



El Colegio de la Frontera Sur

Atracción, preferencia de alimentación y desarrollo de larvas
de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) en dos
variedades de maíz.

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Wilmar de la Rosa Cancino

2015

Dedicatoria

A Dios

¡Infinitas GRACIAS!...

¡Sé fuerte y valiente! ¡No tengas miedo ni te desanimes!
Porque el Señor tu Dios te acompañará
Dondequieras que vayas.
Josué 1:9 (NVI)

A mis padres

Javi y Mari, por haberme apoyado incesante e
incansablemente, por creer en mí
y por nunca dejar que renunciara
a mis metas y sueños; ¡gracias totales!

¡Los amo!

A mis hermanos

Javi y Ley, porque la vida no sería tan divertida sino
tuviese hermanos como ustedes,
gracias por los abrazos, los jalones de oreja,
y por todas las risas que hemos
compartido juntos, los amo...

A la pequeña Isabella

Te amo, has sido un rayo de luz que
llegó para ser constante e iluminarnos
con su sonrisa en los días de oscuridad...

“Celebremos la vida hoy, que después... después quien sabe...”

Agradecimientos

A El Colegio de la Frontera Sur por permitirme realizar mis estudios de maestría y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme una beca para realizar mis estudios de posgrado (número de becario 269986).

Al Dr. Edi A. Malo Rivera, director de la Tesis, por haberme aceptado como su estudiante y estar siempre al pendiente mostrando disponibilidad para el asesoramiento de este trabajo, brindando su ayuda y consejos, y por estar abierto a sugerencias para el mejoramiento de la tesis.

Al Dr. Julio C. Rojas León, Dr. Leopoldo C. Cruz López y Dr. Alfredo Castillo Vera por su constante apoyo en la revisión del escrito, sugerencias y opiniones; y por su valiosa contribución en la finalización de este proyecto.

Al Dr. Hugo Perales, por proveer las semillas de maíz variedad Tuxpeño, las cuales fueron necesarias para la obtención de las plantas de maíz, sin las cuales, no se hubiese podido realizar ninguno de los experimentos aquí mencionados.

Al M. en C. Javier Valle Mora por la disponibilidad y apoyo en el análisis estadístico de este proyecto de investigación.

Al M. en C. Antonio Santiesteban Hernández por el apoyo brindado, por sugerencias, consejos y opiniones para buscar mejorar constantemente este proyecto.

Al Técnico Armando Virgen Sánchez por su apoyo y consejos en la realización de los experimentos, por su colaboración en los experimentos en campo y en laboratorio.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología Química de insectos, quienes hicieron que mi estancia en esta institución y en el laboratorio fuera más amena y armoniosa; además de contribuir directa o indirectamente con sus comentarios para buscar en todo momento, la mejora de este proyecto.

A todos aquellos que directa o indirectamente se hicieron presentes durante esta travesía que culmina de esta manera, gracias a mis amigos, compañeros y demás personas que estuvieron pendientes de mi proyecto y a los cuales agradezco sincera y honestamente.

INDICE GENERAL

	Página
RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
2. HIPOTESIS.....	4
3. OBJETIVO GENERAL.....	4
4. OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	4
5. MATERIALES Y METODOS.....	5
5.1. Plantas de maíz.....	5
5.2. Cría de insectos.....	5
5.3. Atracción de larvas de gusano cogollero a volátiles de maíz.....	6
5.4. Fidelidad a hospedera.....	7
5.5. Tasa de consumo.....	7
5.6. Desarrollo.....	8
5.7. Evaluación de campo.....	8
5.8. Análisis Estadístico.....	9
6. RESULTADOS.....	10
6.1. Atracción de larvas de gusano cogollero a volátiles de maíz.....	10
6.2. Fidelidad a hospedera.....	11
6.3. Tasa de consumo.....	12
6.4. Desarrollo.....	12
6.5. Evaluación de campo.....	14
7. DISCUSIÓN.....	15

8. CONCLUSIONES.....	20
9. LITERATURA CITADA.....	21
10. ANEXOS.....	28

Índice de figuras

	Página
Figura 1. Respuesta de atracción de larvas de 5º estadio de <i>Spodoptera frugiperda</i> a plantas de maíz en el olfatómetro de vidrio tipo “Y”. NR: no respuesta; (n = 100).	10
Figura 2. Modelo de predicción basado en la respuesta de larvas de <i>Spodoptera frugiperda</i> a la planta huésped.	11
Figura 3. Proporción de sobrevivencia de <i>Spodoptera frugiperda</i> con dieta a base de maíz Pioneer P4063W y Tuxpeño. A) Larvas, B) Pupa y C) Desarrollo.	13
Figura 4. Porcentaje de plantas dañadas por <i>Spodoptera frugiperda</i> en maíz Pioneer P4063W y Tuxpeño en dos parcelas experimentales en el campo.	14

Resumen

El gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae), es una plaga de importancia económica del maíz y de otros cultivos en América. Hay evidencias que sugieren que maíces de variedades recientes parecen haber perdido parte de sus defensas durante el proceso de domesticación. En el presente estudio, se evaluó la atracción, preferencia de alimentación (fidelidad de hospedera y tasa de consumo) y el desarrollo de larvas de *S. frugiperda* en un maíz híbrido Pioneer P4063w y en un maíz raza Tuxpeño. Adicionalmente, se evaluó el daño producido por *S. frugiperda* a plantas de maíz Pioneer y Tuxpeño P4063W en campo. Nuestros resultados muestran que larvas de 5° estadio fueron más atraídas a plantas de maíz Pioneer P4063W que a plantas de Tuxpeño en un olfatómetro de vidrio tipo “Y”. Además, el gusano cogollero mostró mayor fidelidad a hojas de maíz Pioneer P4063W que a Tuxpeño pero la tasa de consumo de larvas fue similar para ambos tipos de plantas de maíz. El ciclo de vida de *S. frugiperda* fue significativamente más largo cuando se alimentó con hojas de maíz Tuxpeño que con Pioneer P4063W. En el campo, las plantas de maíz Pioneer P4063W fueron más infestadas comparadas con plantas de maíz Tuxpeño.

PALABRAS CLAVE: Atracción, Desarrollo, Maíz, Pioneer P4063W, Preferencia, Tuxpeño.

Introducción.

El gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae) tiene una amplia distribución geográfica desde Norteamérica hasta Argentina (Andrews 1988). Es un insecto polífago que ataca muchas plantas hospederas, incluidos algunas cultivadas como el maíz (*Zea mays* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* L.), arroz (*Oryza sativa* L.), algodón (*Gossypium herbaceum* L.) y la alfalfa (*Medicago sativa* L.), entre otros (Luginbill 1928; Sparks 1979; Capinera 2002; Farías-Rivera et al. 2002). Aunque el gusano cogollero tiene una amplia gama de hospederas, este insecto no tiene el mismo éxito en todas las plantas hospederas (Murúa et al. 2008; Barros et al. 2010; Bodegas et al. 2013), posiblemente debido a que difieren en sus características físicas y químicas. Varios estudios han demostrado que la selección artificial de las plantas cultivadas puede alterar los mecanismos de defensa de la planta, afectando la interacción de la planta con sus herbívoros y sus enemigos naturales (Benrey et al. 1998; Bottrell et al. 1998; Chen y Welter 2002; Chen y Welter 2007; Chen et al. 2015). El proceso de domesticación y la selección agrícola ha llevado a disminuir las defensas de la planta debido a las compensaciones entre la productividad y la defensa, ya que la atención suele centrarse en los alelos relacionados con la mejora de la productividad y no en los alelos relacionados con la defensa (Evans 1993; Mole 1994; Rosenthal y Dirzo 1997). Por ejemplo, algunos de los rasgos defensivos del maíz pueden haber cambiado durante la reproducción selectiva, siendo más evidente para los genotipos recientes que para las variedades criollas (Rosenthal y Dirzo 1997; Davila-Flores et al. 2013; Bellota et al. 2013; De Lange et al. 2014). Además, el mejoramiento del maíz puede haber alterado la liberación de compuestos volátiles que son importantes para atraer a los enemigos naturales de los insectos herbívoros (Rasmann et al. 2005; Köllner et al. 2008; Tamiru et al. 2011; de Lange

et al. 2014). Insectos fitófagos también pueden usar compuestos volátiles para discriminar entre cultivares de plantas hospederas (Khan et al. 1987; Da Costa et al. 2011; Malo et al. 2012), aunque pocos estudios se han realizado con el maíz (Midega et al. 2011; Mutyambai et al. 2014).

En este estudio se investigó si larvas del gusano cogollero son capaces de discriminar entre dos tipos de plantas de maíz, raza Tuxpeño e híbrido Pioneer P4063W, y cómo esta elección afecta su desarrollo. Además, se evaluó el nivel de daño causado por este insecto entre estos dos tipos de plantas de maíz en el campo.

Hipótesis

El maíz raza Tuxpeño posee mayores cualidades de resistencia en comparación con un maíz híbrido Pioneer P4063W.

Objetivo General

Conocer la preferencia de larvas de *Spodoptera frugiperda* a dos tipos de maíz (maíz raza Tuxpeño e híbrido Pioneer P4063W) y el efecto en su desarrollo.

Objetivos Específicos

1. Determinar la respuesta de larvas de *Spodoptera frugiperda* a dos tipos de maíz.
2. Determinar el porcentaje de fibra y la tasa de consumo en larvas de *S. frugiperda*.
3. Determinar el tiempo de permanencia en hospedera de larvas de *S. frugiperda*.
4. Conocer el efecto de la dieta de larvas en adultos de *Spodoptera frugiperda*.
5. Evaluar el porcentaje de daño en campo con dos tipos de maíz.

Materiales y Métodos

Plantas de maíz

Se utilizaron dos tipos de plantas de maíz en este estudio: maíz híbrido Pioneer P4063W y maíz raza Tuxpeño (*Zea mays L.*). La variedad Pioneer P4063W muestra una alta tolerancia a la pudrición y la sequía (<http://mexico.pioneer.com/Productos/tabid/95/language/en-US/Default.aspx>), sin embargo, en la Costa de Chiapas es muy atacada por el gusano cogollero (Unión de Ejidos Emiliano Zapata, comunicación personal). Por lo tanto, suponemos que Pioneer P4063w es un híbrido susceptible al gusano cogollero (Molina-Ochoa et al. 1997). Las semillas se sembraron individualmente en macetas de plástico (11,5 cm x 13 cm de diámetro) con suelo (Miracle-gro®, México). Las plantas se fertilizaron cada 12 días con fertilizante comercial NPK (17:17:17). Las plantas se colocaron en un invernadero con dimensiones de 3 x 4 x 2.3 m para evitar daños por otros insectos. Para la realización de los experimentos, se utilizaron plantas sanas de 25 a 30 días de edad.

Cría de Insectos

La cría de *S. frugiperda* se inició a partir de larvas recolectadas en cultivos de plantas de maíz y sorgo, ubicados alrededor de la ciudad de Tapachula, Chiapas. Las larvas fueron criadas individualmente en recipientes de plástico con dieta artificial (Rojas et al. 2003) bajo condiciones de $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$, 60-70% de humedad relativa y un fotoperiodo de 14:10 h L:D. Larvas de segundo y quinto estadio se utilizaron en los experimentos.

Atracción de larvas de gusano cogollero a volátiles de maíz

La atracción de larvas de *S. frugiperda* a plantas de maíz Pioneer y Tuxpeño P4063W se evaluó en un olfatómetro de vidrio tipo "Y" de 5 cm de largo por 0.5 cm de diámetro y dos brazos (5 cm de largo y 0.5 cm de diámetro; Rojas et al. 2006). Larvas de *S. frugiperda* se colocaron individualmente en recipientes de plástico sin alimentos durante un periodo de 8-10 h antes de la prueba. El bioensayo se inició cuando una larva se liberó en la base del tubo "Y" y se le permitió caminar por 5 minutos hacia uno de los brazos. Las larvas que no eligieron cualquiera de los brazos en el período de observación, se contabilizaron y registraron como no respuesta (NR). Se realizaron las siguientes pruebas: 1) Planta de maíz Pioneer P4063W vs. Aire limpio, 2) planta de maíz Tuxpeño vs. Aire limpio, y 3) planta de maíz Pioneer P4063W vs. Planta de maíz Tuxpeño. Las plantas de maíz se colocaron en una cámara de vidrio cilíndrico (58 cm de largo x 18.5 cm de diámetro interno) con una entrada, donde entró un flujo de aire purificado, y una salida, conectada mediante un tubo Tygon a los brazos del olfatómetro. El flujo de aire fue regulado por medidores de flujo (Gilmont Instrumentos, Barnant Co., Barrington, IL, US) que permitieron regular el flujo de aire a 0.5 l/min. Las plantas se cambiaron después de cada repetición. El experimento se realizó con larvas de quinto estadio ($n = 100$). El olfatómetro y las cámaras cilíndricas de vidrio se lavaron con jabón neutro, agua y acetona, y después se secaron en el horno a 100°C durante 30 min. Las observaciones se llevaron a cabo entre las 10:00 y 16:00 horas a 25 °C y 55% HR. La iluminación fue proporcionada por seis bombillas fluorescentes (39 W; Philips, USA) con una intensidad de 1676 lux ubicada a 120 cm directamente sobre el olfatómetro.

Fidelidad a planta hospedera

En este experimento, la fidelidad a hospedera de *S. frugiperda* para cualquiera de las dos variedades de maíz se evaluó utilizando la metodología reportada por Bernal et al. (2015). Para este bioensayo, se utilizó una placa de Petri de vidrio (9 cm de diámetro) como arena experimental. Una pieza de papel de filtro humedecido (2 x 2 cm) se colocó en el centro de la arena y sobre esta, una pieza de hoja de maíz Pioneer o Tuxpeño del mismo tamaño (2 x 2 cm). Posteriormente, con la ayuda de un pincel, una larva de segundo estadio se depositó suavemente en el centro de la hoja. La presencia de la larva dentro o fuera de la hoja se registró cada 10 min durante un período de 4 h. Para cada tipo de planta de maíz, se realizaron 56 repeticiones. Las observaciones se llevaron a cabo entre 10:00 y 14:00 horas a 25 °C y 55% RH. La iluminación fue proporcionada por seis bombillas fluorescentes (39 W; Philips, USA) con una intensidad de 1676 lux ubicada a 120 cm directamente sobre la arena experimental.

Tasa de consumo

El consumo por larvas de *S. frugiperda* en los dos tipos de maíz se evaluó como una medida de su preferencia de alimentación. Previamente, las larvas se colocaron individualmente en envases plásticos (3.5 cm de alto y 4 cm de diámetro) y se dejaron sin alimento (dieta) por un período de 24 h. Después de este tiempo, pedazos de hojas de Pioneer P4063W o Tuxpeño previamente pesadas, se introdujeron en los recipientes con las larvas. Las larvas fueron alimentadas con estas hojas durante 24 h. La tasa de consumo se calculó por diferencia del peso inicial y el peso final de los trozos de hoja. El experimento se realizó utilizando larvas de segundo y quinto estadio ($n = 100$, respectivamente). El contenido de fibra cruda en las hojas de cada variedad de maíz se midió para correlacionar el contenido de fibra y la tasa de consumo de larvas de gusano cogollero.

La determinación de fibra cruda de hojas de plantas de maíz Pioneer P4063W y Tuxpeño se realizó mediante digestión ácida/alcalina en equipos ANKOM y el uso de bolsas de filtro F57, basado en la norma NMX-F-613-NORMEX-2003 para la determinación de fibra cruda en alimentos.

Desarrollo

Este experimento se realizó para evaluar el efecto de ambos tipos de maíz en el desarrollo de *S. frugiperda*. Larvas de segundo estadio se colocaron individualmente en recipientes de plástico (3,5 x 4 cm de diámetro). Las larvas fueron alimentadas durante todo su ciclo de vida con hojas de Pioneer P4063W o Tuxpeño hasta la fase de pupa. Las hojas que se ofrecieron a las larvas se cambiaron todos los días. Se registraron los siguientes datos: índice de mortalidad larvaria, días transcurridos hasta el estado de pupa, peso, anchura y longitud de las pupas, y días necesarios para llegar al estado adulto. En total, se realizaron 100 repeticiones por cada tipo de maíz. Además, se colocaron 10 parejas individuales en bolsas de papel con alimento durante 3 días, se obtuvieron las primeras ovoposiciones para registrar la fecundidad (número de huevos) y la fertilidad de las hembras para cada tratamiento.

Evaluación de campo

Para evaluar los daños causados por *S. frugiperda* a las dos tipos de maíz, se llevó a cabo un experimento de campo en una zona donde la presencia de daño por el gusano cogollero es común. La zona se encuentra en el ejido El manzano, cerca de Tapachula, Chiapas. Dos parcelas de 20 x 25 m se establecieron en diferentes momentos; en el primero, la siembra se hizo en junio de 2014, mientras que la segunda parcela se estableció dos meses después. En cada parcela se sembraron cinco surcos de maíz Pioneer P4063W y luego cinco surcos de

Tuxpeño; la distancia entre las hileras fue de 1 m, y 0.8 m de distancia entre plantas. En total, se tuvieron 2500 plantas en cada parcela. Cada semana, 50 plantas por tratamiento se tomaron y se muestraron de manera aleatoria. En total, se realizaron 6 muestreos para cada parcela. Durante el muestreo, las plantas fueron examinadas visualmente, buscando los signos típicos ocasionados por larvas de *S. frugiperda* (por ejemplo, hojas mordidas y presencia de heces en el cogollo).

Análisis estadístico

Los datos de la atracción de las plantas de maíz de Pioneer P4063W y Tuxpeño en el olfatómetro de vidrio tubo “Y” se analizó mediante la prueba de G con corrección de Williams (Microsoft Excel 2007). La tasa de consumo y los datos de contenido de fibra se analizaron usando una prueba *t* suponiendo varianzas desiguales (Microsoft Excel 2007). Para analizar los datos de fidelidad a planta hospedera se realizó un análisis de medidas repetidas, utilizando un modelo lineal generalizado, donde los tratamientos fueron Pioneer P4063W y Tuxpeño, y el tiempo fue la variable de respuesta, utilizando el software R versión 2.14.1. El efecto de la dieta sobre el desarrollo de *S. frugiperda* se analizó mediante la prueba log-rank para el análisis de datos se utilizó el software R versión 2.14.1. El daño producido por *S. frugiperda* a los dos tipos de maíz en el campo, se analizó usando una prueba *t* suponiendo varianzas desiguales (Microsoft Office Excel 2007).

Resultados

Atracción de larvas de gusano cogollero a diferentes tipos de maíz

Los resultados que se obtuvieron muestran que las larvas de quinto estadio fueron más atraídas por los volátiles de la planta de maíz Pioneer P4063W ($\chi^2 = 7.9$; gl = 1; $P < 0.01$) o volátiles de maíz Tuxpeño ($\chi^2 = 4.85$; gl = 1; $P < 0.05$) que al aire limpio (control). Además, las larvas de quinto estadio prefirieron volátiles de la planta Pioneer P4063W que los volátiles de maíz Tuxpeño ($\chi^2 = 5.78$; gl = 1, $P < 0.05$; Fig. 1).

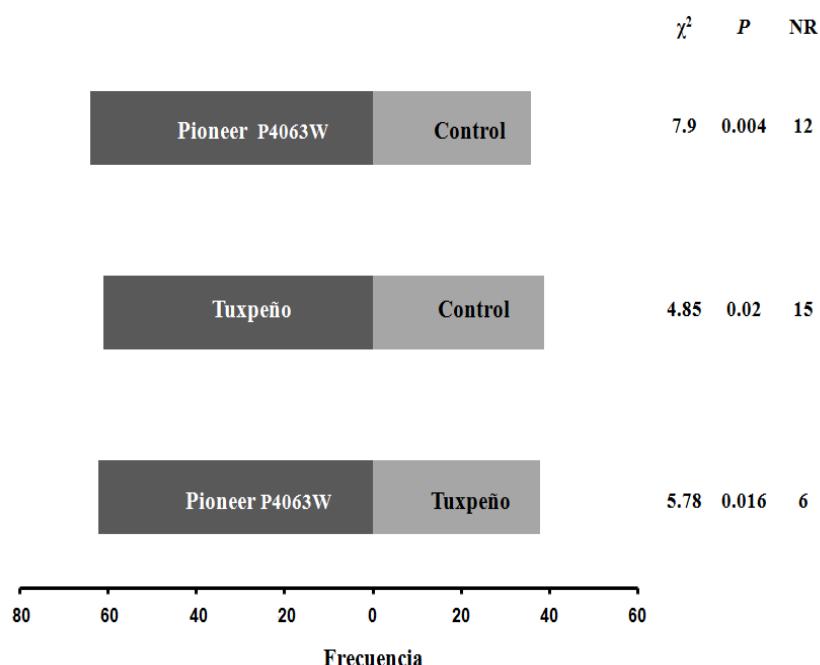


Fig. 1. Respuesta de atracción de larvas de 5º estadio de *Spodoptera frugiperda* a plantas de maíz en el olfatómetro de vidrio tipo “Y”. NR: no respuesta; (n = 100).

Fidelidad a hospedera

Los resultados obtenidos de fidelidad a hospedera, mostraron una diferencia en la interacción tratamiento x tiempo ($\chi^2 = 8.83$; gl = 1; $P < 0.01$), lo que significa que ambos factores

(tratamiento y tiempo) afectaron significativamente la respuesta de las larvas. De la misma manera, el modelo indica una diferencia numérica con respecto a la probabilidad de que las larvas permanezcan más tiempo en la hoja de Pioneer P4063W que en Tuxpeño (Fig. 2).

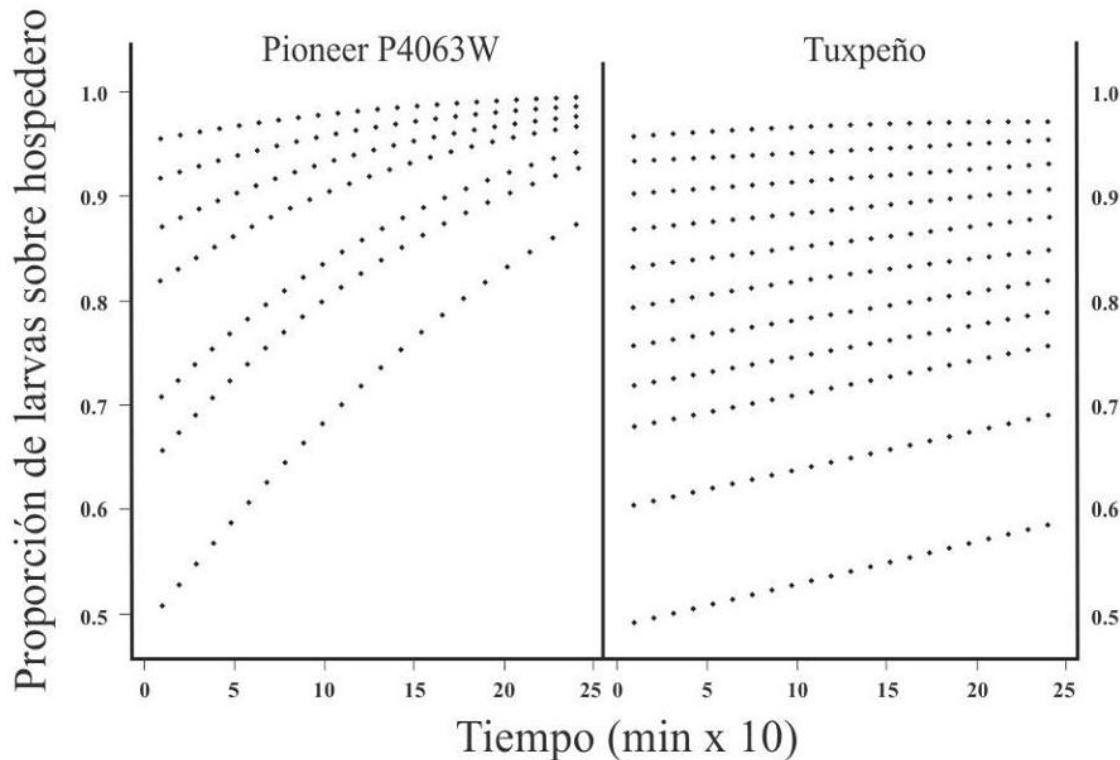


Fig. 2. Modelo de predicción basado en la respuesta de larvas de *Spodoptera frugiperda* a la planta huésped.

Tasa de consumo

Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas en la cantidad de hojas consumidas de Pioneer P4063W y de Tuxpeño por larvas de segundo ($t = 0.29$; $gl = 198$; P

> 0.05) y quinto estadio ($t = 0.09$; $gl = 141$; $P > 0.05$) de *S. frugiperda*. El porcentaje de contenido de fibra fue similar en Pioneer P4063W (26.3 ± 0.62) y Tuxpeño (25.30 ± 0.32).

Desarrollo

La supervivencia larvaria de *S. frugiperda* fue menor en Tuxpeño (86%) que Pioneer P4063W (100%) ($t = 4.34$; $gl = 1, 99$; $P < 0.05$). El tiempo de desarrollo de las larvas fue mayor en las que se alimentaron con una dieta a base de hojas de maíz Tuxpeño que para las alimentadas con Pioneer P4063W ($\chi^2 = 71.16$; $gl = 1$; $P < 0.01$; Fig. 3a). El peso de pupas fue menor para las pupas que se alimentaron en el estado de larva con una dieta de hojas de maíz Tuxpeño que para aquellas que fueron criadas con dieta de Pioneer P4063W ($F = 5.57$; $gl = 3, 177$, $P < 0.05$). Sin embargo, el tamaño ($t = 0.51$; $gl = 1, 167$; $P > 0.05$) y anchura de pupa ($t = 1.10$; $gl = 1, 171$; $P > 0.05$) no se vio influenciado por el tipo de maíz consumido por las larvas. El tiempo de desarrollo de la etapa de pupa fue más corto en las larvas alimentadas con Tuxpeño que para aquellos criados en Pioneer P4063W ($\chi^2 = 93.22$; $gl = 1$; $P < 0.01$; Fig. 3b). Sin embargo, el desarrollo fue más corto para los insectos que tuvieron una dieta a base de hojas de Pioneer P4063W que para los que tuvieron una dieta de Tuxpeño ($\chi^2 = 93.22$; $gl = 1$; $P < 0.01$; Fig. 3c). El tipo de dieta no influyó en la fecundidad ($t = 0.47$; $gl = 1, 16$; $P > 0.05$) y la fertilidad ($t = 0.34$; $gl = 1, 9$; $P < 0.05$) de las hembras de gusano cogollero.

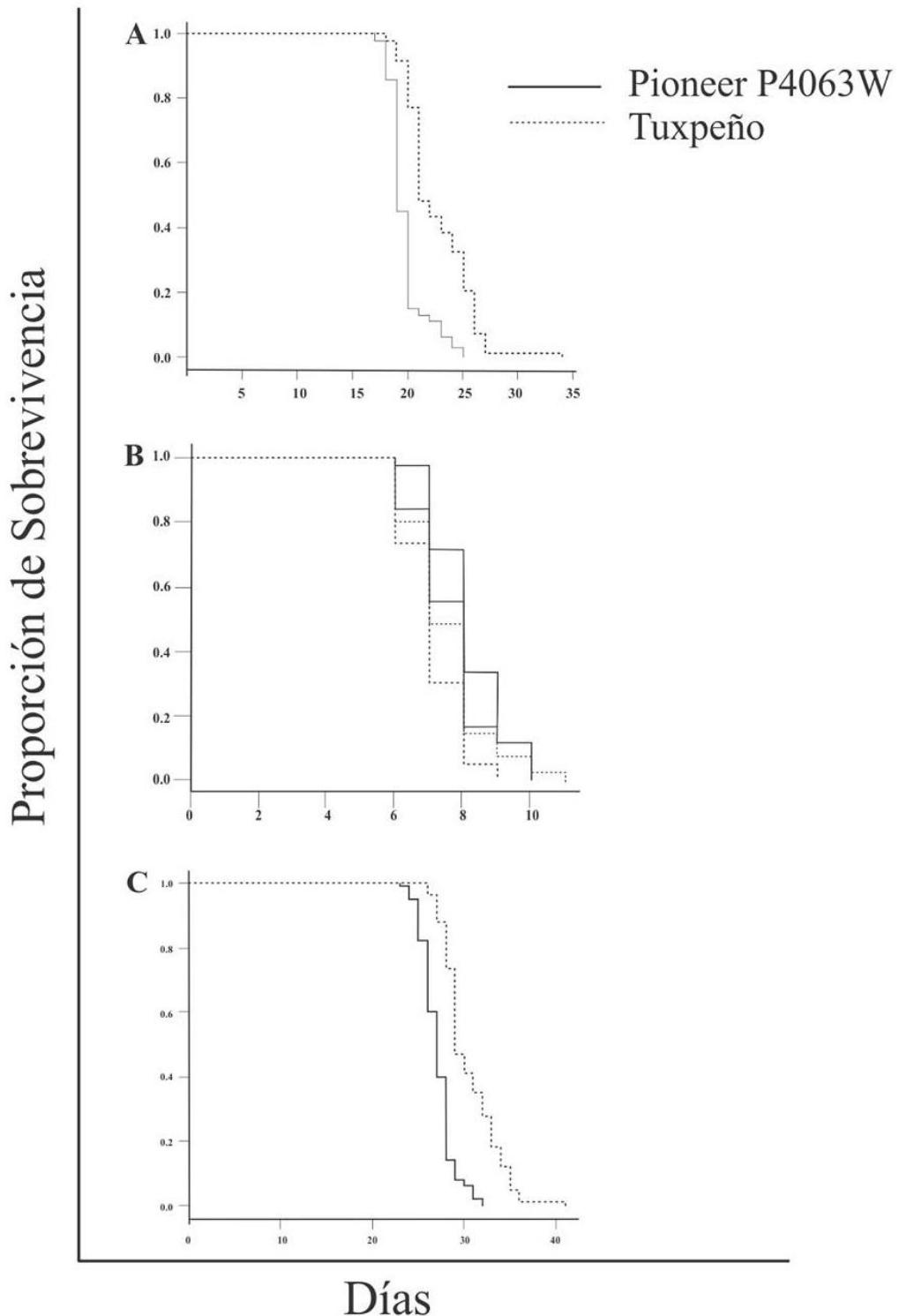


Fig. 3. Proporción de sobrevida de *Spodoptera frugiperda* con dieta a base de maíz Pioneer P4063W y Tuxpeño. A) Larvas, B) Pupa y C) Desarrollo.

Evaluación de campo

Los resultados en campo mostraron que las plantas de maíz Pioneer P4063W fueron significativamente más dañadas por larvas de *S. frugiperda* en comparación con las plantas de maíz Tuxpeño, para ambos ensayos (ensayo 1: $t = 3.64$; $gl = 1, 411$, $P < 0.001$; ensayo 2: $t = 2.55$; $gl = 1, 293$; $P < 0.05$) (Fig. 4).

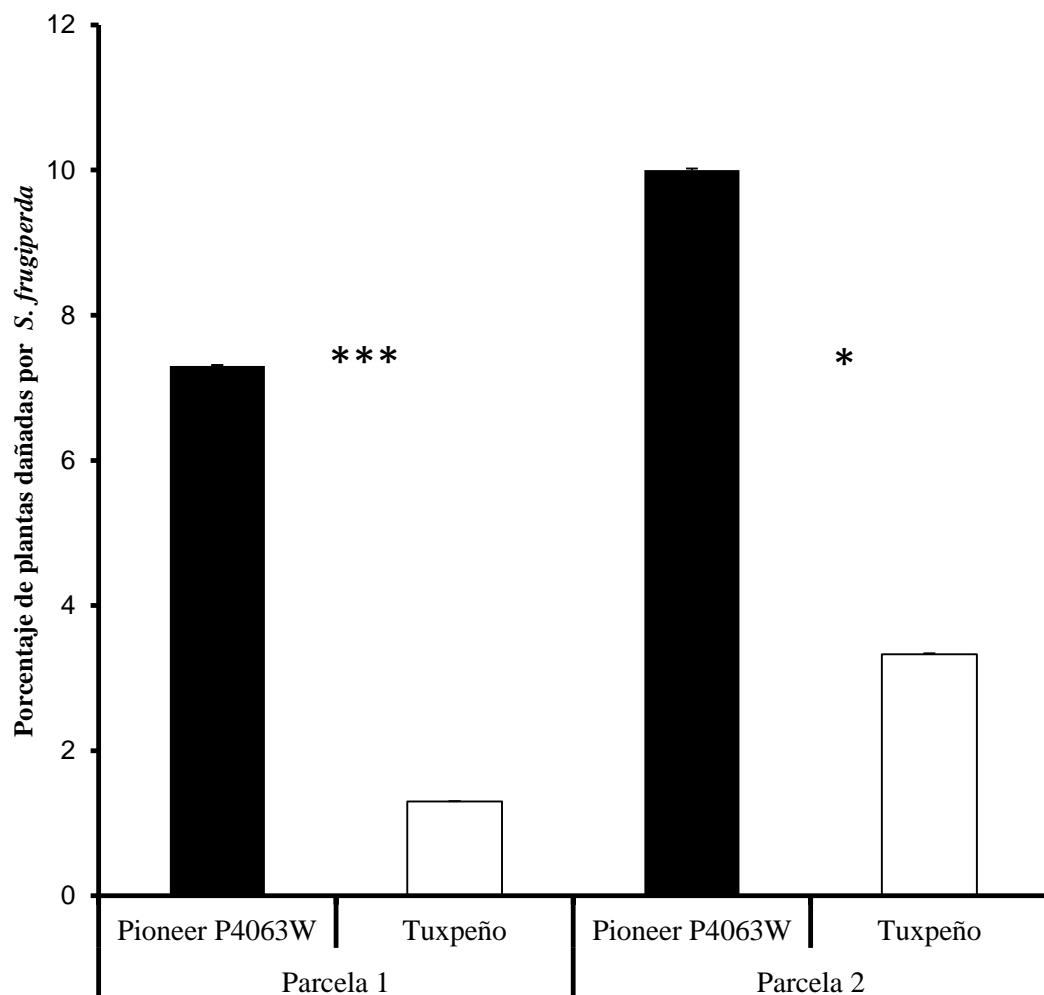


Fig. 4. Porcentaje de plantas dañadas por *Spodoptera frugiperda* en maíz Pioneer P4063W y Tuxpeño en dos parcelas experimentales en el campo.

* = $P < 0.05$

*** = $P < 0.001$

Discusión

En este estudio, se encontró que la larva de *S. frugiperda* mostró discriminación olfativa por dos plantas hospederas de diferente calidad; las larvas presentaron mayor atracción a los volátiles emitidos de plantas de maíz Pioneer P4063W que a Tuxpeño. Por lo tanto, los resultados confirman que las larvas del gusano cogollero usan señales químicas para localizar a su hospedero. Un estudio anterior mostró que larvas de *S. frugiperda* fueron capaces de discriminar entre plantas sanas de maíz de plantas dañadas por herbívoros (Carroll et al. 2006). Además, en una comparación directa, las larvas prefirieron los volátiles de las plantas dañadas que de las no dañadas (Carroll et al. 2006). Sin embargo, aunque la atracción olfativa de larvas de noctuidos durante la alimentación están fuertemente influenciadas por los olores de las plantas (Anderson et al. 1995; Carlsson et al. 1999; Glendinning 2002), pocos estudios han investigado si las larvas tienen una discriminación olfativa hacia su hospedero por genotipos susceptibles y resistentes (Khan et al. 1987; Midega et al. 2011; Mutyambizi et al. 2014). Por ejemplo, Khan et al. (1987) reportaron que larvas de tercer estadio de *Trichoplusia ni* fueron más atraídas por los volátiles de un cultivar de soya susceptible en comparación con el control, mientras que las larvas fueron repelidas por los volátiles de una variedad resistente. Además, los compuestos volátiles de la variedad resistente fueron repelentes a las hembras de *T. ni*, mientras que los de la variedad susceptible fueron atractivos para las palomillas (Liu et al. 1988). Un análisis químico de los compuestos volátiles de ambas variedades de soya mostró que los compuestos atractivos eran acetato de 4-hexen-1-ol, 2,2-dimetil hexanal y 2-hexanal, y los compuestos repelentes eran tetradeceno y dodeceno (Liu et al. 1988), pero no se investigó si estos compuestos afectaban el comportamiento de las larvas. Un análisis químico preliminar mostró que el perfil de compuestos volátiles fue diferente entre plantas de maíz híbrido Pioneer P4063W y maíz raza Tuxpeño (De la Rosa-

Cancino, datos no publicados). Esto, en parte, podría reforzar y explicar la diferencia en la respuesta que mostraron las larvas del gusano cogollero para las hospederas evaluadas en este estudio. Sin embargo, sí sabemos que las larvas de *S. frugiperda* fueron más atraídas por plantas de maíz Pioneer P4063W ya que las plantas de esta variedad liberan compuestos atrayentes, o que no liberan compuestos repelentes.

Por otra parte, los resultados mostraron que las larvas de *S. frugiperda* tienden a permanecer más tiempo en hojas de maíz Pioneer P4063W que en Tuxpeño. Recientemente se reportó que las larvas de gusano cogollero tienden a abandonar Tuxpeño P4063W y Teosinte, en una frecuencia similar (Bernal et al. 2015). Esto podría deberse a que el maíz Tuxpeño ha sido menos seleccionado y mantiene algunas características del Teosinte, aunque la alimentación del gusano cogollero induce la transcripción de genes de defensa en las plantas de Teosinte, pero no así en las plantas de Tuxpeño (Szczepaniec et al. 2013). El hecho de que larvas de *S. frugiperda* permanezcan más tiempo en plantas de Pioneer P4063W que en diversas variedades criollas o nativas sugiere que algunos caracteres físicos o químicos pueden ser diferentes entre ambos tipos de maíces. Por ejemplo, los tricomas en las superficies de las hojas de maíz de variedades resistentes pueden inhibir la oviposición de hembras de *Chilo partellus* (Kumar 1997). En este contexto, Eigenbrode et al. (1991) encontraron que las larvas de primer estadio de *Plutella xylostella* caminaban con más frecuencia y más rápido en las hojas de una variedad resistente que en una variedad susceptible de repollo. Diferencias muy similares se observaron en el comportamiento de larvas con extractos de cera de hojas de las dos variedades de col. Las composiciones químicas de los extractos eran claramente diferentes. Yang et al. (1993) reportaron que larvas de gusano cogollero pasaron más tiempo buscando y que exhibieron un comportamiento de búsqueda con mayor frecuencia cuando

las larvas estaban en las hojas de MpSWCB-4, una variedad de maíz resistente al gusano cogollero, que cuando estaban en el follaje de Cacahuacintle X, una variedad susceptible.

En este estudio, también se encontró que la tasa de consumo de larvas de gusano cogollero fue similar en los dos tipos de maíz evaluados. De la misma forma, no hubo diferencia en el contenido de fibra cruda de ambas hospederas. Estudios anteriores han demostrado que el contenido de fibra puede afectar el consumo de algunos Lepidópteros, constituyendo una defensa directa eficaz contra larvas de herbívoros (Bergvinson et al. 1994; Coley & Barone 1996; Hariprasad & van Emdem 2010; Gotoh et al. 2011; Hong et al. 2012). Sin embargo, en nuestro caso, el contenido de fibra cruda no parece ser una defensa importante para la alimentación de las larvas durante 24 h que duró el bioensayo, y por lo tanto este factor no parece explicar el bajo rendimiento de *S. frugiperda* en Tuxpeño. En contraste, Hedin et al. (1996) reportaron un contenido de fibra cruda de 27% mayor en los cogollos de variedades resistentes de maíz que en las susceptibles. Además, la celulosa y la hemicelulosa, pero no la lignina, fueron mayores en los cogollos de variedades resistentes. El contenido de fibra y la fortificación fenólica de las paredes celulares de maíz son considerados como el componente resistente más importante que influye en las preferencias de alimentación de las larvas de *Ostrinia nubilalis* (Bergvinson et al. 1995).

Los resultados encontrados en esta investigación muestran que el tiempo de desarrollo de las larvas de *S. frugiperda* alimentadas en las hojas de maíz Tuxpeño fue más prolongado en comparación con larvas alimentadas con hojas de Pioneer P4063W. Estudios anteriores, también reportan que cuando las larvas de gusano cogollero se alimentaban de variedades de maíz resistentes, las larvas no se desarrollan normalmente, tienen una mayor mortalidad y su crecimiento es más lento en comparación con larvas criadas en variedades susceptibles (Wiseman et al. 1976, 1996a, b; Molina-Ochoa et al. 1997). Por ejemplo, cuando se añaden

estigmas (pelos) de maíz resistente llamado "Zapalote chico" a la dieta normal de gusano cogollero, se observa una reducción del crecimiento de las larvas y una prolongación de tiempo durante su desarrollo (Molina-Ochoa et al. 1997). También, larvas de gusano cogollero criadas en Teosinte fueron más pequeñas, presentaron un reducido desarrollo y tenían una menor supervivencia en comparación con las alimentadas con Tuxpeño (Szczepaniec et al. 2013). La diferencia observada entre el rendimiento de larvas de gusano cogollero criadas en Pioneer P4063W y Tuxpeño puede deberse a varios factores. Aunque las larvas parecen consumir una cantidad similar de alimento y el contenido de fibra no fue diferente entre las dos fuentes, es posible que las hojas de maíz Tuxpeño puedan contener compuestos químicos que están ausentes o que están en menor cantidad en Pioneer P4063W. Entre las defensas químicas del maíz a la herbivoría, incluyen inhibidores de la proteasa, fitoalexinas, proteasa cisteína, maysin y benzoxazinoides, entre otros (de Lange et al. 2014). Si algunos de estos compuestos varían entre los tipos de maíz Pioneer P4063W y Tuxpeño, podrían explicar el bajo rendimiento de larvas de gusano cogollero alimentadas de una raza criolla; esto deberá ser investigado en el futuro.

En el campo, se demostró que plantas de maíz Pioneer P4063W sufrieron más daño por las larvas de *S. frugiperda* en comparación con las plantas de Tuxpeño. Takahashi et al. (2012) encontraron que las plantas de maíz Tuxpeño se infestaron con mayor frecuencia con gusano cogollero en comparación con las plantas de maíz Balsas Teosinte. Nuestros resultados concuerdan con los de Takahashi et al. (2012) y sugieren que las hembras de gusano cogollero al ovipositar, pueden ser capaces de discriminar entre diferentes fuentes de alimento o que las larvas después de la eclosión pueden buscar, elegir o discriminar su alimento por sí mismas. El comportamiento de hembras de *S. frugiperda* en busca de su planta hospedera ha sido poco investigado (Rojas et al. 2003, Signoretti et al. 2012). Al

respecto se tiene que, las larvas pueden discriminar entre plantas sanas y dañadas por herbívoros (Carroll et al., 2006) y entre plantas de diferentes tipos de maíz (el presente estudio). Sin embargo, el uso de volátiles de la planta para orientar a las larvas y discriminar plantas de diferente calidad en el campo, deberá ser investigado más detalladamente en el futuro.

Conclusiones

1. Las larvas del gusano cogollero presentaron mayor atracción a los volátiles emitidos por plantas de maíz Pioneer P4063W que a los volátiles de maíz raza Tuxpeño.
2. En este trabajo se encontró que las larvas de *Spodoptera frugiperda* mostraron mayor fidelidad a plantas de maíz Pioneer P4063W y un mejor desarrollo cuando se criaron en esta variedad que con dieta de maíz raza Tuxpeño.
3. En el campo, las plantas de maíz Pioneer P4063W fueron más infestadas por el gusano cogollero en comparación con las plantas de Tuxpeño.

Literatura citada

- Anderson, P., Hilker, M. & Löfqvist, J. 1995. Larval diet influence on oviposition behavior in *Spodoptera littoralis*. Entomologia Experimentalis et Applicata. 74: 71– 82.
- Andrews, K. L. 1988. Latin American research on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Florida Entomologist. 71: 630-653.
- Barros, E. M., Torres, J. B., Ruberson, J. R. & Oliveira, M. D. 2010. Development of *Spodoptera frugiperda* on different hosts and damage to reproductive structures in cotton. Entomologia Experimentalis et Applicata. 3: 237-245.
- Bellota, E., Medina, R. F. & Bernal, J. S. 2013. Physical leaf defenses – altered by *Zea* life-history evolution, domestication, and breeding–mediate oviposition preference of a specialist leafhopper. Entomologia Experimentalis et Applicata. 149: 185–195.
- Benrey, B., Callejas, A., Rios, L., Oyama, K. & Denno, R. F. 1998. The effects of domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. Biological Control. 11: 130-140.
- Bergvinson, D. J., Arnason, J. T., Hamilton, R. I., Mihm, J. A. & Jewell, D. C. 1994. Determining leaf toughness and its role in maize resistance to the European cornborer (Lepidoptera: Pyralidae). Journal of Economical Entomology. 87: 1743-1748.
- Bergvinson, D. J., Hamilton, R. I., & Arnason, J. T. 1995. Leaf profile of maize resistance factors to European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. Journal of Chemical Ecology. 21: 343-354.
- Bernal, J. S., Melancon, J. E. & Zhu-Salzman, K. 2015. Clear advantages for fall armyworm larvae from feeding on maize relative to its ancestor Balsas teosinte may not reflected in their mother's host choice. Entomologia Experimentalis et applicata. (in press).

- Boregas, K. G. B., Mendes, S. M., Waquil, J. M. & Fernandes, G. W. 2013. Estádio de adaptação de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em hospedeiros alternativos. *Bragantia*. 72: 61-70.
- Capinera, J. L. 2002. *Handbook of Vegetable Pests*, Vol. 1. Academic Press, San Diego, CA, USA. 729 p.
- Carlsson, M. A., Anderson, P., Hartlieb, E. & Hansson, B. S. 1999. Experience-dependent modification of orientational response to olfactory cues in larvae of *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*. 25: 2445-2454.
- Carroll, M. J., Schmelz, E. A., Meagher, R. L. & Teal, P. E. A. 2006. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *Journal of Chemical Ecology*. 32: 1911-1924.
- Chen, Y. H. & Welter, S. C. 2002. Abundance of a native moth (*Homoeosoma electellum*, Lepidoptera: Pyralidae) in relation to activity of its indigenous parasitoids in wild and agricultural sunflower fields. *Environmental Entomology*. 31: 626-636.
- Chen, Y. H. & Welter, S. C. 2007. Crop domestication creates a refuge from parasitism for a native moth. *Journal of Applied Ecology*. 44: 238-245.
- Chen, Y. H., Gols, R. & Benrey, B. 2015. Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. *Annual Review of Entomology*. 60: 35-58.
- Coley, P. D. & Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 27: 305-335.
- da Costa, J. G., Pires, E. V., Riffel, A., Birkett, M. A., Bleicher, E. & Sant'Ana, A. E. G. 2011. Differential preference of *Capsicum* spp. cultivars by *Aphis gossypii* is conferred by variation in volatile semio-chemistry. *Euphytica*. 177: 299–307.

- Davila-Flores, A. M., DeWitt, T. J. & Bernal, J. S. 2013. Facilitated by nature and agriculture: performance of a specialist herbivore improves with host-plant life history evolution, domestication, and breeding. *Oecologia*. 173: 1425–1437.
- Eigenbrode, S., Espelie, K. E. & Shelton, A. M. 1991. Behavior of neonate diamondback moth larvae on leaves and leaf waxes of resistant and susceptible cabbages. *Journal of Chemical Ecology*. 17: 1691-1704.
- Evans, L. T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. New York: Cambridge University Press.
- Farías-Rivera, L. A., Hernández-Mendoza, J. L., Molina-Ochoa, J. & Pescador-Rubio, A. 2002. A effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a Mexican maize variety criollo “Uruapeño”, on the growth and survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomologist*. 86: 239-243
- Glendinning, J. I. 2002. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 104: 15 –25.
- Gotoh, T., Koyama, M., Hagino, Y. & Doke, K. 2011. Effect of leaf toughness and temperature on development in the lilac pyralid, *Palpitanigro punctalis* (Bremer) (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 14: 173-178.
- Hariprasad, K. V. & van Emden, H. F. 2010. Mechanisms of partial plant resistance to diamondback moth (*Plutella xylostella*) in brassicas. *International Journal of Pest Management*. 56: 15-22.
- Hedin, P. A., Davis, F. M., Williams, W. P., Hicks, R. P. & Fisher, T. H. 1996. Hemicellulose is an important leaf - feeding resistant factor in corn to the fall armyworm. *Journal of Chemical Ecology*. 22: 1655-1668.

- Hong, S. C., Williamson, R. C. & Held, D. W. 2012. Leaf biomechanical properties as mechanisms of resistance to black cutworm (*Agrotis ipsilon*) among *Poa* species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 145: 201-208.
- Khan, Z. R., Ciepiella, A. & Norris, D. M. 1987. Behavioral and physiological responses of cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* (Hübner), to steam distillates from resistant versus susceptible soybean plants. *Journal of Chemical Ecology*. 13: 1903–1915.
- Köllner, T. G., Held, M., Lenk, C., Hiltbold, I., Turlings, T. C. J., Gershenson, J. & Degenhardt, J. 2008. A maize (E)- β -caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. *Plant Cell*. 20: 482–494.
- Kumar, H. 1997. Resistance in maize in *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera: Pyralidae): an overview. *Crop Protection*. 16: 243-250.
- 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: 329-341.
- Liu, S-H., Norris, D. M. & Marti, E. 1988. Behavioral responses of female adult *Trichoplusia ni* to volatiles from soybeans versus a preferred host, lima bean. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 49: 99-109.
- Luginbill, P. 1928. The fall armyworm. U.S. Department of Agriculture. Technical Bulletin. 34: 1–91.
- Malo, E. A., Gallegos-Torres, I., Toledo, J., Valle-Mora, J. & Rojas, J. C. 2012. Attraction of the West Indian fruit fly to mango fruit volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 142: 45–52.

- Midega, C. A. O., Khan, Z. R., Pickett, J. A. & Nylin, S. 2011. Host plant selection behaviour of *Chilo partellus* and its implication for effectiveness of a trap crop. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 138: 40-47.
- Mole, S. 1994. Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: a life history perspective. *Oikos*. 71: 3-12.
- Molina-Ochoa, J., Wiseman, B. R., Lezama-Gutierrez, R., Hamm, J. J., Rebolloso Domínguez, O., González-Ramírez, M. & Arenas-Vargas, M. 1997. Impact of resistant "Zapalote chico" corn silks on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) growth and development. *Vedalia*. 4: 31-35.
- Murúa, M. G., Vera, M. T., Abraham, S., Juárez, M. L., Prieto, S., Head, G. P. & Willink, E. 2008. Fitness and mating compatibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) populations from different host plant species and regions in Argentina. *Annals of the Entomological Society of America*. 101: 639-649.
- Mutyambai, D. M., Midega, C. A. O., Bruce, T. J. A., van den Berg, J., Pickett, J. A. & Khan, Z. R. 2014. Behaviour and biology of *Chilo partellus* on maize landraces. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 153: 170–181.
- Rasmann, S., Köllner, T. G., Degenhardt, J., Hiltpold, I., Toepfer, S., Kuhlmann, U., Gershenzon, J. & Turlings, T. C. J. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*. 434: 732–737.
- Rojas, J. C., Virgen, A. & Cruz-Lopez, L. 2003. Chemical and tactile cues influencing oviposition of a generalist moth, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*. 32: 1386-1392.

- Rojas, J. C., Castillo, A. & Virgen, A. 2006. Chemical cues in host location by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of coffee berry borer adults, *Hypothenemus hampei*. Biological Control. 37: 141-147.
- Rosenthal, J. P. & Dirzo, R. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: Evidence from maize and wild relatives. Evolutionary Ecology. 11: 337-355.
- Signoretti, A. G. C., Peñaflor, M. F. G. V. & Bento, J. M. S. 2012. Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), female moths respond to herbivore induced corn volatiles. Neotropical Entomology. 41: 22-26.
- Sparks, A. N. 1979. A review of the biology of the fall armyworm. Florida Entomologist. 62: 82-87.
- Szczepaniec, A., Widney, S. E., Bernal, J. S. & Eubanks, M. D. 2013. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greater resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Entomologia Experimentalis et Applicata. 146: 242-251.
- Takahashi, C. G., Kalns, L. L. & Bernal, J. S. 2012. Plant defense against fall armyworm in micro-sympatric maize (*Zea mays* ssp. *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). Entomologia Experimentalis et Applicata. 145: 191–200
- Tamiru, A., Bruce, T. J. A., Woodcock, C. M., Caulfield, J. C., Midega, C. A. O., Ogol, C. K. P. O., Mayon, P., Birkett, M. A., Pickett, J. A. & Khan, Z. R. 2011. Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by a herbivore. Ecology Letters. 14: 1075–1083.

- Wiseman, B. R., McMillian, W. W. & Widstrom, N. W. 1976. Feeding of corn earworm in the laboratory on excised silks of selected corn entries with notes on *Orius insidiosus*. Florida Entomologist. 59: 305-308.
- Wiseman, B. R., Carpenter, J. E. & Wheeler, G. S. 1996a. Growth inhibition of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae reared on leaf diets of no-host plants. Florida Entomologist. 79: 302-311.
- Wiseman, B. R., Davis, F. M., Williams, W. P. & Widstrom, N. W. 1996b. Resistance of a maize population, FAWCC (C5) to fall armyworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae). Florida Entomologist. 79: 329-336.
- Yang, G., Wiseman, B. R., Isenhour, D. J. & Espelie, K. E. 1993. Chemical and ultrastructural analysis of corn cuticular lipids and their effect on feeding by fall armyworm larvae. Journal of Chemical Ecology. 19: 2055-2074.

Anexos

Dear Dr. Malo:

Your manuscript entitled "Attraction, feeding preference, and performance of *Spodoptera frugiperda* larvae (Lepidoptera: Noctuidae) reared on two varieties of maize" has been successfully submitted online and is presently being given full consideration for publication in Environmental Entomology.

Your manuscript ID is ENVENT-2015-0148.

Please mention the above manuscript ID in all future correspondence or when calling the office for questions. If there are any changes in your street address or e-mail address, please log in to ScholarOne Manuscripts at <https://mc.manuscriptcentral.com/envent> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <https://mc.manuscriptcentral.com/envent>.

Thank you for submitting your manuscript to Environmental Entomology.

Sincerely,
Environmental Entomology Editorial Office

**Attraction, feeding preference, and performance of *Spodoptera frugiperda* larvae
(Lepidoptera: Noctuidae) reared on two varieties of maize**

WILMAR DE LA ROSA-CANCINO, JULIO C. ROJAS, LEOPOLODO CRUZ-LOPEZ,
ALFREDO CASTILLO & EDI A. MALO*

ABSTRACT The fall armyworm (FAW), *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae), is an economically important pest of maize and other crops in the Americas.

Studies have suggested that modern varieties of maize lost some of their natural defense mechanisms against herbivores during domestication. In the present study, we evaluated the attraction, feeding preference (host fidelity and consumption rate) and performance of *S. frugiperda* larvae reared on hybrid (Pioneer P4063W) and landrace (Tuxpeño) varieties of maize. We also evaluated the damage caused by *S. frugiperda* to Pioneer and Tuxpeño maize plants in the field. We found that the fifth instar larvae were more attracted to Pioneer plants than to Tuxpeño plants in a Y-tube olfactometer. Additionally, the FAW larvae showed more fidelity to Pioneer leaves than to Tuxpeño leaves. However, the larval consumption rate was similar for both types of maize plants. The life cycle of *S. frugiperda* was significantly longer when the larvae were reared on the Tuxpeño leaves than on the Pioneer leaves. In the field, the Pioneer variety was infested with more *S. frugiperda* than the Tuxpeño variety.

KEY WORDS Attraction, development, maize, Pioneer, preference, *Spodoptera frugiperda*, Tuxpeño

The geographical distribution of the fall armyworm (FAW), *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), spans from North America to Argentina (Andrews 1988). The FAW is a polyphagous insect that attacks many plants, including crops such as maize

(*Zea mays* L.), sorghum (*Sorghum bicolor* L.), rice (*Oryza sativa* L.), cotton (*Gossypium herbaceum* L.), alfalfa (*Medicago sativa* L.), and others (Luginbill 1928, Sparks 1979, Capinera 2002, Farias-Rivera et al. 2002). Although the FAW has a wide host range, the insect is not equally successful on all plant species (Murua et al. 2008, Barros et al. 2010, Boregas et al. 2013), possibly because different host plants have different physical and chemical traits.

Several studies have shown that the artificial selection of cultivated plants can alter the defense mechanisms of the plants and affect their interactions with herbivores and their natural enemies (Benrey et al. 1998, Bottrell et al. 1998, Chen and Welter 2002, 2007, Chen et al. 2015). The process of domestication and agricultural selection has decreased the plant's ability to defend itself due to a tradeoff between productivity and defense. Alleles related to improvements in productivity tend to be selected over alleles related to defense mechanisms, particularly when they are not linked to one another (Evans 1993, Mole 1994, Rosenthal and Dirzo 1997). Maize plants may have lost some of their defensive traits during the selective breeding process, with modern genotypes being more profoundly affected than landraces (Rosenthal and Dirzo 1997, Davila-Flores et al. 2013, Bellota et al. 2013, de Lange et al. 2014). Additionally, maize breeding may have altered the release of volatile compounds that attract the natural enemies of herbivorous insects (Rasmann et al. 2005, Köllner et al. 2008, Tamiru et al. 2011, de Lange et al. 2014). Phytophagous insects can use volatile compounds to discriminate between host plant cultivars (Khan et al. 1987, da Costa et al. 2011, Malo et al. 2012); however, few studies have evaluated this ability of insects with maize plants (Midega et al. 2011, Mutyambai et al. 2014).

In this study, we investigated whether FAW larvae could discriminate between a landrace (Tuxpeño) and a hybrid (Pioneer P4063W) variety of maize, and whether their choice

affected the development of the FAW. We also evaluated the level of damage caused by the FAW to these two types of maize in the field.

Materials and Methods

Maize plants. Two types of maize plants were used in this study: maize hybrid Pioneer P4063W and Tuxpeño landrace (*Zea mays* L.). The Pioneer P4063W variety has high tolerance to rotting and drought

(<http://mexico.pioneer.com/Productos/tabid/95/language/en-US/Default.aspx>); however, in coastal Chiapas, it sustains significant damage from the FAW (Unión de Ejidos Emiliano Zapata, personal communication). Therefore, we assumed that the Pioneer hybrid is a variety that is highly susceptible to the FAW. The Tuxpeño landrace possesses a moderate degree of resistance to the FAW (Molina-Ochoa et al. 1997). Seeds from these varieties were individually sown in plastic pots (11.5 cm x 13 cm diameter) with Miracle-grow soil (Home Depot, Tapachula, México). The plants were fertilized every 12 d with commercial NPK (17:17:17) fertilizer. The plants were grown in a 3 x 4 x 2.3 m greenhouse to avoid damage caused by other insects. Healthy 25-to-30-day-old plants were used in these experiments.

Insect rearing. The rearing of *S. frugiperda* began with the collection of larvae from maize and sorghum plants in the vicinity of Tapachula City, Chiapas. The larvae were reared individually in containers with an artificial diet (Rojas et al. 2003) at $25 \pm 2^\circ\text{C}$ and 60-70% RH with a photoperiod of 14:10 h L:D. Second and fifth instar larvae were used in the experiments.

Attraction of FAW larvae to maize volatile compounds. The attraction of *S. frugiperda* larvae to the Pioneer and Tuxpeño maize plants was evaluated in an olfactometer "Y" tube that consisted of a glass tube (5 cm long, 0.5 cm in diameter) with two arms (5 cm long, 0.5 cm in diameter) (Rojas et al. 2006). The *S. frugiperda* larvae were placed individually in plastic containers without food for 8-10 h before testing. The bioassay began when a larva was released into the base of the "Y" tube and allowed 5 min to walk towards one of the arms. The larvae that failed to choose an arm in the observation period were considered non responders. The following trials were performed to assess the attraction of *S. frugiperda* larvae to the plants: 1) Pioneer maize plant vs. clean air, 2) Tuxpeño maize plant vs. clean air, and 3) Pioneer maize plant vs. Tuxpeño maize plant. The maize plants were placed in cylindrical glass chambers (58 cm long x 18.5 cm internal diameter) with inlets through which purified airflow entered and outputsthat were connected to the arms of the olfactometer with Tygon tubing. The airflow, regulated by flow meters (Gilmont Instruments, Barnant Co., Barrington, IL) at the entrance to the olfactometer, was 0.5 L/min. The plants were changed for each replication. The experiment was performed using fifth-instar larvae (n = 100). The olfactometer and the cylindrical glass chambers were washed between trials with a neutral soap, water and acetone and dried in an oven at 100 °C for 30 min. The observations were conducted between 10:00 and 16:00 h at 25°C and 55% RH. Illumination was provided by six fluorescent bulbs (39 W; Philips, USA) with an intensity of 1,676 lux that were located 120 cm directly above the olfactometer.

Host fidelity. In this experiment, the host fidelity of *S. frugiperda* for the two maize varieties was evaluated using the methodology described by Bernal et al. (2015). A glass

Petri dish (9 cm in diameter) was used in this bioassay. A piece of humidified filter paper (2 x 2 cm) was placed in the center of the dish and a 2 x 2 cm piece of Pioneer or Tuxpeño leaf was placed on top of the filter paper. With the help of a paintbrush, a second instar larva was gently deposited on the center of the leaf. The location of the larva (i.e., on or off the leaf) was recorded every 10 min for 4 h. For each type of maize plant, 56 replicates were performed. The observations were conducted between 10:00 and 14:00 h at 25°C and 55% RH. Illumination was provided by six fluorescent bulbs (39 W; Philips, USA) with an intensity of 1,676 lux that were located 120 cm above the dishes.

Consumption rate. The consumption rate of *S. frugiperda* larvae for the two varieties of maize was evaluated as a measure of larval feeding preference. The larvae were individually placed into plastic containers (3.5 cm tall; 4 cm diameter) without food (diet) for 24 h. Then, pieces of previously weighed Pioneer or Tuxpeño leaves were individually introduced into the containers. The larvae were allowed to feed on the leaves for 24 h, and the consumption rate was calculated as the difference between the initial weight and the final weight of the leaf pieces. The experiment was performed using second ($n = 100$) and fifth instar ($n = 100$) larvae. The crude fiber content of the leaves was measured to correlate fiber content with the consumption rate of the FAW larvae.

The crude fiber content of the leaves was determined by acid/alkaline digestion with ANKOM equipment and a F57 filter bag based on the NMX-F-613-NORMEX-2003 standard for the determination of crude fiber in foods.

Performance. This experiment evaluated the effects of the two varieties of maize on the performance of *S. frugiperda*. The second instar larvae were individually placed into plastic

containers (3.5 x 4 cm diameter) and fed leaves of either the Pioneer or Tuxpeño variety until pupation. The leaves offered to the larvae were changed daily. The larval mortality rate, days to pupation, weight, width and length of the pupae, and the days required to reach the adult stage were recorded. A total of 100 replicates per variety of maize were analyzed. We also recorded the fecundity (e.g., number of eggs) and the fertility of 10 mated females that were reared on leaves of each variety.

Field evaluation. To evaluate the damage caused by *S. frugiperda* to the two varieties of maize in the field, an experiment was conducted in an area near Tapachula, Chiapas where FAW-associated damage is common. Two 20 x 25 m plots were sown with maize two months apart. In each plot, five rows of the Pioneer hybrid and five rows of the Tuxpeño landrace were sown; the distance between the rows was 1 m, and the distance between the plants was 0.8 m. A total of approximately 2,500 plants were planted in each plot. Each week, 50 plants of each variety were randomly sampled. A total of 6 sample collections were performed in each plot. During each sampling, the plants were visually examined for *S. frugiperda* larval damage (e.g., bitten leaves and feces in the whorl).

Statistical analyses. The data from the attraction study were analyzed using the G test with Williams' correction (Microsoft office Excel 2007). The consumption rates and the fiber content data were analyzed using a *t*-test assuming unequal variances (Microsoft office Excel 2007). The host fidelity data were analyzed with a repeated measures analysis and generalized linear model in R software (R version 2.14.1). In this analysis, the treatments were the variety of maize (Pioneer and Tuxpeño) and the response variable was time. The effect of diet on the performance of *S. frugiperda* was analyzed with a log-rank test (R

version 2.14.1). The damage caused by *S. frugiperda* to Pioneer and Tuxpeño maize plants in the field was analyzed using a *t*-test assuming unequal variances (Microsoft office Excel 2007).

Results

Attraction of FAW larvae to maize volatile compounds. The fifth-instar larvae were more attracted to the volatile compounds emitted by the Pioneer ($\chi^2 = 4.85$, df = 1, $P < 0.05$) and Tuxpeño maize varieties ($\chi^2 = 7.9$, df = 1, $P < 0.01$) than to clean air (control). Additionally, the fifth-instar larvae preferred volatile compounds from the Pioneer variety to compounds from the Tuxpeño variety ($\chi^2 = 5.78$, df = 1, $P < 0.05$; Fig. 1).

Host fidelity. Significant differences in host fidelity were detected between the treatments ($\chi^2 = 10.30$, df = 1, $P < 0.01$) and times ($\chi^2 = 13.04$, df = 1, $P < 0.001$). Additionally, the treatment-by-time interaction ($\chi^2 = 8.83$, df = 1, $P < 0.01$) was found to be significant, indicating that the response of the larvae was significantly affected by both the treatment and time. Similarly, the model indicated that larvae were significantly more likely to remain on the Pioneer leaves than on the Tuxpeño leaves ($\chi^2 = 8.83$, df = 1, $P < 0.01$) (Fig. 2).

Consumption rate. Similar quantities of Pioneer and Tuxpeño leaves were consumed per second ($t = 0.29$, df = 198, $P > 0.05$) and per *S. frugiperda* fifth-instar larva ($t = 0.09$, df =

141, $P > 0.05$). The fiber content was similar in Pioneer (26.3 ± 0.62) and Tuxpeño (25.30 ± 0.32) leaves.

Performance. We found that the survival of the larvae raised on the Tuxpeño leaves (86%) was lower than that of the larvae reared on the Pioneer leaves (100%) ($t = 4.34$; $df = 1, 99$; $P < 0.05$). The development time was longer for the larvae that were reared on Tuxpeño leaves than for those that were fed Pioneer leaves ($\chi^2 = 71.16$, $df = 1$, $P < 0.01$; Fig. 3a). The pupae that were reared as larvae on Tuxpeño leaves were less heavy than the pupae that were reared as larvae on Pioneer leaves ($F = 5.57$; $df = 3, 177$; $P < 0.05$). However, the size ($t = 0.51$; $df = 1, 167$; $P > 0.05$) and the width ($t = 1.10$; $df = 1, 171$; $P > 0.05$) of the pupae were not affected by the type of maize. The development time of the pupal stage was shorter for the larvae fed Tuxpeño leaves than for the larvae reared on Pioneer leaves ($\chi^2 = 93.22$, $df = 1$, $P < 0.01$; Fig. 3b). However, the life cycle of the insects reared on Pioneer leaves was shorter than that of the insects fed Tuxpeño leaves ($\chi^2 = 93.22$, $df = 1$, $P < 0.01$; Fig. 3c). The type of diet did not influence the fecundity ($t = 0.47$; $df = 1, 16$; $P > 0.05$) or the fertility ($t = 0.34$; $df = 1, 9$; $P > 0.05$) of the FAW females.

Field evaluation. In the field, we found that the Pioneer plants were damaged to a greater extent by the *S. frugiperda* larvae than the Tuxpeño plants (trial 1: $t = 3.64$; $df = 1, 411$; $P < 0.001$; trial 2: $t = 2.55$; $df = 1, 293$; $P < 0.05$; Fig. 4).

Discussion

In this study, we found that the *S. frugiperda* larvae were more attracted to the Pioneer variety of maize than to the Tuxpeño variety. Thus, our results confirmed that FAW larvae use chemical cues to find a host. A previous study showed that *S. frugiperda* larvae were attracted to healthy and herbivore-damaged maize plants (Carroll et al. 2006). In a direct comparison, the larvae preferred odors from the damaged plants to the odors of undamaged plants (Carroll et al. 2006). The olfactory preferences of noctuid larvae during feeding are strongly influenced by plant odors (Anderson et al. 1995, Carlsson et al. 1999, Glendinning 2002); however, only a few studies have investigated whether larvae show olfactory discrimination between susceptible and resistant genotypes (Khan et al. 1987, Midega et al. 2011, Mutyambai et al. 2014). Khan et al. (1987) reported that the third-instar larvae of *Trichoplusia ni* were more attracted to volatiles from a susceptible soybean cultivar than to a control substance; these same larvae were repelled by volatile compounds released by a resistant variety. The volatile compounds released by the resistant variety were repellent to *T. ni* females and the volatile compounds released by the susceptible variety were attractive to the moths (Liu et al. 1988). A chemical analysis of the volatile compounds of both soybean varieties showed that the attractive compounds were 4-hexen-1-ol acetate, 2,2-dimethyl hexanal and 2-hexanal and that the repellent compounds were tetradecene and dodecene (Liu et al. 1988). However, it is unclear whether these compounds have an effect on larval behavior. A preliminary chemical analysis showed that the profiles of volatile compounds released by the Pioneer and Tuxpeño varieties of maize are different (De la Rosa-Cancino unpublished data). These differences in profiles of volatile compounds might explain the differential responses of the FAW larvae to the two varieties. However, we do not know whether the FAW larvae were more attracted to Pioneer plants because the plants emitted attractant compounds or because they did not release repellent compounds.

The *S. frugiperda* larvae tended to remain longer on the Pioneer leaves than on the Tuxpeño leaves. Recently, the FAW larvae were reported to leave the leaves of the Tuxpeño and Teosinte varieties at a similar frequency (Bernal et al. 2015). This result might be explained by the fact that the Tuxpeño maize has been subjected to less selection and has retained some the properties of the original teosintes. Indeed, the feeding of FAW has been shown to induce the transcription of defensive genes in teosinte plants but not in Tuxpeño plants (Szczepaniec et al. 2013). Because the FAW larvae remained longer on the hybrid than on the landrace variety, it is likely that these varieties had different physical and/or chemical characteristics. For example, the trichomes on the surface of the maize leaves of resistant varieties were shown to inhibit oviposition of *C. partellus* females (Kumar 1997). Moreover, Eigenbrode et al. (1991) found that the first-instar larvae of *Plutella xylostella* spent more time walking, walked more frequently, and walked faster on the leaves of a resistant variety than on the leaves of a susceptible variety of cabbage. Similar differences in larval behavior were observed in larvae exposed to the leaf wax extracts of the two varieties of cabbage, indicating that the chemical compositions of the extracts were different. Yang et al. (1993) reported that FAW larvae spent more time searching and exhibited more frequent searching behavior when they were on leaves of MpSWCB-4, a FAW-resistant maize variety, than when they were on the foliage of the susceptible Cacahuacintle X variety.

In this study, we found that the FAW consumption rate and the crude fiber content of the maize leaves were similar for both varieties. Previous studies have shown that the fiber content of leaves can affect the consumption of certain Lepidoptera, thereby representing an effective direct defense against herbivorous larvae (Bergvinson et al. 1994, Coley and Barone 1996, Hariprasad and van Emdem 2010, Gotoh et al. 2011, Hong et al.

2012). However, in our study, the crude fiber content did not appear to protect against larval feeding during the 24 h bioassay; therefore, the crude fiber content does not explain the poor performance of the *S. frugiperda* larvae raised on the Tuxpeño variety of maize. In contrast, Hedin et al. (1996) reported that the crude fiber content was 27% higher in the whorls of resistant varieties than in those of susceptible varieties. Additionally, the cellulose and hemicellulose contents but not the lignin content were higher in the whorls of resistant varieties. The fiber content and the phenolic fortification of the cell walls of maize are considered to be important mechanisms of resistance that influence the feeding preferences of *Ostrinia nubilalis* (Bergvinson et al. 1995).

Our results show that the life cycle of *S. frugiperda* larvae reared on leaves of the Tuxpeño maize was longer than that of larvae fed the leaves of the Pioneer hybrid. Previous studies also found that FAW larvae fed resistant maize varieties did not develop normally and had higher mortality and slower growth rates than larvae reared on susceptible varieties (Wiseman et al. 1976, 1996a, b, Molina-Ochoa et al. 1997). For example, when stigmas (hairs) from the resistant "Zapalote chico" variety of maize were added to the normal diet of FAW larvae, the larval growth rate was reduced and the larval development time was prolonged (Molina-Ochoa et al. 1997). The FAW larvae reared on teosinte were smaller, developed more slowly and had lower rates of survival than those fed the Tuxpeño variety (Szczechaniec et al. 2013). Several factors might explain the observed differences in performance of the FAW larvae reared on the Pioneer and Tuxpeño varieties. Although the larvae consumed a similar amount of leaves and the fiber content of the two varieties was not significantly different, the Tuxpeño variety might have lacked or produced fewer chemical compounds than the Pioneer hybrid. The chemical defenses of maize include protease inhibitors, phytoalexins, cysteine protease, maysin, and benzoxazinoinds (de

Lange et al. 2014). Additional studies are needed to determine whether the chemical profile of these two varieties of maize differ and whether differences in these profiles explain the poor performance of the FAW larvae.

In the field, we demonstrated that the Pioneer hybrid maize plants sustained greater damage from *S. frugiperda* larvae than the Tuxpeño plants. Takahashi et al. (2012) also found that Tuxpeño plants were more frequently infested with FAW than Balsas teosinte plants. The results of these studies suggest either that ovipositing FAW females discriminate between the varieties or that larvae preferentially select certain types of leaves. The host-searching behavior of the FAW females has not been thoroughly investigated (Rojas et al. 2003, Signoretti et al. 2012); however, it has been shown that larvae can discriminate between healthy and herbivore-damaged plants (Carroll et al. 2006) and between different varieties of a plant (this study). Further investigation is required to determine whether larvae use volatile compounds released by the plants to orient themselves and to discriminate between plants of different quality in the field.

In summary, in this study, the FAW larvae were more attracted to the volatile compounds released by the Pioneer hybrid than to the volatiles released by the Tuxpeño landrace. We also found that the larvae showed greater fidelity to the Pioneer hybrid and that larvae reared on this variety performed better than larvae reared on the Tuxpeño landrace. In the field, the Pioneer plants were more infested with FAW larvae than the Tuxpeño plants. Thus, the evidence from our study supports the idea that modern varieties of maize may have lost their defensive capacities during selective breeding.

Acknowledgments

We thank to Armando Virgen and Antonio Santiesteban for technical support, also to Javier Valle-Mora (all from ECOSUR, Unidad Tapachula) for the advice in the statistical analysis of the data. To Dr. Hugo Perales (ECOSUR, Unidad San Cristobal) for providing Tuxpeño seeds. Dela Rosa-Cancino thanks to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for a scholarship during his postgraduate studies.

References Cited

- Anderson, P., M. Hilker, and J. Löfqvist. 1995.** Larval diet influence on oviposition behavior in *Spodoptera littoralis*. Entomol. Exp. Appl. 74: 71- 82.
- Andrews, K. L. 1988.** Latin American research on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Fla. Entomol. 71: 630-653.
- Barros, E. M., J. B. Torres, J. R. Ruberson, and M. D. Oliveira. 2010.** Development of *Spodoptera frugiperda* on different hosts and damage to reproductive structures in cotton. Entomol. Exp. Appl. 3: 237-245.
- Bellota, E., R. F. Medina, and J. S. Bernal. 2013.** Physical leaf defenses-altered by *Zea* life-history evolution, domestication, and breeding-mediate oviposition preference of a specialist leafhopper. Entomol. Exp. Appl. 149: 185-195.
- Benrey, B., A. Callejas, L. Ríos, K. Oyama, and R. F. Denno. 1998.** The effects of domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. Biol. Control 11: 130-140.
- Bergvinson, D. J., J. T. Arnason, R. I. Hamilton, J. A. Mihm, and D. C. Jewell. 1994.** Determining leaf toughness and its role in maize resistance to the European cornborer (Lepidoptera: Pyralidae). J. Econ. Entomol. 87: 1743-1748.

- Bergvinson, D. J., R. I. Hamilton, and J. T. Arnason. 1995.** Leaf profile of maize resistance factors to European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. J. Chem. Ecol. 21: 343-354.
- Bernal, J. S., J. E. Melancon, and K. Zhu-Salzman. 2015.** Clear advantages for fall armyworm larvae from feeding on maize relative to its ancestor Balsas teosinte may not reflected in their mother's host choice. Entomol. Exp. Appl. (in press).
- Boregas, K. G. B., S. M. Mendes, J. M. Waquil, and G. W. Fernandes. 2013.** Estádio de adaptação de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em hospedeiros alternativos. Bragantia 72: 61-70.
- Bottrell, D.G., P. Barbosa, and F. Gould. 1998.** Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: a realistic strategy? Annu. Rev. Entomol. 43: 347-367.
- Capinera, J. L. 2002.** Handbook of Vegetable Pests, Vol. 1. Academic Press, San Diego, CA, USA. 729 p.
- Carlsson, M. A., P. Anderson, E. Hartlieb, and B. S. Hansson. 1999.** Experience-dependent modification of orientational response to olfactory cues in larvae of *Spodoptera littoralis*. J. Chem. Ecol. 25: 2445-2454.
- Carroll, M. J., E. A. Schmelz, R. L. Meagher, and P. E. A. Teal. 2006.** Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. J. Chem. Ecol. 32: 1911-1924.
- Chen, Y. H., and S. C. Welter. 2002.** Abundance of a native moth (*Homoeosoma electellum*, Lepidoptera: Pyralidae) in relation to activity of its indigenous parasitoids in wild and agricultural sunflower fields. Environ. Entomol. 31: 626-636.

- Chen, Y. H., and S. C. Welter. 2007.** Crop domestication creates a refuge from parasitism for a native moth. *J. Appl. Ecol.* 44: 238-245.
- Chen, Y. H., R. Gols, and B. Benrey. 2015.** Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 60: 35-58.
- Coley, P. D., and J. A. Barone. 1996.** Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 27: 305-335.
- da Costa, J. G., E. V. Pires, A. Riffel, M. A. Birkett, E. Bleicher, and A. E. G. Sant'Ana. 2011.** Differential preference of *Capsicum* spp. cultivars by *Aphis gossypii* is conferred by variation in volatile semio-chemistry. *Euphytica.* 177: 299-307.
- Davila-Flores, A. M., T. J. DeWitt, and J. S. Bernal. 2013.** Facilitated by nature and agriculture: performance of a specialist herbivore improves with host-plant life history evolution, domestication, and breeding. *Oecologia.* 173: 1425-1437.
- de Lange, E. S., D. Balmer, B. Mauch-Mani, and T. C. J. Turlings. 2014.** Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytologist.* 204: 329-341.
- Eigenbrode, S., K. E. Espelie, and A. M. Shelton. 1991.** Behavior of neonate diamondback moth larvae on leaves and leaf waxes of resistant and susceptible cabbages. *J. Chem. Ecol.* 17: 1691-1704.
- Evans, L. T. 1993.** Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge University Press. 501 p. New York.
- Farías-Rivera, L. A., J. L. Hernández-Mendoza, J. Molina-Ochoa, and A. Pescador-Rubio. 2002.** A effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a

Mexican maize variety criollo “Uruapeño”, on the growth and survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Fla. Entomol. 86: 239-243

Glendinning, J. I. 2002. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? Entomol. Exp. Appl. 104: 15-25.

Gotoh, T., M. Koyama, Y. Hagino, and K. Doke. 2011. Effect of leaf toughness and temperature on development in the lilac pyralid, *Palpitanigro punctalis* (Bremer) (Lepidoptera: Crambidae). J. Asia-Pac. Entomol. 14: 173-178.

Hariprasad, K. V., and H. F. van Emden. 2010. Mechanisms of partial plant resistance to diamondback moth (*Plutella xylostella*) in brassicas. Int. J. Pest Manage. 56: 15-22.

Hedin, P. A., F. M. Davis, W. P. Williams, R. P. Hicks, and T. H. Fisher. 1996. Hemicellulose is an important leaf-feeding resistant factor in corn to the fall armyworm. J. Chem. Ecol. 22: 1655-1668.

Hong, S. C., R. C. Williamson, and D. W. Held. 2012. Leaf biomechanical properties as mechanisms of resistance to black cutworm (*Agrotis ipsilon*) among *Poa* species. Entomol. Exp. Appl. 145: 201-208.

Khan, Z. R., A. Ciepiella, and D. M. Norris. 1987. Behavioral and physiological responses of cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* (Hübner), to steam distillates from resistant versus susceptible soybean plants. J. Chem. Ecol. 13: 1903-1915.

Köllner, T. G., M. Held, C. Lenk, I. Hiltpold, T. C. J. Turlings, J. Gershenson, and J. Degenhardt. 2008. A maize (E)- β -caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. Plant Cell 20: 482-494.

Kumar, H. 1997. Resistance in maize in *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera: Pyralidae): an overview. Crop Protection. 16: 243-250.

- Liu, S-H, D. M. Norris, and E. Marti. 1988.** Behavioral responses of female adult *Trichoplusia ni* to volatiles from soybeans versus a preferred host, lima bean. Entomol. Exp. Appl. 49: 99-109.
- Luginbill, P. 1928.** The fall armyworm. U.S. Department of Agriculture. Technical Bulletin. 34: 1-91.
- Malo, E. A., I. Gallegos-Torres, J. Toledo, J. Valle-Mora, and J. C. Rojas. 2012.** Attraction of the West Indian fruit fly to mango fruit volatiles. Entomol. Exp. Appl. 142: 45-52.
- Midega, C. A. O., Z. R. Khan, J. A. Pickett, and S. Nylin. 2011.** Host plant selection behaviour of *Chilo partellus* and its implication for effectiveness of a trap crop. Entomol. Exp. Appl. 138: 40-47.
- Mole, S. 1994.** Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: a life history perspective. Oikos 71: 3-12.
- Molina-Ochoa, J., B. R. Wiseman, R. Lezama-Gutiérrez, J. J. Hamm, O. Rebolledo-Domínguez, M. González-Ramírez, and M. Arenas-Vargas. 1997.** Impact of resistant "Zapalote chico" corn silks on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) growth and development. Vedalia. 4: 31-35.
- Murúa, M. G., M. T. Vera, S. Abraham, M. L. Juárez, S. Prieto, G. P. Head, and E. Willink. 2008.** Fitness and mating compatibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) populations from different host plant species and regions in Argentina. Ann. Entomol. Soc. Am. 101: 639-649.
- Mutyambai, D. M., C. A. O. Midega, T. J. A. Bruce, J. van den Berg, J. A. Pickett, and Z. R. Khan. 2014.** Behaviour and biology of *Chilo partellus* on maize landraces. Entomol. Exp. Appl. 153: 170-181.

Rasmann, S., T. G. Köllner, J. Degenhardt, I. Hiltbold, S. Toepfer, U. Kuhlmann, J.

Gershenzon, and T. C. J. Turlings. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* 434: 732-737.

Rojas, J. C., A. Virgen, and L. Cruz-Lopez. 2003. Chemical and tactile cues influencing oviposition of a generalist moth, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 32: 1386-1392.

Rojas, J. C., A. Castillo, and A. Virgen. 2006. Chemical cues in host location by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of coffee berry borer adults, *Hypothenemus hampei*. *Biol. Control* 37: 141-147.

Rosenthal, J. P., and R. Dirzo. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: Evidence from maize and wild relatives. *Evol. Ecol.* 11: 337-355.

Signoretti, A. G. C., M. F. G. V. Peñaflor, J. M. S. Bento. 2012. Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), female moths respond to herbivore induced corn volatiles. *Neotrop. Entomol.* 41: 22-26.

Sparks, A. N. 1979. A review of the biology of the fall armyworm. *Fla. Entomol.* 62: 82-87.

Szczepaniec, A., S. E. Widney, J. S. Bernal, M. D. Eubanks. 2013. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greater resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Entomol. Exp. Appl.* 146: 242-251.

Takahashi, C. G., L. L. Kalns, J. S. Bernal. 2012. Plant defense against fall armyworm in micro-sympatric maize (*Zea mays* ssp. *mays*) and Balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Entomol. Exp. Appl.* 145: 191-200

- Tamiru, A., T. J. A. Bruce, C. M. Woodcock, J. C. Caulfield, C. A. O. Midega, C. K. P. O. Ogol, P. Mayon, M. A. Birkett, J. A. Pickett, and Z. R. Khan.** 2011. Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by an herbivore. *Ecol. Lett.* 14: 1075-1083.
- Wiseman, B. R., W. W. McMillian, and N. W. Widstrom.** 1976. Feeding of corn earworm in the laboratory on excised silks of selected corn entries with notes on *Orius insidiosus*. *Fla. Entomol.* 59: 305-308.
- Wiseman, B. R., J. E. Carpenter, and G. S. Wheeler.** 1996a. Growth inhibition of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae reared on leaf diets of no-host plants. *Fla. Entomol.* 79: 302-311.
- Wiseman, B. R., F. M. Davis, W. P. Williams, and N. W. Widstrom.** 1996b. Resistance of a maize population, FAWCC (C5) to fall armyworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Fla. Entomol.* 79: 329-336.
- Yang, G., B. R. Wiseman, D. J. Isenhour, K. E. Espelie.** 1993. Chemical and ultra structural analysis of corn cuticular lipids and their effect on feeding by fall armyworm larvae. *J. Chem. Ecol.* 19: 2055-2074.

Footnotes

El Colegio de la Frontera Sur. Grupo de Ecología de Artrópodos y Manejo de plagas,
CarreteraAntiguoAeropuerto km 2.5, Tapachula, Chiapas CP 30700, México.

*Correspondence: Edi A. Malo, El Colegio de la Frontera Sur. Grupo de Ecología de
Artrópodos y Manejo de plagas, CarreteraAntiguoAeropuerto km 2.5, Tapachula, Chiapas
CP 30700, México.

Email: emr@ecosur.mx

Figure legends

Figure 1. Behavioral responses of 5th instar larvae of *Spodoptera frugiperda* to maize plants in Y-tube olfactometer. NR: no response

Figure 2. Prediction model based on the response of larvae of *Spodoptera frugiperda* to the host plant.

Figure 3. Survival proportion of *Spodoptera frugiperda* fed with Pioneer and Tuxpeño maize leaves. A) Larvae, B) Pupa and C) Development.

Figure 4. Percentage of damage of *Spodoptera frugiperda* to Pioneer and Tuxpeño maize in two experimental plots in the field.

Fig. 1

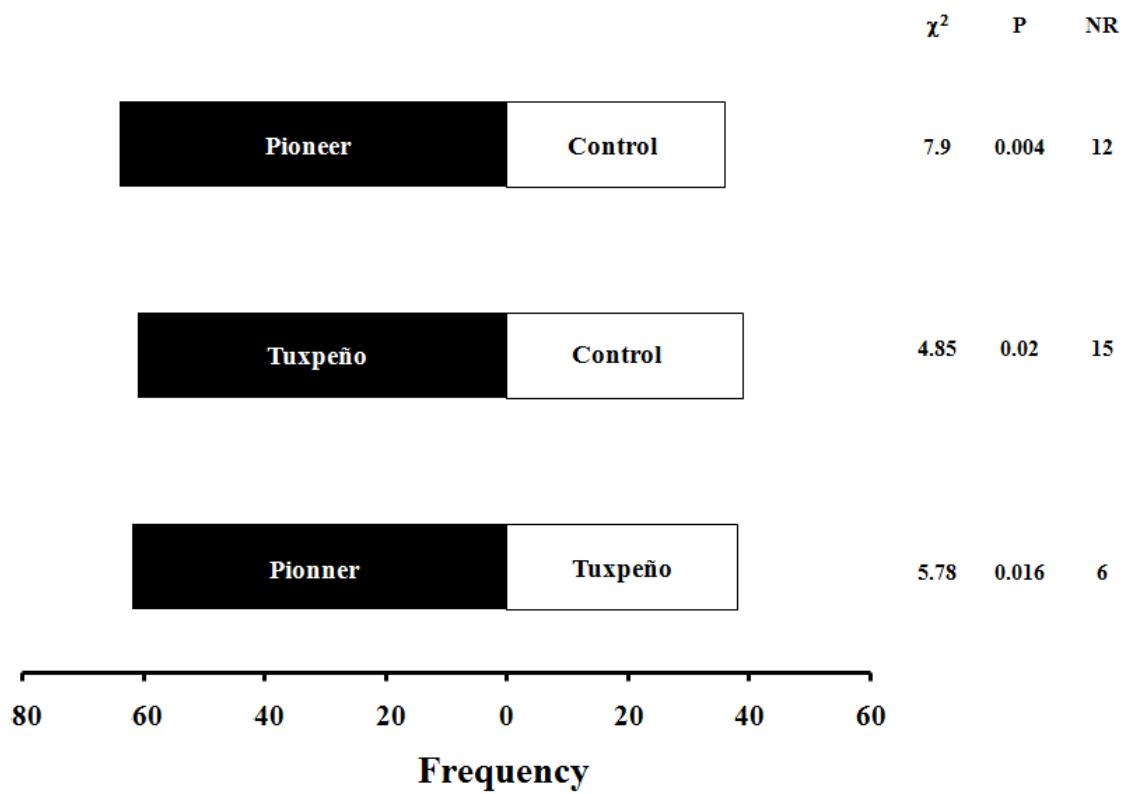


Fig. 2

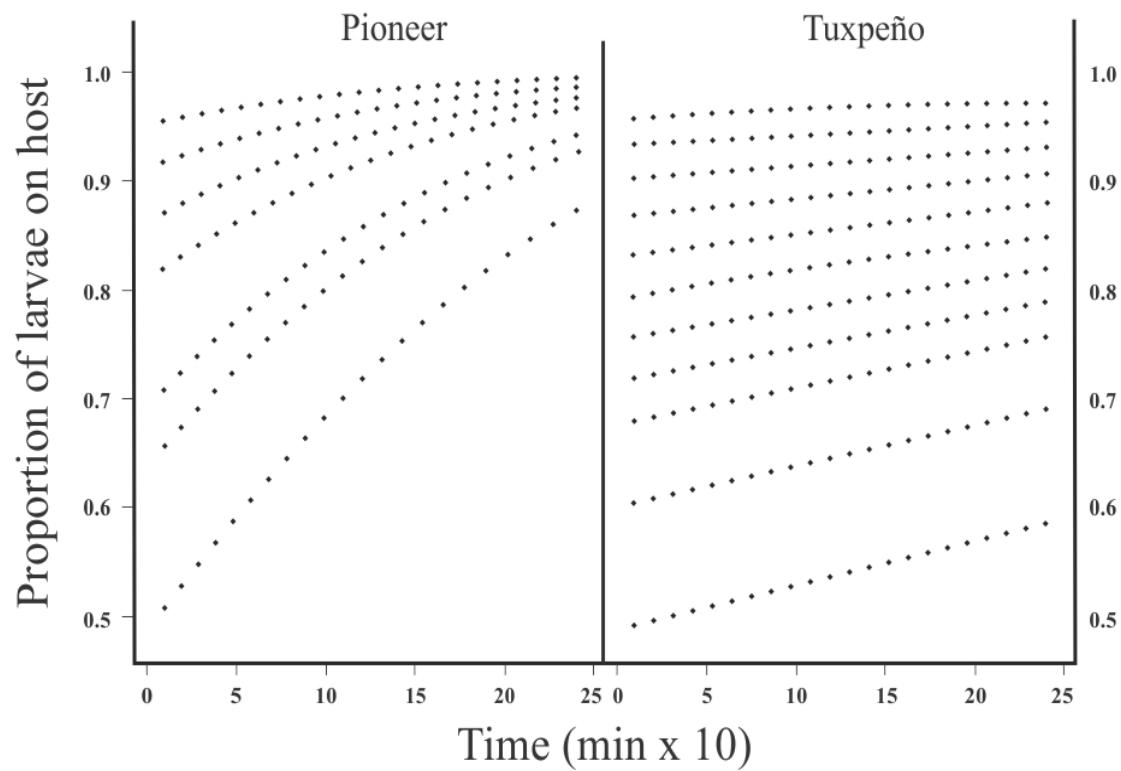


Fig. 3

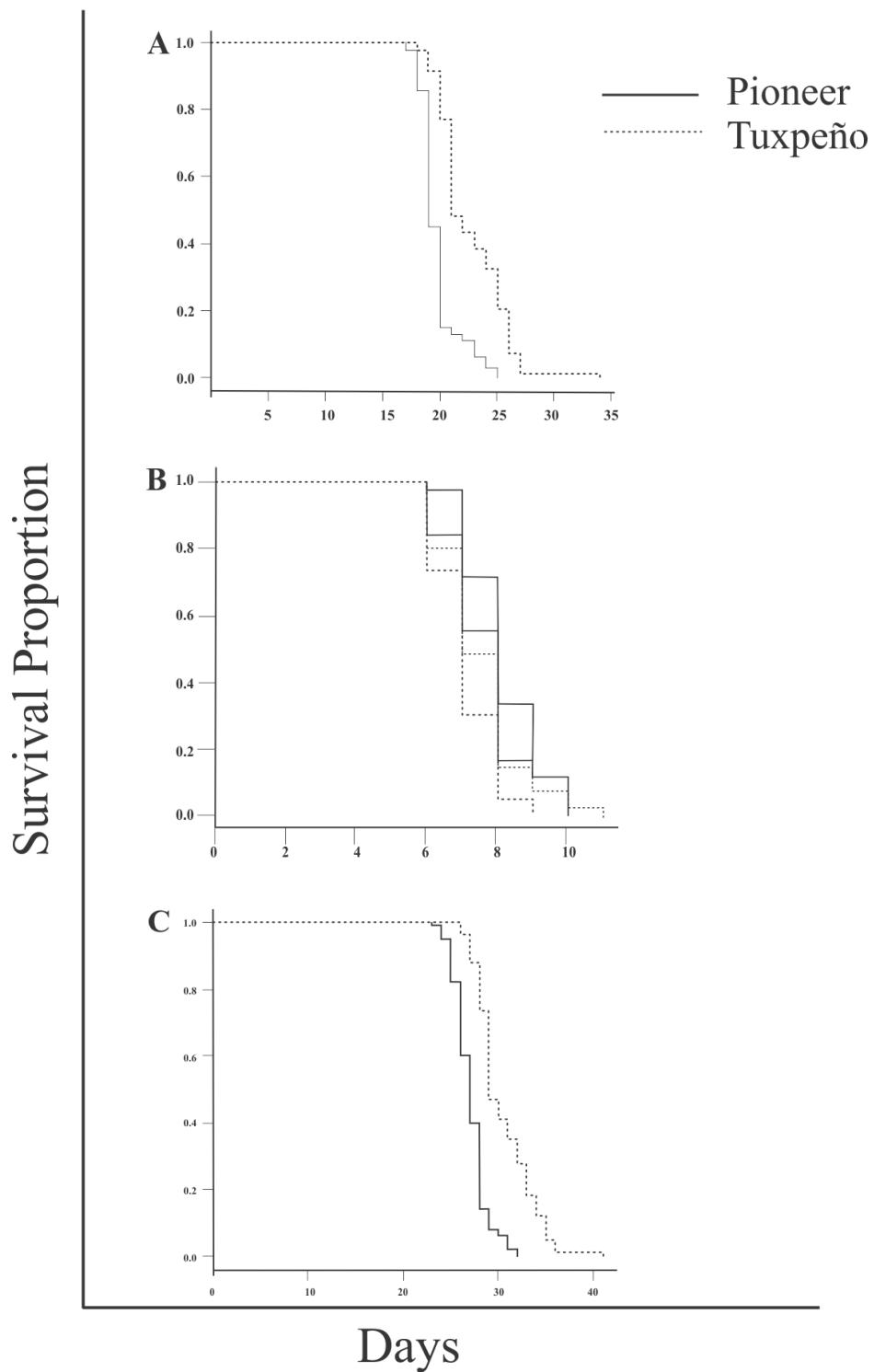


Fig. 4

