

# Importancia de la resistencia del maíz nativo al ataque de larvas de lepidópteros

### Resumen

Diversos insectos barrenadores y defoliadores del orden Lepidoptera infestan al maíz afectando su crecimiento, desarrollo, el rendimiento y la calidad de grano; ante esto se han desarrollado diversas estrategias para su control, la más utilizada es la aplicación de insecticidas químicos; esto aumenta el costo de producción e impacta negativamente en el ambiente biótico y abiótico. La utilización de cultivares transgénicos se considera otra estrategia viable de control de estas plagas, pero representa riesgos para la salud humana, en el marco legal, habría problemas si el germoplasma nativo es contaminado, pues los transgénicos están patentados y son de uso restringido para las compañías que los desarrollaron; esto generaría degradación de la diversidad del maíz nativo en México; el cual se ha manejado y mejorado bajo la presencia de larvas de lepidópteros, lo que permitió que desarrollara mecanismos de resistencia como antibiosis, antixenosis y tolerancia contra las mismas; por esto, se considera que este germoplasma, es valioso como fuente de variabilidad para generar cultivares con resistencia al ataque de plagas, lo que puede disminuir necesidad del uso de insecticidas químicos e híbridos transgénicos, reduciendo el riesgo de contaminación del germoplasma nativo y el ambiente.

### Abstract

Several boring and defoliating insects of the Lepidoptera order infest maize, affecting its growth, development, yield, and grain quality. In light of this, various strategies have been developed for its control. The most commonly used is the application of chemical insecticides, which increases production costs and has a negative impact on the biotic and abiotic environment. The use of transgenic cultivars is considered another viable strategy to control these pests, but this represents a risk to human health. Legally, there would be problems if the native germplasm were contaminated, since the transgenic material is patented and its use is restricted to the companies that developed it. This would cause the degradation of the native maize diversity in Mexico, which has been managed and improved by the presence of lepidoptera larvae. This has allowed for the development of resistance mechanisms such as antibiosis, antixenosis, and tolerance. Therefore, this germplasm is considered valuable as a source of variability to generate cultivars with resistance to pests, which could diminish the need for the use of chemical insecticides and genetic hybrids. This in turn reduces the risk of the pollution of the native germplasm and the environment.

### Résumé

Plusieurs insectes foreurs et défoliateurs de type Lépidoptères infestent le maïs affectant son développement, le rendement et la qualité du grain. Face à ce problème, plusieurs stratégies ont été développées. La stratégie la plus appliquée est l'utilisation d'insecticides chimiques, ce qui augmente le coût de production et comporte des effets négatifs sur l'environnement biotique et abiotique. L'utilisation de cultivars transgéniques est considérée comme une autre stratégie viable pour contrôler ces fléaux, mais elle représente des risques pour la santé humaine. Dans le cadre légal, il y aurait des problèmes si le germoplasme natif était contaminé. En effet, les transgéniques sont brevetés et d'usage restreint pour les compagnies qui les ont développés, ce qui entraînerait une dégradation de la diversité du maïs natif au Mexique qui s'est cultivé et s'est amélioré avec la présence des larves de lépidoptères car les plantes ont développé des mécanismes de résistance comme l'antibiose, l'antixénose et de tolérance à ces larves. C'est pourquoi on considère que ce germoplasme est précieux comme source de variabilité pour produire des cultivars résistants aux attaques des fléaux, ce qui peut diminuer le besoin d'utiliser des insecticides chimiques et hybrides transgéniques, réduisant ainsi le risque de contamination du germoplasme natif et de l'environnement.

Zoila Reséndiz Ramírez, José Alberto López Santillán, Eduardo Osorio Hernández, Benigno Estrada Drouaillet, José Agapito Pecina Martínez, Ma. del Carmen Mendoza Castillo, César A. Reyes Méndez

Posgrado e Investigación de la Facultad de Ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Centro Universitario Victoria, Cd. Victoria Tamps. México.

**Palabras clave:** Zea mays, germoplasma, transgénicos, tolerancia, recurso genético.

### Introducción

El maíz es un cereal de alta importancia debido a su amplia distribución, gran variabilidad morfológica y fenológica, que se refleja en la expresión de diversas características como el rendimiento de grano y resistencia a condiciones de tensión ambiental (Pecina, Mendoza, López, Castillo, Mendoza, Ortiz, 2011), además es uno de los granos básicos en la

alimentación humana y las diferentes partes de la planta tienen una gran variedad de usos. Sin embargo, estas ventajas son directamente proporcionales a la problemática de su cultivo, entre los principales problemas que influyen en el crecimiento, desarrollo y producción del mismo, se encuentran una amplia variedad de factores tanto bióticos como abióticos. Dentro de los factores bióticos de mayor influencia se encuentran los problemas fitosanitarios, donde se destaca la presencia de malezas, enfermedades y una extensa variedad de insectos plaga (Valdez-Torres, Soto-Landeros, Osuna-Enciso, Báez-Sañudo, 2012), los cuales han sido clasificados en cinco grupos principales: rizófagos, del tallo, del follaje, del elote y de postcosecha.

El maíz es infestado a lo largo de su ciclo biológico por una amplia gama de insectos que pueden dañar diferentes órganos (Nexticapan-Garcéz, Magdub-Méndez, Vergara-Yoisura, Martín-Mex, Larqué-Saavedra, 2009), alterando los procesos de germinación, emergencia, crecimiento y desarrollo vegetal, así como los procesos reproductivos, provocando reducciones importantes del rendimiento y la calidad del grano; de manera general estas pérdidas representan alrededor del 30 % del total de la producción (Valdez-Torres et al., 2012). Dentro de los insectos plaga que provocan mayores daños, se encuentran los lepidópteros (Schmidt-Durán, Villalba-Velásquez, Chacón-Cerdas, Martínez, Flores-Mora, 2014), debido a que durante la etapa larval, provocan daños en el follaje, en las brácteas y en el grano en desarrollo, que posteriormente repercuten sobre el rendimiento de grano y forraje (Granados, 2001).

Con base en lo anterior, es necesario atender esta problemática con el propósito de disminuir las pérdidas ocasionadas; por lo cual, se han desarrollado diferentes estrategias para el control de estas plagas, que dependen de las interrelaciones insecto-planta-ambiente. Una de las estrategias de control más utilizada, es el uso de insecticidas químicos, debido a que son de acción rápida, eficaces, de fácil manejo y aplicación, la mayoría son de amplio espectro, aunque algunos son específicos y selectivos, en algunos casos se utilizan insecticidas químicos porque no existen otras opciones viables de control y manejo de plagas. Sin embargo, tiene sus desventajas entre las que se encuentra el aumento del costo de la producción (Al-

tieri y Nicholls, 2006); además, el uso indiscriminado de estos productos, sobre todo los de amplio espectro, pueden tener un impacto letal o subletal en organismos que no son su objetivo, considerados benéficos, entre los que se incluyen descomponedores de la materia orgánica del suelo, polinizadores de plantas y depredadores de plagas; además la alta residualidad del ingrediente activo y los residuos generados por su utilización, como los envases y envoltorios provocan contaminación de suelo, agua y aire. Por lo anterior, los insecticidas se encuentran entre las herramientas agrícolas que representan un mayor impacto negativo en el ambiente. Tomando en cuenta esta problemática, distintas empresas han desarrollado cultivares de maíz transgénico con la finalidad de agilizar y efficientar el control de plagas y de esta manera, aumentar la rentabilidad del cultivo de maíz; sin embargo, la utilización de cultivares transgénicos ha provocado controversia, ya que se han observado efectos negativos en la salud de roedores al ser alimentados con maíz transgénico (Séralini, Clair, Mesnage, Gress, Defarge, Malatesta, Hennequin y de Vendômois, 2014), lo anterior muestra la posibilidad de riesgos potenciales para la salud humana; en el marco legal, la utilización de estos cultivares provoca problemas si el germoplasma nativo es contaminado, ya que los transgénicos han sido patentados y su uso es restringido de acuerdo a los protocolos de las compañías que lo han desarrollado (Bonilla, 2014). El mal manejo de este germoplasma puede provocar la pérdida de diversidad, sobre todo si se considera que México es centro de origen, domesticación y diversificación del maíz; lo cual representa una problemática grave para la conservación de este recurso genético.

Por otra parte, el germoplasma nativo de México se ha desarrollado y mejorado siempre bajo la presencia de insectos plaga defoliadores y barrenadores, de tal manera que se puede considerar una fuente de resistencia en contra de estas plagas, la utilización de este recurso dentro de programas de mejoramiento genético para generar y desarrollar cultivares con resistencia y tolerancia al ataque de plagas, pudiera disminuir la necesidad de utilizar insecticidas químicos y evitar la introducción de cultivares transgénicos al país, disminuyendo el riesgo de contaminación del germoplasma nativo.

## Efectos y respuestas de la relación planta-insecto plaga

Debido a la morfología, fenología, contenido nutricional, variabilidad genotípica y fenotípica del maíz, así como a la diversidad de condiciones agroecológicas en las que se establece, este cultivo está sujeto al ataque de una gran cantidad de insectos durante su ciclo biológico (Valdez-Torres et al., 2012), con un patrón de periodicidad no necesariamente regular. Las poblaciones de insectos pueden permanecer relativamente estables durante varios ciclos y sufrir fluctuaciones repentinas, dependiendo de las condiciones ambientales.

De acuerdo al nivel de daño que pueden llegar a ocasionar se consideran plagas de alta importancia los insectos barrenadores y defoliadores, como el barrenador europeo del maíz (*Ostrinia nubilalis*) (Hubner), el barrenador de la caña (*Diatraea saccharalis*) (Fabricius), el barrenador neotropical (*Diatraea lineolata*) (Walker), el barrenador del suroeste (*Diatraea grandiosella*) (Dyar), el gusano elotero (*Heliothis o Helicoverpa zea*) (Boddie) y el gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) (J.E. Smith), los cuales durante sus primeros estadios larvales atacan a la planta, se alimentan de las hojas durante la etapa vegetativa; después de la iniciación floral, también se alimentan de tallos y otras partes de la planta como inflorescencias, vainas foliares y vástagos del elote (Granados, 2001).

Los insectos plaga dañan a la planta de diversas formas; de manera directa cuando consumen sus órganos parcial o totalmente, ya que la defoliación reduce el contenido de clorofila y la fuente de fotosintatos, debido a la disminución de la actividad fotosintética (Delgado, Escalante, Díaz, Trinidad, Morales y Sosa, 2014) o a la destrucción de tejidos de almacenaje. El transporte de agua y fotosintatos a través de la planta es alterado cuando el ataque de los insectos daña los tejidos de conducción (Barros-Ríos, Malvar, Santiago, 2011); cuando se dañan las inflorescencias se disminuye la producción de polen, la cantidad y viabilidad de florecillas femeninas, afectando los procesos de polinización y fecundación (Brewbaker, 2015). Por último, el daño en el elote o mazorca afecta los procesos relacionados con la acumulación de biomasa en el grano (Soengas, Velasco, Malvar, Revilla y Ordás, 2000). Cualquiera que sea la forma de alimentación

de la plaga, provoca daño en la planta y disminuye la capacidad de producción, al destruir total o parcialmente los órganos de interés económico.

Por otra parte, existen daños indirectos que pueden ser de gran importancia, las plagas facilitan la propagación de virus, fitoplasmas, bacterias y hongos que causan enfermedades al maíz, como el mosaico severo, enanismo arbustivo (Smith y White, 1988), la marchitez de Stewart (Schaefer y Bernardo, 2013) y el bandeo foliar (Arrieta, Salazar, Campo y Villarreal, 2007); también pueden causar contaminación o pérdida del valor de la cosecha debido a la presencia de los insectos, sus restos o residuos alimenticios.

Por otra parte, existe una amplia diversidad de insectos que infestan las diferentes partes de la planta de maíz; algunos amplían sus hábitos de alimentación, mientras que otros se adaptan a nuevos ambientes al quedar expuestos a cambios en los sistemas de producción (Casmuz, Juárez, Socías, Murúa, Prieto, Medina, Willink y Gastaminza, 2010). Por lo anterior, esta relación ecológica forma parte importante de los problemas causados por las plagas en el maíz; lo que demuestra la necesidad de un control adecuado de las mismas, por lo cual es necesario reconocer la variabilidad biológica dentro de las especies plaga, hospederos, patógenos, depredadores y parasitoides; así como las múltiples relaciones que existen entre la planta y el insecto plaga (Vilaseca, Baptiste y López, 2008).

## Control de plagas en el cultivo maíz

La producción de maíz ha sufrido un desarrollo considerable, lo que ha permitido que en muchas regiones productoras se haya podido duplicar el rendimiento de grano y/o forraje de este cultivo, gracias a la utilización de cultivares mejorados, mejores prácticas de labranza, aplicación de fertilizantes y utilización de múltiples estrategias de control de plagas. En este sentido, la amplia cantidad y variabilidad de daños que provocan los insectos a la planta de maíz, así como sus efectos sobre el rendimiento de grano y/o forraje han orillado a la búsqueda de métodos eficaces de control.

Entre los principales se encuentra el manejo del cultivo a través de aspectos relacionados con el suelo, la nutrición y el clima, a través de ajustes culturales en la

preparación del suelo, la época de siembra, rotación de cultivos y saneamiento. El efecto del manejo para reducir la presencia de insectos, es de gran importancia; debido a que el uso de muchas de estas prácticas se ha convertido en procedimientos aceptados y utilizados de manera cotidiana. Igualmente, el control de plagas mediante la aplicación de insecticidas químicos, es una estrategia utilizada en la mayoría de los sistemas de producción agrícola, donde el amplio espectro, modo de acción, residualidad y años de aplicación del producto (Tabla 1), favorecen la contaminación ambiental con múltiples efectos.

Estos productos presentan diversos modos de acción, como reguladores de crecimiento, inhibidores de la síntesis de la quitina, aceleradores de la muda, entre muchos otros, algunos tienen que ser consumidos en dosis altas por el insecto para ejercer el efecto tóxico (García y Tarango, 2009); sin embargo, esto disminuye su eficacia y aumenta en algunos casos los costos de su utilización. Por otra parte, de manera tradicional en el campo, los envases de los insecticidas son reutilizados por los agricultores llegándose a presentar en ocasiones problemas de intoxicación, tanto en animales como en humanos (AMIFAC, 2007). Además, los envases son tirados en los canales de riego, ríos, arroyos, zanjas, brechas, barrancas, campo abierto y en otros casos son quemados o enterrados, generando contaminación de aire, suelo y agua (Figura 1).

De acuerdo a lo anterior, se han desarrollado estrategias de control biológico de plagas donde se utilizan depredadores, parasitoides y otros medios naturales (Tabla 2), estrategias ambientalmente seguras; sin embargo, no se obtienen resultados inmediatos y en ocasiones llegan a incrementar los costos de producción, además de que presentan una alta incompatibilidad con la utilización de insecticidas tanto químicos como biorracionales debido a la susceptibilidad de los enemigos naturales a los plaguicidas utilizados, su eficacia disminuye en pequeños sistemas de producción y existe limitada disponibilidad en la mayoría de los casos (Guédez, Castillo, Cañizales y Olivares, 2008). Últimamente se ha considerado el establecimiento de una estrategia conjunta conocida como manejo integrado de plagas (Granados, 2001), la cual, se ha centrado en métodos biológicos y ecológicos, con énfasis en la utilización de enemigos naturales que permitan mantener a la población de insectos plaga por debajo del umbral económico del maíz. Con estas ideas y una visión integradora y holística del agroecosistema, se desarrolló un manejo diferente de las plagas del cultivo de maíz, conocido como manejo agroecológico de plagas. Se sustenta en una restauración de la biodiversidad funcional que reactive el control biológico, el cual se complementa con alternativas ecológicamente compatibles como pueden ser las asociaciones y rotaciones del

Tabla 1. Insecticidas químicos utilizados para el control de larvas de lepidópteros en el maíz.

Ingrediente activo	Modo de acción	Espectro	Residualidad
Benzoato de emamectina	Ingestión	Selectivo	Alta
Cipermetrina	Contacto, ingestión	Amplio	Moderada
Gamma cialotrina	Contacto e ingestión	Amplio	Alta
Clorpirifós	Contacto, ingestión e inhalación	Amplio	Alta
Endosulfán	Contacto e ingestión	Amplio	Moderada
Lambdacialotrina	Contacto, ingestión y repelencia	Amplio	Alta
Carbaril	Contacto e ingestión	Amplio	Moderada
Novalurón	Ingestión y contacto	Amplio	Moderada
Methoxyfenozide	Ingestión	Selectivo	Moderada
Tebufenocide	Ingestión	Amplio	Alta
Spinetoram	Ingestión y contacto	Amplio	Alta

Fuentes: Cortez-Mondaca, Valenzuela-Escoboza, González-Calderón, Leal-León y Grivel-Castro, (2011); Viarural, Agro y construcción (2015).

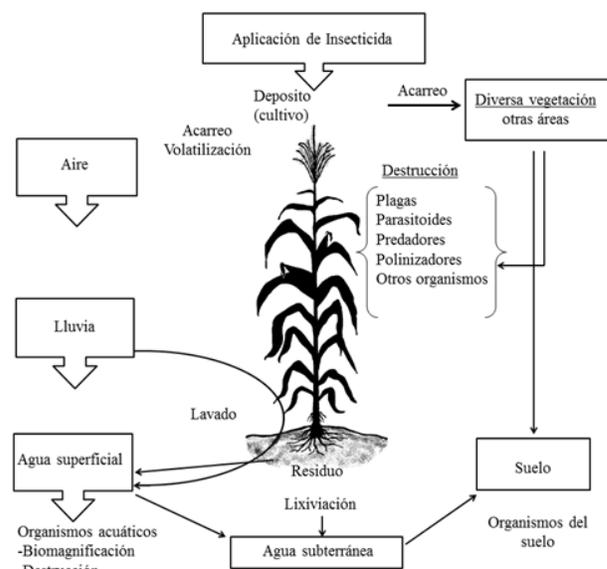


Figura 1. Ciclo de los insecticidas en el ambiente después de su aplicación al cultivo.

cultivo, uso de cultivares nativos, resistentes, manejo de arvenses, prácticas culturales, trampas, uso de semioquímicos, insecticidas biológicos, entre otros. Es importante señalar que a diferencia del manejo integrado, en el manejo agroecológico de plagas cuando se tiene éxito no se requiere de la utilización de insecticidas químicos. De esta manera, con la idea de un manejo eficaz, se han evaluado diversas alternativas para mantener a los insectos plaga en un umbral que no cause pérdidas económicas a la producción de maíz, en este sentido la utilización de la resistencia vegetal a plagas es un componente esencial de esta estrategia.

## Resistencia del maíz a las plagas

Durante la primera mitad del siglo XX, se inició un cambio en la utilización de cultivares de polinización

abierta a cultivares híbridos de maíz; con esta conversión, el desarrollo de nuevas líneas endogámicas y combinaciones híbridas se convirtió en un proceso continuo (Paliwal, 2001), lo que permitió la formación de nuevos híbridos de mayor rendimiento de grano, adaptación a condiciones de estrés abiótico y resistencia a enfermedades e insectos plaga. La resistencia genética del maíz a estos insectos, se define como la cantidad relativa de elementos heredables de la planta que permiten evitar o soportar el daño de los insectos. En términos agrícolas prácticos, un cultivar resistente al insecto plaga es aquel que rinde más que un cultivar susceptible, cuando se desarrolla y crece en presencia o con daño de la plaga (Badii y Garza, 2007). Los cultivares resistentes a insectos muestran menores niveles de daño o mayor tolerancia a los mismos, éstos tienen una relación diferente con el insecto

Tabla 2. Insecticidas químicos utilizados para el control de larvas de lepidópteros en el maíz.

Especie	Tipo	Insectos Plagas	Fuente
<i>Crisopa</i>	Depredador	<i>Helicoverpa</i> , <i>Spodoptera</i>	García y Tarango, 2009
<i>Trichogramma</i>	Parasitoide	<i>Helicoverpa</i> , <i>Diatraea</i> , <i>Ostrinia</i> , <i>Spodoptera</i>	García y Tarango, 2009
<i>Telenomus</i>	Parasitoide	<i>Helicoverpa</i> , <i>Spodoptera</i>	Morales, Gallardo, Vásquez, Ríos, 2001
<i>Chelonus</i>	Parasitoide	<i>Spodoptera</i>	Rodríguez-Mota, Ruiz-Cancino, Coronado-Blanco, Treviño-Carreón, Khalaim-Andrey, 2014
<i>Cotesia</i>	Parasitoide	<i>Spodoptera</i> , <i>Diatraea saccharalis</i>	Rodríguez-Mota et al., 2014
<i>Bacillus thuringiensis</i>	Entomopatógeno	Larvas lepidópteros	Sauka y Benintende, 2008
<i>Metarhizium</i>	Entomopatógeno	<i>Eoreuma loftini</i> , <i>Diatraea saccharalis</i>	Rodríguez-Del Bosque y Reyes-Mendez, 2013
<i>Beauveria bassiana</i>	Entomopatógeno	<i>Diatraea saccharalis</i>	Estrada, Romero y Snowball, 1997 Serra y Trumper, 2006

plaga en comparación a los susceptibles; esta relación permite identificar tres clases de resistencia: antibiosis, antixenosis y tolerancia (Badii y Garza, 2007). La antibiosis es una interacción, en la que una sustancia producida por la planta provoca la muerte del insecto, de modo que la abundancia del mismo y el daño subsecuente se reducen en comparación con el observado en un cultivar susceptible. La antixenosis es una clase de resistencia en la cual una o varias características de la planta disminuyen la preferencia del insecto para alimentarse u hospedarse en ella (Granados y Paliwal, 2001). Por último, la tolerancia es un tipo de resistencia en la cual la planta es capaz de soportar o recuperarse del daño causado por un insecto plaga, en términos agrícolas una planta tolerante tiene un rendimiento mayor al de una planta susceptible, con un daño similar de la plaga (Badii y Garza, 2007).

La resistencia de las plantas a insectos plaga presenta ventajas sobre otras estrategias de control directo; por ejemplo, la resistencia de las plantas a insectos es compatible con el uso de insecticidas y no es dependiente de la abundancia de la plaga a diferencia del control biológico, además es específica y sólo afecta a la plaga objetivo (Granados y Paliwal, 2001). A menudo, los efectos del uso de cultivares tolerantes a insectos son acumulativos a través del tiempo y usualmente la efectividad de los cultivares resistentes es de larga duración. La utilización de cultivares resistentes tiene sinergismo con los efectos de las estrategias de control natural, biológica y cultural de plagas; tiene un papel compatible y complementario con otras estrategias de control directo, acordes con los objetivos del manejo integrado de plagas; por lo que se considera que todos los cultivares utilizados deberían poseer resistencia a los insectos plaga (Granados y Paliwal, 2001).

## Mecanismos involucrados en la resistencia del maíz a insectos plaga

La resistencia a insectos plaga en una planta se traduce en un menor daño y reducción de la necesidad de utilización de estrategias de control, disminuyendo el costo de producción y aumentando la cantidad y calidad de la misma; además, de manera general se reducen los efectos nocivos en el ambiente provocados por el uso indiscriminado de insecticidas químicos. La resistencia de la planta al ataque de insectos es resul-

tado de un conjunto de mecanismos o factores que le confieren protección o tolerancia (Cruz, Hernández y Rivas, 2006); todas las plantas poseen un cierto grado de resistencia, por lo que sólo un limitado número de especies de insectos puede alimentarse de ellas. Tomando en cuenta lo anterior, es necesario conocer la importancia de cada uno de estos mecanismos; ya que la resistencia que exhiben las especies vegetales, se atribuye a uno o más de éstos, con múltiples interacciones entre ellos, con el ambiente y el insecto plaga (Oyama y Espinoza, 1986).

Por otra parte, la planta puede presentar resistencia preformada, si está determinada por propiedades ya existentes antes del ataque del insecto o una resistencia inducida, si resulta de estructuras o sustancias producidas como respuesta al ataque de la plaga (Veitia, 1999). En otro sentido los mecanismos que le confieren resistencia a la planta contra las plagas pueden ser mecánicos, por evasión, y fisiológicos. En el maíz los principales mecanismos que brindan resistencia mecánica contra larvas defoladoras y barrenadoras son la existencia de vellosidad en vainas, láminas y brácteas, mayor cobertura de la mazorca en desarrollo, resultado de un mayor número de brácteas con mayor longitud, espesor, dureza y de arreglo compacto (Widstrom, Bondari y McMillian, 1992). La dureza y textura cristalina del grano favorece un menor daño de las larvas (Velásquez y Diamont, 2014), en general la dureza o resistencia de los tejidos, puede permitir a un cultivar, disminuir o evitar el daño provocado por algunas plagas.

Por otra parte, la resistencia por evasión se genera cuando la presencia de la plaga no coincide con el ciclo biológico de la planta, de tal manera que ésta no es afectada. Se ha encontrado en el maíz que cultivares de ciclo corto presentan menor daño que los de ciclo largo, ya que tienen menos tiempo de exposición a los efectos de las plagas. Si se toma en cuenta que las larvas defoladoras y barrenadoras tienen un ciclo corto que les permite desarrollar varias generaciones durante el ciclo biológico de la misma planta (Satorre, 2014), cultivares precoces de maíz presentarán menor daño de estos insectos, además presentan mayores tasas de crecimiento y desarrollo, lo que se refleja en un menor efecto del daño producido por el insecto plaga. Por último, la resistencia debida a mecanismos fisiológicos es muy compleja y puede ser resultado de fac-

tores bioquímicos o relacionados con la regeneración de tejidos. En este sentido después de que un insecto provoca una lesión en los tejidos de la planta, algunos cultivares inducen respuestas al daño que incluyen la generación o liberación, percepción y transducción de señales específicas, que activan genes de defensa. Estos genes regulan la síntesis de proteínas que pueden participar en alguna de las siguientes funciones: reparación del tejido dañado de la planta, producción de sustancias que inhiben el crecimiento y desarrollo, alteran el sistema nervioso, tasa de reproducción y la supervivencia del insecto (Blanco y Aguirre, 2002).

Estas sustancias se alojan principalmente en el exterior de los tejidos y órganos, tal como la pared celular y las cutículas o en el interior de las vacuolas; algunas de las sustancias producidas son las agliconas de muchos flavonoides que aparecen depositadas en forma cristalina en el exterior de las hojas. Los compuestos alojados en las vacuolas suelen estar conjugados con carbohidratos o aminoácidos; su forma activa la aglicona hidrofóbica, es liberada por hidrólisis enzimática cuando el contenido vacuolar se vacía por la destrucción del tejido provocada por el daño del insecto, un ejemplo específico es la presencia de glucósidos de maysin en los estigmas de la inflorescencia femenina del maíz que inhiben el desarrollo normal de la larva de *Helicoverpa zea* (Lee, Byrne, McMullen, Snook, Wiseman, Widstrom y Coe, 1998). Las proteínas codificadas por los genes de defensa pueden también participar en la producción de moléculas que disminuyen la digestión del tejido de la planta, activan vías metabólicas de señales de heridas y ajustan el metabolismo de la planta a las demandas nutricionales impuestas por el daño del insecto. Por otra parte, el nivel de nutrientes en los tejidos de la planta afecta la susceptibilidad de la misma al ataque de insectos plaga en diversos sentidos. La habilidad de una planta a tolerar la incidencia de plagas está ligada a las condiciones nutrimentales de sus tejidos. Cultivos con contenidos óptimos de nitrógeno, muestran por lo general menor incidencia de plagas; esto parece atribuirse a niveles menores de nitratos libres en el follaje; por el contrario, desbalances nutricionales reducen la defensa de la planta (Altieri y Nicholls, 2006); igualmente, cuando los tejidos vegetales presentan una mayor calidad nutricional, las larvas cubren sus requerimientos nutrimentales para completar su ciclo,

con un menor consumo de tejido y en consecuencia provocan un menor daño.

En otro sentido, cuando la calidad nutricional de la planta hospedera es baja, disminuye la preferencia de algunos insectos, mientras que otros reabsorben los huevecillos como fuente de nutrientes y permiten la supervivencia de la madre (Awmack y Leather, 2002). Por lo que, la abundancia de alimentos de una determinada calidad se considera uno de los factores de mayor importancia; ya que los insectos necesitan proteínas, minerales, vitaminas y ciertos carbohidratos (Salazar, 1983). Además existen diferencias en los requerimientos alimenticios de los insectos de algunos compuestos específicos, en tal sentido cuando se logra una modificación en una determinada dieta se rompe el equilibrio en favor de la planta.

## Evolución del germoplasma nativo de maíz e insectos plaga

La búsqueda de nuevas fuentes de resistencia es un tema de importancia en los planes actuales de mejoramiento genético. La resistencia no es un concepto absoluto, las plantas y los insectos son elementos en evolución, pero el fitomejorador puede controlar y acelerar el cambio en favor de las plantas, con lo cual se rompe el equilibrio existente entre planta y plaga. De tal manera, que el nuevo equilibrio dinámico en el caso de cultivares resistentes, es en favor del cultivo mejorado (Salazar, 1983). Para lograr esto es indispensable contar con fuentes de resistencia a plagas; sin embargo, la posibilidad de identificarlas está estrechamente relacionada con la cantidad de germoplasma disponible (Granados y Paliwal, 2001).

Incluso cuando existe una gran diversidad genética en el maíz, el número de genotipos identificados como posibles fuentes de resistencia a larvas barrenadoras y defoliadoras, no es muy grande debido a que se ha dado mayor énfasis al desarrollo de las estrategias de control externo a la planta, principalmente control químico, dejando a un lado la utilización de la resistencia vegetal (Brechelt, 2004). Por lo tanto, la búsqueda de fuentes de resistencia debe de ser conducida de manera secuencial y sistemática (Granados y Paliwal, 2001); en primer lugar se debe de evaluar germoplasma elite, de alto rendimiento, con características agronómicas deseables y ampliamente adaptado, posteriormente si no se obtienen las fuentes de resisten-

cia se deberán evaluar materiales no elite, incluyendo poblaciones nativas locales, colecciones de bancos de germoplasma, germoplasma de otros programas de mejoramiento e incluso cultivares no adaptados. De manera general, el germoplasma de maíz nativo se considera una fuente potencial valiosa de resistencia a larvas de barrenadores y defoliadores; lo anterior sustentado en que este germoplasma procede de áreas con infestación natural constante, es decir se ha desarrollado continuamente bajo la presencia de una gran diversidad de insectos plaga, principalmente lepidópteros que atacan la planta completa durante todas sus etapas (Nexticapan-Garcéz et al., 2009). Lo anterior ocurre debido a diferentes factores, entre los más importantes están los ambientales y económicos; dentro del factor ambiental, las condiciones climáticas principalmente la temperatura y humedad en la que se desarrolla este cultivo favorecen el crecimiento, desarrollo y reproducción de este tipo de insectos; tanto así que la temperatura base, óptima y umbral del maíz es la misma para especies como *Spodoptera frugiperda* y *Helicoverpa zea*. Además, entre otras condiciones que han permitido la presencia constante de estas plagas, es el bajo nivel de tecnificación utilizado en sistema de producción de maíz nativo, con poco o nulo uso de insecticidas u otras estrategias de control, lo que ha contribuido a que exista un equilibrio entre los insectos plaga y este germoplasma (Salazar, 1983). Este equilibrio se sustenta en niveles de resistencia y tolerancia de la planta que permiten su coexistencia con el insecto;

además los agricultores han desarrollado prácticas agronómicas tradicionales que les permiten conservar el cultivo con niveles de infestación bajos, estas prácticas se deben promover, ya que son de uso común, bajo costo, eficaces y específicas para las características del germoplasma nativo, favoreciendo su uso y conservación; son el resultado de conocimientos que se han heredado a través de generaciones. A pesar de lo anterior, el potencial de uso de este germoplasma dentro de programas de mejoramiento genético para resistencia a plagas ha sido desaprovechado, debido principalmente al desconocimiento del valor de este recurso fitogenético, así como a la complejidad de las relaciones existentes entre las características que confieren resistencia a la planta, con el insecto plaga y el ambiente. Resultado de esto, el germoplasma de maíz nativo de México se encuentra en riesgo de pérdida y degradación, además de que en los últimos años existe el riesgo de contaminación por material genéticamente modificado, como consecuencia de la tentativa de introducción y liberación del cultivo de maíz transgénico (Ávila, Massieu, Noreiro y González, 2014).

## Maíz transgénico resistente a plagas del follaje

En la última década, con el sustento de favorecer la seguridad alimentaria en México se pretende la introducción y liberación del cultivo de maíz genéticamente modificado o también conocido como maíz transgénico; únicamente existen dos tipos de maíz

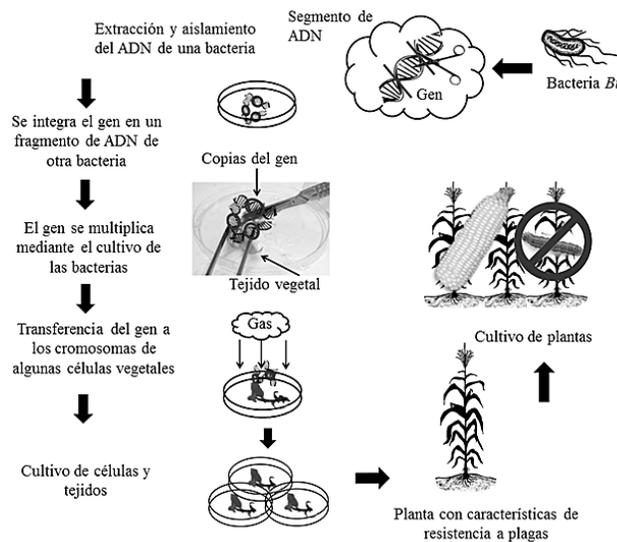


Figura 2. Proceso de obtención de un maíz transgénico resistente a larvas de Lepidópteros.

transgénico comercial: el resistente a los herbicidas glifosato o glufosinato de amonio y el maíz Bt (*Bacillus thuringiensis*). Al maíz Bt se le ha insertado un gen de la bacteria *Bacillus thuringiensis*, lo que le permite producir en sus tejidos proteínas Cry (Figura 2), tóxicas para ciertos insectos; en consecuencia cuando las larvas de lepidópteros se alimentan de la hoja o del tallo mueren.

Este tipo de cultivares se utiliza ampliamente en Estados Unidos de América, Argentina y Europa donde el barrenador del tallo (*Diatraea saccharalis*) y el barrenador europeo, (*Ostrinia nubilalis*) son las principales plagas del maíz. Actualmente las empresas productoras de semillas transgénicas sostienen que el maíz Bt también es efectivo contra otro tipo de larvas de lepidópteros y algunos coleópteros. Los cultivos transgénicos más recientes contienen combinaciones de distintos genes, que le confieren de manera conjunta resistencia a herbicidas e insectos. Sin embargo, la posibilidad de establecimiento de estos materiales en México ha provocado una gran controversia, ya que es centro de origen, domesticación y diversificación de este cultivo (González, López, Briones, Varela, Reyes y Pecina, 2014) y por lo tanto la utilización de cultivares transgénicos pondría en riesgo de contaminación al germoplasma nativo (Reséndiz, López, Briones, Mendoza y Varela, 2014). El maíz es un cultivo de polinización cruzada, durante la antesis el polen de una planta fecunda a las plantas vecinas, de tal manera que los granos de una mazorca junto con todas las mazorcas de las plantas de un lote serán diferentes entre ellas y también de la generación precedente. El polen puede trasladarse grandes distancias sin perder viabilidad; de esta manera el maíz transgénico intercambiaría información genética y contaminaría la gran diversidad de maíces nativos y teocintles. Es así que la coexistencia separada del maíz transgénico con el maíz convencional híbrido o nativo es biológicamente imposible (De Ita, Sandoval y Hernández, 2013), provocando un problema en el marco legal, si el germoplasma nativo es contaminado, ya que los transgénicos han sido patentados y su uso es restringido de acuerdo a los protocolos de las compañías que los han desarrollado (Bonilla, 2014).

Además existen múltiples efectos negativos potenciales derivados de su utilización, como la posibilidad de recombinación de virus y bacterias dando origen a

nuevas enfermedades, transferencia de la resistencia a antibióticos (Altieri, 1998), generación de alergias, residuos tóxicos en los alimentos (Chaparro, 2011), efectos tóxicos sobre organismos benéficos para la agricultura (Singh, Ghai, Paul y Jain, 2006). Por estas razones un grupo de científicos mexicanos integrantes del Comité Nacional de Bioseguridad Agrícola establecieron una moratoria de facto a la siembra experimental y comercial de maíz transgénico, a partir de 1998 (De Ita et al., 2013).

## Resistencia de insectos a maíz Bt

En Estados Unidos en 1996 se estableció por primera vez maíz Bt; sin embargo, la presión evolutiva ha provocado resistencia de diversas especies de insectos a las toxinas Cry y 1Ab (Van Rensburg, 2007; Massieu, 2009). Al momento de introducir las plantas transgénicas Bt, se esperaba que los insectos generaran resistencia entre tres y cinco años, pero tardó más de diez y ahora se deben de buscar otras estrategias de control. Se ha incrementado el número de especies de insectos que han desarrollado resistencia a los cultivos transgénicos, esto obliga a los agricultores a volver a utilizar las estrategias fitosanitarias tradicionales para hacer frente a las plagas. Los insectos pueden desarrollar resistencia a las toxinas Bt en periodos cortos de tiempo (Zenner, Arévalo, Mejía y Díaz, 2009); resaltando lo alarmante que resulta el aumento de especies de insectos resistentes a los cultivos transgénicos (Altieri, 1998), como el incremento de las áreas de cultivo destinadas a la producción de alimentos modificados genéticamente (Santamarta, 2004). Esto demuestra que la utilización de maíz Bt es una estrategia de control de plagas a corto plazo, con múltiples riesgos sustentados en el desconocimiento de las consecuencias de su establecimiento en los centros de origen, domesticación y diversificación del maíz; lo antes mencionado, resalta que pasar por alto los riesgos y las consecuencias de la utilización de cultivares de maíz transgénicos en México conlleva un peligro para la seguridad alimentaria, autonomía de la producción de maíz y la conservación de la diversidad de este germoplasma.

## Conclusiones

Debido a las condiciones agroecológicas en las cuales se ha desarrollado el germoplasma de maíz nativo, se

considera una fuente valiosa de resistencia a larvas barrenadoras y defoliadoras, la cual no ha sido explotada en toda su magnitud.

La explotación de este recurso dentro de programas de fitomejoramiento como una fuente de resistencia a plagas, permite el desarrollo de cultivares con resistencia a plagas específicas para cada región agroecológica, altamente adaptados y de menor costo.

La generación de cultivares con resistencia a plagas mediante procedimientos tradicionales de fitomejoramiento, favorece la disminución de la problemática ambiental generada por el uso indiscriminado de insecticidas químicos, además permite justificar la negativa de introducción y liberación comercial de material transgénico en México **T**

## Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento al Dr. Jacinto Treviño Carreón de la Facultad de Ingeniería y Ciencias de la Universidad Autónoma de Tamaulipas por su revisión, sugerencias y aportaciones para la mejora del presente documento.

## Bibliografía

- Altieri, M. (1998). Riesgos ambientales de los cultivos transgénicos: una evaluación agroecológica. *Agricultura Técnica en México* 24(2):121-130.
- Altieri, M. A. y C. Nicholls. (2006). Optimizando el manejo agroecológico de plagas a través de la salud del suelo. *Agroecología* 1:29-36.
- AMIFAC (Asociación Mexicana de la Industria Fitosanitaria A.C.) (2007). Plan de manejo de envases vacíos de agroquímicos y afines. México. AMIFAC.
- Arrieta K., C. Salazar, R. O. Campo, N. Villarreal. (2007). Enfermedades patogénicas en los híbridos de maíz (*Zea mays*) en el medio y bajo Sinú del departamento de Córdoba. *Temas Agrarios* 12:58-69.
- Ávila F., Castañeda Y., Massieu Y., Noreiro L. y González A. (2014). Los productores de maíz en Puebla ante la liberación de maíz genéticamente modificado. *Sociológica* 82:45-81.
- Awmack, C. S. and S. R. Leather. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817-844.
- Badii M. H. y V. Garza A. (2007). Resistencia en Insectos, Plantas y Microorganismos. *CULCyT*. 18: 9-25.
- Barros-Ríos, J., R. A. Malvar, R. Santiago. (2011). Función de la pared celular del maíz (*Zea mays* L.) Como mecanismo de defensa frente a la plaga del taladro (*Ostrinia Nubilalis* Hüb. y *Sesamia Nonagrioides* Lef.)\*. *REB* 30(4): 132-142.
- Blanco L., A. y C. Aguirre M. (2002). Proteínas Involucradas en los Mecanismos de Defensa de Plantas. *Acta Universitaria* 12:3-28.
- Bonilla, G., A. L. (2014). Debilidad regulatoria de los transgénicos en Guatemala; alternativas, riesgos, amenazas e intereses. *Revista Iberoamericana de Economía Ecológica* 22:35-51.
- Brechelt, A. (2004). El manejo ecológico de plagas y enfermedades. Santiago de Chile: RAP-AL.
- Brewbaker, J. L. (2015). Diversity and genetics of tassel branch numbers in maize. *Crop Science* 55:65-78.
- Casmuz, A. M. L. Juárez, M. G. Socías, M. G. Murúa, S. Prieto, S. Medina, E. Willink y G. Gastaminza. (2010). Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 69 (3-4): 209-231.
- Chaparro G., A. (2011). Cultivos transgénicos: entre los riesgos biológicos y los beneficios ambientales y económicos. *Acta Biológica Colombiana*. 16(3):231-251.
- Cortez-Mondaca, E., Valenzuela-Escoboza, F. A., González-Calderón, V. M., Leal-León, V. M., & Grivel-Castro, M. M. (2011). Efectividad de insecticidas novedosos al 100% y 50% de la dosis sobre gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) en maíz. *Entomología Mexicana* 10(1):488-492.
- Cruz B., M., Y. Hernández F. y E. Rivas F. (2006). Mecanismos de resistencia de las plantas al ataque de patógenos y plagas. *Temas de Ciencia y Tecnología* 10:45-54.
- De Ita A., D. Sandoval e I. Hernández. (2013). Alerta roja: Maíz transgénico en México. *El Surco* 2:1-16.
- Delgado M., R., J. A. S. Escalante E., R. Díaz R., A. Trinidad S., E. J. Morales R. y E. Sosa M. (2014).

- Defoliación en maíz y su efecto sobre el rendimiento de frijol-maíz en asociación. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 6:1015-1027.
- Estrada, M. E., M. Romero y M. Snowball. (1997). Aplicación de *Beauveria bassiana* en la lucha biológica contra *Diatraea saccharalis*. *Caña de Azúcar* 15 (1): 39-43.
- García, N. G., y S. H. Tarango, R. (2009). Manejo biorracional del gusano cogollero en maíz. Folleto técnico No. 30. Delicias, Chihuahua, México. INIFAP.
- González M. J., J. A. López S., F. Briones E., S. E. Varela F., C. A. Reyes M., J. A. Pecina M. (2014). Programa de manejo, conservación y mejoramiento de maíz nativo de la Facultad de Ingeniería y Ciencias de la UAT. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes* 62:77-84.
- Granados, G. (2001). Manejo integrado de plagas. En: Paliwal, R. L., G. Granados, H. R. Lafitte, A. D. Violic y J. P. Marathée. *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. Italia. FAO.
- Granados, G. y R. L. Paliwal. (2001). Mejoramiento para resistencia a los insectos. En: Paliwal, R. L., G. Granados, H. R. Lafitte, A. D. Violic y J. P. Marathée. *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. Italia. FAO.
- Guédez, C., C. Castillo, L. Cañizales y R. Olivar (2008). Control biológico: una herramienta para el desarrollo sustentable y sostenible. *Academia – Trujillo – Venezuela VII*. (13):50-74.
- Lee, E. A., P. F. Byrne, M. D. McMullen, M. E. Snook, B. R. Wiseman, N. W. Widstrom and E. H. Coe. (1998). Genetic mechanisms underlying apimaysin and maysin synthesis and corn earworm antibiosis in maize (*Zea mays* L.). *The Genetics Society of America*. 149: 1997-2006.
- Massieu T., Y. C. (2009). Cultivos y alimentos transgénicos en México El debate, los actores y las fuerzas sociopolíticas. *Argumentos* 22(59): 217-243.
- Morales S., J., J. S. Gallardo V., C. Vásquez y Y. Ríos. (2001). Respuesta funcional de *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bioagro*, 13(2):49-55.
- Nexticapan-Garcéz, A., A. Magdub-Méndez, S. Vergara-Yoisura, R. Martín-Mex, A. Larqué-Saavedra. (2009). Fluctuación poblacional y daños causados por gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda* JE Smith) en maíz cultivado en el sistema de producción continua afectado por el huracán Isidoro. *Universidad y Ciencia trópico húmedo*. 25:273-277.
- Oyama, K. y F. Espinoza. (1986). La importancia de la coevolución, Herviboros y plantas ¿Como interactúan? *Ciencias* 38-46.
- Paliwal, R. L. (2001). Introducción al maíz y su importancia. En: Paliwal, R. L., G. Granados, H. R. Lafitte y A. D. Violic (eds.). *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. FAO. Italia.
- Pecina M., J. A., M. C. Mendoza C., J. A. López S., F. Castillo G., M. Mendoza R. y J. Ortiz C. (2011). Rendimiento de grano y sus componentes en maíces nativos de Tamaulipas evaluados en ambientes contrastantes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34:85-92.
- Reséndiz R., Z., J. A. López S., F. Briones E., M. C. Mendoza C. y S. E. Varela F. (2014). Situación actual de los sistemas de producción de grano de maíz en Tamaulipas, México. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes* 62:70-76.
- Rodríguez-Del-Bosque L. A. and C. A. Reyes-Méndez (2013). *Eoreuma loftini* Displaced *Diatraea lineolata* and *D. saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) as the Main Corn Stalkborer in Northern Tamaulipas, México. *Southwestern Entomologist*, 38(1):75-78.
- Rodríguez-Mota, A.J., Ruíz-Cancino, E., Coronado-Blanco, J. M., Treviño-Carreón, J., Khalaim-Andrey, I. (2014). Avispas ichneumonoideas que atacan al gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.) en México. *Agroproductividad* 28-31.
- Salazar V., J. (1983). Las plantas cultivadas y su resistencia a plagas. *Divulga* No. 13. Argentina. FONIAP.
- Santamarta, J. (2004). Los transgénicos en el mundo: El qué, quién, cuánto, cuándo, dónde y por qué de los transgénicos. *World Watch* 24-28.
- Satorre, E. H. (2014). Manejo de Insectos en Maíz: Oportunidades y desafíos de la biotecnología

- para el manejo de *Diatraea saccharalis* (barrenador del tallo) y *Spodoptera frugiperda* (isoca del cogollo). Argentina. Pioneer.
- Sauka D. H. y G. B. Benintende. (2008). *Bacillus thuringiensis*: generalidades. Un acercamiento a su empleo en el biocontrol de insectos lepidópteros que son plagas agrícolas. *Revista Argentina de Microbiología*. 40: 124-140.
- Schaefer, C. M. and R. Bernardo. (2013). Genomewide association mapping of flowering time, kernel composition, and disease resistance in historical Minnesota maize inbreds. *Crop Science* 53:2518-2529.
- Schmidt-Durán A., V. Villalba-Velásquez, R. Chacón-Cerdas, K. Martínez, D. Flores-Mora. 2015. Larval stage prediction model of *Spodoptera frugiperda* collected in fig (*Ficus carica*) and discovery of *Apanteles* sp. as its parasitoid. *Tecnología en Marcha* 28(1):47-58.
- Séralini, G. E., E. Clair, R. Mesnage, S. Gress, N. Defarge, M. Malatesta, D. Hennequin and J. S. de Vendômois, (2014). Republished study: long-term toxicity of aRoundup herbicide and a Roundup-tolerant genetically modified maize. *Environmental Sciences Europe* 26:14.
- Serra, G. y E. Trumper. (2006). Estimación de incidencia de daños provocados por larvas de *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) en tallos de maíz mediante evaluación de signos externos de infestación. *Agriscientia XXIII* (1): 1-7.
- Singh, O. V., S. Ghai, D. Paul and R. K. Jain. 2006. Genetically modified crops: success, safety assessment, and public concern. *Applied Microbiology and Biotechnology* 71(5):598-607.
- Smith, D. R. and D. G. White. (1988). *Diseases of Corn*. In: agronomy monograph 18. G. F. Sprague and J. W. Dudley (ed.) *Corn and Corn Improvement*. USA.
- Soengas, F., M. P., P. Velasco P., R. A. Malvar P., P. Revilla T. y A. Ordás P. (2000). Herencia de la resistencia del maíz dulce a *Sesamia nonagrioides*. *Actas de Horticultura* 30: 317-322.
- Van Rensburg, J. B. J. 2007. First report of field resistance by the stem borer, *Busseola fusca* (Fuller) to Bt-transgenic maize. *South African Journal of Plant and Soil* 24(3):147-151.
- Valdez-Torres, J. B., F. Soto-Landeros, T. Osuna-Enciso y M. A. Báez-Sañudo. (2012). Modelos de predicción fenológica para maíz blanco (*Zea mays* L.) y gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith). *Agrociencia* 46:399-410.
- Veitía R. M. (1999). Mecanismos de resistencia de las plantas al ataque de patógenos. En: Trabajo del curso postgrado de Fitopatología. Cuba. UNAH.
- Velásquez S. R. y D. Diamont. (2014). Micromorfología de la epidermis foliar de cultivares de arroz Venezolano (Poaceae) asociado con el daño mecánico de sogata *Tagosodes orizicolus* (Homoptera: Delphacidae). *Revista Biología Tropical* 62: 819-827.
- Vía rural agro y construcción. (2015). Insecticidas para cultivos de maíz ordenados por marcas. <http://www.viarural.com.ar/viarural.com.ar/agricultura/maiz/insecticidas.htm> fecha de consulta: junio (2015).
- Vilaseca, C. J., L. G. Baptiste, A. López A. (2008). Incidencia de los márgenes sobre el control biológico natural de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en cultivos de arroz. *Revista Corpoica - Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 9: 45-54.
- Widstrom, N. W., Bondari, K., and McMillian, W. W. (1992). Hybrid performance among maize populations selected for resistance to insects. *Crop Science* 32(1): 85-89.
- Zenner P, I., H. A. Arévalo M., R. Mejía C. y J. L. Díaz S. 2009. *Spodoptera frugiperda*: respuesta de distintas poblaciones a la toxina Cry1Ab. *Revista Colombiana de Entomología* 35(1):34-41.