



EVALUACIÓN DE DAÑO POR *Spodoptera frugiperda* (J.E. SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) Y CARACTERIZACIÓN DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS FOLIARES EN POBLACIONES CRIOLLAS DE MAÍZ (*Zea mays* L.) †

[EVALUATION OF DAMAGE BY *Spodoptera frugiperda* (J.E. SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) AND CHARACTERIZATION OF THE LEAF MORPHOLOGICAL TRAITS IN LANDRACE POPULATIONS OF MAIZE (*Zea mays* L.)]

Esaú Ruiz-Sánchez, Jaime Alexander Caro-Heredia, Luis Latournerie-Moreno, Horacio Salomón Ballina-Gómez and Roberto Rafael Ruiz-Santiago*

Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Conkal, Avenida Tecnológico s/n, C.P. 97345, Conkal, Yucatán, México. Tel. 01 (999) 9-12-41-30 Ext. 121. Email: roberto.ruiz@itconkal.edu.mx

** Corresponding author*

SUMMARY

Background. The fall armyworm *Spodoptera frugiperda* is one of the most damaging pests of maize in tropical areas. **Objective.** To evaluate the damage caused by *S. frugiperda* and the leaf morphological traits in 15 populations of maize landrace. **Methodology.** The leaf damage caused by *S. frugiperda* and four-leaf morphological traits (leaf blade thickness, leaf blade hardness, specific leaf area and trichome density) were evaluated at 20, 30 and 40 days after emergence (DAE) in two seasons, dry (March and April) and rainy (June and July). Spearman correlation between the degree of leaf damage and each leaf morphological trait was also evaluated. **Results.** Maize populations showed differential response to the damage caused by *S. frugiperda* among seasons and evaluating date. The leaf morphological traits were different between seasons and among evaluating dates. The trichome density had intermediate negative correlation with the level of leaf damage in rainy season ($r_s = -0.32$, $p < 0.001$). **Implications.** The lower leaf damage may be indicator of resistance against *S. frugiperda*. **Conclusion.** The population 2020-M62 had low susceptibility to *S. frugiperda*, this population may be candidate for maize breeding program.

Keywords: plant defense; crop cycle; maize-*Spodoptera* interaction.

RESUMEN

Antecedentes. El gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* es una de las plagas más dañinas del maíz en áreas tropicales. **Objetivo.** Evaluar el daño por *S. frugiperda* y los rasgos morfológicos foliares en 15 poblaciones criollas de maíz. **Metodología.** Se evaluó el daño foliar por *S. frugiperda* y se midieron cuatro rasgos morfológicos foliares de defensa (grosor de la lámina foliar, dureza de lámina foliar, área foliar específica y densidad de tricomas) a los 20, 30 y 40 días después de la emergencia (DDE) en dos estaciones, seca (marzo-abril) y lluviosa (junio-julio). Se realizó un análisis de modelos lineales generalizados mixtos y comparación de medias Bonferroni de rasgos foliares y los daños ocasionados por el gusano cogollero. Además, se ejecutó un análisis de correlación de Spearman entre el grado de daño y cada rasgo morfológico. **Resultados.** Las poblaciones de maíz mostraron respuesta diferencial al daño por *S. frugiperda* entre estaciones y fechas de evaluación. Los rasgos morfológicos foliares tuvieron diferencias significativas entre estación, fechas de evaluación y poblaciones criollas. La densidad de tricomas en la estación lluviosa tuvo una correlación negativa intermedia con el grado de daño ($r_s = -0.32$, $p < 0.001$). **Implicaciones.** El menor daño foliar podría ser indicador de resistencia contra *S. frugiperda*. **Conclusión.** La población 2020-M62 fue la menos susceptible, ésta se podría incluir en un programa de mejoramiento genético de maíz criollo.

Palabras clave: defensa vegetal; ciclo de cultivo; interacción maíz-*Spodoptera*.

INTRODUCCIÓN

El gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) es una de las principales plagas que afecta entre otros a cultivos a

la producción de maíz (*Zea mays* L.) en todo el mundo, debido a que las larvas al alimentarse de las hojas jóvenes del cogollo, disminuyen considerablemente el vigor de las plantas y en consecuencia el rendimiento de grano (Arispe-

† Submitted September 25, 2022 – Accepted January 13, 2023. <http://doi.org/10.56369/tsaes.4550>



Copyright © the authors. Work licensed under a CC-BY 4.0 License. <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

ISSN: 1870-0462.

Vázquez *et al.*, 2021). En años recientes, en regiones de la India y África esta plaga ha causado preocupación a los productores de maíz debido al riesgo en el que se encuentra la producción de este grano, y por ende la población en las zonas que tienen como alimento fundamental el maíz (Goergen *et al.*, 2016; Sharanabasappa *et al.*, 2018). En infestaciones severas, *S. frugiperda* puede reducir el rendimiento hasta en 40 % (Meihls *et al.*, 2012; de Moraes *et al.*, 2015). Las estrategias de control utilizadas en la agricultura a pequeña escala incluyen cultivos intercalados, rotación de cultivos, margen de campo diverso y barreras vivas con especies atrayentes, así como la exploración de poblaciones nativas, las cuales cuentan aún con sus características genéticas ancestrales que podrían ser una alternativa para la producción de maíz a mediano plazo (Hellin *et al.*, 2014; Cerna-Chávez *et al.*, 2022). En México los maíces mejorados satisfacen en buena medida las necesidades de la demanda de la agroindustria. Sin embargo, el 80% de la superficie de maíz está sembrada con variedades nativas, producidas bajo un sistema de subsistencia o autoconsumo (Sahagún *et al.*, 2008). Estudios recientes en relación a líneas resistentes al daño por *S. frugiperda*, podemos mencionar a Hernández-Trejo y colaboradores en 2022, reportaron que las poblaciones criollas de maíz TML2S3 y VHA fueron tolerantes al daño foliar por *S. frugiperda*. Dos Santos y colaboradores en 2019, al realizar un estudio comparativo del daño causado por el gusano cogollero en líneas de maíz comercial y razas criollas de Yucatán, encontraron que las razas criollas son menos susceptibles al daño, resaltando las razas criollas Chimbo y Elotillo.

En general en las plantas, los rasgos morfológicos foliares son mediadores importantes de la interacción con los insectos fitófagos. Algunos rasgos morfológicos representan la primera línea de defensa vegetal. Estos rasgos incluyen la cera cuticular, contenido de fibra, densidad de tricomas, pubescencia y dureza de la lámina foliar (War *et al.*, 2012). Específicamente en maíz, el daño por *S. frugiperda* se ha visto disminuido en plantas con alto contenido de fibras (Hedin *et al.*, 1996), alto contenido de silicio (Reynolds *et al.*, 2009), lámina foliar de mayor espesor (Davis *et al.*, 1995), lámina foliar más dura (Dos Santos *et al.*, 2019), alta densidad de tricomas (Moya– Raygoza, 2016) y la cantidad y tipo de hemicelulosa (Santiago *et al.*, 2013). Esta variación en rasgos morfológicos puede ser encontrada con facilidad en poblaciones criollas de maíz, donde la enorme diversidad genética produce amplia variación en características de las plantas.

Las poblaciones criollas de maíz ofrecen una excelente oportunidad para el estudio de los mecanismos de defensa contra *S. frugiperda* (Dos

santos *et al.*, 2019). Incluso, es importante la evaluación bajo diferentes escenarios debido a que en la interacción de los fitófagos con las plantas hospederas, el medio ambiente juega un papel fundamental (López *et al.*, 2019). Específicamente en *S. frugiperda*, se ha observado que las condiciones climáticas juegan un papel fundamental en la densidad poblacional del insecto y en consecuencia en el grado de daño que causan éstos a las plantas (Westbrook *et al.*, 2016; Du Plessis *et al.*, 2020). En este sentido, el presente trabajo plantea la siguiente hipótesis: las poblaciones criollas de maíz tienen respuesta diferencial al daño por *S. frugiperda*. El grado de daño está relacionado con los rasgos morfológicos foliares de defensa vegetal (grosor, dureza de la lámina foliar, área foliar específica y densidad de tricomas), pero esta correlación podría variar dependiendo de la estación de crecimiento del cultivo. El objetivo de este estudio es evaluar el daño por *S. frugiperda* y su relación con los rasgos morfológicos foliares de defensa en poblaciones criollas de maíz de la península de Yucatán, México.

MATERIALES Y METODOS

Origen de semillas y establecimiento en campo

Se recolectaron muestras de semillas de poblaciones criollas con los productores locales de diferentes regiones de la Península de Yucatán, México. La información sobre el origen y la nomenclatura de cada población recolectada se describe en la Tabla 1.

Se sembraron 15 poblaciones de maíz en un área experimental del Tecnológico Nacional de México, Campus Conkal. Ubicado en Conkal, Yucatán, México. El suelo es Leptosol, con 0.93 % N, y los contenidos totales de P, K, Ca y Mg son 2.45, 3.5, 49.38 y 2.63 g kg⁻¹, respectivamente. La dosis de fertilización mineral fue de 120 kg N, 80 kg P y 0 kg K por hectárea según las recomendaciones de productores locales. Las estaciones del establecimiento de los experimentos fueron dos, la primera durante los meses de marzo – abril considerada como estación seca, y la segunda estación fue durante los meses de junio – julio considerada estación lluviosa del año 2021. Las condiciones ambientales se describen en la Tabla 2.

El experimento se estableció bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La siembra se realizó colocando dos semillas por punto de siembra, la distancia entre los puntos de siembra fue de 0.3 m y entre filas de 1.2 m. La dimensión de las parcelas experimentales fue 5 m x 2.4 m, cada parcela con 40 plantas. De esta manera se obtuvo una densidad poblacional de 55,550 plantas por hectárea.

Tabla 1. Descripción del origen, coordenadas geográficas y nombre común de las poblaciones de maíz criollo (*Zea mays* L.) evaluadas.

Poblaciones	Localidad, municipio	Coordenadas	Nombre local
2020-M02	San Dionisio, Peto	20° 3' 30" N, 88° 46' 15" O	Xmejen Nal
2020-M05	Tahdziú, Tahdziú	20° 12' y 20° 15' N, 88° 51' O	Dzit Bakal
2020-M09	San Dionisio, Peto	20° 3' 30" N, 88° 46' 15" O	Xnuk Nal
2020-M20	Dzutoh, Tixméhuac	20° 14' 52" N, 89° 5' 6" O	Nal Tel
2020-M21	Dzutoh, Tixméhuac	20° 14' 52" N, 89° 5' 6" O	Eh Ju'ub
2020-M24	Dzalbay, Temozón	20° 51' 10" N, 88° 5' 24" O	Xnuk Nal
2020-M27	Lol Be', Chemax	20° 43' 56" N, 87° 50' 25" O	Dzit bakal
2020-M30	Xocén, Valladolid	20° 36' 56" N, 88° 5' 53" O	Nal Tel
2020-M37	Kanxoc, Valladolid	20° 37' 0" N, 88° 6' 0" O	Chob
2020-M41	Kanxoc, Valladolid	20° 37' 0" N, 88° 6' 0" O	Xnuk Nal
2020-M62	Papacal, Peto	20° 9' 11" N, 88° 49' 0" O	Xmejen Nal
2020-M65	Yaxcabá, Yaxcabá	20° 32' 52" N, 88° 49' 39" O	EhJu'ub
2020-M82	Yaxhachén, Oxkutzcab	20° 3' 6" N, 89° 33' 57" O	Xmejen Nal
2020-M86	Yaxhachén, Oxkutzcab	20° 3' 6" N, 89° 33' 57" O	Eh Ju'ub
2020-M111	Dzeal, Kaua	20° 37' 15" N, 88° 24' 51" O	Xnuk Nal

Tabla 2. Precipitaciones (mm) y temperaturas (°C) mínimas y máximas promedio semanal durante el periodo de muestreo de daño por *Spodoptera frugiperda* en poblaciones de maíz.

Estación seca		Marzo				Abril			
Semana		1	2	3	4	5	6	7	8
Precipitación (mm)		0.23	0.00	0.00	0.27	0.00	0.00	0.00	17.57
Temperatura (°C)	Mínimas	19.1	17.1	18.7	20.7	19.3	20.0	23.3	21.1
	Máximas	33.0	30.9	32.1	37.6	32.3	37.4	39.3	37.6
Estación lluviosa		Junio				Julio			
Semana		1	2	3	4	5	6	7	8
Precipitación (mm)		4.17	4.71	1.86	22.09	5.64	1.39	0.00	8.00
Temperatura (°C)	Mínimas	20.1	18.9	23.4	21.1	21.9	22.6	22.1	20.6
	Máximas	34.1	35.4	39.9	37.0	39.6	38.7	38.0	33.9

Evaluación de daño por gusano cogollero *Spodoptera frugiperda*

Se evaluó el daño foliar (porcentaje de plantas dañadas y grado de daño) causado por la infestación natural de las larvas de *S. frugiperda* se examinó visualmente en tres fechas de evaluación, a los 20, 30 y 40 días después de la emergencia (DDE). El porcentaje de plantas dañadas se determinó contabilizando el número de plantas dañadas del total de plantas establecidas en cada parcela experimental. El grado de daño foliar se obtuvo examinando las dos hojas jóvenes extendidas del cogollo, en cuatro plantas elegidas al azar de cada parcela. El grado de daño se determinó utilizando la escala visual descrita por Davis y William (1992), con 10 grados, donde 0 es daño no visible y 10 es grado de daño severo con el cogollo y las hojas nuevas totalmente destruidas.

Evaluación de rasgos morfológicos foliares

Los rasgos morfológicos de las hojas se tomaron en las tres fechas de evaluación (20, 30 y 40 DDE) que se realizaron los muestreos de daño por *S. frugiperda*. Para la evaluación de rasgos morfológicos, se usó una hoja en extensión que se

liberaba del cogollo. Estas hojas son las que típicamente son dañadas por *S. frugiperda*. Las evaluaciones se realizaron en las mismas cuatro plantas en las que se evaluó el grado de daño. La dureza de la lámina foliar (g cm^{-2}) se midió utilizando un penetrómetro de bolsillo (AMS, Inc., EE. UU.) en la zona media de la longitud de la hoja entre la nervadura central y el borde de la lámina foliar (Sands y Brancatini, 1991). El grosor de la lámina foliar (mm) se midió con un micrómetro digital (Mitutoyo, EE. UU.) en los puntos adyacentes de medición de dureza de la lámina foliar. Para determinar la densidad de tricomas (número de tricomas cm^{-2}) se observó la superficie adaxial de la hoja, bajo un microscopio estereoscópico con aumento de 40x (Widstrom *et al.*, 1979). Las hojas colectadas se usaron para determinar el área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), mediante la captura de fotografías de las hojas y procesamiento en el software ImageJ, para calcular el área foliar (cm^2). Estas hojas se secaron en una estufa de aire forzado a 60 °C por 5 días, y se determinó su peso (g). El valor del área foliar se dividió entre el peso seco de las hojas para obtener el área foliar específica de las hojas ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$).

Análisis estadístico

El efecto entre las estaciones, fecha de evaluación en DDE y poblaciones se analizó través de modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Posteriormente se realizaron comparaciones de medias Bonferroni (Moran, 2003). Se utilizó una distribución normal con función de enlace identidad para todas las variables, excepto para el grado de daño y porcentaje de plantas dañadas, para lo cual se utilizó una distribución de Poisson. Se utilizó el estadístico χ^2 de Wald bajo el método de máxima verosimilitud para probar el efecto de las poblaciones, estación y fecha de evaluación. Finalmente, para evaluar la correlación entre los rasgos morfológicos y el grado de daño foliar, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) de manera general (Caldwell *et al.*, 2016). Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software estadístico Infostat Versión 2020 (Di Rienzo *et al.*, 2016).

RESULTADOS

Daños ocasionados por *Spodoptera frugiperda*

El porcentaje de plantas dañadas por *S. frugiperda* mostró diferencias significativas entre poblaciones en ambas estaciones y fechas de evaluación. En la estación seca los mayores porcentajes de plantas dañadas se encontraron a los 30 DDE (55.0 a 90.0 %), mientras que en la estación lluviosa se encontraron los menores valores a los 40 DDE (8 a 33%). En el análisis entre las poblaciones, se observó de manera general que la población 2020–M41 se mantuvo con el mayor porcentaje de plantas dañadas, y la población 2020–M62 presentó el menor porcentaje de plantas dañadas, en ambas estaciones (Tabla 3).

El grado de daño tuvo diferencias significativas entre estaciones, fechas de evaluación y poblaciones (Tabla 4). Para la estación seca, el grado de daño a los fue menor en 20 DDE estuvo entre 1.4 a 3.7, mientras que en los mayores valores se encontraron a los 40 DDE entre 1.4 a 4.0, observándose el menor grado de daño en la población 2020–M62. Para la estación lluviosa, el grado de daño fue mayor a los 20 DDE estuvo entre 3.0 a 7.1, mientras que los valores más a los 40 DDE entre 0 a 3.9, observándose nuevamente que las poblaciones 2020–M62 tuvo menor grado de daño (Tabla 4).

Rasgos morfológicos foliares de maíz

Para las variables grosor y dureza de la lámina foliar, sólo se observaron diferencias entre estaciones y fechas de evaluación, pero no entre poblaciones (Tabla 5). Para el caso del grosor de lámina foliar, las hojas más gruesas se observaron a los 40 DDE y en la estación seca (Figura 1). En cuanto a la dureza de la lámina foliar, los valores más altos se observaron a los 30 DDE y en la estación lluviosa (Figura 2).

La densidad de tricomas y área foliar específica tuvieron diferencias estadísticas significativas entre estaciones, fechas de evaluación y poblaciones criollas (Tabla 5). La densidad de tricomas mostró diferencias significativas entre estaciones, fechas de evaluación y poblaciones (Figura 3). Se observó mayor densidad de tricomas en la estación lluviosa (30 – 40 tricomas cm^{-2}), y a los 40 DDE (30 – 35 tricomas cm^{-2}). La población 2020–M41 mostró la mayor densidad de tricomas (27 a 30 tricomas cm^{-2}). Para el área foliar específica se encontraron diferencias significativas entre estaciones, fechas de evaluación y poblaciones criollas (Figura 4). Los mayores valores se observaron en la estación seca (300 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) y a los 40 DDE (250 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). La

Tabla 3. Porcentaje de plantas dañadas por *S. frugiperda* en 15 poblaciones de maíz criollo registrado en tres fechas de evaluación y dos estaciones de cultivo en Conkal, Yucatán.

Poblaciones	Estación seca			Estación lluviosa		
	(20 DDE)	(30 DDE)	(40 DDE)	(20 DDE)	(30 DDE)	(40 DDE)
2020–M02	55.0 ± 8.66 ^{abc}	77.5 ± 12.5 ^{abc}	57.5 ± 6.30 ^{abc}	76.0 ± 6.08 ^a	32.1 ± 7.89 ^b	8.70 ± 5.04 ^{de}
2020–M05	47.5 ± 4.79 ^{bc}	67.5 ± 4.79 ^{abcd}	55.0 ± 9.60 ^{abc}	49.3 ± 12.9 ^c	36.3 ± 4.36 ^b	12.8 ± 7.66 ^e
2020–M09	62.5 ± 9.46 ^{ab}	70.0 ± 10.8 ^{abcd}	52.5 ± 7.50 ^{bcd}	50.6 ± 7.41 ^a	32.9 ± 4.79 ^b	20.6 ± 4.75 ^{abcd}
2020–M20	47.5 ± 11.8 ^{bc}	70.0 ± 8.16 ^{abcd}	52.5 ± 7.50 ^{bcd}	53.4 ± 10.1 ^{bc}	42.7 ± 10.6 ^a	30.4 ± 4.84 ^a
2020–M21	42.5 ± 17.9 ^{cd}	70.0 ± 10.8 ^{abcd}	50.0 ± 7.07 ^{bcd}	64.5 ± 5.29 ^{abc}	59.7 ± 7.84 ^{ab}	32.3 ± 7.97 ^a
2020–M24	60.0 ± 7.07 ^{abc}	82.5 ± 8.54 ^{ab}	65.0 ± 10.4 ^{ab}	76.3 ± 9.35 ^{abc}	35.6 ± 16.8 ^b	14.1 ± 2.37 ^{abcd}
2020–M27	52.5 ± 13.8 ^{abc}	55.0 ± 12.6 ^d	42.5 ± 2.50 ^{cd}	61.8 ± 6.29 ^{abc}	48.0 ± 9.46 ^{ab}	27.6 ± 6.28 ^{ab}
2020–M30	52.5 ± 7.50 ^{abc}	77.5 ± 4.79 ^{abc}	52.5 ± 13.1 ^{bcd}	72.3 ± 9.88 ^a	39.1 ± 6.60 ^b	15.3 ± 4.60 ^{cde}
2020–M37	60.0 ± 7.07 ^{abc}	77.5 ± 4.79 ^{abc}	75.0 ± 8.70 ^a	52.6 ± 1.06 ^{abc}	34.6 ± 4.45 ^{ab}	23.0 ± 8.49 ^{bcd}
2020–M41	72.5 ± 6.29 ^a	90.0 ± 7.07 ^a	57.5 ± 6.30 ^{abc}	54.7 ± 5.22 ^{abc}	34.2 ± 5.57 ^{ab}	8.20 ± 2.36 ^{abc}
2020–M62	30.0 ± 12.2 ^d	57.5 ± 4.79 ^{cd}	35.0 ± 11.9 ^d	50.3 ± 5.74 ^{abc}	39.9 ± 7.12 ^b	14.8 ± 2.46 ^e
2020–M65	65.0 ± 5.01 ^{ab}	77.5 ± 4.79 ^{abc}	67.5 ± 6.30 ^{ab}	57.2 ± 3.46 ^c	40.8 ± 1.99 ^b	30.4 ± 6.80 ^{bcd}
2020–M82	67.5 ± 7.50 ^{ab}	77.5 ± 7.50 ^{abc}	45.0 ± 8.70 ^{cd}	54.0 ± 6.43 ^{abc}	46.6 ± 3.84 ^{ab}	26.5 ± 4.55 ^a
2020–M86	67.5 ± 7.50 ^{ab}	80.0 ± 7.07 ^{ab}	60.0 ± 7.10 ^{abc}	70.1 ± 10.0 ^{bc}	47.1 ± 2.46 ^{ab}	20.2 ± 5.18 ^{abcd}
2020–M111	57.5 ± 8.54 ^{abc}	65.0 ± 6.45 ^{bcd}	60.0 ± 7.10 ^{abc}	54.0 ± 6.90 ^c	37.8 ± 11.2 ^b	15.4 ± 2.72 ^{de}

Porcentaje de plantas dañadas. Medias que no comparten letras dentro de cada columna son significativamente diferentes. (Bonferroni $p < 0.005$ $n = 4$), Medias (\pm E.E.) Días después de la emergencia (DDE).

Tabla 4. Grado de daño por *Spodoptera frugiperda* en poblaciones criollas de maíz en dos estaciones de producción infestadas naturalmente por gusano cogollero.

Poblaciones	Estación seca			Estación lluviosa		
	(20 DDE)	(30 DDE)	(40 DDE)	(20 DDE)	(30 DDE)	(40 DDE)
2020–M02	2.2 ± 0.16 ^{abc}	4.7 ± 0.59 ^a	3.3 ± 0.56 ^a	4.7 ± 0.53 ^{bcd}	1.9 ± 1.23	0.9 ± 0.80
2020–M05	2.1 ± 0.23 ^{bc}	2.7 ± 0.31 ^{bc}	2.5 ± 0.33 ^{ab}	3.0 ± 0.50 ^d	1.9 ± 0.72	0.5 ± 0.50
2020–M09	2.2 ± 0.16 ^{abc}	2.0 ± 0.19 ^c	2.4 ± 0.18 ^{ab}	4.9 ± 0.48 ^{bcd}	2.8 ± 0.91	1.9 ± 1.23
2020–M20	2.0 ± 0.19 ^{bc}	2.7 ± 0.25 ^{bc}	2.5 ± 0.27 ^{ab}	6.6 ± 0.18 ^{ab}	4.8 ± 0.95	3.1 ± 1.53
2020–M21	1.5 ± 0.60 ^{bc}	2.7 ± 0.49 ^{bc}	2.2 ± 0.31 ^{ab}	5.4 ± 0.42 ^{abc}	4.2 ± 1.37	2.1 ± 1.39
2020–M24	2.6 ± 0.26 ^{abc}	2.6 ± 0.26 ^{bc}	3.5 ± 0.46 ^a	6.2 ± 0.37 ^{abc}	3.5 ± 0.96	3.9 ± 1.49
2020–M27	2.5 ± 0.42 ^{abc}	3.5 ± 0.42 ^{abc}	4.0 ± 0.27 ^a	6.1 ± 0.13 ^{abc}	5.2 ± 0.90	1.7 ± 1.15
2020–M30	2.7 ± 0.25 ^{abc}	2.7 ± 0.25 ^{bc}	3.6 ± 0.50 ^a	4.6 ± 0.32 ^{bcd}	4.1 ± 0.97	0.5 ± 0.5
2020–M37	2.1 ± 0.13 ^{bc}	3.4 ± 0.26 ^{abc}	2.9 ± 0.23 ^{ab}	7.1 ± 0.30 ^a	5.2 ± 0.98	1.7 ± 1.16
2020–M41	2.6 ± 0.26 ^{abc}	3.0 ± 0.27 ^{abc}	2.1 ± 0.35 ^{ab}	6.5 ± 0.27 ^{ab}	4.8 ± 1.16	2.2 ± 1.16
2020–M62	1.4 ± 0.32 ^c	2.2 ± 0.31 ^{bc}	1.4 ± 0.46 ^b	4.4 ± 0.50 ^{cd}	3.6 ± 1.16	0
2020–M65	2.6 ± 0.18 ^{abc}	2.6 ± 0.32 ^{bc}	3.9 ± 0.35 ^a	5.5 ± 0.46 ^{abc}	3.8 ± 0.93	2.7 ± 1.36
2020–M82	2.6 ± 0.18 ^{abc}	3.9 ± 0.58 ^{ab}	1.4 ± 0.26 ^b	5.7 ± 0.53 ^{abc}	4.6 ± 1.13	2.2 ± 1.15
2020–M86	3.0 ± 0.33 ^{ab}	2.7 ± 0.25 ^{bc}	2.9 ± 0.55 ^{ab}	5.7 ± 0.38 ^{abc}	5.6 ± 0.38	1.9 ± 1.23
2020–M111	3.7 ± 0.45 ^a	3.0 ± 0.33 ^{abc}	3.4 ± 0.46 ^a	6.4 ± 0.38 ^{abc}	1.0 ± 0.65	2.7 ± 1.35

Grado de daño según escala de Davis (1992). Medias que no comparten letras dentro de cada columna son significativamente diferentes. (Bonferroni $p < 0.005$ $n=8$), Medias (\pm E.E.).

Tabla 5. Efecto de las poblaciones criollas, estación y fechas de evaluación sobre los rasgos morfológicos foliares de maíz criollo en Conkal, Yucatán.

Factores	Grados de libertad	Dureza (g cm^{-2})	Grosor (mm)	Tricomas (cm^{-2})	AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
Población	14	0.80 ^{N/S}	0.49 ^{N/S}	2.21 ^{**}	2.37 ^{**}
Estación	1	423.87 ^{***}	896.99 ^{***}	667.53 ^{***}	317.36 ^{***}
Fechas de evaluación	2	93.00 ^{***}	279.77 ^{***}	241.41 ^{***}	35.32 ^{***}

Valores de χ^2 de Wald, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

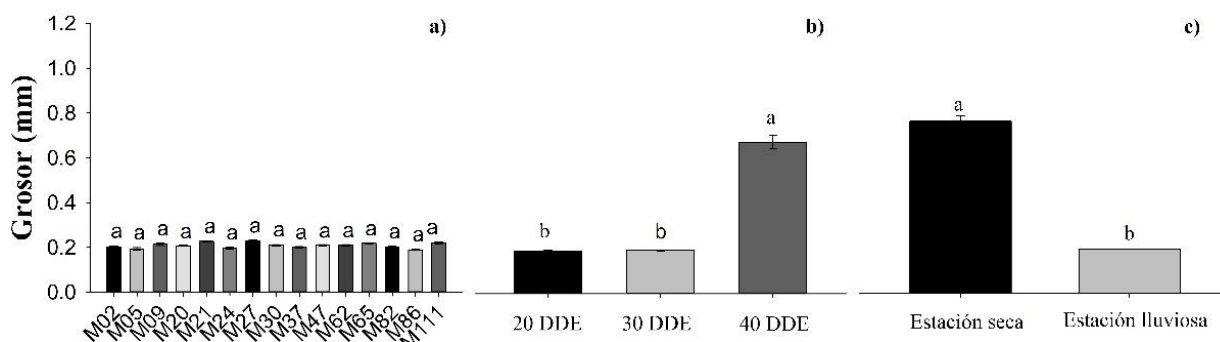


Figura 1. Grosor de la lámina foliar (mm) en poblaciones de maíz criollo. Comparación entre poblaciones a), fechas de evaluación b) y estaciones c). Las barras indican medias (\pm error estándar). Letras diferentes sobre las histobarras denotan diferencia significativa entre promedios (Bonferroni, $p < 0.05$).

población 2020– M62 fue la que mostró mayor densidad de tricomas con valores de 300 ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$).

Correlación entre daños ocasionados por *Spodoptera frugiperda* y los rasgos morfológicos foliares de maíz

Los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre el daño foliar y los rasgos morfológicos foliares se estimaron mostraron resultados significativos. En la estación seca la dureza y el grosor de la lámina foliar mostraron correlaciones negativas bajas. Mientras que en la estación lluviosa se encontró

correlaciones moderadas negativas con la densidad de tricomas, área foliar específica y la dureza (Tabla 6).

DISCUSIÓN

El germoplasma de maíz criollo representa una fuente de amplio valor para la búsqueda de resistencia a *S. frugiperda*. La primera aproximación en estos casos es la evaluación de daño y la determinación de los posibles mecanismos involucrados en la defensa vegetal. En este estudio se observó que las poblaciones criollas de maíz de la

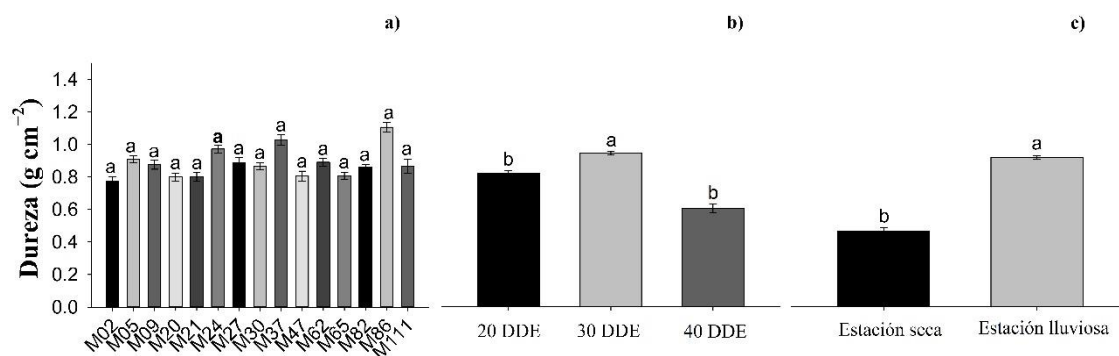


Figura 2. Dureza de la lámina foliar (g cm^{-2}) en poblaciones de maíz criollo. Comparación entre poblaciones a), fechas de evaluación b) y estaciones c). Las barras indican medias (\pm error estándar). Letras diferentes sobre las histobarras denotan diferencia significativa entre promedios (Bonferroni, $p < 0.05$).

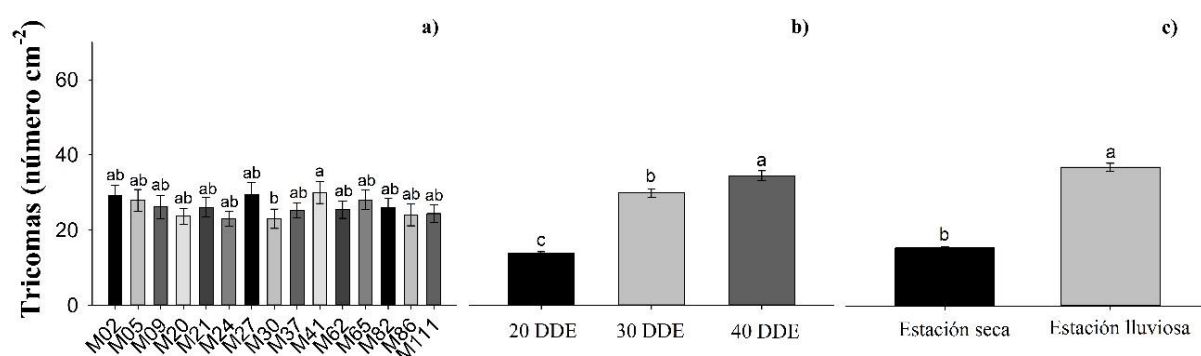


Figura 3. Densidad de tricomas (número cm^{-2}) en poblaciones de maíz criollo. Comparación entre poblaciones a), fechas de evaluación b) y estaciones c). Las barras indican medias (\pm error estándar). Letras diferentes sobre las histobarras denotan diferencia significativa entre promedios (Bonferroni, $p < 0.05$).

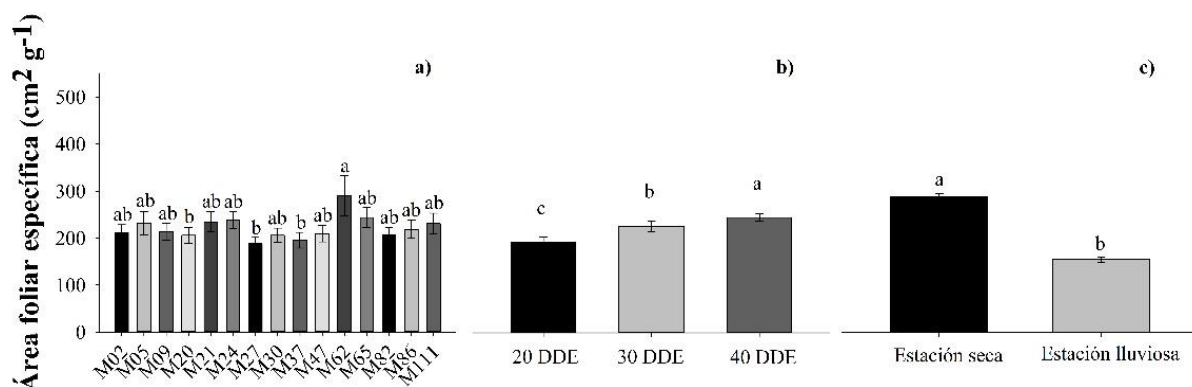


Figura 4. Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) en poblaciones de maíz criollo. Comparación entre poblaciones a), fechas de evaluación b) y estaciones c). Las barras indican medias (\pm error estándar). Letras diferentes sobre las histobarras denotan diferencia significativa entre promedios (Bonferroni, $p < 0.05$).

península de Yucatán presentan respuesta diferencial al daño por *S. frugiperda*. La mayoría de las características morfológicas foliares no tuvieron variación entre poblaciones criollas, pero sí entre estaciones y fechas de evaluación.

En general el daño por *S. frugiperda* registrado en este estudio estuvo en un rango amplio, desde muy ligero (0–2) hasta alto (6–7), según escala Davis y

William (1992). Por ejemplo, en la estación seca el grado de daño fue de 1.5 – 4.7, y en la estación lluviosa llegó hasta 7.1. Otros estudios sobre daño de *S. frugiperda* en poblaciones criollas de maíz han registrado daños de ligeros a moderados, como lo documentó Costa *et al.* (2020), quienes encontraron rangos de 2.8 a 4.8 en Brasil; de manera similar, Dos Santos *et al.* (2019) reportaron daños entre 1–3 en la Península de Yucatán. Es importante notar que se

observó diferencia significativa entre fechas de evaluación y estaciones. En el caso de la fecha de evaluación se observó que a los 40 DDE el grado de daño disminuye debido a la resistencia natural de las plantas en desarrollo vegetativo avanzado (Dos Santo *et al.*, 2019). Con respecto a la diferencia entre estaciones, esto puede estar explicado debido a que la temperatura y la precipitación son factores que impactan significativamente la biología de *S. frugiperda* (Kofi *et al.*, 2020; Nboyine *et al.*, 2020). En estaciones secas el aumento en la temperatura y evapotranspiración favorecen el desarrollo de larvas y, en consecuencia, el aumento en el daño a las plantas de maíz, mientras que, en estaciones lluviosas, la precipitación se ha relacionado negativamente con la actividad y supervivencia de las larvas (Varela *et al.*, 2015), debido a que las lluvias llenan el cogollo de maíz con agua, lo que crea un ambiente poco favorable para el desarrollo de las larvas (Sims, 2008). Es importante resaltar que de manera general la población 2020–M62 presentó menor porcentaje de plantas dañadas y menor grado de daño, en ambas estaciones evaluadas. Podría entonces considerarse esta población como menos susceptible al daño por *S. frugiperda*.

Tabla 6. Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre el grado de daño foliar y los rasgos morfológicos foliares en 15 poblaciones de maíz criollo.

Rasgos morfológicos foliares	Estación seca	Estación lluviosa
Dureza (g cm^{-2})	– 0.19***	– 0.17**
Tricomas (número/ cm^2)	0.06 ^{NS}	– 0.32***
Grosor (mm)	0.17**	– 0.07 ^{NS}
AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	0.07 ^{NS}	– 0.23***

NS no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (n = 360).

En cuanto a los rasgos morfológicos foliares, se encontraron mínimas diferencias entre poblaciones criollas, pero si hubo amplia diferencia entre fechas de evaluación y estaciones. Los rasgos morfológicos de defensa son características que pueden cambiar de acuerdo a la estacionalidad y condiciones climáticas (Mitchell *et al.*, 2016). Esto se ha visto en estudios como el de Costa *et al.* (2020), donde la variedad local Perola, presentó mayor resistencia a *S. frugiperda* en verano que en invierno. Por su parte, Smith (2005) menciona que las condiciones ambientales estacionales comprometen la expresión de los rasgos de defensa en las plantas y en consecuencia la resistencia a fitófagos. Por lo tanto, en el presente estudio, es altamente probable que las poblaciones de maíz pudieran cambiar la expresión y desempeño de los rasgos morfológicos foliares ante escenarios climatológicos diferentes (Gianoli y González *et al.*, 2005). Este hecho se puede visualizar a través de los análisis de correlación entre

el daño foliar y las características morfológicas de las hojas. Por ejemplo, en la estación lluviosa se encontró correlación negativa entre el grado de daño y la densidad de tricomas, mientras que en la estación seca no existió correlación entre estos factores. Los resultados de correlación entre daño foliar y densidad de tricomas son similares a los encontrados por Moya–Raygoza (2016), en donde establecen que la alta densidad de tricomas son un factor de disminución de daño por *S. frugiperda* en plantas de maíz. También es importante resaltar que, a diferencia de lo reportado en la literatura, donde se ha documentado el rol de los rasgos morfológicos foliares como atributos de defensa vegetal que confieren resistencia a *S. frugiperda* en maíz (Davis *et al.*, 1995; Reynolds *et al.*, 2009; Moya–Raygoza 2016), en el presente estudio, en la estación seca el grado de daño foliar causado por gusano cogollero tuvo una correlación con la dureza y el grosor de la lámina foliar, mientras que en la estación lluviosa se encontraron correlaciones con la densidad de tricomas, área foliar específica y la dureza.

CONCLUSIONES

La evaluación de daño por *S. frugiperda* en poblaciones criollas de maíz mostró que existe respuesta diferencial ante el ataque causado por esta plaga. La población 2020–M62 sobresalió con menor grado de daño foliar en las dos estaciones de prueba y en las tres fechas de evaluación.

Los rasgos morfológicos foliares no mostraron un patrón definido, el grado de daño foliar tuvo correlación negativa baja con la dureza de la lámina foliar en la estación seca, correlación moderada negativa con la densidad de tricomas en la estación lluviosa.

La población 2020–M62, que es un tipo de Xmejenal, resultó ser un buen candidato para ser usada en programas de mejoramiento genético de maíz por su baja susceptibilidad al daño por *S. frugiperda*.

Acknowledgements

The authors thank CONACYT for the postgraduate scholarship to Jaime Caro Heredia.

Funding. This work was supported by Conacyt Fomix project (Yuc–2018–03–01–119959) “Conservación, uso sostenible, incremento de la capacidad productiva y revalorización de la Milpa Maya en Yucatán” and Tecnológico Nacional de México (TecNM 9697.20–P).

Conflict of interest. The authors declare there are no competing interests.

Compliance with ethical standards. The authors declare that all ethical standards were complied with.

Data availability. The data presented in this study are available on request from the corresponding author. (roberto.ruiz@itconkal.edu.mx).

Author contribution statement (CRediT).

E. Ruiz-Sanchez - Conceptualization, methodology, visualization and writing original draft., **J.A. Caro-Heredia** - Conceptualization, methodology, visualization and writing original draft., **L. Latournerie-Moreno** - Formal Analysis, Validation, Writing –review and editing., **H.S. Ballina-Gómez** - Formal Analysis, Validation, Writing –review and editing., **R.R. Ruiz Santiago** - Methodology, Formal Analysis, Validation, Writing original draft, Writing review and editing.

REFERENCIAS

- Agrawal, A.A., Fishbein, M., Jetter, R., Salminen, J.P., Goldstein, J.B. and Freitag, A.E., 2009. Phylogenetic ecology of leaf surface traits in the milkweeds (*Asclepias* spp.): chemistry, ecophysiology and insect behavior. *New Phytologist*, 183, pp. 848–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02897.x>.
- Arispe-Vázquez, J.L., Aguirre-Uribe, L.A., Ángel, E.C.D., Ochoa-Fuentes, Y.M., Cerna-Chávez, E., and Hernández-Juárez, A., 2021. Natural resistance of native and commercial maize to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, and corn earworm, *Helicoverpa zea*, and their relationship with ear rot. *The Southwestern Entomologist*, 46, pp. 813-824. <https://doi.org/10.3958/059.046.0402>.
- Caldwell, E., Read, J. and Sanson, G.D., 2016. Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds? *Annals of Botany*, 117, pp. 349-361. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv178>.
- Cerna Chavez E., Aguirre Uribe L.A., Ochoa Fuentes Y.M., Juarez A.H., Castro del Angel E., Mayo Hernandez J., Arispe Vazquez J.L., 2022. Current perspective of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and its developed resistance to insecticides. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 25(2), pp. #057. <http://dx.doi.org/10.56369/tsaes.4089>.
- Costa, E.N., Fernandes, M.G. and Madeiros, P.H., 2021. Maize resistance to *Spodoptera frugiperda* and its relationship to landrace variety, plant stage, and larval origin. The Netherlands *Entomological Society Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(8), pp. 1-10. <https://doi.org/10.1111/eea.13073>.
- Davis, F.M., Baker, G.T. and William, W.P., 1995. Anatomical characteristics of maize resistant to leaf feeding by Southwestern Corn Borer (Lepidoptera: Pyralidae) and Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Agricultural Entomology*, 12, pp. 55–65.
- De La Rosa–Cancino, W., Rojas, J.C., Cruz–Lopez, L., Castillo, A. and Malo, E.A., 2016. Attraction, Feeding Preference, and Performance of *Spodoptera frugiperda* Larvae (Lepidoptera: Noctuidae) Reared on Two Varieties of Maize. *Environmental Entomology*, 45(2), pp. 384-389. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv229>.
- de Lange, E.S., Balmer, D., Mauch–Mani, B. and Turlings, T.C.J., 2014. Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytologist*, 204, pp. 329–341. <https://doi.org/10.1111/nph.13005>.
- de Moraes, A.R.A., Lourenção, A.L. and Paterniani, M.E., 2015. Resistance of conventional and isogenic transgenic maize hybrids to *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bragantia*, 74, pp. 50–57. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.0367>.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. and Robledo, C.W., 2016. Grupo InfoStat. FCA. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- Dos Santos, L.F.C., Ruiz–Sánchez, E., Andueza–Noh, R.H., Garruña–Hernández, R., Latournerie–Moreno, L., and Mijangos–Cortés, J.O., 2019. Daño foliar por *Spodoptera frugiperda* JE Smith (Lepidoptera: Noctuidae) y su relación con los rasgos morfológicos foliares en variedades locales de maíz y cultivares comerciales. *Revista De Enfermedades Y Protección De Las Plantas*, 127, pp 103-109 <https://doi.org/10.1007/s41348-019-00276>
- Du Plessis, H., Schlemmer, M.–L. and Van den Berg, J., 2020. The Effect of Temperature on the Development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insects*, 11(4), pp. 228. <https://doi.org/10.3390/insects11040228>.
- Feldmann, F., Rieckmann, U. and Winter, S., 2019. The spread of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Africa – What should be done next? *Journal of Plant*

- Diseases of Protection*, 126, pp. 97–101. <https://doi.org/10.1007/s41348-019-00204-0>.
- Food and Agriculture Organization of the United States nations. 2021. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>.
- Gianoli, E. and González-Teuber, M. 2005. Environmental Heterogeneity and Population Differentiation in Plasticity to Drought in *Convolvulus Chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology*, 19, pp. 603-613. <https://doi.org/10.1007/s10682-005-2220-5>.
- Goergen, G., Kumar, L.P., Sagnia, B., Togola, S.A. and Tamo, M., 2016. First report of outbreaks of the Fall Armyworm *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa. *PLoS ONE*, 11(10):e0165632. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165632>.
- Gong, B. and Zhang, G., 2014. Interactions between plants and herbivores: a review of plant defense. Ecological Society of China. *Acta ecológica sinica* 34, pp. 325-336. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.07.010>.
- Hanley, M.E., Lamont, B.B., Fairbanks, M.M. and Rafferty, C.M., 2007. Plant structural traits and their role in antiherbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 8, pp. 157–78; <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>.
- Hedin, P.A., Davis, F.M., Williams, W., Hicks, R.P. and Fisher, T.H., 1996. Hemicellulose is an important leaf-feeding resistance factor in corn to the fall armyworm. *Journal of Chemical Ecology*, 22, pp. 1655–1668. <https://doi.org/10.1007/BF02272405>.
- Hellin, J., Bellon M.R. and Hearne, S.J. 2014. Maize landraces and adaptation to climate change in Mexico. *Journal Crop Improvement*, 28(4), pp. 484-501. <https://doi.org/10.1080/15427528.2014.921800>.
- Hernández-Trejo, A., López-Santillán, J.A., Estrada-Drouaillet, B., Reséndiz-Ramírez, Z., Varela-Fuentes, S.E., Coronado-Blanco, J.M. and Malvar, R.A. 2022. Maize tolerance to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) leaf damage and insecticide application. *Agro Productividad*, 15(5), pp. 23-31. <https://doi.org/10.32854/agrop.v15i4.2135>.
- Koffi D., Agboka K., Kokouvi D.A., Osae M., Tounou A.K., Anan-Adjevi M.K., Okwae-Fening K. and Meagher R.L. 2020. Maize Infestation of Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Within Agro-Ecological Zones of Togo and Ghana in West Africa 3 Yr After Its Invasion. *Environmental Entomology*, 49(3), pp. 645-650. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa048>.
- López, J.J., Chirinos, D.T., Ponce, W.H., Solórzano, R.F. and Alarcón, J.P. 2022. Insecticide activity of botanical formulates on the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista Colombiana De Entomología*, 48(1). <https://doi.org/10.25100/socolen.v48i1.11739>.
- Meihls, L.N., Kaur, H. and Jander, G., 2012. Natural variation in maize defense against insect herbivores. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 77, pp. 269–283. <https://doi.org/10.1101/sqb.2012.77.014662>.
- Mitchell, C., Brennan, R.M., Graham, J., Karley, A.J., 2016. Plant defense against herbivorous pests: exploiting resistance and tolerance traits for sustainable crop protection. *Frontiers in Plant Science*, 7, pp. 1132. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>.
- Mohammad Saleem, A., Gopalakrishna Naidu, K., Tippannavar, P.S. and Nadaf, H.L., 2019. Biophysical and biochemical mechanism of resistance to *Spodoptera litura* in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 7(4), pp. 86–96.
- Montezano, D.G., Specht, A., Sosa-Gomez, D.R., Roque Specht, V.F., Sousa-Silva, J.C., Paula-Moraes, S.V., Peterson, J.A. and Hunt, T.E., 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology*, 26(2), pp. 286-300. <https://doi.org/10.4001/003.026.0286>.
- Moya-Raygoza G. 2016. Early development of leaf trichomes is associated with decreased damage in teosinte, compared with maize, by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annual Entomology Society of America*, 109, pp. 737-743. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw049>.

- Nagoshi, R.N., Silvie, P., Meagher, R.L., Lopez, J. and Machado, V., 2007. Identification and comparison of fall army worm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Brazil, Texas and Florida. Ecology and population biology. *Annual Entomological Society of America*, 100(3), pp. 394–402. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[394:IACOFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[394:IACOFA]2.0.CO;2).
- Reynolds, O.L., Keeping, M.G. and Meyer, J.H., 2009. Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. *Annals of Applied Biology*, 155, pp. 171–186. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00348.x>.
- Sahagún-Castellanos, L., Barrera-Gutiérrez, E., Márquez-Sánchez, F., Gómez-Montiel, N., Trujillo-Campos, A., Castro-García, H., Coutiño-Estrada, B., Carrera-Valtierra, J. A., Castellanos-Sánchez, A. and Luévano-Valdez, J. M., 2008. Evaluación de variedades de maíz del CENREMMAC mejoradas por retrocruza limitada para resistencia a sequía. *Revista de Geografía Agrícola*, 40, pp. 91-100. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=75711534008>.
- Santiago, R., Barros-Rios, J. and Malvar, R.A., 2013. Impact of cell composition on maize resistance to pests and diseases. *International Journal Molecular Science*, 14(4), p. 6960-6980. <https://doi.org/10.3390/ijms14046960>.
- Selvanarayanan, V. and Narayasanamy, P. 2006. Factors of resistance in tomato accessions against the fruit worm, *Helicoverpa armigera* (Hubner). Department of Entomology, Faculty of Agriculture, Annamalai University, Annamalai Nagar 608002, Tamilnadu, India. *Crop Protection*, 25, pp. 1075-1079. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.02.008>.
- Sharanabasappa, K.C.M., Asokan R., Swamy, M.H.M., Maruthi, M.S., Pavithra, H.B., Hegde, K., Navi, S., Prabhu, S.T. and Goergen, G., 2018. First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), an alien invasive pest on maize in India. *Pest Management Horticultural Ecosystems*, 24(1), pp. 23–29. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2020-0083>.
- Sims, S.R. 2008. Influence of soil type and rainfall on pupal survival and adult emergence of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in southern Florida. *Journal of Entomological Science*, 43, pp. 373-380. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-43.4.373>.
- Smith, C. M. and Clement, S.L., 2005. Molecular bases of Plant Resistance to Arthropods. Department of entomology, Kansas State University. *The Annual review of Entomology*, 57, pp. 309–28. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120710-100642>.
- Varella, A.C., Menezes-Netto A.C., Alonso J.D., Caixeta D.F., Peterson R.K., and Fernandes O.A., 2015. Mortality dynamics of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) immatures in maize. *PLoS One*. 10: e0130437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130437>.
- War, A.R., Paulraj, M.G., Ahmad, T., Buhroo, A.A., Hussain, B., Ignacimuthu, S. and Sharma, H.C., 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), pp. 1306-1320. <https://doi.org/10.4161/psb.21663>.
- Westbrook, J.K., Nagoshi R.N., Meagher R.L., Fleischer S.J. and Jairam S., 2016. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. *International Journal Biometeorology*, 60, pp. 255-67. <https://doi.org/10.1007/s00484-015-1022-x>.