB por incremento. En este estudio se evaluó la influencia de la temperatura en el desempeño de *C. sonorensis*. El diseño experimental fue completamente al azar y se estudiaron las temperaturas de 20, 25 y 28 °C, el tiempo de desarrollo de *C. sonorensis* desde la parasitación hasta la emergencia del adulto fue de 29, 17 y 15 días, respectivamente. Las hembras de *C. sonorensis* vivieron más (36.3 días) a 20°C, mientras que los machos (23.78 días) a 25°C. Sin embargo, la temperatura no afectó los porcentajes de sexos de la descendencia de *C. sonorensis*, el porcentaje de parasitación de *S. frugiperda*, ni tampoco la mortalidad de larvas parasitadas. Para la reproducción óptima de *C. sonorensis* en laboratorio se recomienda utilizar las temperaturas de 25 y 28 °C.

#### Palabras clave

Ciclo de vida, control biológico, maíz, plagas

## INTRODUCCIÓN

México es considerado el centro de origen del maíz (Kwak *et al.* 2009) y representa su principal cultivo, con 33% del territorio (7.5 millones de hectáreas) nacional sembrado con maíz (SAGARPA 2014). El cultivo del maíz es atacado anualmente por diferentes plagas, entre las que destaca el gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) por la severidad de los daños que ocasiona, que fluctúan entre 10 y 100% (Pacheco 1993, SAGAR 1999). Este lepidóptero polífago es nativo del trópico americano y representa una de las plagas más importantes del continente (SAGAR 1999). Sin embargo, en nuestro país prefiere al maíz. La duración de su ciclo vida es de 24 a 40 días, dependiendo de las condiciones ambientales (fotoperiodo y temperatura) (Willink *et al.* 1993). Las larvas de esta plaga presentan entre 6 y 8 estadios, y se alimentan principalmente del cogollo de la planta de maíz (Willink *et al.* 1993, Negrete y Morales 2003).

El control de *S. frugiperda* en los agroecosistemas de maíz, se ha realizado en México principalmente mediante la aplicación de insecticidas químicos (Bahena *et al.* 2010). Sin embargo, este método de control de plagas ha ocasionado diversos problemas tales como contaminación ambiental, eliminación de la biodiversidad, resistencia de los insectos a los insecticidas, y la dependencia de insumos externos (Bahena *et al.* 2010, USDA.gov, Pérez 2000). Por lo tanto, es urgente buscar alternativas sustentables al control químico de plagas. En los agroecosistemas de maíz de México, se han registrado 40 especies de parasitoides que ejercen un control natural muy importante sobre *S. frugiperda* mediante interacciones complejas (Bahena 2005, Nicholls 2008, García y Tarango 2009, Bahena y Velázquez 2012). Sin embargo, ninguna de estas especies de parasitoides se está reproduciendo masivamente para controlar *S. frugiperda* en los agroecosistemas (Gutiérrez *et al.* 2012).

*Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae) es un endoparásitoide oligófago, que parasita diversas especies de la familia Noctuidae, entre ellas *S. frugiperda* (Bahena 2008). Se reproduce por arrenotoquia que es una forma de reproducción partenogénica en la cual los machos se originan de huevos no fertilizados, haploides, mientras que las hembras descienden de huevos fertilizados, diploides (Hamilton 1967, Werren y Charnov 1978, Heinz 1996).

*Campoletis sonorensis* es un parasitoide que destaca por su efectividad en los agroecosistemas de maíz en Michoacán, puesto que registra porcentajes de parasitismo altos (30-35%) sobre *S. frugiperda* y al mismo tiempo es una de las especies más abundantes (Bahena *et al.* 2010). Por ello, esta especie es una candidata idónea para ser estudiada y conocer si tiene potencial para ser utilizada como un agente de control biológico (CB) bajo la estrategia de CB por incremento, para lo cual se requiere la reproducción masiva y liberación periódica de los enemigos naturales (Bale *et al.* 2008).

La temperatura, es un factor determinante en la sobrevivencia de los parasitoides, en los cuáles, el incremento de la temperatura disminuye la duración de su ciclo de vida (Ayqui 1992, Monnerat *et al.* 2002, Ramos 2002, Arias *et al.* 2009, Spanoudis y Andreadis 2011). Aunque los umbrales de temperatura para las especies de parasitoides varían dependiendo de las especies (Daane *et al.* 2004, Zhou *et al.* 2010). Por ello es necesario realizar estudios específicos de temperatura con cada especie de parasitoide.

Dada la importancia de reproducir masivamente en laboratorio agentes de control biológico para plagas importantes como *S. frugiperda*, en este trabajo investigamos ¿Cómo afecta la temperatura el desempeño del parasitoide *C. sonorensis*?

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Colecta y establecimiento de la cría de S. frugiperda y C. sonorensis*

Previo a la realización de los experimentos de esta investigación con *C. sonorensis*, se estableció la cría de este parasitoide en laboratorio. Para ello, se colectaron 400 larvas de segundo y tercer estadio larvario de *S. frugiperda* en cultivos de maíz, *Zea mays* en localidades de Indaparapeo, Michoacán. Una vez en el laboratorio las larvas, se alimentaron con hojas de maíz. Con los primeros adultos de *C. sonorensis* (25 hembras y 25 machos), considerados como la generación cero ( $G_0$ ), que emergieron de las larvas parasitadas se inició la cría de este parasitoide en laboratorio. La cría de *C. sonorensis*, se mantuvo en jaulas de madera 30x30x10 con paredes de tela de tergal y plástico, que contenían 40 hembras y 50 machos, bajo condiciones controladas de  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  de humedad relativa y un fotoperiodo de 12:12 h (Luz: Oscuridad). Para parasitar se utilizaron larvas de *S. frugiperda* mudando de segundo al tercer estadio.

### *Efecto de la temperatura en el ciclo de vida de *Campoletis sonorensis**

Para evaluar el efecto de la temperatura sobre *C. sonorensis*, se consideraron tres temperaturas: 20, 25 y 28 °C $\pm$  2°C. Para todos los tratamientos se mantuvieron condiciones controladas de 60 $\pm$  5% de humedad relativa y un fotoperiodo de 12:12 h (Luz: Oscuridad). Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con estructura de tratamientos factorial (3x10) para el factor temperatura. Se realizaron 10 réplicas por tratamiento (N=30).

El proceso de parasitación, y la individualización de las larvas, fueron similares a los descritos para el experimento uno. Con excepción de que, en este experimento, las hembras de *C. sonorensis* tenían 8 días de edad y provenían de la segunda generación de laboratorio.

Las larvas de *S. frugiperda* parasitadas individualizadas, se mantuvieron a las temperaturas correspondientes a su tratamiento y se les siguió su desarrollo. Se registró el tiempo de desarrollo, porcentaje de sexos de la descendencia, porcentaje de parasitación, y mortalidad de las larvas parasitadas. Las hembras de *C. sonorensis* utilizadas para parasitar se regresaron a sus jaulas de cría, donde se les siguió diariamente su longevidad. Posteriormente cuando estas hembras tenían 15 días de edad, se utilizaron para parasitar por segunda ocasión. Y se regresaron a su jaula, donde se continuó con el seguimiento de su longevidad hasta su muerte.

### *Análisis estadístico*

Para analizar las diferencias entre tratamientos se utilizaron ANOVAs de una vía utilizando las variables de respuesta: tiempo de desarrollo, porcentaje de parasitación, proporción de sexos y mortalidad. Además, se realizó un análisis de sobrevivencia para encontrar diferencias en la longevidad de los adultos de *C. sonorensis* entre tratamientos. Las medias se compararon con la prueba de Tukey. Se usó el programa Statgraphics® XV y el test de Levene's para verificar la homogeneidad de varianza y un alfa de 0.05. La longevidad de los adultos se determinó a través del análisis de vida, configuración lineal y con ajuste a través de Bonferroni, con el paquete estadístico SAS V.9.2 (2011) y  $p \leq 0.05$ . Los datos para porcentaje se transformaron con la formula  $\sqrt{x}$ .

## RESULTADOS

### *Duración de los estados de desarrollo de C. sonorensis*

La temperatura afectó significativamente la duración del estado de desarrollo huevo-larva ( $F_{2, 65} = 3145.64$ ;  $P < 0.0001$ ), pupa ( $F_{2, 66} = 433.78$ ;  $P < 0.0001$ ) y el tiempo de emergencia del adulto ( $F_{2, 66} = 2988.61$ ;  $P < 0.0001$ ) de *C. sonorensis* (Cuadro 1).

**Cuadro1.** Duración promedio (días  $\pm$  ee) de los estados de huevo-pupa, pupa y emergencia de *C. sonorensis* en las tres temperaturas.

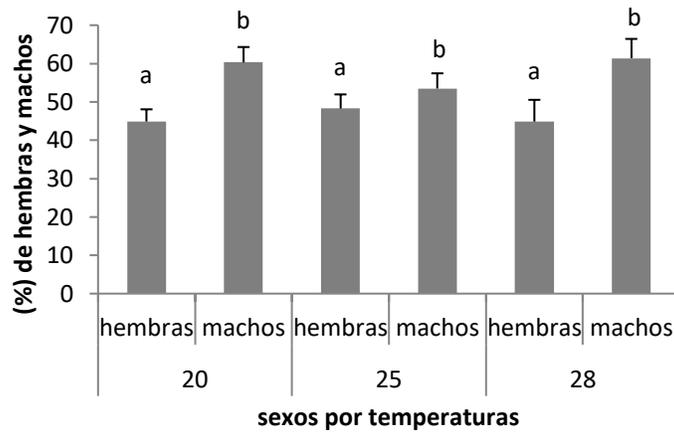
Estado de	Temperaturas (° C)		
	20	25	28
Huevo-Larva	20.08 $\pm$ 0.16a (250)	10.14 $\pm$ 0.04b (270)	9.15 $\pm$ 0.03c (160)
Pupa	8.57 $\pm$ 0.07 a (260)	7.24 $\pm$ 0.02 b (270)	6.24 $\pm$ 0.02c (160)
Emergencia del adulto	28.75 $\pm$ 0.18 a (260)	17.54 $\pm$ 0.07b (260)	15.41 $\pm$ 0.04c (150)

Datos en la misma fila seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ; Tukey separación de medias). El número entre paréntesis, indica el número de individuos con los cuales se determinó el tiempo de duración de cada estado de desarrollo.

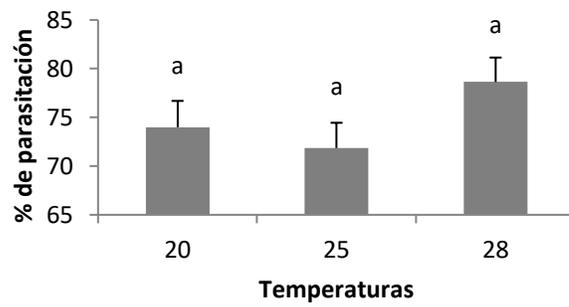
### *Porcentajes de sexos de la descendencia de C. sonorensis, porcentaje de parasitación y mortalidad*

La temperatura no afectó significativamente ( $F_{2, 133} = 0.16$ ;  $p=0.85$ ) la relación sexual de la descendencia de *C. sonorensis* (Fig. 1a) y siempre hubo un mayor número de machos independientemente de la temperatura ambiental ( $F_{1, 133} = 12.75$ ;  $p=0.0005$ ). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de parasitación de las larvas de *S. frugiperda* ( $F_{2, 65} = 1.46$ ;  $P=0.24$ ) (Fig. 1b), ni en la mortalidad de las larvas de *S. frugiperda* expuestas a *C. sonorensis* en las diferentes temperaturas ( $F_{2, 68} = 1.19$ ;  $P=0.31$ ) (Fig. 1c).

(a)



(b)



(c)

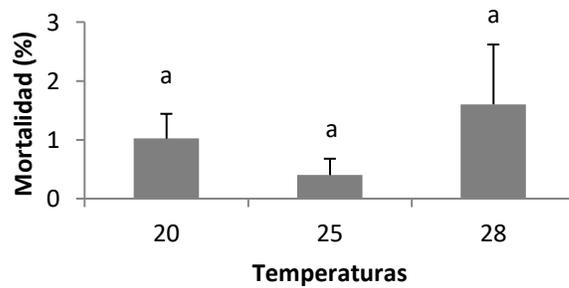


Figura 1. Efecto de las temperaturas de 20°, 25° y 28° C sobre: a) porcentaje de hembras y machos de la descendencia de *C. sonorensis*, (b) porcentaje de parasitación, (c) porcentaje de mortalidad de larvas de *S. frugiperda* parasitadas.

### *Longevidad de hembras y machos de C. sonorensis*

En general, la temperatura afectó de manera diferencial la longevidad de los adultos de *C. sonorensis* dependiendo del sexo (análisis de sobrevivencia,  $gl=2$ ,  $x^2= 34.87$ ,  $p\leq 0001$ ), las hembras tuvieron una mayor longevidad a 20°C, mientras los machos a 25°C (Fig 2).

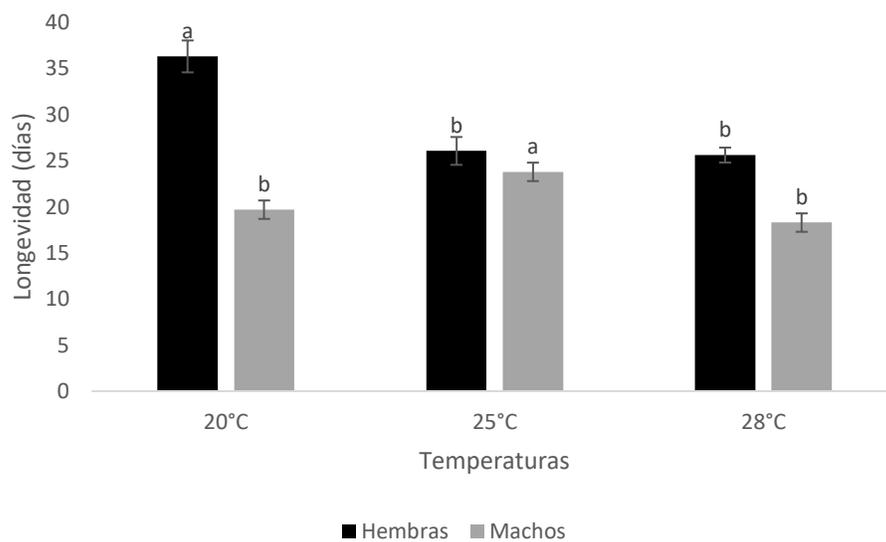


Figura 2. Longevidad promedio (días  $\pm$  ee) de los adultos de *C. sonorensis* en las tres temperaturas dependiendo del sexo.

## DISCUSION

### *Efecto de la temperatura en el ciclo de vida de Campoletis sonorensis*

La temperatura afectó el ciclo de vida de *C. sonorensis*. Particularmente, con el incremento de la temperatura, se acortó el tiempo de desarrollo, desde la parasitación hasta la emergencia del adulto de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*. Al respecto, Davidowitz y Nijhout (2004), mencionan que la tasa metabólica de los parasitoides aumenta mientras son expuestos a regímenes de temperatura más elevados y por ello disminuye la duración de su ciclo de vida. Otros autores, también han reportado que, con el incremento de la temperatura, dentro de un rango favorable, se reduce el tiempo de desarrollo, desde la parasitación hasta la emergencia de los parasitoides Icneumónidos. Por ejemplo, Isenhour (1986) encontró que los adultos de *C. sonorensis* provenientes de larvas de *S. frugiperda* alimentas con dieta a base de frijol pinto, emergieron a los 25.9 y 18.4 días, a las temperaturas de 20 y 25°C, respectivamente, con un fotoperiodo de 14:10 (Luz: Oscuridad). Estos resultados, reportados por Isenhour (1986) son similares a los encontrados en el presente trabajo, donde los adultos de *C. sonorensis* emergieron a los 24 y 18 días, a las temperaturas de 20 y 25°C, respectivamente. De igual forma, Spanoudis y Andreadis (2011), reportaron que el tiempo de desarrollo del parasitoide *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) sobre el hospedero *Plodia interpunctella* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae) alimentado con dieta a base de frijol pinto, disminuyó significativamente al incrementar la temperatura, dentro del rango de las temperaturas de 17.5 a 27.5 °C y un fotoperiodo de 14:10 (Luz: Oscuridad). En concordancia con lo anterior, Ayqui (1992), reportó que el ciclo huevo-adulto de *Campoletis curvicauda* (Hymenoptera: Ichneumonidae) sobre larvas de *S. frugiperda* tuvo una menor duración a 28.5°C (15.79 días) que a 18.9 °C (36.69 días).

Respecto a la longevidad de *C. sonorensis*, en el presente trabajo, se encontró un efecto diferencial de la temperatura por sexo, ya que los machos, fueron más sensibles que las hembras a las bajas temperaturas. Particularmente, las hembras de *C. sonorensis* vivieron más a 20°C, mientras que los machos a 25°C. Este efecto de la temperatura por sexo en la longevidad de *C. sonorensis* previamente fue reportado por Isenhour (1986). Este autor, reportó que la longevidad de las hembras de *C. sonorensis* a 20 y 25°C fue de 26.8 y 10.7 días, mientras que la longevidad de los machos fue de 18.7 y 8.6 días, respectivamente. Las

diferencias en los resultados obtenidos en el presente trabajo con los de Isenhour (1986), podrían deberse a que este autor utilizó adultos de *C. sonorensis* apareados, mientras que el presente se utilizaron adultos no apareados. En concordancia con lo anterior, varios autores han reportado, un efecto diferencial de la temperatura por sexo en los parasitoides (Ramos 2002). Por ejemplo, Hofsvang y Hagvar (1975), encontraron que las hembras del parasitoide braconido *Aphidius megourae*, fueron más susceptibles que los machos a las bajas temperaturas.

En contraste, otros autores han reportado que la longevidad de los parasitoides es inversamente proporcional al incremento de la temperatura (Arias *et al.* 2009). Por ejemplo, Spanoudis y Andreadis (2011), encontraron que la longevidad de hembras y machos del icneumónido *V. canescens*, a las temperaturas de 20, 25 y 27.5°C fue de 22.5, 17.9 y 8.3 días, respectivamente.

Los otros indicadores de desempeño de *C. sonorensis* evaluados en el presente trabajo: porcentaje de parasitación, porcentaje de sexos y mortalidad, no fueron afectados por las temperaturas. Específicamente, las proporciones de sexos de *C. sonorensis*, fueron similares en las tres temperaturas (40% hembras y 48 % machos). De igual forma, Hoelscher y Vinson (1971) encontraron que las temperaturas de 18-32°C y un fotoperiodo de 12:12 (Luz: Oscuridad), no alteraron las proporciones de sexos de *Campoletis perdistinctus* (Viereck) (=sonorensis).

Los porcentajes de parasitación de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, a las diferentes temperaturas, fueron alrededor del 70%. Similarmente, Monnerat *et al.* (2002), reportaron porcentajes de parasitación del 70% de *Diadegma* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae) sobre larvas de segundo y tercer estadio de *Plutella xylostella* (L.) a las temperaturas de 20, 25 y 29° C, con un fotoperiodo de 16:8 (L: O).

En general los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la temperatura óptima para potencializar el éxito reproductivo de *C. sonorensis*, es la de 20 °C porque a esta temperatura las hembras vivieron más y no se afectó la actividad de los machos. Sin embargo, con las temperaturas de 25 y 28°C, se podrían producir más generaciones de parasitoides en laboratorio, lo que permitiría realizar liberaciones continuas de *C. sonorensis* en los agroecosistemas de maíz. De esta forma se podría incrementar el control biológico de *S.*

*frugiperda* con *C. sonorensis*. De tal manera que dependiendo del objetivo de la cría en el laboratorio se podrían modificar las temperaturas para maximizar los resultados.

Finalmente, se considera que se deben realizar otros estudios complementarios, donde se evalúen otros factores que podrían afectar el desempeño de *C. sonorensis* tanto en el laboratorio como en el campo. Esto con la finalidad de que en un mediano plazo se implemente un programa de manejo integrado de plagas de maíz en el Valle Morelia-Queréndaro.

## LITERATURA CITADA

- Arias, D., Cantor, F., Cure, J. R., y Rodríguez, D. 2009.** Biología y ciclo reproductivo de *Praon pos. occidentale* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoide de *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae). *Agronomía Colombiana*.  
[www.revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/13281](http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/13281) (Accesada en mayo del 2015).
- Ayqui, V. S. E. 1992.** Morfología y biología de *Campoletis curvicauda* (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitoide de *Spodoptera frugiperda*. *Revista Peruana de Entomología* 35: 31-36.
- Bahena, J. F. 2005.** Alternativas agroecológicas para el control del gusano cogollero, plaga primaria del maíz en México. p. 319 – 348. En: Sánchez-Brito, C. *et al.* (ed.). Avances de investigación en agricultura sostenible III: Bases técnicas para la construcción de indicadores biofísicos de sostenibilidad. *Libro técnico # 3*. CENAPROS-INIFAP, Morelia, Michoacán, México.
- Bahena, J. F., De Lange, E., Farnier, K., Cortez, M. E., Sánchez, M. R., García, P. F., Miranda, S. M., Degen, T., Gaudillat, B., y Aguilar, R. R. 2010.** Parasitismo en gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el centro de México. *Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Control Biológico*. Uruapan, Michoacán, México. pp. 204-209.
- Bahena, J. F. 2008.** Enemigos naturales de las plagas agrícolas del maíz y otros cultivos, *Libro Técnico No. 5 SAGARPA-INIFAP*: Uruapan, Michoacán, México. 180 pp.
- Bahena, J. F., De Lange, E., Farnier, K., Cortez, M. E., Sánchez, M. R., García, P. F., Miranda, S. M., Degen, T., Gaudillat, B., y Aguilar, R. R. 2010.** Parasitismo en gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el centro de México. *Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Control Biológico*. Uruapan, Michoacán, México. pp. 204-209.
- Bahena, J. F., y Velázquez, G. J de J. 2012.** Manejo agroecológico en plagas de maíz para una agricultura de conservación en el valle Morelia – Queréndaro, Michoacán. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y pecuarias. Uruapan, Michoacán. *Folleto Técnico No. 27* ISBN:978-607-425-772-4.
- Bakthavatsalam, N., y Tandon, P. L. 2005.** Interactions between plant chemicals and the entomophages. *Pestology* 29(11):17-31.
- Bale, J. S., van Lenteren, J.C. y Bigler, F. 2008.** Biological control and sustainable food production. *Philosophical transactions of the royal society* 363: 761-776.
- Daane, K.M., Malakar-Kuenen, R. D., y Walton, V.M. 2004.** Temperature-dependent development of *Anagyrus pseudococci* (Hymenoptera: Encyrtidae) as a parasitoid of the vine mealybug, Abstract *Planococcus Wcus* (Homoptera: Pseudococcidae). *Biological Control* 31:123-132.
- Davidowitz, G., y Nijhout, H.F. 2004.** The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size. *Integrative Comparative Biology* 44:443–449.
- García, N. G., y Tarango, R. S. H. 2009.** Manejo biorracional del gusano cogollero en maíz. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y pecuarias. Chihuahua, México. *Folleto técnico No. 30*.

- Gutiérrez, M. A., Tolon, B. A., y Lastra, B. X. B. 2012.** Biological control of *Spodoptera frugiperda* eggs using *Telenomus remus* Nixon in maize-bean-squash polyculture. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences* 7(3):285-292.
- Hamilton, W. D. 1967.** Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Heinz, M. K. 1996.** Host size selection and sex allocation behavior among parasitoid trophic levels. *Ecological Entomology* 21:218-226.
- Hoelscher, C.E., y Vinson, S. B. 1971.** 'The sex ratio of a hymenopterous parasitoid, *Campoletis perdinctus*, as affected by photoperiod, mating and temperature'. *Annals of the Entomological Society of America* 64: 1373- 1376.
- Hofsvang, T., y Hagvar, E. 1975.** Duration of development and longevity in *Aphidius ervi* and *Aphidius platensis* (Hymenoptera: Aphidiidae) two parasites of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Entomophaga* 20 (1): 11-22.
- Isenhour, D. J. 1986.** Developmental time, adult reproductive capability, and longevity of *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) as a parasitoid of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79(6): 893-897.
- Kwak, M., Kami, J. A. y Gepts, P. 2009.** The putative mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago basin of Mexico. *Crop Science* 49:554-663.
- Monnerat, R. G., Kirk, A. A., y Bordat, D. 2002.** Biology of *Diadegma* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), from Reunion Island. *Neotropical Entomology* 31(2):271-274.
- Negrete, B. F., y Morales, A. J. 2003.** El gusano cogollero del maíz (*Spodoptera frugiperda* Smith). Centro de investigación Turipaná. Montería, Colombia. *Manual Técnico* No. 3.
- Nicholls, C. I. 2008.** Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico, Editorial Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 282 p.
- Pacheco, C. J. J. 1993.** Monitoring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* populations from the Yaqui Valley, Sonora, México. *Resistant Pest Management Newsletter* 5:3-4.
- Pérez, M. E. 2000.** Control biológico de *Spodoptera frugiperda* Smith en maíz. Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal (INISAV). La Habana, Cuba.  
<http://www.aguascalientes.gob.mx/codagea/produce/SPODOPTTE.htm> (Accesada el 1 diciembre 2014).
- Ramos, S. A. C. 2002.** Longevidad, fertilidad, estadística del crecimiento de población y cantidad óptima de liberación de *Telenomus remus* en laboratorio. Tesis de licenciatura. Carrera de Ciencia y Producción Agropecuaria. Zamorano. Tegucigalpa, Honduras. 41 pp.
- SAGAR. 1999.** Sistema de producción del gusano cogollero (Lepidoptera: Noctuidae) y su parasitoides *Chelonus insularis* (Hymenoptera: Braconidae). *Ficha técnica* CB-17.
- SAS Institute, 2011.** SAS/STAT user's guide, release 9.2 ed. SAS Institute. Cary, NC
- Spanoudis, G. C., y Andreadis, S. S. 2011.** Temperature-dependent survival, development, and adult longevity of the koinobiont endoparasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitizing *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Pest Science* 85:75-80.
- Statgraphic Centurion XV 15.2.06. Statpoint Inc. 2007.** <http://www.statgraphics.com>

- USDA 2015.** *www.usda.gov.* (Accesada 20 de agosto del 2015).
- Werren, J. H., y Charnov, E. L. 1978.** Facultative sex ratios and population dynamics. *Nature* **272**: 349-350.
- Willink, E., Osoreo, V. M., y Costill, M. A. 1993.** Daños, pérdidas y niveles de daño económico por *Spodoptera frugiperda* (Lepidóptera: Noctuidae) en maíz. *Revista Industrial y Agrícola de Tucumán.* 70 (1-2):49-52.
- Wiseman, B.R., y Davis, F.M. 1979.** Plant resistance to the fall armyworm. *Florida Entomologist* 62(2):123-130.
- Zhou, Z. S., J. Y. Guo, H. S. Chen, and F. H. Wan. 2010.** Effects of temperature on survival, development, longevity and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent against invasive ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae). *Environmental Entomology* 39: 1021-1027.

### CAPÍTULO III.

#### **Efecto diferencial del control biológico ejercido por *Campoletis sonorensis* sobre las larvas de *Spodoptera frugiperda* en maíces híbridos y criollos**

Differential biocontrol effect of *Campoletis sonorensis* on *Spodoptera frugiperda* feeding on native and hybrid maize

##### Resumen

El insecto herbívoro *Spodoptera frugiperda*, en los agroecosistemas de maíz ocasiona severos daños, que llegan a provocar la pérdida total del cultivo. Estas pérdidas tienen un impacto significativo sobre la economía de México, puesto que el maíz es el principal cultivo del país. El control de este insecto se ha realizado mediante la aplicación de insecticidas químicos, lo que ha provocado graves problemas ambientales. Por ello, se propone el estudio de alternativas sustentables, como el control biológico (CB) con parasitoides nativos como *Campoletis sonorensis* y para ello es necesario investigar las relaciones ecológicas entre la plaga, el parasitoide y la planta hospedera para proponer estrategias de manejo. En el presente estudio, se evaluó la influencia de diferentes genotipos de maíz en las interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis*, en relación con la eficiencia de control biológico. El diseño experimental fue completamente al azar y constó de 12 tratamientos que resultaron de la combinación de 4 genotipos de maíz y la presencia de los insectos: *S. frugiperda*, *S. frugiperda* + *C. sonorensis* y solo *C. sonorensis*). Cada combinación se replicó 5 veces resultando en 60 unidades experimentales. Se determinó el desempeño de los genotipos de maíz, el daño por gusano cogollero, el parasitismo sobre *S. frugiperda*, y el desempeño de *C. sonorensis*. Los resultados muestran que el desempeño de *S. frugiperda* no fue afectado por el genotipo de maíz del cual se alimentó, mientras que éste sí afectó el desempeño de *C. sonorensis*. El porcentaje de parasitismo fue mayor en las larvas alimentadas del maíz híbrido Puma, intermedio en los maíces criollos Azul y Ancho criollo, y menor en el híbrido H318. También se encontró que el parasitismo de *C. sonorensis* se vio reflejado en una disminución en la herbivoría de *S. frugiperda* y en la cantidad de pupas de *S. frugiperda* colectadas en los genotipos de maíz. Particularmente, en el genotipo más parasitado (60%), el híbrido Puma, el efecto del parasitismo en la disminución de la herbivoría fue más intenso. En cambio, en los genotipos criollos Azul y Ancho, el parasitismo de *C. sonorensis* fue menor (30%), y no

tuvo efecto sobre la herbivoría. De igual forma por efecto del parasitismo, se colectaron menor cantidad de pupas de *S. frugiperda* en el genotipo parasitado Puma híbrido. Sin embargo, no se encontró ningún efecto de la presencia de *S. frugiperda* ni tampoco de *C. sonorensis* en el peso seco de la parte aérea ni de las raíces de los genotipos de maíz. Los resultados indican que *C. sonorensis* es más eficiente controlando *S. frugiperda* en el híbrido Puma. Además, *C. sonorensis* se puede considerar como un excelente agente de control biológico porque parasitó más en el genotipo de maíz (el híbrido Puma) en el que *S. frugiperda* ocasionó más daño.

**Palabras clave:**

Parasitismo, herbivoría, interacciones tritróficas, control biológico

## INTRODUCCIÓN

*Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), es una especie polífaga nativa del trópico americano, que se distribuye desde Canadá hasta Argentina e incluye el Caribe (SAGAR 1999, Wiseman y Davis 1979). En México se alimenta principalmente de maíz, actuando como cortadoras, defoliadoras y cogolleras según el momento de su desarrollo, y producen daños directos cuando se alimentan de los granos de la espiga (Willink *et al.* 1993). Las pérdidas del área foliar causadas por la herbivoría de las larvas de *S. frugiperda* afectan la actividad fotosintética de las plantas, y ocasionan una disminución del rendimiento del cultivo de maíz por hectárea (Hernández 1989). Los daños que *S. frugiperda* ocasiona en el cultivo de maíz son severos, fluctúan entre el 10 y 100% (Pacheco 1993, SAGAR 1999). Estas pérdidas tienen mucho impacto en la economía de nuestro país, puesto que el maíz es el principal cultivo, ocupa el 33% de la superficie sembrada (SAGARPA 2014). Se cultivan decenas de variedades de maíz, que se han derivado de una intensa interacción entre genotipos y de un rango muy diverso de ambientes (Nadal 2002). Particularmente, entre el 70 y 80% de los maíces sembrados son maíces nativos (Martínez *et al.* 2015).

El control de *S. frugiperda* en los agroecosistemas de maíz, se ha realizado en México principalmente mediante la aplicación de insecticidas químicos (Bahena *et al.* 2010). Sin embargo, este método de control de plagas en los cultivos de maíz ha ocasionado diversos problemas tales como contaminación ambiental, eliminación de la biodiversidad, resistencia de los insectos a los insecticidas, y dependencia de insumos externos (Bahena *et al.* 2010, USDA.gov, Pérez 2000). Por lo tanto, es urgente investigar alternativas sustentables al control químico de plagas, como el control biológico (CB) con parasitoides. En los agroecosistemas de maíz mexicanos, existe una enorme diversidad de insectos como los parasitoides, que ejercen un control natural muy importante sobre *S. frugiperda*, mediante interacciones complejas (Bahena 2005, Nicholls 2008, García y Tarango 2009, Bahena y Velázquez 2012). Entre estos parasitoides, se encuentra la avispa *Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae) distribuida en los estados de Colima y Jalisco. *Campoletis sonorensis*, es una especie oligófaga, que parasita diversas especies de la familia Noctuidae, entre ellas *S. frugiperda*. Además, es un endoparásitoide solitario, y se considera un koinobionte que se reproduce por arrenotoquia (Hamilton 1967, Werren y Charnov 1978, Heinz 1996, Bahena

2008). *Campoletis sonorensis*, es un parasitoide que destaca por su efectividad en los agroecosistemas de maíz, puesto que registra porcentajes de parasitismo altos (30-35%) sobre *S. frugiperda* y al mismo tiempo es una de las especies más abundantes (Bahena *et al.* 2010). Por ello, esta especie es una candidata idónea para ser estudiada y conocer si tiene potencial para ser utilizada como un agente de control biológico (CB).

Las interacciones tritróficas entre parasitoides-insectos herbívoros y plantas que pueden ser utilizadas para realizar CB son afectadas por factores ambientales (factores bióticos y abióticos) (Schoonhoven *et al.* 2007). Uno de los factores ambientales bióticos que tiene mayor influencia en estas interacciones, es el genotipo de la planta, puesto que dependiendo de cada genotipo en particular, relacionados con las características físicas y químicas de la planta, un genotipo puede ser más o menos atractivo para el herbívoro, que a su vez será reconocido en mayor o menor medida por el parasitoide, inclusive entre genotipos de una planta (Dungey *et al.* 2000, Johnson 2008, Mooney y Agrawal 2008, Behmer 2009, Moreira *et al.* 2015). Inclusive se ha documentado que el efecto del genotipo de la planta de una misma especie en algunos casos es similar en magnitud al efecto de diferentes especies de plantas (Abdala y Mooney 2013). Por ello, el desempeño de los parasitoides medido como el porcentaje de parasitismo y la proporción sexual de la descendencia varía entre larvas que consumen dietas de diferente calidad nutricional (Sarfraz *et al.* 2009).

El conocimiento de la ecología de las interacciones se ha utilizado para manipular las interacciones tritróficas por medio del CB, con el objetivo de controlar las poblaciones de diferentes especies de organismos plaga en los agroecosistemas.

Por otra parte, es necesario que los estudios sobre las interacciones, en los que se incluyen genotipos de plantas se lleven a cabo en escenarios más reales, es decir en condiciones de campo y semicampo (Kennedy *et al.* 1994, Dhillon y Sharma 2007, Signoreti *et al.* 2012, Fortuna *et al.* 2013, Veromann *et al.* 2013, Kaasik *et al.* 2014), para poder encontrar los comportamientos o patrones de los seres vivos en la naturaleza que posteriormente puedan ser utilizados en el desarrollo de estrategias de manejo con fines de CB (Harvey *et al.* 2015).

Los estudios que han evaluado el efecto que la genética de la planta ejerce sobre el tercer nivel trófico (parasitoides y depredadores), únicamente han incluido uno o dos genotipos de plantas (Jiang y Schulthess 2005, Uesugi *et al.* 2015) y a otras especies de

organismos, tales como hongos micorrízicos, y enfermedades de las plantas (Banks *et al.* 2011, Veromann *et al.* 2013). Específicamente, no existe mucha información sobre el sistema de estudio *S. frugiperda* - *C. sonorensis*- genotipos de maíz. Además, el conocimiento de la ecología de *C. sonorensis* es limitado. Por ello, no se ha logrado su reproducción masiva en laboratorio y su uso en campo como agente de CB.

Con estos antecedentes en mente, el objetivo de este experimento fue evaluar la influencia de los genotipos de maíz en las interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis*, en relación con la eficiencia de control biológico de *C. sonorensis*. Hipótesis: Las interacciones tritróficas entre maíz, *S. frugiperda* y *C. sonorensis* dependen de los genotipos de maíz (criollos contra híbridos) y se espera que los maíces criollos presenten menores daños por *S. frugiperda*, y a su vez *S. frugiperda* presente mayores tasas de depredación por *C. sonorensis* cuando se alimente de maíces criollos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Colecta y establecimiento de la cría de *S. frugiperda* y *C. sonorensis**

Previo a la realización de los experimentos de esta investigación con *C. sonorensis*, se estableció la cría de *C. sonorensis* en laboratorio. Para ello, se llevaron a cabo dos colectas de larvas de *S. frugiperda* en cultivos de maíz, *Zea mays* en localidades de Indaparapeo, Michoacán. En total se colectaron 450 larvas de *S. frugiperda* de segundo y tercer estadio, las cuales se trasladaron al laboratorio donde se alimentaron con hojas de maíz.

Con los primeros adultos de *C. sonorensis* (25 hembras y 25 machos), considerados como la generación cero ( $G_0$ ), que emergieron de las larvas de *S. frugiperda* parasitadas se inició la cría de este parasitoide en laboratorio. Posteriormente se incorporaron a la colonia de *C. sonorensis* de laboratorio otras 25 hembras y 25 machos provenientes de las larvas parasitadas de *S. frugiperda* de la segunda colecta de campo. Los adultos de *C. sonorensis*, se mantuvieron en jaulas de madera de 30x30x10 con paredes de tela de tergal y plástico, que contenían 50 hembras y 50 machos, bajo condiciones controladas de  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  de humedad relativa y un fotoperiodo de 12:12 h (Luz: Oscuridad). Para parasitar, a dos hembras de *C. sonorensis* se les expusieron 20 larvas de *S. frugiperda* mudando de segundo al tercer estadio en un vaso de plástico (4 cm de altura x 6 cm de diámetro).

### *Diseño experimental*

En este experimento se utilizaron los maíces criollos Azul y Ancho, y los híbridos H318 del INIFAP y PUMA. Las variedades de maíz Azul y Ancho, se cultivan ampliamente en el municipio de Charo, Michoacán. Estas variedades se utilizan para elaborar alimentos, con el maíz Ancho se prepara pozole, el maíz Azul, es utilizado para la elaboración de tortillas (Keleman y Hellin2013). En particular, el maíz Ancho se cultiva por su resistencia a la sequía (Carrera-Valtierra et al., 2011), pero tiene el inconveniente de ser una variedad muy atacada por el gusano cogollero (*S. frugiperda*). El maíz H318, es una variedad del INIFAP, que comercializa la empresa Michoacana Milpal y se cultiva en el Valle Queréndaro-Morelia, así como también en el Bajío (Vallejo et al. 2004). En la zona subtropical (1200 a 1900 m de

altitud) la floración femenina de esta variedad de maíz se presenta a los 68 días, y en la de transición (1900-2200 m de altitud) a los 82. La variedad PUMA, es un maíz híbrido de la empresa Asgrow® que se cultivaba también en el Valle Queréndaro-Morelia, y que actualmente se encuentra descontinuada, retirada de almacén y suplida por la variedad Antílope.

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con estructura de tratamientos factorial (4x3x5) para los factores genotipo de maíz (dos criollos y dos híbridos, antes mencionados) e insecto. En este experimento, se tuvieron 12 tratamientos (4 genotipos con *S. frugiperda*, 4 genotipos con *S. frugiperda* + *C. sonorensis* y 4 genotipos solo con *C. sonorensis*) x 5 repeticiones. En total 60 unidades experimentales.

La variable de respuesta evaluada en *C. sonorensis* fue: 1) porcentaje de parasitación. En el caso de *S. frugiperda* se evaluó el porcentaje de pupas y larvas recuperadas en los tratamientos, y el peso de pupas y larvas; y para las plantas de maíz se evaluó el peso seco de raíz y parte aérea y el área foliar consumida.

Los maíces de cada genotipo se sembraron en macetas de plástico de 1.5 kg, que contenían partes iguales de arena y suelo del CRUCO (Centro Regional Morelia de la Universidad de Chapingo). La textura del suelo consistió en 53.2% de arcilla, 27.3% de limo y 19.5% de arena. Las características químicas del suelo fueron las siguientes: 2.7% de contenido de materia orgánica, 23.2 mg g<sup>-1</sup> de nitrógeno inorgánico y un pH (H<sub>2</sub>O) 7.3. El sustrato de las macetas se fertilizó con una solución mineral completa (Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K) y micronutrientes) que consistió en las siguientes proporciones (mg kg<sup>-1</sup> de sustrato): KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> (50), K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (75), CaCl<sub>2</sub>·2H<sub>2</sub>O (75), CuSO<sub>4</sub>·5H<sub>2</sub>O (2.1), ZnSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O (5.4), MnSO<sub>4</sub>·H<sub>2</sub>O (10.5), CoSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O (0.39), MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O (45), Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>·2H<sub>2</sub>O (0.18) NH<sub>3</sub>NO<sub>4</sub> (50).

En cada maceta se sembraron 4 semillas de maíz a una profundidad de 3 cm y se agregaron 150 ml de agua. En total se tuvieron 60 macetas. Las macetas se mantuvieron en el invernadero, se revisaron cada dos días para monitorear la germinación de las semillas y la humedad del suelo. Cuando fue necesario se regaron con 50 ml de agua.

Después de que las semillas de maíz germinaron, en cada maceta se retiraron las plántulas de maíz sobrantes y se dejó solo una. En total 60 plantas de maíz (15 de cada uno de los 4 genotipos) se mantuvieron en el invernadero en condiciones controladas de 15 °C

durante la noche y 25-35°C en el día, 50 y 70% de humedad relativa. Las plantas se regaron diariamente al 65% de la capacidad de campo del sustrato con un método gravimétrico (Llorca y Bautista, 2006). También se fertilizaron semanalmente con nitrógeno, para ello a cada planta se le aplicó 20 mg de Nitrato de Amonio (NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>).

#### *Aplicación de los insectos S. frugiperda y C. sonorensis*

Cuando las 60 plantas de maíz tenían 98 días de edad (7 hojas en promedio x planta) se les colocó una bolsa hecha de tela de tergal francés que funcionó como una jaula. De éstas, 40 fueron infestadas con larvas de *S. frugiperda* (8 tratamientos con 5 repeticiones), en cada planta se pusieron con ayuda de un pincel 15 larvas de *S. frugiperda* mudando de primer a segundo estadio. Dos días después, cuando las larvas estaban mudando de segundo al tercer estadio, se parasitó 20 de las 40 plantas infestadas con *S. frugiperda*. Para ello, en cada planta protegida con la bolsa de tela, se liberaron dos hembras de *C. sonorensis* de 15 días de edad, sin experiencia de oviposición. Además, se colocó una gota de miel en la tela de la bolsa para la alimentación de las hembras adultas. Las hembras de *C. sonorensis* se retiraron de las plantas después de transcurridas 24 h.

Las larvas de *S. frugiperda* tanto de los tratamientos parasitados como no parasitados, permanecieron en las plantas por un mes, con la finalidad de asegurar el mayor daño posible en las plantas. Una vez transcurrido este tiempo, se colectaron las larvas y las pupas de *S. frugiperda*, así como los capullos y adultos de *C. sonorensis*. Las larvas de *S. frugiperda* recuperadas en cada tratamiento, se colocaron en vasos de plástico (2.5 cm de diámetro y 4 cm de altura) y se pesaron para determinar si había algún efecto del genotipo en el peso del insecto.

Las plantas control sin *S. frugiperda* también tuvieron hembras de *C. sonorensis*, de la misma forma anteriormente descrita.

### *Medición de la herbivoría y cosecha de las plantas de maíz*

Después de recuperados los insectos, en cuatro hojas de cada una de las plantas de maíz, se midió la herbivoría producida por *S. frugiperda* y se calculó el promedio por planta. La herbivoría, se midió con el método de categorías de daño propuesto por Domínguez y Dirzo (1995), que representa una estimación visual del daño ocasionado en la planta por los herbívoros. Este método tiene las categorías de daño: 0,1, 2, 3, 4 y 5, a las cuales les corresponden los rangos de porcentajes de daño: sin herbivoría, 1-5%, 6-12%, 13-25%, 26-50% y 51-100%, respectivamente.

Una vez determinada la herbivoría, se llevó a cabo la cosecha de las 60 plantas de maíz correspondientes a los 12 tratamientos estudiados en este experimento. Para ello, el suelo de la maceta de cada planta se saturó con agua para ablandarlo. Después, de cada maceta se extrajo la planta de maíz con su raíz, la raíz se cortó y se colocó en una cubeta con agua para lavarla cuidadosamente. Para evitar la pérdida de las raíces más finas, el agua donde se lavaron las raíces se filtró con un colador. Las raíces se secaron con papel servitoalla, se colocaron en bolsas de plástico y se etiquetaron. Para su conservación, las raíces se mantuvieron en un refrigerador a 4 °C. Posteriormente, las raíces se pesaron en una balanza analítica. La parte aérea de las plantas se colocó en bolsas de papel para secarse en una estufa a 60 °C y posteriormente pesarse.

### *Análisis estadístico*

Para evaluar el efecto de los tratamientos se realizaron ANOVAs de dos vías considerando el efecto del genotipo de la planta y la presencia de *C. sonorensis*. Las variables de respuesta evaluadas fueron el tiempo de desarrollo, el porcentaje de parasitación, la mortalidad de *S. frugiperda*, la herbivoría y la biomasa de la planta. Para la comparación de medias *a posteriori* se utilizó la prueba de Tukey. En el caso de la herbivoría se consideró la mediana de cada categoría de daño para realizar el ANOVA. Se usó el programa Statgraphics® XV y el test de Levene's para verificar la homogeneidad de varianza y un alfa de 0.05. Los datos para porcentaje se transformaron con la formula  $\sqrt{x}$ .

## RESULTADOS

### *Desempeño de S. frugiperda en los genotipos de maíz*

El genotipo de maíz consumido por las larvas de *S. frugiperda* no afectó diferencialmente su desempeño ( $F_{3,27} = 0.33$ ;  $p=0.80$ , Fig. 1). Tampoco se encontró una interacción estadísticamente significativa entre el genotipo de maíz y la presencia del parasitoide *C. sonorensis* ( $F_{3,27} = 0.42$ ;  $p=0.74$ ), ni se encontraron diferencias significativas en el desempeño de *S. frugiperda* comparando los genotipos criollos contra los híbridos ( $p= 0.153$ ).

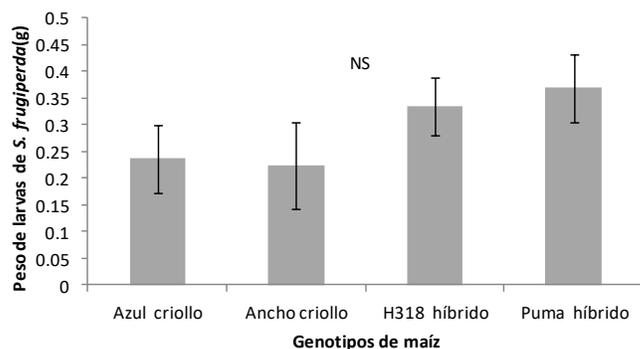


Figura 1. Peso (promedio  $\pm$  EE) de las larvas de *S. frugiperda* alimentadas en los genotipos de maíz.

### *Desempeño de C. sonorensis en los diferentes genotipos de maíz*

El porcentaje de parasitismo de las larvas de *S. frugiperda* fue significativamente diferente entre los genotipos de maíz ( $F_{3,16} = 3.95$ ;  $p=0.02$ ). Particularmente, el maíz Puma híbrido presentó el mayor porcentaje de parasitismo (Fig. 2).

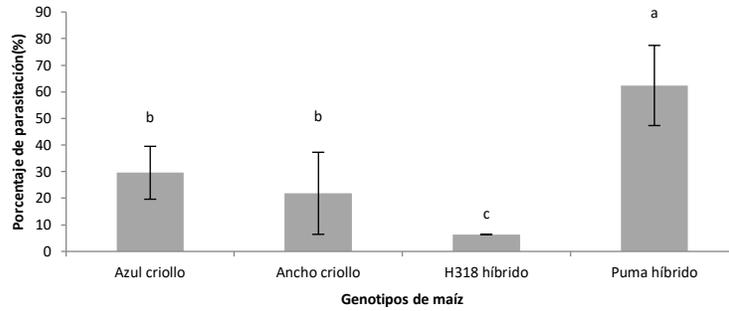


Figura 2. Porcentaje de parasitación de las larvas de *S. frugiperda* (promedio  $\pm$  EE) en los diferentes genotipos de maíz. Se presentan los datos originales de promedio y error estándar sin transformar. Para el ANOVA y el LSD los datos se transformaron con el arcoseno y fueron normales.

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en la cantidad de las larvas y pupas de *S. frugiperda* colectadas entre los diferentes genotipos de maíz. Sin embargo, estas diferencias no se debieron al genotipo de la planta ( $F_{3,40} = 0.70$ ;  $p = 0.5$ ) sino a la presencia del parasitoide *C. sonorensis* ( $F_{1,40} = 8.36$ ;  $p = 0.007$ ). Particularmente, cuando está presente *C. sonorensis* se colectó una menor cantidad de larvas de *S. frugiperda* en todos los genotipos de maíz, excepto en el maíz ancho. Además, no se encontró una interacción entre los factores genotipo y presencia o ausencia de *C. sonorensis* ( $F_{3,40} = 2.05$ ;  $p = 0.12$ ) (Fig.3).

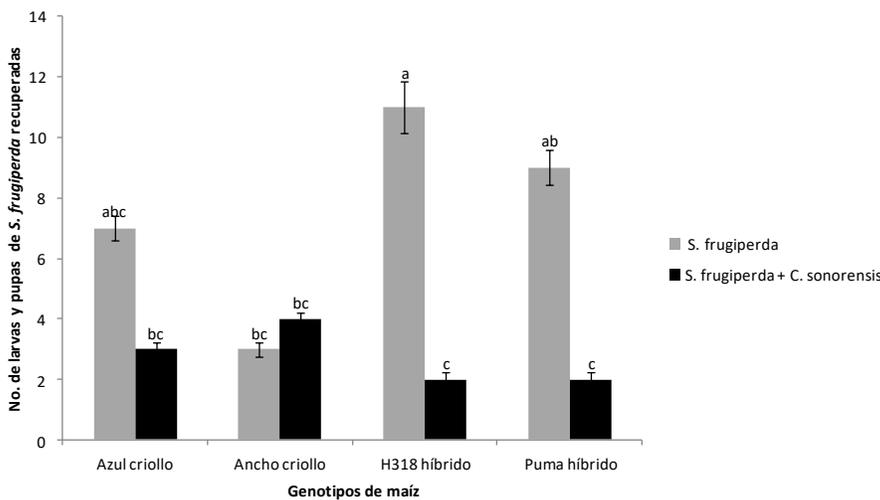


Figura 3. Número de larvas y pupas de *S. frugiperda* recolectadas de las plantas de maíz (promedio  $\pm$  EE) de los diferentes genotipos de maíz al término del experimento.

## Herbivoría

La herbivoría de *S. frugiperda* en los diferentes genotipos de maíz difirió significativamente ( $F_{1,152} = 56.69$ ;  $p=0.0000$ , Fig. 4.) y se encontró una interacción significativa entre el genotipo y la presencia del parasitoide ( $F_{3,152} = 7.76$ ;  $p=0.0001$ ), particularmente, en los tratamientos no parasitados, el maíz híbrido Puma fue el más consumido por las larvas de *S. frugiperda* y el Ancho fue el menos consumido. Los genotipos de maíz azul y ancho son consumidos por *S. frugiperda* de igual forma con y sin la presencia de *C. sonorensis*.

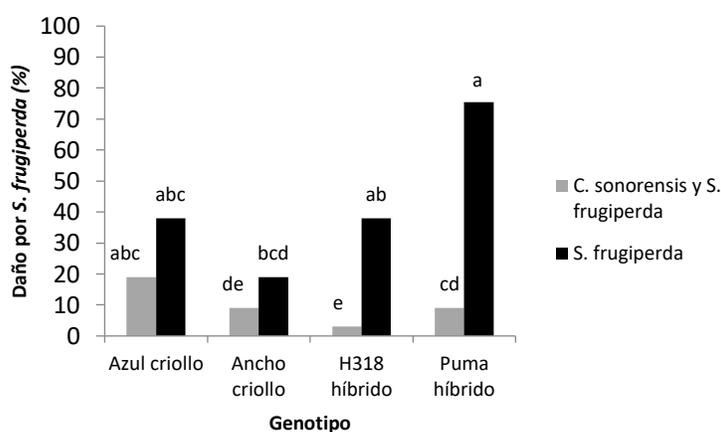


Figura 4. Herbivoría por *S. frugiperda* en los diferentes genotipos de maíz con y sin parasitación por *C. sonorensis*. A las categorías de daño 1, 2, 3, 4 y 5 les corresponde la mediana del porcentaje de daño 3%, 9%, 19%, 38% y 75.5%.

## Peso seco de la parte aérea de los maíces

Se encontraron diferencias significativas en el peso seco de la parte aérea entre los genotipos de maíz ( $F_{3,48} = 5.27$ ;  $p=0.003$ ). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el peso seco de la parte aérea entre los genotipos de maíz parasitados y no parasitados ( $F_{2,48} = 2.45$ ;  $p=0.09$ ).

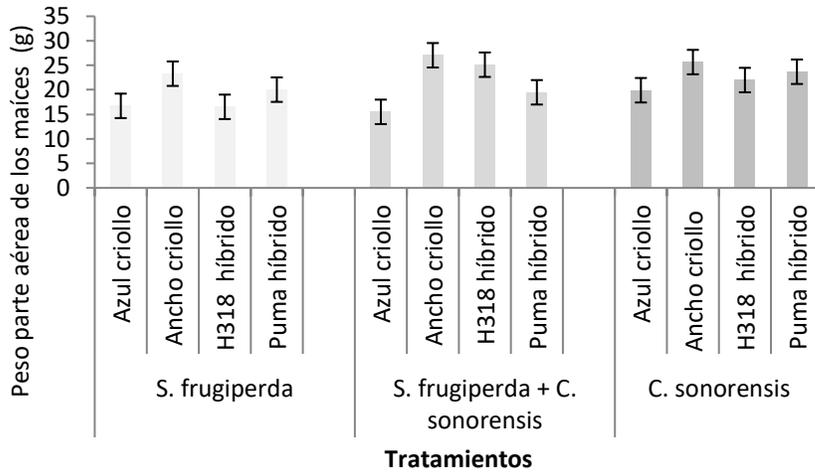


Figura 5. Peso seco de la parte aérea (promedio  $\pm$  EE) de los diferentes genotipos de maíz con y sin parasitación por *C. sonorensis*.

#### *Peso seco de las raíces de maíz*

No se encontraron diferencias significativas en el peso seco de las raíces entre los genotipos de maíz ni tampoco entre las plantas expuestas al consumo por *S. frugiperda*, con y sin *C. sonorensis* ( $F_{3,55} = 1.15$ ;  $p = 0.34$ ;  $F_{6,55} = 0.75$ ;  $p = 0.61$ ).

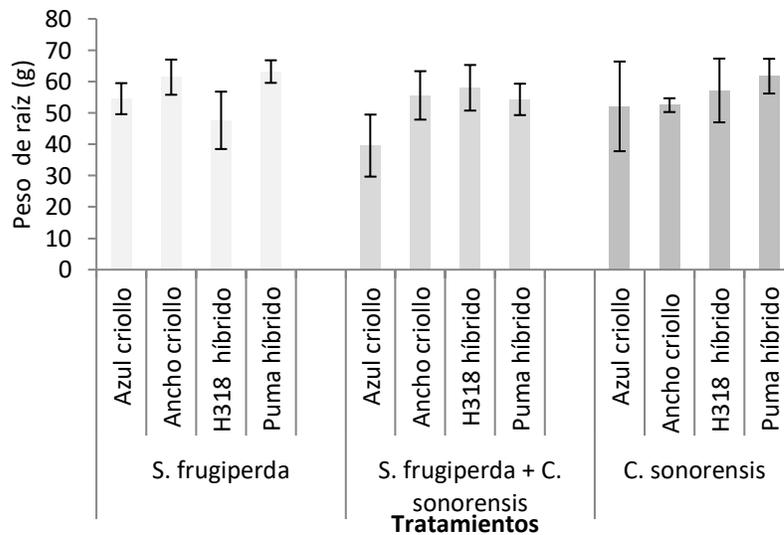


Figura 6. Peso seco de las raíces (promedio  $\pm$  EE) de los diferentes genotipos de maíz con y sin parasitación por *C. sonorensis*.

## DISCUSIÓN

### Efecto del genotipo de maíz sobre las interacciones tritróficas

La intensidad del daño ocasionado por *S. frugiperda* en la planta varió con el genotipo de maíz y con la presencia del parasitoide *C. sonorensis*. En particular, la herbivoría de *S. frugiperda* en las plantas de los genotipos híbridos Puma y H318 se redujo a más de la mitad cuando las larvas fueron parasitadas. En las plantas de los genotipos de maíz criollos Azul y Ancho, la herbivoría no se redujo a pesar de la parasitación de las larvas. En el caso del efecto del genotipo (sin parasitar) en la herbivoría, se encontró que contrario a lo esperado las plantas de los genotipos híbridos (Puma y H318) fueron más dañadas por la herbivoría de *S. frugiperda* que las plantas de los genotipos criollos (Azul y Ancho), lo que indica que el genotipo por sí mismo, es un factor que determina el daño que ocasiona *S. frugiperda* en la planta. En contraste, con estos resultados, Real-Santillán (2017) en un estudio con diversos genotipos de maíz criollos e híbridos, encontró que los genotipos de maíz criollos presentaron mayor daño por la herbivoría de *S. frugiperda* que los híbridos. Además, este autor, reportó que el genotipo H318 presentó mayor daño por la herbivoría de *S. frugiperda* que el Puma. Las diferencias entre los resultados obtenidos en el presente estudio con los de Real-Santillán (2017), podrían deberse a los diferentes escenarios de los dos experimentos, por ejemplo, la edad de las plantas, la temperatura, el tiempo de permanencia de las larvas en las plantas (Jiang y Schulthess 2005). Por su parte, Llamas (2016), en un estudio con diferentes maíces criollos y comerciales, encontró que existen variedades tanto nativas como comerciales que son más tolerantes y resistentes al daño causado por el gusano cogollero. En cambio, Bowers y Stamp (1993), reportaron que la herbivoría de *Junonia coenia* Hubner (Nymphalidae) y *Spilosoma congrua* Wlk. (Arctiidae) tuvo poco efecto en el desempeño de cinco genotipos de la planta *Plantago Lanceolata* L. (Plantaginaceae).

Por otra parte, la herbivoría de *S. frugiperda* en los genotipos de maíz no se reflejó en el desempeño de este insecto, ya que las larvas de *S. frugiperda* colectadas en los genotipos criollos e híbridos, tuvieron pesos promedio (0.34g) similares. Aunque es necesario realizar otros análisis estadísticos para comprobar este resultado porque en el gráfico se observan tendencias entre los tratamientos (Fig.1). En concordancia con el presente trabajo, otros

tampoco han encontrado un efecto de la dieta del herbívoro en su desempeño. Tanto Real-Santillán (2017), en su experimento con larvas de *S. frugiperda* provenientes de los maíces criollos (Azul y Ancho) e híbridos (Puma y H318) como Uesugi (2015), trabajando con el herbívoro minador *Amauromyza flavifrons* (Diptera) alimentándose de *Saponaria officinalis* y *Silene latifolia* (Caryophyllaceae), no encontraron diferencias en el desempeño de los herbívoros con respecto a la alimentación.

En relación al desempeño del parasitoide *C. sonorensis* en los genotipos de maíz, a diferencia de lo encontrado con *S. frugiperda*, el genotipo de maíz si afectó profundamente el desempeño de *C. sonorensis*. En particular, considerando el porcentaje de parasitismo, el desempeño de *C. sonorensis* fue mayor en los genotipos de maíz híbrido Puma, intermedio en los maíces criollos Azul y Ancho, y menor en el híbrido H318. El bajo porcentaje de parasitación obtenido en el genotipo H318, probablemente se debió a que en este genotipo no se colectaron capullos de *C. sonorensis* porque las larvas del parasitoide murieron antes de formar los capullos. Al respecto, Van Emden (1995), menciona que los parasitoides tienen un desempeño diferente entre los genotipos de plantas que varían en su calidad nutricional, relacionado con contenido de agua, compuestos de defensa y nitrógeno de las plantas (Dirzo 1985). Específicamente, los parasitoides son afectados por la calidad nutricional de las plantas a través de los herbívoros. Por ello, los parasitoides prefieren hospederos herbívoros de mejor calidad nutricional, es decir hospederos grandes, sanos y sin sustancias de defensa que puedan matar a los estados inmaduros de los parasitoides (Ríos, 2011). Estos hospederos de mejor calidad nutricional favorecen diversos atributos de su descendencia, como: tamaño del adulto, tiempo de desarrollo, sobrevivencia, longevidad, fecundidad y capacidad de búsqueda (Bloem y Duffey 1990, Godfray 1994, Hemerik y Harvey 1999, Harvey 2005, Urrutia *et al.* 2007, Moreau *et al.* 2009, Sarfraz *et al.* 2009). En este contexto, el parasitismo de *C. sonorensis* en los genotipos de maíz, no se relacionó con el tamaño de la larva del hospedero *S. frugiperda* sino posiblemente con otros atributos relacionados con los compuestos de defensa de las larvas o las sustancias volátiles de los genotipos de maíz, estos aspectos requieren de mayor profundización dado que no se evaluaron en este trabajo.

En este trabajo con *C. sonorensis*, es probable que las diferencias en el parasitismo entre los genotipos se deban a características como la dureza y la pubescencia de sus hojas, así como la estructura física de la planta (número de hojas y tamaño de la planta). Al respecto,

Amalin et al. (2005), mencionan que para la hembra del parasitoide *Ceratogramma Etiennei* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) que parasita huevos de *Diaprepes abbreviatus* (L.) que se encuentran en hojas unidas entre sí, es más fácil perforar las hojas con el ovipositor para llegar a los huevos cuando las hojas son menos pubescentes. Se descarta una relación entre el tamaño de la larva y el parasitismo porque las larvas en los diferentes genotipos fueron del mismo tamaño (Blum y Hilker 2002, Hilker y Meiners 2002). Tampoco se considera que las diferencias en el parasitismo se debieron al contenido de nutrientes de los genotipos de maíz, debido a que las larvas fueron de igual tamaño. En la literatura se reporta que el tamaño de las larvas de los insectos herbívoros se relaciona directamente con la nutrición de los genotipos de plantas de los cuales se alimentan, y que particularmente las larvas del mismo tamaño provienen de plantas de semejante calidad nutricional (Campbell y Duffey 1979).

Por otra parte, en la literatura se reporta, que los compuestos de defensa varían enormemente entre los genotipos de maíz criollos e híbridos. Nieto y Cassab (2015), mencionan que los genotipos criollos, tienen muchas defensas en contra de los insectos herbívoros, en contraste, los maíces híbridos mejorados, aunque, producen mayor calidad y cantidad de grano tienen pocas defensas ante los herbívoros especializados. Los maíces híbridos carecen de estas defensas porque han sido mejorados para aumentar aún más los recursos energéticos que la planta destina a la reproducción, dejando pocos recursos dedicados a la defensa contra los herbívoros (Nieto y Cassab 2015, Rosenthal y Dirzo 1997). Algunos de los compuestos de defensa que ayudan a las plantas a defenderse del ataque de los insectos herbívoros son los benzoxazinoides, los inhibidores de la proteasa, y una cisteína proteasa defensiva, mir1-CP. Los benzoxazinoides, son la clase mejor estudiada de compuestos de defensa, son inducidos por la alimentación de los herbívoros y son tóxicos para los insectos (Balmer et al., 2013). Los inhibidores de la proteasa son moléculas que inhiben la digestión de las proteínas en el intestino de los insectos (Erb et al., 2009, Schmelz et al., 2011). La cisteína proteasa defensiva, mir1-CP, que incrementa la resistencia de la planta a la herbivoría de los insectos como *S. frugiperda*, los áfidos y *Diabrotica* spp. (Lopez et al., 2007, De Lange 2014). Los taninos son otros compuestos que les ayudan a las plantas a defenderse en contra de los herbívoros (Wittstock y Gershenson, 2002, Mutyambai et al. 2014). Con estos antecedentes en mente, se puede suponer que las larvas del maíz híbrido Puma, presentaron altos porcentajes de parasitación probablemente porque en este genotipo

híbrido, las larvas de *S. frugiperda* no consumieron compuestos de defensa que afectaron a los parasitoides inmaduros de *C. sonorensis*. Aunque para corroborar esta hipótesis sería necesario realizar estudios de análisis de compuestos de defensa.

Los genotipos criollos Ancho y Azul presentaron bajos porcentajes de parasitación, posiblemente porque contenían sustancias de defensa que mataron a las larvas de *S. frugiperda* parasitadas. Además, es posible que en estos genotipos los compuestos de defensa también afectaran a las larvas no parasitadas, ya que en las plantas de los genotipos Ancho y Azul sin parasitar, se colectaron pocas pupas de *S. frugiperda*, (Fig. 3).

Además de explicar las causas de las diferencias en el parasitismo de *C. sonorensis* entre los genotipos de maíz, es importante mencionar el efecto que tuvo este parasitismo en las interacciones multitróficas, es decir los efectos indirectos del parasitoide sobre la planta. Se encontró que el parasitismo de *C. sonorensis* se vio reflejado en una disminución en herbivoría provocada por *S. frugiperda* y en la cantidad de pupas de *S. frugiperda* colectadas en los genotipos de maíz.

Particularmente, en el genotipo más parasitado, el híbrido Puma, el efecto del parasitismo en la disminución de la herbivoría fue más intenso. En el caso del genotipo híbrido H318, la herbivoría no disminuyó un 35% debido al efecto del parasitismo, sino a otros factores, ya que en este genotipo *C. sonorensis* tuvo el más bajo porcentaje de parasitismo sobre *S. frugiperda*. De acuerdo a estos resultados, la presencia de *C. sonorensis* en el genotipo Puma evitó que *S. frugiperda* consumiera el 66% de la parte aérea de este genotipo. En cambio, en los genotipos criollos Azul y Ancho, con 30% de parasitismo, la herbivoría no disminuyó con la parasitación de las larvas de *S. frugiperda*. Por lo que, las plantas de los genotipos criollos presentaron el mismo daño cuando las larvas se parasitaron y cuando no (Fig.4). Estos resultados indican que cuando no está presente el parasitoide, las plantas de los genotipos criollos presentan mecanismos defensivos que pueden matar a las larvas que mataría el parasitoide si estuviera presente. Monnerat *et al.* 2002, en un estudio de laboratorio también reportaron que las larvas parasitadas, en este caso de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) por el ichneumonido *Diadegma* sp., consumieron 35% menos superficie de las hojas de repollo, *Brassica oleracea* var. *capitata* (Brassicaceae) que las larvas no parasitadas. El parasitismo de *C. sonorensis* se reflejó en la

cantidad de pupas de *S. frugiperda* colectadas en los genotipos porque se encontró que en los genotipos de maíz más parasitados se colectó la menor cantidad de pupas de *S. frugiperda*.

En la investigación de Abdala y Mooney (2013) quienes estudiaron, en un jardín común las interacciones entre 14 variedades de la planta *Ruellia nudiflora* (Acanthaceae), un herbívoro noctuido, y sus parasitoides, de las familias Braconidae, Pteromalidae, Tachinidae, e Ichneumonidae, encontraron, que el efecto del factor de la genética de planta sobre la abundancia de los parasitoides fue tan fuerte, que incluso superó al efecto del factor de la fertilización. Por su parte, Uesugi (2015), reportó diferencias en el parasitismo de un ensamble natural de parasitoides sobre el minador *Amauromyza flavifrons* Meigen (Agromyzidae, Diptera) en las plantas *Saponaria officinalis* y *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). Este autor mencionó, que las diferencias encontradas en el parasitismo entre los genotipos se debieron a la variación en la calidad nutricional de las plantas (contenido de agua, proporción de nitrógeno y carbono, y concentración de saponinas). Kennedy et al. (1994), encontró menores porcentajes de parasitismo de *C. sonorensis* sobre los lepidópteros *Helicoverpa* (=Heliiothis) *zea* (Boddie) y *Heliiothis virescens* (F.), en los genotipos de jitomate resistentes a lepidópteros que en los susceptibles.

En contraste, con el presente trabajo con *C. sonorensis*, Sanders et al. (2007), no encontraron ninguna influencia del genotipo de maíz en el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, probablemente porque solo estudiaron genotipos híbridos y de manera interesante reportaron porcentajes de parasitismo (60 a 70%) similares a los encontrados para *S. frugiperda* en el presente trabajo.

Por otro lado, el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, no afectó la producción de biomasa de las variedades de maíz, ya que las plantas pesaron lo mismo, tanto en su parte aérea como de raíz, con y sin la presencia de *C. sonorensis*. En el caso de la raíz, tal vez no se encontraron diferencias entre los genotipos porque las macetas contenían muy poco sustrato para el desarrollo de todas las raíces en general. Respecto a la parte aérea, es necesario profundizar en los aspectos que podrían haber influido en que los genotipos pesaran lo mismo a pesar de que la herbivoría si varió. Una causa de este resultado, podría ser la rápida regeneración de los genotipos dañados por la herbivoría.

Los resultados del parasitismo, de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, en los genotipos de maíz en el presente trabajo, indican que *C. sonorensis* es más eficiente controlando *S.*

*frugiperda* en el genotipo híbrido Puma. Además, *C. sonorensis* podría considerarse como un excelente agente de control biológico para esta variedad de maíz puesto que es el genotipo más perjudicado por el herbívoro, de tal manera que el parasitoide podría suplir los bajos niveles de resistencia presentados por esta variedad.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, R. L., y Mooney, K.A. 2013.** Environmental and plant genetic effects on tri-trophic interactions. *Oikos* 122:1157-1166.
- Amalin D.A, Pena J. E, Duncan R. E. 2005.** Effects of host age, female parasitoid age, and host plant on parasitism of *Ceratogramma etiennei* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Florida Entomologist* 88 (1): 77-82.
- Bahena, J. F. 2005.** Alternativas agroecológicas para el control del gusano cogollero, plaga primaria del maíz en México. p. 319 – 348. En: Sánchez-Brito, C. *et al.* (ed.). Avances de investigación en agricultura sostenible III: Bases técnicas para la construcción de indicadores biofísicos de sostenibilidad. *Libro técnico # 3*. CENAPROS-INIFAP, Morelia, Michoacán, México.
- Bahena, J. F. 2008.** Enemigos naturales de las plagas agrícolas del maíz y otros cultivos, *Libro Técnico* No. 5 SAGARPA-INIFAP: Uruapan, Michoacán, México. 180 pp.
- Bahena, J. F., De Lange, E., Farnier, K., Cortez, M. E., Sánchez, M. R., García, P. F., Bahena, J. F., y Velázquez, G. J de J. 2012.** Manejo agroecológico en plagas de maíz para una agricultura de conservación en el valle Morelia – Queréndaro, Michoacán. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y pecuarias. Uruapan, Michoacán. *Folleto Técnico* No. 27.
- Bahena, F. J., y Cortez, M. E. 2015.** Gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) En: Arredondo, B. H. C., y Rodríguez, del B. L. A. (Ed). Casos de control biológico en México, vol. 2. *Biblioteca básica de agricultura*, Guadalajara, Jalisco. pp. 181-250.
- Balmer D, Flors V, Glauser G, Mauch-Mani B. 2013.** Metabolomics of cereals under biotic stress: current knowledge and techniques. *Frontiers in Plant Science* 4: 82.
- Banks, J. E., Cline E., Castro S., Urena N., Nichols K., Hannon L., Singer R., y Chandler, M. 2011.** Effects of Synthetic Fertilizer on Coffee Yields and Ecosystem Services: Parasitoids and Soil Glomalin in a Costa Rican Coffee Agroecosystem, *Journal of Crop Improvement* 25(6): 650-663.
- Behmer, S.T. 2009.** Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review of Entomology* 54:165-187.
- Bloem, K. A., y Duffey, S. S. 1990.** Effect of protein type and quantity on growth and developmental of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua* and the endoparasitoid *Hyposoter exiguae*. *Entomologia. Experimentalis et Applicata* 54(2): 141-148
- Blum, M.S., y Hilker, M. 2002.** Chemical protection of insect eggs. En: Hilker M, Meiners T. (Ed). Chemoecology of insect eggs and egg deposition. *Oxford: Blackwell Publishing Ltd. p. 61-90.*
- Bowers M. D., y Stamp, N. E. 1993.** Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 74(6): 1778-1791.
- Campbell, B.C., y Duffey, S.S. 1979.** Tomatine and parasitic wasp: potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science* 205: 700-702.
- Carrera-Valtierra, J. A., Parra, R. J., Sánchez, G. J. J., Jiménez, C. A. A., Márquez, S. F., Sahagún, C., Sesmas, G. J. J. y Sitt, M. M. (2011).** Integración del conocimiento tradicional en el mejoramiento de los maíces criollos de Michoacán. Centro Regional Universitario Centro Occidente de la Universidad Autónoma de Chapingo. First edition pp. 102.

- De Lange, E. S., Dirk Balmer, Brigitte Mauch-Mani y Ted C. J. 2014.** Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytologist* 204: 329–341. doi: 10.1111/nph.13005
- Dhillon, M. K., y Sharma, H. C. 2007.** Survival and development of *Campoletis chlorideae* on various insect and crop hosts: implications for *Bt*-transgenic crops. *Journal of Applied Entomology* 4(3):175-180.
- Dirzo, R. 1985.** Metabolitos secundarios en las plantas. ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia* 36: 137-145.
- Dirzo, R. y Domínguez, C. 1995.** Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock, S. H. Mooney, and E. Medina, (eds.). *Seasonally dry tropical forest*, Cambridge University Press. Pp 304-325.
- Dungey, H.S., Potts, B.M., Whitham, T.G., y Li, H.F. 2000.** Plant genetics affects arthropod community richness and composition: evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution* 54(6): 1938-1946.
- Erb, M., Flors, V., Karlen, D., de Lange E., Planchamp, C., D'Alessandro M., Turlings, T.C. J., Ton, J. 2009.** Signal signature of aboveground-induced resistance upon belowground herbivory in maize. *Plant Journal* 59: 292–302.
- Fortuna, T. M., Woelke, J. B., Hordijk C. A., Jansen J. J., van Dam N. M., Vet L. E. M., Harvey J. A. 2013.** A tritrophic approach to the preference–performance hypothesis involving an exotic and a native plant. *Biological Invasions* 15:2387–2401.
- García, N. G., y Tarango, R. S. H. 2009.** Manejo biorracional del gusano cogollero en maíz. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y pecuarias. Chihuahua, México. *Folleto técnico* No. 30.
- Godfray, H. C. J. 1994.** Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Gutiérrez, M.A., Tolon, B.A., y Lastra, B.X.B. 2012.** Biological control of *Spodoptera frugiperda* eggs using *Telenomus remus* Nixon in maize-bean-squash polyculture. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences* 7(3):285-292.
- Hamilton, W. D. 1967.** Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Harvey, 2005.** Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117: 1-13.
- Harvey, J. A., Malcicka, M., y Ellers, J. 2015.** Integrating more biological and ecological realism into studies of multitrophic interactions. *Ecological Entomology* 40: 349–352.
- Heinz, M. K. 1996.** Host size selection and sex allocation behavior among parasitoid trophic levels. *Ecological Entomology* 21:218-226.
- Hemerik, L., y Harvey, J. 1999.** Flexible larval development and the timing of destructive feeding by a solitary endoparasitoid: an optimal foraging problem in evolutionary perspective. *Ecological Entomology* 24: 308–315.
- Hilker, M., y Meiners, T. 2002.** Chemoecology of insect eggs and egg deposition. Blackwell. Berlin. 390 pp.
- Jiang, N., y Schulthess F. 2005.** The effect of nitrogen fertilizer application to maize and sorghum on the bionomics of *Chilo partellus* (Lepidoptera: Crambidae) and the performance of its larval parasitoid *Cotesia flavipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research* 95, 495–504.

- Johnson, M. T. J. 2008.** Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants and predators. *Ecology* 89:145-154.
- Kaasik R. , Kovács, G. , Kaart, T. , Metspalu, L. , Williams, I. H. y Veromann E. 2014.** *Meligethes aeneus* oviposition preferences, larval parasitism rate and species composition of parasitoids on *Brassica nigra*, *Raphanus sativus* and *Eruca sativa* compared with on *Brassica napus*. 69: 65–71.
- Keleman, A. y Hellin, J. 2013.** Las variedades criollas del maíz, los mercados especializados y las estrategias de vida de los productores. *Revista de Agroecología* 29(2)
- Kennedy, G.G., Farrar Jr, R.R., Barbour, J.D., y Kennedy, G.G. 1994.** Field evaluation of insect resistance in a wild tomato and its effects on insect parasitoids *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71(3), 211–226.
- Llorca, L. R. and Bautista, C. I. (2006).** Prácticas de atmosfera, suelo y agua. Technical report, Universidad Politécnica de Valencia, Valencia (España).
- Lopez, L., Camas, A., Shivaji, R., Ankala, A., Williams, P., Luthe, D. 2007.** Mir1-CP, a novel defense cysteine protease accumulates in maize vascular tissues in response to herbivory. *Planta* 226: 517–527.
- Miranda, S. M., Degen, T., Gaudillat, B., y Aguilar, R. R. 2010.** Parasitismo en gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el centro de México. *Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Control Biológico*. Uruapan, Michoacán, México. pp. 204-209.
- Moreau, J., Richard, A., Benrey, B., y Thiery, D. 2009.** Host plant cultivar of the grapevine moth *Lobesia botrana* affects the life history traits of an egg parasitoid. *Biological Control* 50: 117–122.
- Mooney, K.A., y Agrawal, A.A. 2008.** Plant genotype shapes ant-aphid interactions: implications for community structure and indirect plant defense. *The American naturalist* 171: 195-205.
- Nieto, S. J., y Cassab G. I. 2015.** ¿Los maíces modernos son más susceptibles a los insectos herbívoros?  
[http://www.acmor.org.mx/descargas/15\\_jul\\_20\\_maices.pdf](http://www.acmor.org.mx/descargas/15_jul_20_maices.pdf)
- Pacheco, C.J.J.1993.** Monitoring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* populations from the Yaqui Valley, Son. México. *Resistant Pest Management Newsletter* 5:3-4.
- Polanco, J. A., y Flores, M. T. 2008.** Bases para una política de innovación de la cadena de valor del maíz. Foro Consultivo y Científico, A.C. México Distrito Federal. 246 pp.
- Real-Santillán (2017).** Interacciones multitróficas entre maíz, hongos micorrízicos arbusculares e insectos herbívoros. Manuscrito no publicado. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad., Morelia, Michoacán, México.
- Ríos, C.L. 2011.** ¿Qué son los parasitoides? *Ciencia* abril-junio 25.
- Rosental, J.P. y Dirzo, R. (1997).** Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* 11(3): 337-355.
- SAGAR. 1999.** Sistema de producción del gusano cogollero (Lepidoptera: Noctuidae) y su parasitoide *Chelonus insularis* (Hymenoptera: Braconidae). *Ficha técnica* CB-17.
- SAGARPA. 2014.** Panorama del maíz. [www.sagarpa.mx](http://www.sagarpa.mx). (Accesada el 30 de mayo del 2014).

- Schmelz, E. A., Alborn H. T., Tumlinson J. H. 2003.** Synergistic interactions between volicitin, jasmonic acid and ethylene mediate insect-induced volatile emission in *Zea mays*. *Physiologia Plantarum* 117: 403–412.
- Monnerat, R. G., Kirk, A. A., Bordat, E. D. 2002.** Biology of *Diadegma* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), from Reunion Island. *Neotropical Entomology* 31(2): 271-274.
- Nadal, A. 2002.** *Zea Mays*: Effects of trade liberalization of Mexico's corn sector. En Deere, C. y Esty, D.C. (Eds.) *Greening the Americas: Nafta's lessons for hemispheric trade*. MIT Press, pp.382.
- Nicholls, C. I. 2008.** Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico, Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 282 p.
- Martínez, J. R. P.F., González, H. A., Pérez, L. D. de Jesús., y González, R. M. 2015.** Caracterización fenotípica de híbridos y variedades de maíz forrajero en Valles Altos del Estado de México, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 6(8):1915-1927. [www.redalyc.com/articulo.oa?id=263142750018ER](http://www.redalyc.com/articulo.oa?id=263142750018ER) -
- Sarfraz, M., Dossall, L. M., y Keddie, B. A. 2009.** Host plant nutritional quality affects the performance of the parasitoid *Diadegma insulare*. *Biological control* 51: 34-41.
- Signoretto, A. G. C., Moreira, L. S. D., Peñaflor, M. F. G. V., Noronha, N. C., y Bento, J. M. S. 2012.** Diurnal and nocturnal herbivore induction on maize elicit different innate response of the fall armyworm parasitoid, *Campoletis flavicincta*. *Journal of Pest Science* 85:101–107. DOI 10.1007/s10340-011-0397-7
- Uesugi, A. 2015.** The slow-growth high-mortality hypothesis: direct experimental support in a leafmining fly. *Ecological Entomology* 40:221-228.
- Urrutia, M. A., Wade, M. R., Phillips, C. B., y Wratten, S. D. 2007.** Influence of host diet on parasitoid fitness: unraveling the complexity of a temperate pastoral agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 123: 63–71.
- USDA 2015.** [www.usda.gov](http://www.usda.gov). (Accesada 20 de agosto del 2015).
- Van Emden, H. F. 1995.** Host-plant-aphidophaga interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52: 3-11.
- Veromann E., Toome M., Kännaste A., Kaasik R., Copolovici L., Flink J., Kovács G., Narits L., Luik A., Niinemets Ü. 2013.** Effects of nitrogen fertilization on insect pests, their parasitoids, plant diseases and volatile organic compounds in *Brassica napus*. *Crop Protection* 43:79-88.
- Werren, J. H., y Charnov, E. L. 1978.** Facultative sex ratios and population dynamics. *Nature* 272: 349-350.
- Willink, E., Osoreo, V. M., y Costill, M. A. 1993.** Daños, pérdidas y niveles de daño económico por *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) en maíz. *Rev. Ind. Y Agricul. De Tuc.* 70 (1-2):49-52.
- Wilson, D., y Ridgway, R. L. 1975.** Morphology, development, and behavior of the immature stages of the parasitoid, *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Annals of the entomological society of America* 68 (2): 191-196.
- Wiseman, B.R., y Davis, F.M. 1979.** Plant resistance to the fall armyworm. *Florida Entomologist* 62(2):123-130.

## CAPÍTULO IV.

### Preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* en diferentes genotipos de maíz

#### Resumen

El maíz, es uno de los cultivos más importantes en el mundo y de los que más pérdidas económicas registra por los insectos. Una de las especies de insectos que más daño ocasiona en el maíz, es *Spodoptera frugiperda* puesto que puede ocasionar la pérdida total de este cultivo. El control de *S. frugiperda* en los cultivos de maíz, se realiza con insecticidas químicos, los cuales ocasionan muchos problemas ambientales. Por ello, es urgente investigar opciones al control químico, por ejemplo, el control biológico con parasitoides. Al respecto, en este trabajo, se estudió al parasitoide *Campoletis sonorensis*, el cuál es un parasitoide que ha demostrado controlar eficientemente a *S. frugiperda* en los agroecosistemas de maíz, en el estado de Michoacán, en México. Sin embargo, se desconocen muchos aspectos ecológicos y biológicos de *C. sonorensis*, por ejemplo, como el genotipo de maíz afecta el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*. Por ello, el objetivo del presente estudio fue evaluar la influencia de diferentes genotipos de maíz en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre larvas de *S. frugiperda*. En este experimento se utilizaron cuatro genotipos de maíz: los criollos: Azul y Ancho, y los híbridos: H318 y Puma. El diseño experimental fue completamente al azar y consistió en 9 jaulas que contenían 4 macetas correspondientes a cada genotipo de maíz, con 15 larvas de *S. frugiperda* que se alimentaron de cada planta durante 24 h. Posteriormente las hembras de *C. sonorensis* se liberaron en las jaulas y parasitaron durante 24 h. Los resultados de este trabajo muestran que el genotipo de maíz no afectó la preferencia de parasitismo, ya que las larvas de *S. frugiperda* en los genotipos presentaron 30% de parasitismo por *C. sonorensis* independientemente del maíz del que se habían alimentado. En este trabajo con *C. sonorensis*, aunque las avispas se desempeñaron de igual forma en todos los genotipos de maíz, si existieron diferencias en la herbivoría de *S. frugiperda* entre los genotipos. Particularmente, la herbivoría de *S. frugiperda* fue mayor en el genotipo criollo Azul (63%), intermedia en los híbridos H318 (42%) y Puma (49%), y menor en el criollo Ancho (23%). Los resultados indican que *C. sonorensis*, puede actuar como agente de control biológico tanto en los genotipos de maíz criollos (Azul y Ancho)

como híbridos (H318 y Puma) porque *C. sonorensis* no mostró preferencia por parasitar ninguno de los genotipos de maíz.

**Palabras clave:** Preferencia de parasitismo, Maíces criollos e híbridos, Herbivoría, Control biológico.

## INTRODUCCIÓN

En México, la mayor parte del suelo destinado a la agricultura está ocupado con maíz tanto tipo criollo como híbrido (Altieri, 2009). Sin embargo, cada año los insectos ocasionan cuantiosas pérdidas en este cultivo. Una de las especies de insectos que más daños ocasiona, es el gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda*, dado que cuando sus poblaciones son muy altas puede perderse todo el cultivo (Pacheco 1993, SAGAR 1999). *Spodoptera frugiperda*, es un lepidóptero polífago (Wiseman y Davis 1979, Willink *et al.* 1993, Negrete y Morales 2003). En México, el control de *S. frugiperda* en los agroecosistemas de maíz, se ha realizado principalmente con insecticidas químicos (Bahena *et al.* 2010), lo que ha ocasionado contaminación ambiental, eliminación de la biodiversidad y resistencia de los insectos a los insecticidas (Bahena *et al.* 2010, USDA.gov, Pérez 2000). Por lo tanto, es urgente buscar alternativas sustentables al control químico de plagas. Al respecto, en los agroecosistemas de maíz, se ha registrado al parasitoide *Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae) (Bahena 2005). Este endoparasitoide koinobionte solitario, es oligófago, y se conoce que parasita 23 especies de la familia Noctuidae, entre ellas *S. frugiperda* (Lingren *et al.*, 1970, Bahena 2008). Además, *C. sonorensis*, es un parasitoide que destaca por su efectividad en los agroecosistemas de maíz, puesto que registra porcentajes de parasitismo altos (30-35%) sobre *S. frugiperda* (Bahena *et al.* 2010). Por ello, se considera que esta especie tiene potencial para ser utilizada como un agente de control biológico. Sin embargo, se desconocen muchos aspectos biológicos y ecológicos de esta especie. Por ejemplo, se sabe muy poco sobre como el genotipo de maíz influye en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*.

Estudios previos han encontrado que el genotipo de la planta es un factor que influye en el parasitismo porque modifica las características nutricionales de las plantas (ej.: compuestos de defensa y volátiles) que consumen los herbívoros (Anaya y Espinosa 2006). En la literatura se menciona que aún entre genotipos de la misma especie, los compuestos defensivos pueden variar y que reducen el valor nutricional neto del alimento para los insectos herbívoros. Además, se ha documentado que los insectos herbívoros para poder alimentarse de ciertos genotipos de plantas con un alto contenido de compuestos de defensa requieren comportamientos especiales o la producción de costosas enzimas de detoxificación (Dirzo, 1985). Por otra parte, se ha reportado que, en las plantas, los volátiles liberados

durante la herbivoría cambian con el genotipo, y que ciertos genotipos liberan más volátiles que otros (Turlings *et al.*, 1998, Salerno *et al.* 2013). Particularmente, se sabe que los parasitoides prefieren parasitar aquellos hospederos de mejor calidad nutricional, es decir hospederos grandes, sanos y sin compuestos de defensa (Ríos 2011). Estos hospederos son preferidos por los parasitoides porque favorecen diversos atributos de su descendencia como tamaño del adulto, tiempo de desarrollo, sobrevivencia, longevidad, fecundidad y capacidad de búsqueda (Bloem y Duffey 1990, Godfray 1994, Hemerik y Harvey 1999, Harvey 2005, Urrutia *et al.* 2007, Moreau *et al.* 2009, Sarfraz *et al.* 2009).

Por otro lado, también se han reportado resultados contradictorios, es decir en algunos estudios, se presentan diferencias en el parasitismo sobre los herbívoros entre genotipos, mientras que en otros no (Sanders *et al.* 2007, Kaasik *et al.* 2014, Michereff *et al.* 2015). Por lo tanto, se considera que es necesario realizar más estudios para comprender como el genotipo de la planta hospedera modifica entre los parasitoides la preferencia de parasitismo sobre los herbívoros. Este conocimiento contribuirá a generar información que podría ser incorporada en una estrategia de manejo con control biológico de *S. frugiperda*. El objetivo del presente estudio fue evaluar la influencia de diferentes genotipos de maíz en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre larvas de *S. frugiperda*. Hipótesis: La preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre larvas de *S. frugiperda* depende del genotipo de maíz donde se encuentre la larva, y será mayor sobre los maíces criollos con relación a los híbridos.

## METODOLOGÍA

### *Colecta y establecimiento de la cría de *S. frugiperda* y *C. sonorensis**

Previo a la realización de los experimentos de esta investigación, se estableció la cría de *C. sonorensis* en laboratorio. Para ello, se llevaron a cabo dos colectas de larvas de *S. frugiperda* en cultivos de maíz, *Zea mays* en localidades de Indaparapeo, Michoacán. En total se colectaron 450 larvas de *S. frugiperda* de segundo y tercer estadio, las cuales se trasladaron al laboratorio donde se alimentaron con hojas de maíz.

Con los primeros adultos de *C. sonorensis* (25 hembras y 25 machos), considerados como la generación cero ( $G_0$ ), que emergieron de las larvas de *S. frugiperda* parasitadas se inició la cría de este parasitoide en laboratorio. Posteriormente se incorporaron a la colonia de *C. sonorensis* de laboratorio otras 25 hembras y 25 machos provenientes de las larvas parasitadas de *S. frugiperda* de la segunda colecta de campo. Los adultos de *C. sonorensis*, se mantuvieron en jaulas de madera de 30x30x10 con paredes de tela de tergal y plástico, que contenían 50 hembras y 50 machos, bajo condiciones controladas de  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  de humedad relativa y un fotoperiodo de 12:12 h (Luz: Oscuridad).

### *Diseño experimental*

Para este experimento se utilizaron cuatro genotipos de maíz: los criollos Azul y Ancho, y los híbridos H318 y Puma. Este experimento se realizó bajo condiciones controladas de  $20 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 5\%$  de humedad relativa y un fotoperiodo de 12:12 h (Luz: Oscuridad). Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con estructura de tratamientos factorial (4x9) para el factor genotipo de maíz. En total se establecieron 4 tratamientos con 9 réplicas ( $N=36$ ). Para evaluar el desempeño de *C. sonorensis* se tomaron en cuenta los siguientes atributos: porcentaje de parasitación, y mortalidad de las larvas parasitadas; y para las plantas de maíz: el área foliar consumida por las larvas de *S. frugiperda*.

Para la germinación de las semillas de los cuatro genotipos de maíz, se utilizaron charolas de plástico (tamaño) con capacidad para 7 kg cada una, donde se colocó sustrato en una proporción 1:1 de suelo y arena. El suelo provenía del CRUCO (Centro Regional de Chapingo Morelia). El sustrato, se fertilizó con micronutrientes, fósforo y potasio. Posteriormente, en cada charola (60x60 cm), se humedeció el sustrato y se sembraron 100 semillas de maíz, a una profundidad de 3 cm. Las charolas se mantuvieron en el invernadero en condiciones de temperatura de 15 ° C durante la noche y 25 a 35 °C en el día, y 50-70%. Además, las charolas se revisaron cada dos días para monitorear la germinación de las semillas de maíz y regar el suelo al 65% de su capacidad de campo. Una vez que las semillas de maíz germinaron en las charolas, se regaron, se removieron las malezas del suelo y se fertilizaron con 2 ml de Nitrato de Amonio (NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>) a una concentración de 86.2 mg/litro. Posteriormente 10 plántulas de maíz de cada genotipo se trasplantaron en macetas con capacidad para 1 kg y se introdujeron en jaulas de 30 x 30 cm. En cada jaula se pusieron 4 macetas con plantas de maíz, una maceta por cada genotipo.

Después, se cortaron hojas de cada genotipo de maíz de las charolas y se colocaron en cajas plásticas junto con neonatas de *S. frugiperda*, con una caja por cada genotipo. El experimento se inició, cuando las larvas estaban mudando de segundo al tercer estadio. Para ello, se colocaron 15 larvas de *S. frugiperda*, en cada una de las 4 plantas de maíz, que se encontraban en macetas dentro de jaulas. Las larvas se asignaron a la planta dependiendo del genotipo del cual procedían. Para evitar que las larvas migraran de una maceta a otra, se colocó debajo de cada maceta un plato con agua. En total se tuvieron 9 jaulas. A las larvas se les permitió alimentarse de las plantas durante 24 hrs. Una vez transcurrido este tiempo, se liberaron en el centro de la jaula dos hembras de *C. sonorensis* de 8 días de edad, sin experiencia de oviposición, correspondientes a la quinta generación de laboratorio, y se les permitió parasitar por 24 hrs. Posteriormente las hembras de *C. sonorensis* se retiraron mientras que las larvas se dejaron en las plantas de maíz. Las larvas se individualizaron en vasos de plástico (2.5 cm de diámetro y 4 cm de altura) junto con un rectángulo (6 x 3 cm) de su respectivo maíz de procedencia, al cual se le colocó un algodón mojado en su base. Las larvas individualizadas se revisaron cada tercer día para seguir su desarrollo y darles mantenimiento. Se reemplazó el trozo de material vegetal y se mojó el algodón. La herbivoría del material vegetal prensado, se cuantificó con el método de categorías de daño,

el cual, es una estimación visual del daño ocasionado en la planta por los herbívoros. Este método tiene las categorías de daño 1, 2, 3, 4 y 5, a las cuales les corresponden los porcentajes de daño 0, 1-5%, 6-12%, 13-25%, 26-50% y 51-100%, respectivamente (Dirzo y Domínguez y 995). La estimación del área foliar consumida por *S. frugiperda*, se obtuvo con la mediana de las categorías de daño.

#### *Análisis estadístico*

Se realizaron ANOVAs de una vía para encontrar diferencias significativas entre tratamientos para las variables de porcentaje de parasitación, mortalidad. Las medias se compararon con la prueba de Tukey. Se usó el programa Statgraphics® XV y el test de Levene's para verificar la homogeneidad de varianza y un alfa de 0.05. Los datos para porcentaje se transformaron con la formula  $\arcsen \sqrt{x}$ . Se utilizó la prueba de Kruskal–Wallis para encontrar diferencias significativas entre tratamientos para la variable herbivoría.

## RESULTADOS

No se encontraron diferencias significativas en la preferencia de *C. sonorensis* sobre las larvas alimentándose de los diferentes maíces estudiados, los porcentajes de parasitación de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* entre los genotipos de maíz de las plantas jóvenes fueron similares (20-32%,  $F_{3,32}=1.30$ ;  $P=0.29$ ; Fig.5). Tampoco se encontraron diferencias significativas en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre las larvas alimentadas de los diferentes maíces comparando criollos contra híbridos ( $p= 0.3278$ ).

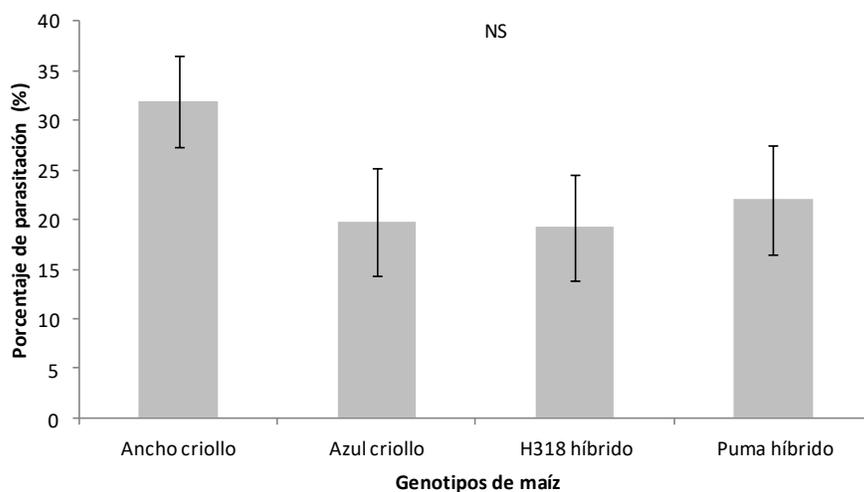


Figura 1. Parasitismo (% promedio  $\pm$  EE) de *S. frugiperda* en los diferentes genotipos de maíz.

Mientras que la herbivoría producida por *S. frugiperda* en los diferentes genotipos de maíz si difirió significativamente ( $p=0.00000$ ). Particularmente, el maíz Azul criollo fue el maíz más consumido mientras que el maíz Ancho criollo fue el menos consumido (Fig. 2).

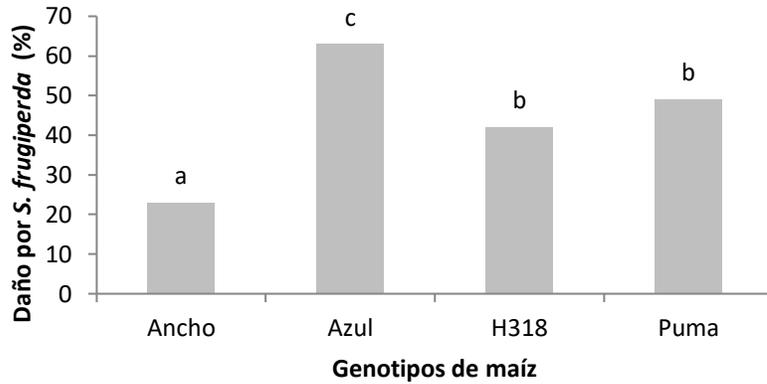


Figura 2. Herbivoría (% promedio  $\pm$  EE) de *S. frugiperda* en los genotipos de maíz.

Por otro lado, la mortalidad de *S. frugiperda* en los diferentes genotipos de maíz de las plantas jóvenes difirió significativamente ( $F_{3,32}=3.67$ ;  $p=0.02$ ), los genotipos híbridos H318 y Puma presentaron la mayor mortalidad (Fig.7).

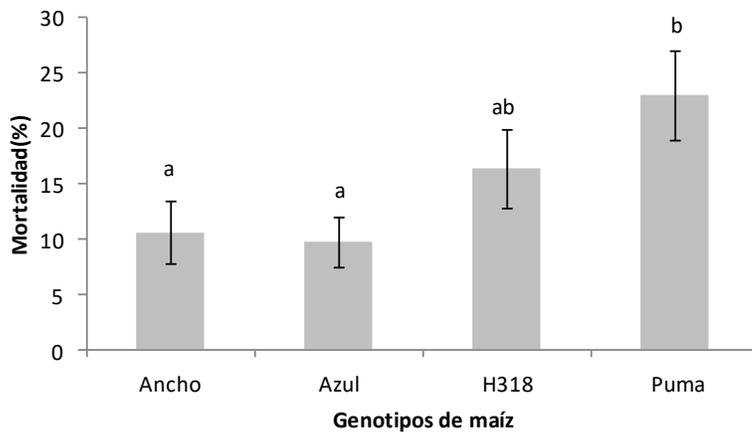


Figura 3. Mortalidad (% promedio  $\pm$  EE) de *S. frugiperda* en los genotipos de maíz.

## DISCUSIÓN

El genotipo de maíz contrario a lo esperado no afectó la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, en todos los genotipos el parasitismo de *C. sonorensis* sobre las larvas de *S. frugiperda* fue similar (de 30%). Posiblemente no se encontraron diferencias en el parasitismo entre los genotipos debido a que, en el diseño experimental utilizado, los volátiles de las plantas se pudieron mezclar y *C. sonorensis* no fue capaz de diferenciar los volátiles de cada genotipo de maíz. Respecto a los volátiles, se ha documentado que cuando las plantas sufren herbivoría liberan una serie de compuestos que funcionan como señales que llevan a los parasitoides a sus hospederos herbívoros. Además, se sabe que los volátiles varían entre los genotipos de plantas y que atraen selectivamente a los enemigos naturales (Anaya y Espinosa (2006). Por ejemplo, se ha observado que en algunos casos cuando diferentes plantas están infestadas con el mismo herbívoro, algunos genotipos atraen más parasitoides que otros (Feng *et al.* 2015). Anaya y Espinosa (2006), mencionan que las plantas de maíz al ser atacadas por las larvas de *S. frugiperda*, emiten una mezcla específica de pequeñas cantidades de acetato de fenetilo y AE-humuleno, que resultan altamente atractivas para las avispas parasitoides como *Microplitis rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae). Sin embargo, el tipo y la cantidad de compuestos volátiles producidos por el maíz cambian con el genotipo, lo que modifica la atracción de los parasitoides (Turlings *et al.*, 1998, Salerno *et al.* 2013). Por su parte, Tamiru *et al.*, (2011), reportaron que particularmente, en Sudamérica las variedades de maíz comercial comparado con los maíces criollos han perdido la capacidad de emitir ciertos volátiles en respuesta a la oviposición de huevos de la palomilla del barrenador *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae). De Lange (2014), menciona que estos volátiles son importantes para la atracción de los parasitoides, y que su ausencia podría alterar el control biológico de los insectos plaga. La cantidad y la calidad de los volátiles emitidos por los genotipos de maíz estudiados en este trabajo, así como su relación con la atracción hacia *C. sonorensis*, es una pregunta que deberá resolverse en futuras investigaciones.

Otro factor que considerar para explicar los resultados encontrados en este experimento se relaciona con el desempeño de los estados inmaduros (huevos y larvas) de *C. sonorensis* después de la parasitación. A pesar de que los genotipos de maíz estudiados presenten diferencias en los compuestos de defensa que influyen en el desempeño de las

larvas de *S. frugiperda*, es posible que los estados inmaduros del parasitoide (huevos y larvas) hayan tolerado de igual forma los diferentes compuestos de defensa de los genotipos de maíz estudiados que estaban presentes en *S. frugiperda* Campbell y Duffey 1979). Algunos estudios han documentado que las plantas durante su desarrollo van acumulando diversos compuestos de defensa y que el contenido de estos compuestos varía entre los genotipos (Jiang y Shulthess 2005). En particular, los compuestos defensivos de los genotipos que podrían afectar a los parasitoides a través de los herbívoros son los taninos, los fenoles y los terpenos (Wittstock y Gershenzon, 2002, Mutyambai *et al.* 2014). En maíz se ha documentado la presencia de fenoles y taninos (Peña 2013), dada la gran variedad de genotipos de esta especie que se han desarrollado por el ser humano es de suponer que difieren en sus contenidos. En este trabajo con *C. sonorensis*, aunque las avispas se desempeñaron de igual forma en todos los genotipos de maíz, si existieron diferencias en la herbivoría de *S. frugiperda* entre los genotipos. Particularmente, la herbivoría de *S. frugiperda* fue mayor en el genotipo criollo Azul (63%), intermedia en los híbridos H318 (42%) y Puma (49%), y menor en el criollo Ancho (23%). Particularmente se sabe que los herbívoros consumen menos aquellos genotipos que contienen más compuestos de defensa que afectan su desarrollo (Ríos 2011). Se descarta que, en este experimento, la herbivoría en los genotipos fuera diferente debido a la mortalidad de *S. frugiperda*, ya que la mortalidad de *S. frugiperda* en los genotipos fluctuó del 10-23%. De tal manera que la palatabilidad del tejido de maíz criollo Ancho pareciera ser menor para *S. frugiperda* que el resto de los genotipos estudiados, y por lo tanto es probable que esté mejor defendido. Resulta interesante que esta diferencia no se tradujo en el desempeño de *C. sonorensis*.

Otros trabajos que han evaluado la preferencia de parasitoides sobre herbívoros alimentándose de diferentes genotipos han reportado resultados contradictorios. En el estudio de campo de Kaasik *et al.* (2014), encontraron que el parasitismo de los parasitoides himenópteros silvestres sobre el escarabajo *Meligethes aeneus* Fab., fue diferente entre tres genotipos de crucíferas. Por su parte, Michereff *et al.* (2015), en un estudio de campo, documentaron que el parasitismo de los parasitoides de la familia Platygasteridae sobre la chinche *Euschistus heros*, varió en tres genotipos de soya. Estos autores encontraron que fue más parasitado el genotipo de soya resistente a la chinche *E. heros* y al áfido *Aphis glycines* que aquellos genotipos susceptibles a estos insectos. Hagenbucher *et al.* (2015), reportaron

diferencias en el parasitismo del braconido *Lysiphlebus testaceipes* sobre el herbívoro *Aphis gossy* (Hemiptera) entre plantas de diferentes genotipos de algodón, debidas al contenido de terpenos de los genotipos. Por otro lado, similar al presente estudio, en una investigación de laboratorio con genotipos de maíz, Sanders *et al.* (2007), reportaron, que *C. sonorensis* no mostró preferencia por parasitar las larvas de *S. frugiperda* entre plantas de tres diferentes genotipos de maíz híbridos, de tal manera que en el sistema de estudio de *C. sonorensis* – *S. frugiperda* pareciera no haber una preferencia por cierta dieta del herbívoro por parte del parasitoide.

Los resultados indican que *C. sonorensis*, puede actuar como agente de control biológico tanto en los genotipos de maíz criollos (Azul y Ancho) como híbridos (H318 y Puma) porque existió parasitismo en larvas alimentadas de los cuatro genotipos de maíz, y no hubo diferencias significativas en la tasa de parasitismo. Sin embargo, sería deseable abundar en el conocimiento de la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* bajo otras condiciones de campo donde se compare el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* entre diferentes genotipos de maíz sembrados en parcelas. Estos estudios podrían incluir la evaluación del efecto de otros factores que inciden en el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* como las interacciones con otras especies de parasitoides, las micorrizas, la presencia de otros herbívoros, etc. Con este conocimiento, se podría incrementar el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* en los genotipos menos parasitados en campo, los cuales siembran los agricultores porque son más productivos.

## LITERATURA CITADA

- Alteri, M., y Nicholls, C.I. 2000.** Agroecología, teoría y práctica para una agricultura sustentable. 1.a ed. México D.F., México, Red de Formación Ambiental para América Latina y el Caribe. 250 pp.
- Amalina, S., Hanifah, Y. M., Roff, M. N. M., y Idris, A. B. (2016).** Effects of Plant Age and Insect Densities on Parasitism by *Cotesia vestalis* (Haliday) School of Environmental and Natural Resource Sciences, Faculty of Science and Technology, 24(5), 1839–1846.
- Anaya L., A. L., y Espinosa, G. F. J. 2006.** La química que entreteje a los seres vivos. *Ciencias* 83
- Bahena, J. F. (2005).** Alternativas agroecológicas para el control del gusano cogollero, plaga primaria del maíz en México. p. 319 – 348. En: Sánchez-Brito, C. *et al.* (ed.). Avances de investigación en agricultura sostenible III: Bases técnicas para la construcción de indicadores biofísicos de sostenibilidad. *Libro técnico # 3*. CENAPROS-INIFAP, Morelia, Michoacán, México.
- Bahena, J. F. (2008).** Enemigos naturales de las plagas agrícolas del maíz y otros cultivos, *Libro Técnico* No. 5 SAGARPA-INIFAP: Uruapan, Michoacán, México. 180 pp.
- Bahena, J. F., De Lange, E., Farnier, K., Cortez, M. E., Sánchez, M. R., García, P. F., Miranda, S. M., Degen, T., Gaudillat, B., y Aguilar, R. R. (2010).** Parasitismo en gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el centro de México. *Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Control Biológico*. Uruapan, Michoacán, México. pp. 204-209.
- Bautista-lozada, A. (2012).** Importancia Ecológica de la Emisión de Compuestos Volátiles Vegetales, 268–286.
- Bloem, K. A., y Duffey, S. S. (1990).** Effect of protein type and quantity on growth and developmental of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua* and the endoparasitoid *Hyposoter exiguae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 54 (2): 141-148.
- Boege, K., y Marquis, R. J. (2005).** Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(8), 441–448.
- Campbell, B. C., y Duffey, S. S. (1979).** Tomatine and parasitic wasp: potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science*, 205, 700-702.
- de Lange, E. S., Balmer, D., Mauch-Mani, B., & Turlings, T. C. J. (2014).** Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytologist*, 204(2): 329–341.
- Dirzo, R. y Domínguez, C. (1995).** Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock, S. H. Mooney, and E. Medina, (eds.). *Seasonally dry tropical forest*, Cambridge University Press. Pp 304-325.
- Feng Y., Wratten, S., Sandhu, H., Keller, M. 2015.** Host plants affect the foraging success of two parasitoids that attack light brown apple moth *Epiphyas postvittana* (walker) (lepidoptera: tortricidae). *Plos one* 10(4): 1-20.
- Fujiwara, C., Takabayashi, J., y Yano, S. (2000).** Effects of host-food plant species on parasitization rates of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) by a parasitoid, *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae). *Appl Entomol Zool* 35:131–136.
- Godfray, H. C. J. (1994).** Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Hagenbucher S., Wäckers F. L., Romeis J. (2014).** Indirect multi-trophic interactions mediated by induced plant resistance: impact of caterpillar feeding on aphid parasitoids.
- Harvey, (2005).** Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117: 1-13.
- Hemerik, L., y Harvey, J. (1999).** Flexible larval development and the timing of destructive feeding by a solitary endoparasitoid: an optimal foraging problem in evolutionary perspective. *Ecological Entomology* 24: 308–315.
- Kaasik, R., Kovács, G., Kaart, T., Metspalu, L., Williams, I. H., Veromann, E. (2014).** *Meligethes aeneus* oviposition preferences, larval parasitism rate and species composition of parasitoids on *Brassica nigra*, *Raphanus sativus* and *Eruca sativa* compared with on *Brassica napus*. *Biological Control* 69:65–71.
- Jiang, N., y Schulthess, F. (2005).** Effect of the host plant on the survivorship of parasitized *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera: Crambidae) larvae and performance of its larval parasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 32(2), 183–190. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.09.008>
- Lingren, P.D., Guerra, R.J., Nickelse, J.W., White, C. (1970).** Hosts and host-age reference of *Campoletis perdinctus* Hymenoptera: Ichneumonidae. *Journal of Economic Entomology* 63, 518–522.
- Michereff, M.F.F., Michereff-Filho, M., Blassioli-Moraes, M.C., Laumann, R. A., Diniz, I.R., Borges, M. (2014).** Effect of resistant and susceptible soybean cultivars on the attraction of egg parasitoids under field conditions. *Journal of Applied Entomology* 139 (3):207–216.
- Moreau, J., Richard, A., Benrey, B., y Thiery, D. (2009).** Host plant cultivar of the grapevine moth *Lobesia botrana* affects the life history traits of an egg parasitoid. *Biological Control* 50: 117–122.
- Nofemela, S. R. (2004).** Studies on Parasitoids of the Diamondback Moth, *Plutella Xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), in South Africa. *Africa*, (January).
- Pacheco, C.J.J. (1993).** Monitoring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* populations from the Yaqui Valley, Son., México. *Resistant Pest Management Newsletter* 5:3-4.
- Pérez, M. E. (2000).** Control biológico de *Spodoptera frugiperda* Smith en maíz departamento de manejo de plagas.
- Peña, B. S. D. (2013).** Presencia de proteína transgénica y su efecto sobre el contenido de taninos y aflatoxinas en maíz comercial. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4(3):485-490.  
[http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-09342013000300012&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-09342013000300012&lng=es&nrm=iso)>. ISSN 2007-0934.
- Ríos, C.L. (2011).** ¿Qué son los parasitoides? *Ciencia* abril-junio 25
- SAGAR. (1999).** Sistema de producción del gusano cogollero (Lepidoptera: Noctuidae) y su parasitoides *Chelonus insularis* (Hymenoptera: Braconidae). *Ficha técnica* CB-17.
- Statpoint Inc. (2007).** Statgraphic Centurion XV, version 15.2.06. Warrenton, Virginia, USA. Retrieved from <http://www.statgraphics.com>
- Salerno, G., De Santis F., Iacovone A., Bin F., Conti E. (2013).** Short-range cues mediate parasitoid searching behavior on maize: the role of oviposition-induced plant synomones. *Biol Control* 64:247–254.

- Sanders, C. J., Pell, J. K., Poppy, G. M., Raybould, A., Garcia-Alonso, M., & Schuler, T. H. (2007).** Host-plant mediated effects of transgenic maize on the insect parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Biological Control*, 40(3), 362–369.
- Sarfraz, M., Dossall, L. M., y Keddie, B. A. 2009.** Host plant nutritional quality affects the performance of the parasitoid *Diadegma insulare*. *Biological control* 51: 34-41.
- Tamiru, A., Bruce, T.J.A., Midega, C.A.O., Woodcock, C.M., Birkett, M.A. et al. (2012).** Oviposition induced volatile emissions from African smallholder farmers' maize varieties. *Journal of Chemical Ecology* 38:232–234.
- Turlings, T., Loughrin, J., McCall, P., Röse, U., Lewis, W., & Tumlinson, J. (1995).** How caterpillar damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 92: 4169-4174.
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H., Lewis, W. J, 1990.** Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250, 1251– 1253.
- Turlings, T., Bernasconi, M., Bertossa, R., Franz, B., Geneviève, C., y Dorn, S. (1998).** The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits: Possible consequences for their natural enemies. *Biol. Control* 11: 122-129.
- Urrutia, M. A., Wade, M. R., Phillips, C. B., y Wratten, S. D. (2007).** Influence of host diet on parasitoid fitness: unraveling the complexity of a temperate pastoral agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 123: 63–71.
- Vallejo, D. H. L., Ramírez, D. J. L., Chuela, B. M., & González, I. R. (2004).** Tecnología para producir maíz en el Bajío Michoacano. *Folleto para productores* No.3. Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro, campo experimental Uruapan, Michoacán.
- Willink, E., Osoreo, V. M., y Costill, M. A. (1993).** Daños, perdidas y niveles de daño económico por *Spodoptera frugiperda* (Lepidóptera: Noctuidae) en maíz. *Rev. Ind. Y Agricul. De Tuc.* 70 (1-2):49-52.
- Wiseman, B. R., y Davis, F.M. (1979).** Plant resistance to the fall armyworm. *Florida Entomologist* 62(2):123-130.
- USDA (2015).** [www.usda.gov](http://www.usda.gov). (Accesada 20 de agosto del 2015).

## DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

El presente trabajo evaluó el parasitismo de *C. sonorensis*, sobre *S. frugiperda* en diferentes escenarios. Los resultados de esta investigación sobre la biología y ecología del parasitoide *C. sonorensis* son de gran importancia para el control biológico porque contribuirán a optimizar la reproducción de este parasitoide en laboratorio y mejorar su efectividad como agente de CB en caso de que se libere en los agroecosistemas de maíz. Los experimentos mostraron que la mayoría de los factores ambientales (dieta, temperatura y genotipo de maíz), excepto la presencia continua del macho parasitoide con la hembra, afectaron la reproducción de *C. sonorensis* y su eficiencia del CB sobre *S. frugiperda*.

En el caso de la presencia del macho parasitoide durante la parasitación, se encontró que no afectó el sexo de la descendencia de *C. sonorensis*, posiblemente porque las hembras utilizadas para parasitar previamente ya se habían apareado con machos vírgenes en las jaulas de procedencia. Al respecto, Guo (1997) y Hurlbutt (1987), mencionan que en las avispas parasitoides, las hembras se aparean una sola vez en su vida, aunque en algunas especies, ocasionalmente lo hacen muchas veces.

En relación a fluctuaciones en la temperatura ambiental (capítulo 2), se encontró que esta variable afectó el ciclo de vida de *C. sonorensis*, particularmente, con el incremento de la temperatura, se acortó el tiempo de desarrollo, desde la parasitación hasta la emergencia del adulto de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*. Esto se relaciona con el hecho de que la tasa metabólica de los parasitoides aumenta mientras son expuestos a regímenes de temperatura más elevados y por ello disminuye la duración de su ciclo de vida (Davidowitz y Nijhout 2004). Otros autores, también han reportado que, con el incremento de la temperatura, dentro de un rango favorable, se reduce el tiempo de desarrollo, desde la parasitación hasta la emergencia de los parasitoides Icneumonídeos.

Sobre el impacto de la dieta en el desempeño de *C. sonorensis*, se encontró que el tipo de dieta afectó la mortalidad y la longevidad del parasitoide, pero sobre todo la tasa de parasitismo sobre *S. frugiperda*. Entre las dietas, el parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* fue mayor cuando las larvas se alimentaron con el maíz criollo blanco, intermedio en el maíz híbrido H318 y la higuierilla, y menor en la dieta semisintética. Entre los genotipos de maíz, el parasitismo cambió con los experimentos. En el experimento de las dietas

(capítulo 1), con larvas alimentadas de plantas en trozos, el maíz criollo blanco fue más parasitado (100%), en el experimento de interacciones (capítulo 3), con larvas alimentadas sobre plantas vivas y de pie, el genotipo híbrido Puma (60%) fue el más parasitado, mientras que en el experimento de preferencia (capítulo 4), con larvas alimentadas sobre plantas vivas y de pie, no se encontraron diferencias en el parasitismo entre los genotipos criollos e híbridos. Estas diferencias en el parasitismo sobre *S. frugiperda* entre los genotipos en diferentes experimentos es muy posible que se deban al estado fisiológico de las plantas, en cada experimento, ya que en algunos estaban vivas y de pie y en otros en trozos. En la literatura se menciona que, en los experimentos con plantas en trozos, puesto que está ausente la parte aérea de la planta, el parasitismo solo depende de la nutrición que la planta proporciona a los insectos herbívoros (Campbell y Duffey 1979, Amalin et al. 2005). En cambio, en los experimentos con plantas vivas de pie, el parasitismo es influenciado al mismo tiempo por la nutrición y la parte aérea o estructura física (tricomas, dureza de las hojas, etc.) de la planta. Considerando estos antecedentes, en la presente investigación, es posible decir que bajo las condiciones del experimento del efecto de las dietas (capítulo 1), el genotipo criollo Blanco fue más parasitado por *C. sonorensis* porque este genotipo es mejor nutricionalmente; que bajo las condiciones del experimento de interacciones (capítulo 3) el genotipo híbrido Puma fue el más parasitado porque la nutrición (compuestos de defensa y nutrientes) proporcionada por este genotipo a las larvas de *S. frugiperda* y *C. sonorensis* talvez fue la mejor. Además, la estructura física, es muy posible que facilitara la búsqueda y localización de las larvas de *S. frugiperda* sobre la planta de este genotipo. En el experimento de preferencia (capítulo 4), con larvas alimentadas sobre plantas vivas aunque el parasitismo fue resultado de los efectos de la nutrición y la estructura física de la planta, no se encontraron diferencias en la preferencia de parasitismo de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*, posiblemente porque en este caso las plantas de los diferentes genotipos de maíz se encontraban juntas en las jaulas de parasitación, y por ello, los compuestos volátiles liberados de los genotipos se mezclaron y *C. sonorensis* no pudo diferenciar los volátiles de cada genotipo de maíz. Además, el contenido de compuestos de defensa fue de igual forma tolerado por *C. sonorensis*.

En la literatura de igual forma que en el presente trabajo con *C. sonorensis* se ha relacionado el parasitismo de las especies de parasitoides con los compuestos de defensa, la

calidad nutricional y las características físicas de los genotipos. Respecto a la calidad nutricional y los compuestos de defensa de las dietas, se ha reportado que son las principales características responsables, de los efectos observados de las dietas en los herbívoros y en sus parasitoides (Dirzo 1985, Rossiter *et al.* 1988, Zangerl 1990, Fritz 1995, Blum y Hilker 2002, Hilker y Meiners, 2002, Schoonhoven *et al.* 2005). Sobre la arquitectura o características físicas de los genotipos, se reporta que alteran las interacciones multitróficas (Feng *et al.* 2015). Particularmente se sabe que, las plantas con características físicas complejas, considerando el número de hojas, la pubescencia de las hojas, etc., es menos probable que los parasitoides encuentren a sus hospederos (Amalin *et al.* 2005, Obermaier *et al.* 2008). Los resultados de otros estudios de preferencia de parasitismo han reportado resultados contradictorios, es decir en algunos estudios se presentan diferencias en el parasitismo sobre los herbívoros, entre los genotipos, mientras que en otros no, como sucedió en el presente trabajo con *C. sonorensis* (Amalin *et al.* 2005, Sanders *et al.* 2007, Kaasik *et al.* 2014, Michereff *et al.* 2015). Sanders *et al.* (2007), reportaron, que *C. sonorensis* no mostró preferencia por parasitar las larvas de *S. frugiperda* entre plantas de tres diferentes genotipos de maíz híbridos en laboratorio. Por su parte, Amalin *et al.* (2005), reportaron que las diferencias en el parasitismo del Himenóptero *Ceratogramma etiennei* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) sobre los huevecillos del herbívoro curculiónido *Diaprepes abbreviatus* estuvieron relacionadas con las características físicas de las plantas de tomate, tales como el grosor de la lámina foliar, la pubescencia de las hojas y el estrato de la planta que contenía los huevecillos del hospedero.

En general, los resultados de este trabajo con *C. sonorensis*, en el que se estudiaron los factores ambientales ya discutidos, indican que no es necesaria la presencia del macho parasitoide durante la parasitación para obtener una proporción sexual de la descendencia de *C. sonorensis* adecuada. La temperatura óptima para potencializar el éxito reproductivo de *C. sonorensis*, es 20 ° C porque a esta temperatura las hembras vivieron más, y no se afectó la actividad de los machos, ya que las proporciones de sexos del parasitoide a esta temperatura fueron similares a la obtenidas en las otras temperaturas. Sin embargo, con las temperaturas de 25 y 28°C, se podrían producir más generaciones de parasitoides en laboratorio, lo que permitiría realizar liberaciones continuas de *C. sonorensis* en los agroecosistemas de maíz, por lo que dependiendo de cuál sea el objetivo de la cría, se puede

modificar la temperatura utilizada. El maíz criollo, es el mejor alimento para la reproducción de *C. sonorensis* en laboratorio porque en este se obtuvieron los porcentajes de parasitismo más altos (99%). Sin embargo, la alimentación de las larvas parasitadas con el maíz criollo demanda mucho tiempo porque las hojas se deshidratan muy rápido y se tienen que reemplazar continuamente por otras frescas. Mientras que la dieta semisintética, aunque presentó porcentajes de parasitación menores (83%), tiene la ventaja de que se conserva fresca por más tiempo.

Por otra parte, de acuerdo con los resultados se puede concluir que la eficiencia del control biológico de *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* depende del genotipo de maíz. En particular, que *C. sonorensis* es más eficiente en los genotipos Criollo Blanco y en el híbrido Puma debido a que en estos genotipos parasitó más (99% y 60 %, respectivamente) y la herbivoría en el híbrido Puma disminuyó con el parasitismo. También se concluye que *C. sonorensis* tiene el potencial de actuar como agente de control biológico en todos los genotipos estudiados (criollo Ancho y Azul e Híbrido H318). Esto debido a que en el experimento de preferencia *C. sonorensis* parasitó de igual forma a todos los genotipos de maíz. Con esto en mente y para aumentar la capacidad de control biológico de *C. sonorensis* en campo y reducir el uso de insecticidas químicos, se recomienda reproducir a *C. sonorensis* en laboratorio parasitando sin la presencia del macho parasitoide, alimentando a *S. frugiperda* con dieta semisintética y manteniendo la cría de *C. sonorensis* a una temperatura entre 20 y 25 °C. Además, se podrían diseñar agroecosistemas en donde los genotipos Criollo Blanco e híbrido Puma que fueron los más parasitados se siembren alrededor de otros cultivos de maíz para que las larvas de *S. frugiperda* sean parasitadas por *C. sonorensis* en ellos, y no lleguen a los genotipos focales destinados a la producción.

Finalmente, se considera que se deben realizar otros estudios complementarios, que evalúen otros factores o componentes agrícolas como fertilización, irrigación, el control químico, presencia de otras especies de parasitoides, herbivoros y microorganismos en el suelo, que podrían incrementar o disminuir, el control biológico ejercido por *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda*. El conocimiento del efecto de estos factores se podría utilizar para mejorar el control biológico ejercido por *C. sonorensis* sobre *S. frugiperda* en los genotipos de maíz. Además, estos futuros estudios contribuirían a implementar en un mediano plazo un programa de manejo integrado de plagas de maíz, en el Valle Morelia-Queréndaro.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amalin D.A, Pena J. E, Duncan R. E. (2005). Effects of host age, female parasitoid age, and host plant on parasitism of *Ceratogramma etiennei* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Florida Entomologist* 88 (1): 77-82.
- Anaya L., A.L., & Espinosa, G. F. J. (2006). La química que entreteje a los seres vivos. *Ciencias*, 83.
- Blum, M. S., & Hilker, M. (2002). Chemical protection of insect eggs. In M. Hilker & T. Meiners (Eds.), *Chemoecology of insect eggs and egg deposition* (pp. 61-90). Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Davidowitz, G., & Nijhout, H. F. (2004). The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size. *Integrative Comparative Biology*, 44, 443–449. doi: 10.1093/icb/44.6.443
- Dirzo, R. (1985). Metabolitos secundarios en las plantas. ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia*, 36, 137-145. Retrieved from [http://dirzolab.stanford.edu/wp-content/articles/A\\_1985/7\\_1985\\_Ciencia](http://dirzolab.stanford.edu/wp-content/articles/A_1985/7_1985_Ciencia)
- Feng, Y., Wratten, S., Sandhu, H. & Keller, M. (2015) Host plants affect the foraging success of two parasitoids that attack light brown apple moth *Epiphyas postvittana* (Walker) (Lepidoptera: Tortricidae). *PLoS ONE*, 10, e0124773.
- Fritz, R. S. (1995). Direct and indirect effects of plant genetic variation on enemy impact. *Ecological Entomology*, 20, 18-26. doi: 10.1111/j.1365-2311.1995.tb00424.x
- Guo, M. (1997). Study on parasitizing behavior of *Trichogramma*: effect of mating behavior on sex ratio of progeny. In Y. L. Li, (Ed.) *Parasitoids and predators (Insecta) of agricultural and forestry arthropod pest* (pp. 76-77). China: Guangdong High Education Press.
- Hilker, M., & Meiners, T. (2002). *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Berlin: Blackwell publishing.
- Hoelscher, C. E., & Vinson, S. B. (1971). The sex ratio of a hymenopterous parasitoid, *Campoletis perdinctus*, as affected by photoperiod, mating and temperature. *Annals of the Entomological Society of America*, 64, 1373- 1376. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aesa/64.6.1373>
- Hurlbutt, B. L. (1987). Offspring sex ratios in parasitoid wasp. *The Quarterly Review of Biology* 4 (62): 367-396. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2829455>
- Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (INIFAP). Campo experimental Bajío. Retrieved from <http://www.inifap.gob.mx/circe/SitePages/internas/bajio.aspx>
- Isenhour, D. J. (1986). Developmental time, adult reproductive capability, and longevity of *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) as a parasitoid of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79(6), 893-897. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aesa/79.6.893>
- Kaasik R., Kovács, G., Kaart, T., Metspalu, L., Williams, I. H. y Veromann E. (2014). *Meligethes aeneus* oviposition preferences, larval parasitism rate and species composition of parasitoids on *Brassica nigra*, *Raphanus sativus* and *Eruca sativa* compared with on *Brassica napus*. *Biological control* 69: 65–71.

- Michereff, M.F.F., Michereff-Filho, M., Blassioli-Moraes, M.C., Laumann, R. A., Diniz, I.R., Borges, M. (2014). Effect of resistant and susceptible soybean cultivars on the attraction of egg parasitoids under field conditions. *Journal of Applied Entomology* 139 (3):207–216.
- Nieto, S. J., y Cassab G. I. (2015). ¿Los maíces modernos son más susceptibles a los insectos herbívoros? [http://www.acmor.org.mx/descargas/15\\_jul\\_20\\_maices.pdf](http://www.acmor.org.mx/descargas/15_jul_20_maices.pdf)
- Rosental, J.P. y Dirzo, R. (1997). Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* 11(3): 337-355.
- Rossiter, M., Schultz, J. C., & Baldwin, T. (1988). Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, 69, 267-277. doi:10.2307/1943182
- Sanders, C. J., Pell, J. K., Poppy, G. M., Raybould, A., Garcia-Alonso, M., & Schuler, T. H. (2007). Host-plant mediated effects of transgenic maize on the insect parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Biological Control*, 40(3), 362–369. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.12.010>
- Schoonhoven, M. L., van Loon, J. J. A., & Dicke, M. (2005). *Insect-plant biology* (2nd ed.). New York, NY: Oxford University Press.
- Urrutia, M. A., Wade, M. R., Phillips, C. B., y Wratten, S. D. (2007). Influence of host diet on parasitoid fitness: unraveling the complexity of a temperate pastoral agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 123: 63–71.
- Vinson, S. B. & Barbosa, P. (1987). Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids, In F. Slansky & J. G. Rodriguez (Eds.), *Nutritional ecology of insects, mites, and spiders and related invertebrates* (p. 673-695). New York, NY: John Wiley & Sons.
- Zangerl, A. (1990). Furanocoumarin induction in wild parsnip: evidence for an induced defence against herbivores. *Ecology*, 71, 1926-1932. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/1937600>