

Universidad Autónoma de Baja California



Facultad de Ciencias

Maestría y Doctorado en Ciencia e Ingeniería

**“Efecto de la domesticación en la resistencia por antibiosis
y antixenosis de *Capsicum annuum* contra el insecto
generalista *Spodoptera frugiperda*”**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Jesús Haran Peiro Nuño

Ensenada, Baja California, México 2021

Tesis defendida por

Jesús Haran Peiro Nuño

y aprobada por el siguiente Comité



Dr. Rafael Bello Bedoy

Director de tesis



Dr. Julio Lorda Solorzano

Secretario



Dr. Andrés Martínez Aquino

Miembro del comité

Resumen de la tesis que presenta **J. Haran Peiro Nuño** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en ciencias

“Efecto de la domesticación en la resistencia por antibiosis y antixenosis de *Capsicum annuum* contra el insecto generalista *Spodoptera frugiperda*”

Resumen aprobado por:



Dr. Rafael Bello Bedoy
Director de tesis

La domesticación es un proceso evolutivo de selección artificial de caracteres de un recurso específico, para permitir su adaptación a condiciones de cultivo. Este proceso ha llevado a las plantas domesticadas a diferenciarse fenotípicamente de sus ancestros silvestres. Durante el proceso de domesticación rara vez se favorece la permanencia de los caracteres defensivos y como resultado se obtienen fenotipos susceptibles. Se examinó si la resistencia por antibiosis y antixenosis entre dos cultivares de la variedad domesticada del chile mexicano (*Capsicum annuum* var. *annuum*) diferían en relación a la variedad silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) contra el insecto generalista *Spodoptera frugiperda*. La resistencia por antixenosis se evaluó mediante la elección de hospedero para la oviposición y la alimentación. La resistencia por antibiosis se evaluó mediante la ganancia de biomasa, el consumo y supervivencia al alimentar larvas con hojas de chile silvestre y domesticado. Los resultados mostraron una aceptación nula por parte de las hembras del insecto por ovipositar en ambas variedades por igual. Así mismo, las larvas eligieron ambas variedades por igual para la alimentación. No se observaron diferencias significativas en la ganancia de biomasa promedio diaria ($p > 0.05$); sin embargo, si difirieron respecto al control ($p < 0.05$), denotando que ambas variedades tienen un efecto “inhibidor” del crecimiento sobre las larvas. Además, presentaron diferentes patrones de ganancia y pérdida de biomasa entre las larvas alimentadas con chile domesticado y silvestre. Respecto al consumo foliar, se encontró que ambas variedades poseen propiedades anti-alimenticias, sin embargo, las de la variedad silvestre fueron más severas. Por último, pese a que se obtuvo un 100% de mortalidad en todos los tratamientos con chile, se encontró que el chile silvestre mata a las larvas de 1.95 a 2.77 veces más rápido que el chile domesticado. En general el estudio demostró que las plantas de chile silvestre son más resistentes que las domesticadas.

Palabras clave: *Spodoptera frugiperda*, chiltepín, chile morrón, chile serrano, oviposición, ganancia de biomasa, consumo, supervivencia, antibiosis, antixenosis

Summary of the thesis presented by **J. Haran Peiro Nuño** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Master in science

“Effect of domestication on antibiosis and antixenosis resistance of *Capsicum annuum* against the generalist insect *Spodoptera frugiperda*”

Summary approved by:



Dr. Rafael Bello Bedoy

Thesis director

Domestication is an evolutionary process of artificial selection of traits of a specific resource to allow its adaptation to cultivation conditions. This process has led domesticated plants to differentiate phenotypically from their wild ancestors. During the domestication process, the permanence of defensive traits is rarely favored and susceptible phenotypes are obtained as a result. We examined whether antibiosis and antixenosis resistance between two cultivars of the domesticated variety of Mexican pepper (*Capsicum annuum* var. *annuum*) differed relative to the wild variety (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) against the generalist insect *Spodoptera frugiperda*. Antixenosis resistance was assessed by host choice for oviposition and feeding. Antibiosis resistance was evaluated by biomass gain, consumption and survival when feeding larvae with wild and domesticated chili leaves. The results showed a null acceptance by the female insects to oviposit on both varieties equally. Likewise, the larvae chose both varieties equally for feeding. No significant differences were observed in the average daily biomass gain ($p>0.05$); however, they did differ with respect to the control ($p<0.05$), indicating that both varieties have an "inhibitory" growth effect on the larvae. In addition, they presented different patterns of biomass gain and loss between larvae fed with domesticated and wild pepper. Regarding leaf consumption, both varieties were found to have antifeeding properties, however, those of the wild variety were more severe. Finally, although 100% mortality was obtained in all chili treatments, it was found that wild chili kills larvae 1.95 to 2.77 times faster than domesticated chili. Overall, the study showed that wild plants are more resistant than domesticated plants.

Key words: *Spodoptera frugiperda*, chiltepín, bell pepper, serrano pepper, oviposition, biomass gain, consumption, survival, antibiosis, antixenosis

Dedicatoria

A la Clau y el Cachito

Les dedico y dedicaré todos mis logros, siempre.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento otorgado al proyecto: “Efecto de la domesticación en la resistencia por antibiosis y antixenosis de *Capsicum annuum* contra el insecto generalista *Spodoptera frugiperda*” (Clave: 747607), así como por el apoyo económico que me otorgó para que pudiera realizar mis estudios (CVU: 986603).

Al programa de posgrado de Maestría y Doctorado de Ciencia e Ingeniería (MyDCI) de la Facultad de Ciencias (FC) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) campus El Sauzal.

A El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), por proporcionarnos el pie de creía de *Spodoptera frugiperda*

A mis padres por todo su amor y apoyo.

A mi director de tesis y amigo el Dr. Rafael Bello Bedoy, de quien he aprendido mucho y siempre ha estado ahí para impulsarme.

A mis sinodales, el Dr. Julio Lorda y el Dr. Andrés Aquino, por su tiempo y atinadas sugerencias durante el todo el desarrollo de este proyecto.

A mi gran amigo Carlitos González, por ser y estar.

A Daniela Núñez, por su compañía y cariño. Y por revisar minuciosamente este documento.

A Arturito Sandoval por jugar lolito conmigo y ayudarme durante el trámite de titulación.

A mis compañeros del laboratorio de Genética Ecológica y Evolución de la UABC.

A los vecinitos, Albert, Esme, Apa, Maritza, Ángel, Isma, Carlo y Chai, por la convivencia, las cheves, el box, el básquet y mucho más.

Tabla de contenido

Introducción.....	8
Antecedentes	12
Objetivos.....	15
Objetivo general.....	15
Objetivos específicos.....	15
Metodología.....	16
Sistema de estudio.....	16
<i>Capsicum annuum</i>	16
<i>Spodoptera frugiperda</i>	16
Procedimiento experimental.....	17
Germinación y crecimiento de plantas	17
Crianza de <i>Spodoptera frugiperda</i>	18
Diseño Experimental	18
Prueba de elección en pares para la oviposición	18
Índice de Grant y Langevin.....	19
Prueba de elección en pares para la alimentación	20
Desempeño, supervivencia y consumo foliar de larvas bajo diferentes tratamientos de alimentación	20
Cálculo de la ganancia de biomasa	21
Cálculo del consumo foliar.....	21
Conversión del área foliar a biomasa foliar	22
Índice de propiedad anti-alimenticia	22
Análisis Estadístico.....	23
Análisis de varianza.....	23
Análisis de supervivencia.....	23
Resultados.....	24
Prueba de elección en pares para la oviposición.....	24
Prueba de elección en pares para la alimentación.....	25
Desempeño, supervivencia y consumo foliar de larvas bajo diferentes tratamientos de alimentación.....	25
Ganancia de biomasa	25
Consumo y propiedad anti-alimenticia.....	27
Supervivencia	28

Discusión	30
Prueba de elección para la oviposición	31
Prueba de elección por pares para la alimentación.....	32
Desempeño, supervivencia y consumo foliar de larvas bajo diferentes tratamientos de alimentación.....	33
Ganancia de biomasa y propiedades anti-alimenticias	33
Supervivencia	35
Conclusiones	37
Perspectivas	37
Literatura citada	39

Lista de figuras

Figura 1. Ciclo de vida de <i>Spodoptera frugiperda</i>	17
Figura 2. Diagrama esquemático del experimento de elección por pares para la oviposición.....	19
Figura 3. Índice de Grant y Langevin.....	24
Figura 4. Biomasa promedio por día.....	26
Figura 5. Promedio de ganancia de biomasa diaria.....	26
Figura 6. Índice anti-alimenticio.....	27
Figura 7. Curvas de supervivencia.....	28
Figura 8. Días de vida promedio.....	29

Introducción

La domesticación es un proceso evolutivo responsable de muchos de los cambios fenotípicos que han sufrido las plantas durante su adaptación al manejo humano, lo que las han llevado a distinguirse de sus ancestros silvestres (Ross-Ibarra et al., 2007). Al mismo tiempo, la domesticación es una de las innovaciones tecnológicas más importantes para la humanidad; tanto que llevó a las comunidades nómadas a formar sociedades agrícolas sedentarias que terminarían formando las culturas humanas de la actualidad (Purugganan y Fuller, 2009). La domesticación se enfoca en seleccionar características de las plantas, por medio de la selección artificial, que lleven a las plantas a tener un mejor rendimiento en términos de producción agrícola (e.g., tamaño del fruto, crecimiento, sabor). Sin embargo, esta selección dirigida de caracteres es de interés agronómico y económico, por lo que rara vez favorecen la permanencia de caracteres defensivos; como resultado se obtienen fenotipos susceptibles a patógenos y plagas de insectos. Al fenómeno de reducción de la defensa por efecto de la domesticación se le conoce como el síndrome de la domesticación (Marquis, 1992; Rosenthal y Dirzo, 1997; Szczepaniec et al., 2013).

Domesticación

La domesticación es el resultado de un proceso de selección artificial de caracteres de un organismo específico para permitir su adaptación a condiciones de cultivo o manejo humano (Darwin, 1883). Durante este proceso el ser humano ha incrementado la frecuencia de fenotipos deseables y disminuido la frecuencia de aquellos no deseables (Barbara Pickersgill, 2009). El proceso de domesticación comprende cuatro etapas según el nivel de intensidad de cambio que se observa en las poblaciones de plantas sujetas a la selección humana. Si bien el estado silvestre no se considera parte del proceso, sí es el punto de partida. El estado silvestre se define como plantas cuyas poblaciones se encuentran en condiciones naturales y sus fenotipos y genotipos no han sido manipulados por humanos. La primera etapa del proceso de domesticación implica evolución en sistemas de manejo humano bajo: especies que crecen en ambientes perturbados con

posibles cambios genotípicos y fenotípicos, pero sin ser producto de la selección artificial. Lo que sugiere que la antropización del hábitat es el principal agente selectivo. En la segunda etapa, que es conocida como domesticación incipiente, se destaca la intervención humana en el proceso de propagación y adaptación al sistema agrícola. Pero en esta etapa se mantiene un fenotipo promedio similar al encontrado en condiciones silvestres. La tercera fase es llamada semi-domesticación: En esta fase los fenotipos cultivados difieren notablemente de los silvestres, como consecuencia de la manipulación humana. Sin embargo, a pesar de sufrir reducción en su diversidad genética la planta aún posee la habilidad de reproducirse y sobrevivir sin depender de los cuidados humanos. La cuarta y última etapa es la domesticación, las plantas ya tienen un alto grado de domesticación y se vuelven completamente dependientes del cuidado humano. Además, las plantas bajo domesticación se caracterizan por mostrar una reducción marcada de la diversidad genética, de potencial evolutivo y de adaptación. Como resultado las plantas con alto grado de domesticación se vuelven completamente dependientes del cuidado humano (Bautista et al., 2012).

Los cambios en los órganos vegetales que son producto de la domesticación son generalmente benéficos para los humanos. Los cambios más notables son la exageración en el crecimiento de semillas, frutos y hojas. Otros que son menos notables, pero igual de importantes son la retención y letargo de semillas y frutos, factor que permite la cosecha y almacenaje. Finalmente, para reducir el sabor disgustante de semillas, frutos u hojas que se consumen, se ha seleccionado una disminución en la síntesis y la concentración de metabolitos secundarios responsables de esos sabores y aromas (Johns, 1990; Purugganan y Fuller, 2009; Bautista et al., 2012). Ya que las plantas silvestres y cultivadas presentan contrastes abruptos de rasgos físicos y bioquímicos, el estudio de la variación fenotípica entre plantas en diferentes etapas de domesticación y sus ancestros silvestres representan una oportunidad para estudiar los principios generales de la evolución (Darwin, 1883; Chaudhary, 2013)

Resistencia

Una de las características que se modifican durante la domesticación es la defensa de las plantas, que resulta en que las plantas en estado domesticado reciban niveles de daño más severos que las plantas silvestres (Marquis, 1992; Rosenthal y Dirzo, 1997; Szczepaniec et al., 2013). La resistencia de las plantas es la capacidad defensiva de prevenir y/o disminuir la remoción de tejido. Entre las características defensivas que poseen las plantas existen las físicas (i.e. tricomas) y químicas (i.e. metabolitos secundarios, mezclas de volátiles), las cuales permiten evitar el daño por insectos herbívoros y sus efectos negativos en el desempeño, reproducción y supervivencia de las plantas (Marquis, 1992). Existen dos formas de categorizarla; 1) La resistencia por antixenosis, la cual es la capacidad de las plantas de no compatibilizar con el insecto y evita que este las utilice como hospedero para la oviposición, alimentación y refugio, y 2) La resistencia por antibiosis se da a través de procesos que afectan el desempeño, crecimiento y supervivencia del insecto herbívoro (Stenberg y Muola, 2017).

la evasión del ataque por insectos puede considerarse una de las primeras líneas de defensa (antixenosis) y la antibiosis la segunda, la cual ha evolucionado para reducir la sobrevivencia y el crecimiento de los insectos, reduciendo así el nivel de daño que pueden causar. Sin embargo, estos tipos de defensa no son mutuamente excluyentes. Ambos mecanismos defensivos evolucionan de forma concertada para producir un arsenal defensivo sinérgico contra herbívoros (Agrawal y Fishbein, 2006)

Fitoquímica y el síndrome de domesticación

Las plantas producen y emiten mezclas complejas de compuestos volátiles que participan en la comunicación entre plantas y otros organismos con los que interactúan, como vertebrados, insectos e indirectamente con hongos y patógenos (Stephenson, 2012). El tipo y cantidad de compuestos químicos volátiles que sintetizan las plantas puede variar dentro y entre las especies (Clavijo McCormick et al., 2012). La importancia de las señales químicas volátiles radica en que estas son usadas por muchos insectos en la elección de un hospedero. Las hembras de los insectos pueden evaluar el nivel defensivo de las plantas

por medio de estas señales, en algunos casos pueden ser estimulantes y otros disuasivos, y como consecuencia pueden elegir en qué planta ovipositar con el fin de asegurar una mayor supervivencia y mejor desarrollo de su progenie (Anderson et al., 1995; Anderson y Alborn, 1999; Unsicker et al., 2009). Además de los compuestos volátiles que participan en la atracción y repulsión de los insectos, también existen metabolitos secundarios no volátiles que participan en la defensa contra los insectos herbívoros. Estos compuestos químicos no volátiles son relevantes al momento en el que el tejido vegetal es consumido por el insecto. Los efectos y la severidad de estos, dependerán de la diversidad y concentración de los compuestos químicos, así como de la especie de insecto. Sus efectos pueden ser anti-alimenticios, de inhibición de crecimiento y de mortalidad, por lo que juegan un papel importante en la evolución y ecología de la interacción insecto-planta (Nahrstedt, 1989; Theis y Lerda, 2003)

La modificación del tipo y concentración de metabolitos secundarios durante el proceso de domesticación tiene consecuencias directas en las interacciones bióticas. Estos cambios por lo general conducen a una debilitación de la resistencia en las plantas domesticadas volviéndolas más vulnerables a patógenos e insectos herbívoros. Al aumentar por selección artificial el tamaño de las hojas, flores y semillas, se provoca una distribución de energía mayor hacia esos caracteres y menor hacia los caracteres defensivos (i.e. síntesis de metabolitos secundarios) o simplemente hay caracteres defensivos que son seleccionados en contra de manera directa (Bautista et al., 2012)

En este trabajo se estudió la interacción de un insecto generalista con diferentes variedades de chile, para evaluar el efecto de la domesticación sobre la resistencia de las plantas contra los insectos, del cual se desprenden dos objetivos principales. 1) Evaluar la elección de hospedero por *Spodoptera frugiperda* en diferentes etapas de la ontogenia sobre chile silvestre (*Capsicum annum* var. *glabriusculum*) y domesticado (*Capsicum annum* var. *annuum*). 2) Evaluar el desempeño, supervivencia y consumo de la larva de *Spodoptera frugiperda* bajo una dieta con hojas de chile silvestre (*Capsicum annum* var. *glabriusculum*) y domesticado (*Capsicum annum* var. *annuum*). Se busca responder las siguientes preguntas. 1) ¿Existe una preferencia por parte del insecto para ovipositar

entre las diferentes variedades de Chile? 2) ¿Existe una preferencia por parte del insecto para la alimentación entre las diferentes variedades de Chile? 3) ¿Difiere el desempeño, supervivencia y consumo de las larvas del insecto al ser alimentadas con hojas de diferentes variedades de Chile?

Antecedentes

El género *Capsicum* está conformado por 35 UTO (Unidades Taxonómicas Operativas) entre especies y variedades, de los cuales cinco son domesticados y los treinta restantes entre semi-domesticados y silvestres (Pickersgill, 1991; Carvalho et al., 2014; Verdugo, 2018). Entre ellos, se encuentra *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (chiltepín), el ancestro silvestre de las variedades domesticadas de Chile mexicano *Capsicum annuum* var. *annuum*. La variedad silvestre *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* se distribuye desde el sur de Estados Unidos de América, pasando por México y América Central hasta Colombia (Garvey et al., 2020). La variedad domesticada *Capsicum annuum* var. *annuum* se distribuye en México y América Central (Verdugo, 2018). México es el centro de diversificación de cultivares más importante de *Capsicum annuum* var. *annuum*, lo que resulta relevante no solo a nivel evolutivo y genético (Kraft et al., 2014), sino también cultural y económico ya que anualmente en el país se cultivan más de 140,000 hectáreas de más de 22 morfotipos (cultivares) diferentes (Vera-Guzmán et al., 2011).

A pesar de su importancia comercial y gastronómica, hay aspectos de su historia evolutiva por domesticación que se desconocen (Carvalho et al., 2014). En su mayoría, los trabajos que abordan el estudio de la evolución por domesticación de *Capsicum annuum* se enfocan en el estudio de su morfología y características del fruto, mientras que pocos estudios han llevado a cabo estudios del cuerpo vegetativos, de la fitoquímica de las hojas y su relevancia en las interacciones ecológicas (Luna-Ruiz et al., 2018). Existe evidencia empírica que sugiere que la domesticación reduce la resistencia de las plantas ante los herbívoros, incluso exponiendo las plantas a nuevos herbívoros en condiciones agrícolas (Bautista et al., 2012; Turcotte et al., 2015). Sin embargo, poco se ha evaluado el impacto de la domesticación sobre los diferentes mecanismos que reducen la atracción de

herbívoros y el daño en el sistema ancestro-cultivo de *Capsicum annuum*. Un resultado esperado es que las plantas silvestres sean más resistentes que las cultivadas, ya que han estado expuestas continuamente al daño por herbívoros. Lo que indica que las plantas de chile silvestre son un reservorio de genes de resistencia, con potencial de ser utilizado en el mejoramiento genético de los cultivares.

Spodoptera frugiperda es considerada una plaga de importancia en México por las grandes pérdidas económicas que esta ocasiona, especialmente en las tierras bajas al norte de Michoacán, Oaxaca, Quintana Roo y Yucatán. Es un insecto generalista con una gran cantidad de hospederos, aproximadamente 186 especies repartidas en 42 familias de plantas, siendo sus hospederos principales el maíz, arroz y sorgo, entre muchas otras especies de importancia económica (Andrews, 1988; Casmuz et al., 2010; Jeger et al., 2017). *Capsicum annuum* está enlistado como uno de los hospederos de *Spodoptera frugiperda*, sin embargo se reporta que los ataques son poco frecuentes (Casmuz et al., 2010).

Los estudios sobre los aspectos ecológicos de la interacción insecto herbívoro-hospedero de insectos generalistas son escasos y aún más escasos sobre *Spodoptera frugiperda* u otros lepidópteros del mismo género con *Capsicum annuum*, y en ningunos de ellos se ha explorado esta interacción comparativamente entre diferentes variedades de *Capsicum annuum* y cultivares domesticados (*Capsicum annuum* var. *annuum*) (Rojas et al., 2003). En un estudio se comparó la elección para la oviposición de *Spodoptera frugiperda* entre diferentes cultivos de importancia económica (i.e. algodón y maíz), entre los cuales se utilizó el cultivar chile morrón de la variedad domesticada de *Capsicum annuum* (*Capsicum annuum* var. *annuum*). Este estudio demuestra que las hembras de *Spodoptera frugiperda* presentan patrones de preferencias y aceptación diferenciados entre los hospederos utilizados en los experimentos, incluso bajo condiciones sin opción, lo que desmiente la interpretación empírica de que debido a la naturaleza polífaga de las larvas, las hembras adultas ovipositan indiscriminadamente sobre cualquier especie de planta (Greenberg et al., 2002).

En otros estudios que han evaluado el impacto de *Capsicum annuum* sobre diferentes insectos, estos han mostrado que *C. annuum* además de alterar los patrones de oviposición y elección del hospedero, también afecta dramáticamente el crecimiento y desarrollo en las larvas de los herbívoros. De *Spodoptera exigua* y *Helicoverpa armigera* se ha reportado que al alimentarse las larvas con hojas de chile, estas presentan una inhibición moderada del crecimiento y el desarrollo, en comparación a otros hospederos utilizados en el experimento (Greenberg et al., 2001; Tamhane et al., 2005; Devanand y Rani, 2011).

En cuanto a los efectos potenciales de la domesticación sobre la resistencia en *C. annuum* contra *S. frugiperda* se ha demostrado que las larvas que son alimentadas con la variedad silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) tienen una mortalidad del 100% (Valenzuela Apodaca, 2019), mientras que la mortalidad y el desarrollo de las larvas difiere cuando son alimentadas con tejido foliar proveniente de diferentes cultivares domesticados de *Capsicum annuum* var. *annuum* (Serrano et al., revisión). Así, la evidencia acumulada sugiere que el uso de *C. annuum* como hospedero y/o alimento es acompañado de costos en adecuación para los insectos, como supervivencia, crecimiento y/o reproducción.

Objetivos

Objetivo general

- Evaluar y comparar la resistencia por antixenosis y antibiosis del chile silvestre y domesticado contra el insecto herbívoro generalista *Spodoptera frugiperda*.

Objetivos específicos

- Evaluar la elección de *Spodoptera frugiperda* en estadio adulto entre una variedad de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) y dos cultivares domésticos (*Capsicum annuum* var. *annuum*) para la oviposición.
- Evaluar la elección de *Spodoptera frugiperda* en estadio juvenil entre una variedad de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) y dos cultivares domésticos (*Capsicum annuum* var. *annuum*) para la alimentación.
- Evaluar el desempeño, supervivencia y consumo de la larva de *Spodoptera frugiperda* bajo una dieta con hojas de una variedad de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) y dos cultivares domésticos (*Capsicum annuum* var. *annuum*).

Metodología

Sistema de estudio

Capsicum annuum

Son plantas eudicotiledóneas de entre 1-2 metros de alto, arbustivas perenes con flores en forma de estrella blanquecinas, con una gran variedad de formas y tamaños en los frutos, así como con diferentes niveles de capsaicina (picor), dependiendo del morfotipo o cultivares, y semillas amarillentas reniformes (Moscone et al., 2007; Mongkolporn y Taylor, 2011). *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, es un arbusto perene que se distribuye desde Colombia hasta el oeste de Estados Unidos de América. En México podemos encontrarlo desde la península de Yucatán, hasta el Golfo de California, ya sea creciendo en suelos profundos con densa vegetación, en regiones xéricas en el desierto de Sonora, e inclusive en la meseta central donde comúnmente lo encontramos asociado a árboles nodriza. El chiltepín se caracteriza por sus pequeños frutos color rojo una vez maduros y su alto picor (González-Jara, 2011).

Spodoptera frugiperda

Spodoptera frugiperda J. E. Smith (Lepidóptera: Noctuidae) es comúnmente conocido como “cogollero del maíz” u “oruga militar tardía”. Es un insecto generalista que ataca los cultivos de maíz en la región Neotropical. Hasta ahora se ha documentado que usa 186 hospederos, los cuales pertenecen a 42 familias diferentes de plantas (Casmuz et al., 2010). La duración de su ciclo de vida varía entre 30 y 60 días según el hospedero. Se reproduce sexualmente y cada hembra pone entre 20-30 huevos cada vez que ovipositan. El huevo dura (5 días) y una vez que eclosiona, tiene 6 estadios larvales (16 días), pupa (5 días) y adulto (5-10 días). Tiene varias generaciones en el año, y es una plaga especialmente difícil y desafiante de controlar (Ingber et al., 2021; Silva et al., 2017) (Figura 1).

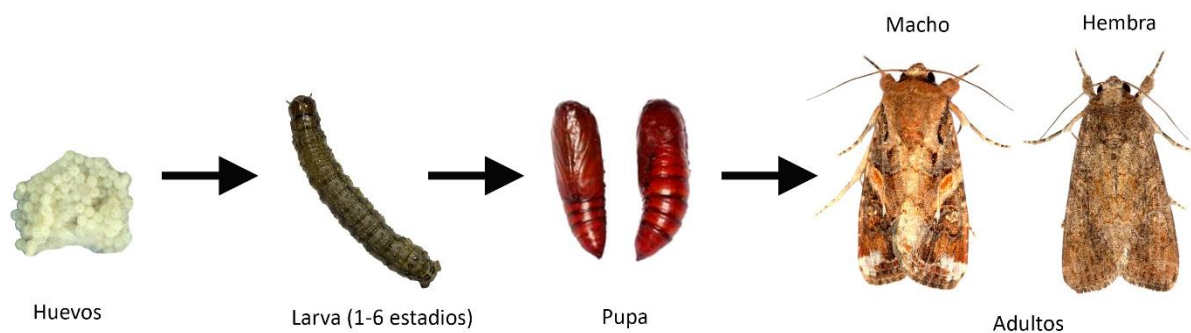


Figura 1. Ciclo de vida de *Spodoptera frugiperda*.

Procedimiento experimental

Germinación y crecimiento de plantas

Se utilizaron semillas de una variedad de chile silvestre provenientes de la localidad San Pedro de la Cueva (SP Cueva) en Sonora y dos cultivares de chile doméstico (Chile morrón y Serrano) cuyas semillas fueron obtenidas de paquetes comerciales de la marca “Los Molinos”. Para la germinación y estimulación de las semillas, estas fueron sumergidas en agua de 24-48 horas. Posteriormente, utilizando suelo comercial estéril turba Berger BM2 (Berger, Saint-Modeste, QB) las semillas fueron sembradas en almácigos de 50 pozos y regadas cada 2 días. Las plántulas germinadas fueron trasplantadas a macetas individuales al desarrollar dos hojas verdaderas. Más adelante fueron mantenidas en una cámara de ambiente controlado en el Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución de la Facultad de Ciencias en la Universidad Autónoma de Baja California (FC-UABC) con un fotoperiodo de 14 horas luz y 10 de oscuridad, a una temperatura constante día/noche de $25^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$. El crecimiento en condiciones controladas y homogéneas reduce la variabilidad no explicada durante los experimentos. Semanalmente, las plantas fueron fertilizadas con una solución de 3 gramos por litro de NPK 19-19-19. Una vez que las planta presentaban de 4-12 hojas, eran utilizadas para los experimentos.

Crianza de *Spodoptera frugiperda*

La colonia de *Spodoptera frugiperda* fue cultivada en el insectario del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución FC-UABC. Originalmente, el pie de cría proviene del Laboratorio de Control Biológico de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Los insectos fueron criados bajo condiciones controladas con un fotoperiodo de 16 horas luz y 8 oscuridad a una temperatura de $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ y alimentadas con una dieta artificial preparada con harina de maíz, levadura, germen de trigo, ácido ascórbico, ácido benzoico, agar, vitamina B12 y agua, desde su eclosión hasta el momento antes de pupar. Para su reproducción, varias parejas de adultos se separaron en bolsas de papel y fueron alimentadas con agua con azúcar al 10%. Una vez que varios parches de huevos eran puestos en la bolsa de papel, estos fueron removidos y puestos en cajas de Petri hasta su eclosión.

Diseño Experimental

Prueba de elección en pares para la oviposición

Para determinar si existe una preferencia entre la variedad de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) y los dos cultivares domésticos, chile morrón y serrano (*Capsicum annuum* var. *annuum*) para la oviposición, una pareja de *Spodoptera frugiperda* se colocó dentro de una jaula de 60 x 60 x 60 cm. Dentro de las jaulas se colocaron dos plántulas de cada variedad de chile, durante 10 días en los que diariamente se monitorearon para recolectar los huevos puestos y suplir de alimento a los insectos (agua con azúcar al 10%). Se realizaron 11 réplicas de chiltepín vs. morrón y 9 para chiltepín vs. serrano) (Figura 2).

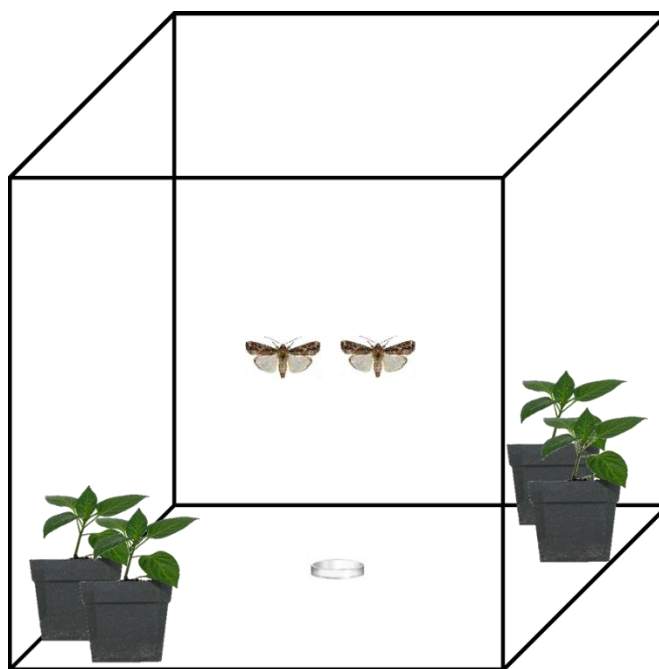


Figura 2. Diagrama esquemático del experimento de elección por pares para la oviposición. En una jaula de 60 x 60 x 60 cm se colocó una pareja de adultos de *S. frugiperda* y dos plántulas de cada variedad en dos combinaciones, chiltepín vs. morrón y chiltepín vs. serrano. Diariamente se revisaron las jaulas en busca de huevos para recolectarlos y cuantificarlos.

Índice de Grant y Langevin

Para evaluar la aceptación por parte de las hembras de *Spodoptera frugiperda* hacia las plantas de chile como hospederos, se utilizó el número de huevos puestos sobre las plantas y sobre las paredes de la jaula.

$$\frac{(HP - HC) \times 100}{HO}$$

Donde HP es el número de huevos puestos sobre la planta hospedera; HC = número de huevos puestos sobre el contenedor y HO = número total de huevos ovipositados. Éste índice toma valores que van de -100 a 100. Un valor negativo indica un rechazo de las hembras para ovipositar, un valor positivo indica preferencia y un valor cercano o igual a

cero, denota una tendencia neutra, es decir, que no es repelente ni atractivo para la oviposición.

Prueba de elección en pares para la alimentación

Para determinar si existe una preferencia por parte de las larvas de *Spodoptera frugiperda* entre la variedad de chile silvestre (*Capsicum annum* var. *glabriusculum*) y los dos cultivares domésticos (*Capsicum annum* var. *annuum*), se dejó en ayuno a 16 larvas para cada combinación (chiltepín vs. morrón y chiltepín vs. serrano), durante 24 horas. Transcurridas las 24 horas, cada larva se colocó individualmente en una caja de Petri nueva de plástico de 80 mm de diámetro y 10 mm de alto. En cada caja las larvas fueron expuestas a elegir entre tejido vegetal de chile silvestre o cultivado. Cada disco tenía un área de 1.66 cm². Se registró la elección a la primera mordida de la larva a los discos de hoja de chile.

Desempeño, supervivencia y consumo foliar de larvas bajo diferentes tratamientos de alimentación

Para evaluar si las diferentes variedades de chile tienen un efecto sobre las larvas, se realizó un experimento para medir el desempeño de crecimiento, consumo foliar y supervivencia en larvas de *S. frugiperda* que fueron alimentadas con tejido foliar de la variedad silvestre y dos cultivares de la domesticada. Para este experimento, se emplearon ochenta larvas entre el tercer y cuarto estadio que fueron divididas aleatoriamente en cuatro grupos. Veinte larvas fueron utilizadas para cada tratamiento de alimentación: chile morrón, chile serrano, chiltepín y dieta artificial como control. El grupo control nos permite conocer las desviaciones de una dieta ideal para este herbívoro.

Al inicio del experimento, utilizando una balanza analítica Marca Mettler Toledo tipo NewClassic MF modelo MS204S con una precisión de 0.0001, se obtuvo la biomasa (g) de cada una de las larvas para obtener la biomasa inicial y diariamente se pesaron para obtener el aumento o decremento de peso diario hasta su muerte o la pupación. Se llevó un registro de los días a la muerte o pupación de cada larva.

Las larvas fueron alimentadas con áreas foliares conocidas (1-4 discos de 1.93 cm² c/u) correspondientes a su tratamiento de alimentación designado. Diariamente el tejido vegetal era retirado y cuantificado para obtener el área foliar consumida y sustituido por discos foliares frescos. Para el tratamiento control, la dieta artificial era pesada antes de dársela a las larvas y 24 horas después era removida, pesada y sustituida por dieta artificial fresca, con el fin de obtener la biomasa consumida al día.

Cálculo de la ganancia de biomasa

Puesto que algunos de los tratamientos de alimentación no tuvieron patrones de ganancia y pérdida de biomasa hasta llegar al peso máximo, se consideró para la primera ganancia el primer pesaje como el peso inicial y como peso final el siguiente peso mayor al peso inicial. Para la segunda ganancia de biomasa el peso final de la primera ganancia de peso se tomó ahora como el peso inicial y el peso final para esta segunda ganancia de biomasa es el siguiente peso mayor al peso inicial utilizado en este cálculo de la segunda ganancia de biomasa; y así consecutivamente hasta llegar el peso máximo. Para calcular entonces la ganancia de peso se utilizó la siguiente ecuación.

$$GB = P_f - P_i$$

GB = Ganancia de biomasa

P_f = Peso final

P_i = Peso inicial

Cálculo del consumo foliar

Puesto que el área inicial fue conocida, se utilizó el Software ImageJ ver. 1.52p para cuantificar lo que el insecto no se comió en 24 horas y así obtener el área final. Para obtener el consumo final se utilizó la siguiente ecuación.

$$CF = A_i - A_f$$

CF = Consumo foliar

A_i = Área inicial

A_f = Área final

Conversión del área foliar a biomasa foliar

Se tomó una muestra de 3 discos de 1.93 cm² de 10 plantas de cada variedad. Estos discos fueron pesados y se obtuvo un promedio para cada variedad de chile. Utilizando la siguiente fórmula se convirtieron los consumos foliares anteriormente obtenidos en biomasa foliar consumida (g).

$$BFC = \frac{(AFC)(PPD)}{AD}$$

BFC = Biomasa foliar consumida

AFC = Área foliar consumida

PPD = Peso promedio de los discos

AD = Área de los discos (1.93 cm²)

Índice de propiedad anti-alimenticia

Para comparar nuestros resultados con otros trabajos, fue necesario utilizar un índice de propiedad anti-alimenticia con una escala de 0 a 100. Siendo 0 una nula propiedad anti-alimenticia y entre más cercano al 100, más intensa es la propiedad anti-alimenticia de la planta sobre el insecto.

$$\frac{Mc - T}{Mc + T} \times 100$$

Mc = Media del consumo del control

T = Consumo del tratamiento

Análisis Estadístico

Análisis de varianza

Se utilizaron ANOVA univariados para determinar si existían diferencias en el consumo foliar promedio diario, el aumento de peso promedio diario de las larvas de *Spodoptera frugiperda* y el promedio de días a la muerte entre los diferentes tratamientos de alimentación. El modelo se construyó utilizando el consumo foliar promedio diario, el aumento de peso promedio diario y los días a la muerte como variables de respuesta y a los diferentes tratamientos de alimentación como la fuente de variación. Se utilizó el software JMP10 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

Análisis de supervivencia

Se utilizó la prueba Logrank (Mantel-Cox) para comparar y determinar si existían diferencias en las curvas de supervivencia de los tratamientos de alimentación con tejido foliar de chile silvestre y domesticado. Se utilizó el software GraphPad Prism versión 5.0.0 para Windows.

Resultados

Prueba de elección en pares para la oviposición

Las hembras de *Spodoptera frugiperda* en el experimento de elección para la oviposición de chiltepín vs. morrón pusieron en promedio 450.63 (± 58.44) por replica, 418.54 (± 56.38) en las jaulas, 178 huevos fueron puestos en total sobre las plantas de chile morrón y 175 en las de chiltepín (soló ovipositaron sobre las plantas en unas de las réplicas por lo que no fue posible promediar). En el experimento de elección para la oviposición de chiltepín vs. serrano las hembras de *Spodoptera frugiperda* ovipositaron en promedio 292.66 (± 61.74) por réplica, 241.55 (± 64.52) en las jaulas, 82.75 (± 41.02) en las plantas de serrano y 64.5 (± 2.5) en las plantas de chiltepín (2 réplicas). Debido a la falta de datos, no se pudo promediar el índice de preferencias entre las variedades.

El índice de Grant y Langevin, para determinar la afinidad o aceptación de parte de *Spodoptera frugiperda* por las plantas de chile en general, siendo la jaula el negativo y las plantas de chile el positivo, fue de -90.09 (± 9.9) (Figura 3). El índice de Grant y Langevin del experimento de chiltepín vs. serrano fue de -66.11 (± 17.67) (Figura 3). En ambos casos, el valor del índice de Grant y Langevin indica una preferencia de *Spodoptera frugiperda* para depositar sus huevos sobre la malla de la jaula.

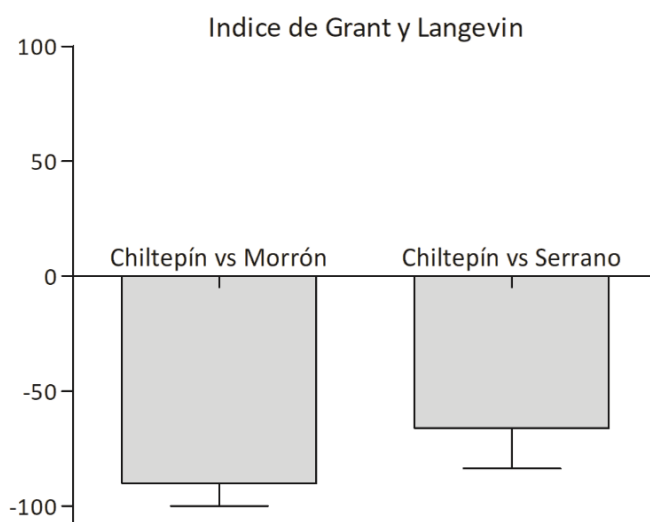


Figura 3. Índice de Grant y Langevin. Se muestran los valores promedios (\pm E.E.) del índice de Grant y Langevin para determinar la aceptación de *Spodoptera frugiperda* sobre plantas de chile en dos versiones diferentes del experimento: chiltepín vs. morrón y chiltepín vs. serrano.

Prueba de elección en pares para la alimentación

Los ensayos de elección entre chiltepín vs. morrón y chiltepín vs. serrano mostraron resultados homogéneos. En ambos ensayos el 50% de las larvas eligió chile silvestre y el otro 50% eligió chile domesticado.

Desempeño, supervivencia y consumo foliar de larvas bajo diferentes tratamientos de alimentación

Ganancia de biomasa

Las ganancias y pérdidas de biomasa de las larvas entre los diferentes tratamientos de alimentación presentaron diferentes patrones (Figura 4). Las larvas del tratamiento control y de chiltepín alcanzaron su pico en biomasa al 7mo día, 0.400460 g y 0.053078 g, respectivamente. Posteriormente perdieron biomasa todos los días hasta el 12vo día donde las larvas del tratamiento control llegaron a pupa y las del tratamiento con chiltepín murieron. En cuanto a los tratamientos de alimentación con tejido foliar de chile morrón y serrano, mostraron patrones irregulares de pérdida y ganancia de peso. Las larvas del tratamiento con morrón alcanzaron su pico en biomasa a los 17 días, con 0.176916 g. Por otro lado, las larvas del tratamiento con serrano alcanzaron su pico de biomasa a los 36 días con 0.222 g.

Las ganancias de biomasa promedio diaria de las larvas fueron estadísticamente diferentes entre los tratamientos (ANOVA de Welch, $GL= 5.98$, $F=14.99$, $P=0.006$). Se utilizó un ANOVA de Welch debido a que los datos no cumplen con el supuesto de homogeneidad de varianza (Levene $P<0.0001$). El promedio del crecimiento diario de las larvas del control alimentadas con una dieta artificial fue tres veces más alto y significativamente diferente que el de las larvas alimentadas con tejido foliar de chiltepín, morrón y serrano (Figura 5).

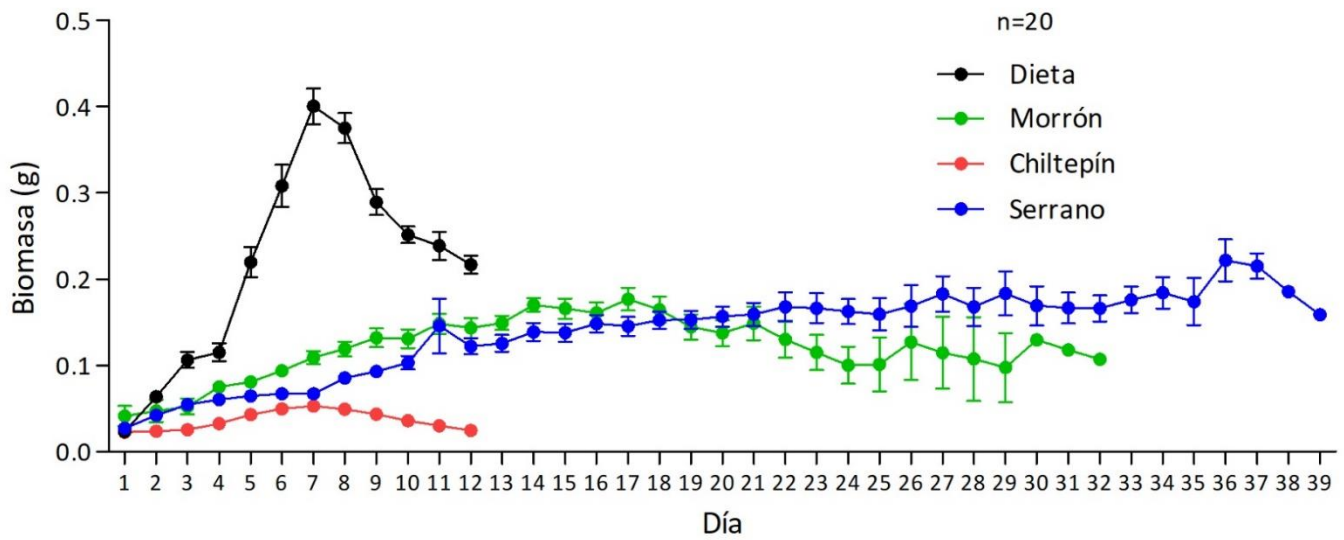


Figura 4. Biomasa promedio por día. Se utilizaron 20 larvas para cada tratamiento de alimentación. En color negro se denotan la biomasa media de cada día de las larvas alimentadas con dieta artificial, en rojo las que fueron alimentadas con hojas de chiltepín, en color verde las alimentadas con hojas de chile morrón y en azul las alimentadas con hojas de chile serrano.

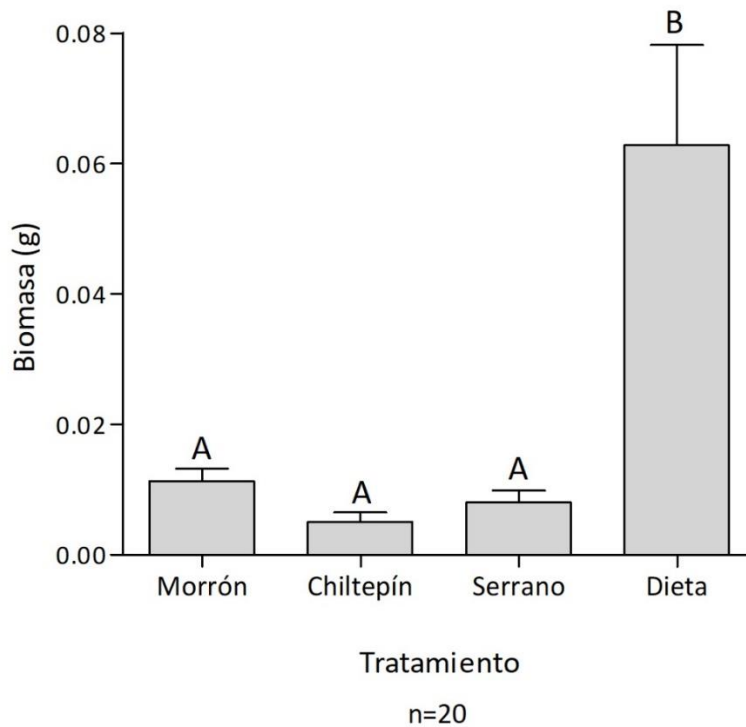


Figura 5. Promedio de ganancia de biomasa diaria. Se muestran los valores promedios (\pm E.E.) de la ganancia de biomasa que tuvieron las larvas de *Spodoptera frugiperda* al ser alimentadas con diferentes dietas. Las letras indican los tratamientos de alimentación que difirieron entre sí según la prueba HSD Tukey ($P < 0.05$).

Consumo y propiedad anti-alimenticia

El promedio del índice anti-alimenticio fue estadísticamente diferente entre los tratamientos de alimentación (ANOVA de Welch, $GL=36.86$, $F=24.86$, $P<0.001$). Se utilizó un ANOVA de Welch debido a que los datos no cumplen con el supuesto de homogeneidad de varianza (Levene $P<0.01$). El índice anti-alimenticio del chiltepín fue 1/3 más alto y significativamente diferente a ambos cultivares de la variedad doméstica (HSD Tukey, $P < 0.05$) (Figura 6).

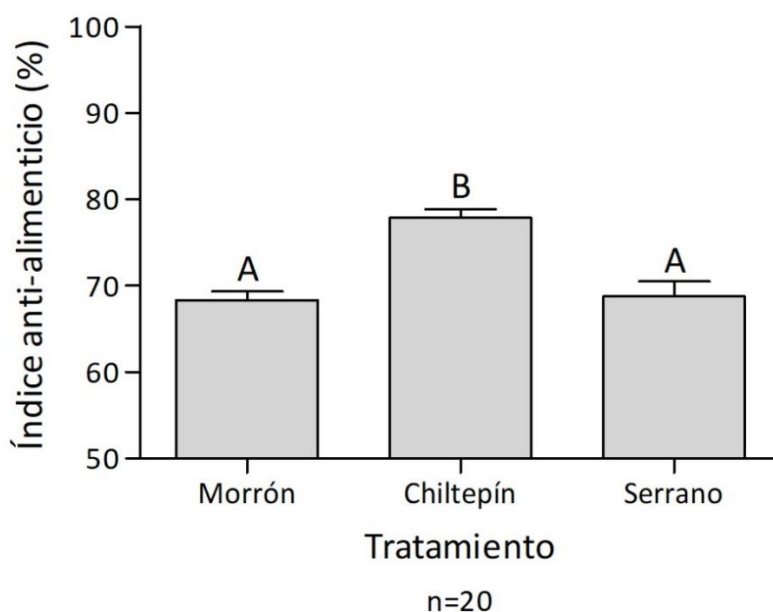


Figura 6. Índice anti-alimenticio. Se muestran los valores promedios (\pm E.E.) del índice anti-alimenticio de las larvas de *Spodoptera frugiperda* bajo los diferentes tratamientos de alimentación. El porcentaje de intensidad de la propiedad anti-alimenticia de cada tratamiento es el resultado de contrastar el consumo de cada tratamiento de alimentación con hojas de chile con lo consumido por las larvas control, alimentadas con dieta artificial. Las letras indican los tratamientos de alimentación que difirieron entre sí según la prueba HSD Tukey ($P < 0.05$).

Supervivencia

Las larvas control que fueron alimentadas con dieta a base de maíz puparon a los 10.15 (± 0.22) días en promedio, es decir, 100% de supervivencia. En contraste, murió el 100% de las larvas alimentadas con hojas de alguna de las diferentes variedades de chiles. Sin embargo, el patrón de mortalidad a lo largo del experimento fue heterogéneo. Las curvas de supervivencia fueron estadísticamente diferentes entre los tratamientos de alimentación (Mantel-Cox $\chi^2=62.54$, $GL=3$, $P<0.0001$) (Figura 7). Las larvas mostraron un promedio de días sobrevividos estadísticamente diferente entre los tratamientos (ANOVA de Welch, $GL= 31.27$, $F=57.64$, $P<0.0001$) (Figura 8). Se utilizó un ANOVA de Welch debido a que los datos no cumplen con el supuesto de homogeneidad de varianza (Levene $P<0.01$). Las larvas alimentadas con chiltepín murieron el doble de rápido que las alimentadas con morrón y el triple de rápido que las alimentadas con serrano.

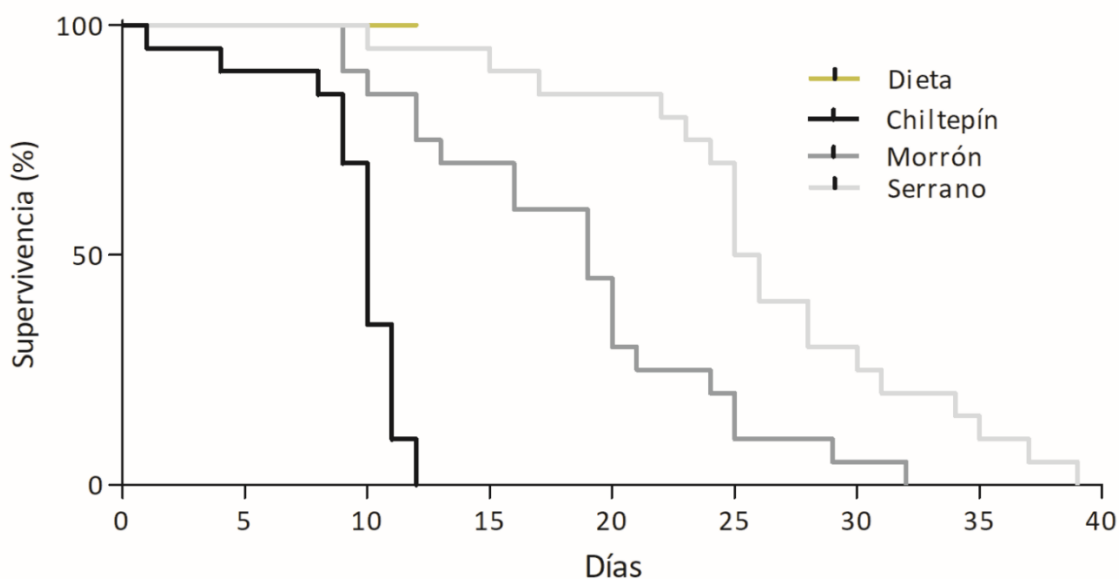


Figura 7. Curvas de supervivencia. En color verde olivo se denota la curva de supervivencia de las larvas alimentadas con dieta artificial (control), en color negro la de chiltepín, gris oscuro morrón y gris claro serrano.

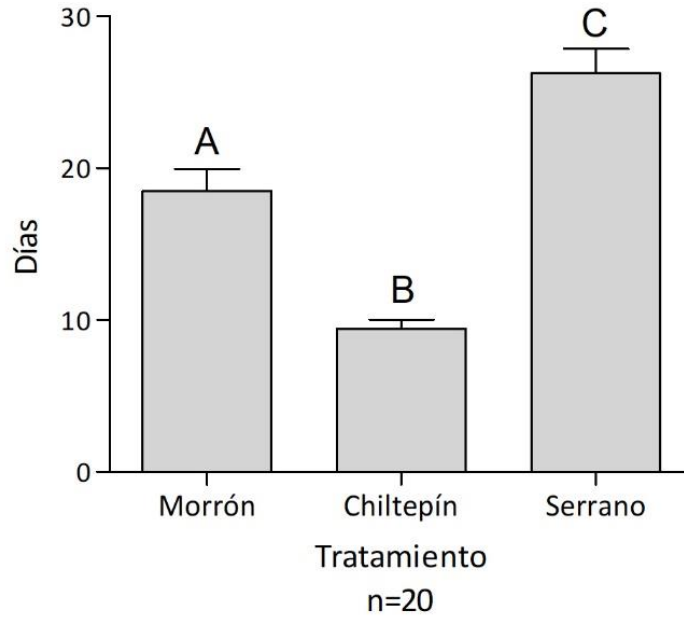


Figura 8. Días de vida promedio. Se muestran los valores promedios (\pm E.E.) de los días de vida de las larvas de *S. frugiperda* bajo los diferentes tratamientos de alimentación. Las letras indican los tratamientos de alimentación que difirieron entre sí según la prueba HSD Tukey ($P < 0.05$).

Discusión

El principal objetivo de la domesticación en plantas es mejorar su contenido de nutrientes, sabor, tamaño del fruto u hojas, entre otras estructuras. Sin embargo, el proceso selectivo artificial frecuentemente afecta negativamente el nivel de defensa en las plantas, tanto físicas como químicas (Moreira et al., 2018). En algunos casos, la domesticación puede tener un efecto diferente sobre la defensa, dependiendo del mecanismo que empleen las plantas para defenderse. Entre otros, los mecanismos defensivos pueden alterar el comportamiento de elección de hospedero para la ovoposición y/o el consumo, así como el crecimiento y supervivencia de los herbívoros (Rojas et al., 2018; Stenberg y Muola, 2017; Yactayo-Chang et al., 2021). A pesar de que la teoría de la evolución de defensas en plantas predice una reducción de la defensa por efecto de la domesticación (Rosenthal y Dirzo, 1997), esto no es así en todos los casos y ello depende tanto del evento de domesticación inherente a la especie de planta como de la especie de herbívoro al que enfrente (Turcotte et al., 2014). Por lo que es importante poner a prueba los efectos de la domesticación en la defensa de las plantas utilizando diferentes sistemas de estudio tanto vegetales, como de insectos herbívoros.

El presente estudio evaluó si se modifica el patrón de elección de hospedero por adultos y larvas del insecto generalista *Spodoptera frugiperda* entre plantas chile silvestres y domesticadas. Además, se examinó si el consumo de tejido foliar de chiles silvestres o domesticados afectó de forma diferente el crecimiento y la supervivencia de las larvas de *S. frugiperda*. En general, este estudio demostró que las plantas silvestres sí son más resistentes que las plantas cultivadas de Chile, ya que los insectos que se alimentaron de plantas silvestres consumieron menos tejido foliar, su crecimiento fue menor, y su supervivencia se redujo drásticamente en relación con las larvas que se alimentaron con hojas de Chile domesticado. Sin embargo, no se detectó una preferencia en cuanto a la oviposición cuando las hembras adultas fueron expuestas a chiles silvestres y cultivados. Las hembras de *S. frugiperda* rechazaron ovipositar sobre las plantas de Chile silvestre y domesticadas, indicando que la domesticación no ha modificado los caracteres de atracción implicados en la defensa contra *Spodoptera frugiperda*. Mientras que, para la

alimentación, las larvas eligieron por igual ambas variedades. En conjunto, los resultados muestran que la domesticación de los chiles sí afectó la interacción con insectos herbívoros, generando plantas con un nivel defensivo menor en relación con las plantas silvestres.

Prueba de elección para la oviposición

Los resultados de nuestros experimentos mostraron una nula elección por parte de las hembras de *Spodoptera frugiperda* hacia la variedad silvestre y hacia ambos cultivares domesticados, ya que las hembras ovipositaron la mayoría de los huevos sobre la malla de las jaulas. Las plantas de chile (*Capsicum annum*), de acuerdo a lo reportado en la literatura, figuran dentro de la lista de hospederos de *Spodoptera frugiperda* (Casmuz et al., 2010). Otros trabajos han reportado que la aceptación de *Spodoptera frugiperda* va de neutra a negativa (Greenberg et al., 2002). Esto contrasta hasta cierto punto con los resultados obtenidos en este trabajo, ya que la literatura sugiere que *Capsicum annum* es un hospedero ocasional para *Spodoptera frugiperda* (Loughrin et al., 1995). En otros trabajos se ha documentado que la conducta de elección de hospederos para la oviposición en hembras de insectos herbívoros está altamente influenciada por la composición de la mezcla de compuestos volátiles de las plantas, puesto que las hembras reciben estas señales y las interpretan evaluando los niveles de defensa de las plantas y así elegir el mejor hospedero para ovipositar y asegurar la sobrevivencia y adecuación de su progenie (Unsicker et al., 2009; McCormick et al., 2012).

Evidencia obtenida de las variedades empleados en este estudio ha mostrado que sí existen diferencias en los metabolitos secundarios. Por un lado, Vera (2019) y Valenzuela (2019) mostraron que hay variación en la concentración de fenoles en las hojas entre cultivares de plantas de chile domesticados y entre plantas de diferentes localidades de chile silvestre. Por su parte, el análisis metabolómico de Arvizu (2021) igualmente muestra diferencias drásticas en la diversidad y concentración de metabolitos secundarios de las hojas de las variedades empleadas en este estudio. También sabemos que la composición química de las hojas de chile varía en el tipo de compuestos entre plantas de chile

silvestre y domesticado. Nuestros resultados sugieren que la reducción de la defensa por efecto de la domesticación no ha sido lo suficientemente grande, como para que las hembras de *S. frugiperda* prefieran ovipositar sobre plantas de chile domesticado antes que en las silvestres.

Prueba de elección por pares para la alimentación

En contraste con el rechazo de las hembras por las plantas de chile, las larvas de *S. frugiperda* sí consumieron el tejido vegetal. Sin embargo, no mostraron preferencia alguna por la variedad silvestre o domesticada. Los resultados de este estudio difieren de los encontrados para la especie *S. exigua*, donde se ha reportado que las larvas tienen la habilidad de distinguir entre diferentes plantas. Además, evidencia empírica ha mostrado que presentan preferencia entre plantas de la misma especie pero de diferentes variedades, lo que es atribuido a las diferencias de las mezclas de volátiles que presentan las variedades de plantas (Santos et al., 2020). Para *C. annuum*, Arvizu (2021) realizó un estudio metabolómico de hoja y encontró que existen diferencias en la composición química entre chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) y diferentes cultivares de chile domesticado (*Capsicum annuum* var. *annuum*), lo que sugiere que es posible que haya diferencias en el volatilo. Sin embargo, esta explicación necesita ser probada con un estudio que examine si las variedades domesticadas y silvestres emiten diferentes compuestos químicos implicados en la comunicación planta-herbívoro. A pesar de ello, las larvas *S. frugiperda* empleadas en este estudio no distinguieron entre variedades. Otra explicación posible, es que las larvas de *S. frugiperda* no tengan la sensibilidad olfativa suficiente para distinguir entre las variedades de chile. Si bien, se ha demostrado que las larvas del género *Spodoptera* sí muestran respuesta en ensayos de elección, esta puede variar dependiendo de la especie de planta, y las plantas de *Capsicum* pueden resultar neutrales en su respuesta. Finalmente, una alternativa es que las larvas consideren que el tejido vegetal silvestre y domesticado de *C. annuum* empleado sea de mala calidad (o buena) y por ello no muestra elección.

En conjunto, los datos derivados de los experimentos de elección por larvas y adultos sobre plantas de *C. annuum* sugieren que tanto los ancestros silvestres y cultivares domesticados utilizados en los experimentos de este trabajo no tienen cualidades que sean distinguibles ante este herbívoro.

Desempeño, supervivencia y consumo foliar de larvas bajo diferentes tratamientos de alimentación

Ganancia de biomasa y propiedades anti-alimenticias

Uno de los objetivos de este estudio fue evaluar el efecto de la alimentación en los insectos con variedades de chile silvestre y cultivado, para determinar sus efectos sobre la ganancia de biomasa a lo largo del desarrollo de las larvas. Los datos mostraron que la ganancia de biomasa promedio diaria de *S. frugiperda* no fue diferente entre las larvas alimentadas con tejido foliar de la variedad silvestre y los dos cultivares de la variedad domesticada. No obstante, las larvas alimentadas con dieta artificial tuvieron una ganancia de biomasa promedio diaria 7.74 veces mayor que las larvas alimentadas con tejido foliar de chile. En primer lugar, los resultados de este experimento demuestran que el tejido foliar de chiltepín, morrón y serrano afecta severamente el crecimiento de las larvas de *S. frugiperda*. En segundo lugar, la ausencia en la ganancia de la biomasa de las larvas alimentadas con tejido foliar indica que, a pesar de la domesticación, los dos cultivares domesticados (morrón y serrano) y la variedad silvestre de chile poseen propiedades inhibitorias del crecimiento sobre *S. frugiperda*.

El efecto de la domesticación sobre la resistencia contra insectos en chile *Capsicum annuum* ha sido evaluado previamente, indicando que su efecto puede depender del estadio de desarrollo de los insectos. Un estudio previo que probó el efecto del tejido foliar de seis variedades cultivadas y una silvestre de *C. annuum* sobre la sobrevivencia de *S. frugiperda* mostró que la ganancia de biomasa es afectada severamente cuando las larvas son alimentadas con plantas de chile silvestre, pero contrasta con chile morrón, donde las larvas posiblemente tuvieron una ganancia suficiente para sobrevivir y llegar a pupa (Serrano et al., en revisión). Los experimentos realizados en esta tesis emplearon

larvas de tercer estadio, comparativamente de menor tamaño a las reportadas por Serrano et al. (en revisión), lo que sugiere que las larvas más jóvenes y con baja biomasa son más vulnerables al impacto negativo de la dieta de chile silvestre, en comparación con las larvas de mayor peso que pueden ser capaces de tolerar la alimentación con tejido foliar de chile. Igualmente, otro estudio reportó que el peso promedio de las larvas de la oruga especialista *Manduca sexta* no difirió significativamente cuando las larvas fueron alimentadas con tejido de foliar de plantas de chile silvestres y domesticadas (Garvey et al., 2020). Estos contrastes sugieren que los efectos de la resistencia de las plantas de chile sobre los insectos, depende tanto de la especie del insecto como de su estadio ontogenético.

Nuestro estudio no realizó medidas fisiológicas para determinar qué mecanismos del desarrollo explican el efecto de *C. annuum* sobre las larvas. Esto es interesante, ya que otros estudios en *Spodoptera litura* han reportado que el consumo de tejido foliar de *C. annuum* altera el balance hormonal responsable del proceso de muda e inhibe moderadamente su crecimiento (Devanand y Rani, 2011). También se ha reportado que, a modo de mecanismo defensivo contra insectos herbívoros, una gran cantidad de especies de plantas contienen altos niveles de inhibidores de serina proteasa. La serina proteasa es una hidrolasa que se encarga de la degradación de enlaces peptídicos en péptidos y proteínas. Los inhibidores de serina proteasa, actúan en el intestino medio de los insectos, reduciendo su capacidad digestiva y con ello afectando negativamente a su crecimiento y desarrollo (Broadway y Duffy, 1986). En *C. annuum*, se han purificado dos inhibidores de serina proteasa, CapA1 y CapA2, los cuales han sido probados sobre *Helicoverpa armígera*, un insecto de la misma familia que *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae), con resultados que muestran una alta eficiencia en la inhibición de las proteasas intestinales del insecto, así como de su crecimiento y desarrollo (Tamhane et al., 2005). Sin embargo, es necesario hacer estudios para corroborar cuales compuestos del mataboloma secundario de *C. annuum* interfieren con la nutrición de este insecto, minimizando las ganancias de biomasa.

Un resultado que llama la atención es que el índice anti-alimenticio promedio entre los tratamientos de alimentación fue significativamente diferente. En general se encontró que ambas variedades, tanto la silvestre como la domesticada presentan fuertes propiedades anti-alimenticias sobre las larvas de *S. frugiperda*. Devanand y Rani (2011) quienes, por medio de un experimento sin opción, utilizando discos de hojas impregnadas con diferentes concentraciones de extractos de diferentes plantas incluyendo *C. annuum*, encontraron que *C. annuum* tiene fuertes propiedades anti-alimenticias sobre larvas de *Spodoptera litura* y *Archaea janata*. No obstante, nuestro trabajo demuestra que, si bien no se ha perdido del todo esta propiedad defensiva en la variedad domesticada, la variedad silvestre posee propiedades anti-alimenticias más fuertes. Resultado que apoya la teoría de la pérdida o relajación de la resistencia contra insectos herbívoros por efecto de la domesticación.

Supervivencia

Una de las predicciones del efecto de la domesticación sobre la resistencia contra insectos es que el impacto negativo de las plantas silvestres sobre el fitness de los insectos sea mayor que el de las plantas domesticadas (Whitehead et al., 2017). Los datos de este estudio mostraron que el 100% de las larvas de los tratamientos de alimentación con hojas de chile murieron, independientemente del tratamiento de domesticación. Sin embargo, las larvas alimentadas con tejido de plantas silvestres mostraron notablemente ser más letales que las larvas alimentadas con tejido de chile domesticado. El número de días promedio que duraron vivas las larvas difirió significativamente entre los tratamientos, siendo las larvas alimentadas con chiltepín las que en promedio vivieron menos días (9.45 ± 0.58), seguidas por las larvas alimentados con morrón (18.5 ± 1.45) y por últimos las que más días vivieron fueron las larvas alimentadas con hojas de serrano (26.25 ± 1.6). Estos resultados indican que el chile silvestre es más letal que los cultivares domesticados.

Otros estudios han encontrado resultados similares sobre la letalidad del tejido de chile silvestre sobre larvas de *S. frugiperda*. Por ejemplo, Valenzuela (2019) y Serrano et al. (en revisión), encontraron que el 100% de las larvas de *S. frugiperda* alimentadas con chile

silvestre murieron. Por el contrario, Serrano et al. (en revisión) encontró que el 100% de larvas alimentadas con tejido foliar del cultivar morrón sobrevivió hasta adulto. La discrepancia de estos resultados puede ser explicada por la diferencia de edad de las larvas empleadas en cada estudio. Ya que Serrano et al. (en revisión) utilizó larvas con una mayor biomasa inicial a la reportada en este estudio. En otro estudio reciente, se reportó que las larvas de *Spodoptera exigua* tiene un 81.8% de supervivencia al ser alimentadas con morrón (Greenberg et al., 2001). Si bien todos los trabajos apoyan la idea que el chile silvestre posee cualidades que causan una mortalidad total sobre *S. frugiperda*, la mortalidad en las variedades cultivadas puede depender del estadio ontogenético del insecto. Es necesario realizar un experimento para corroborar esta hipótesis.

Conclusiones

En este trabajo se evaluó el efecto de la domesticación en la resistencia por antibiosis y antixenosis de *Capsicum annuum* en interacción con el insecto generalista *Spodoptera frugiperda*. Los resultados de este trabajo arrojaron que las propiedades repelentes de la variedad silvestre y la variedad domesticada de Chile son similares contra *Spodoptera frugiperda*, lo que sugiere que poco a nada ha cambiado la resistencia por antixenosis a lo largo de la historia evolutiva por domesticación de *Capsicum annuum*. En contraste, sí se detectaron cambios en la resistencia por antibiosis, en donde la variedad silvestre tuvo efectos más severos en el desempeño, supervivencia y consumo en general. Pese a que nuestros resultados sugieren que ha habido una relajación de la resistencia por efecto de la domesticación, esta sigue siendo lo suficientemente efectiva contra *Spodoptera frugiperda*. Ligado a este resultado, creemos que *Capsicum annuum* debería ser removido de la lista de hospederos para *Spodoptera frugiperda*, ya que de acuerdo a la definición de hospedero propuestas por Burckhardt et al. (2014) un hospedero es una planta en la que el insecto herbívoro puede desarrollar su ciclo de vida desde estadios inmaduros hasta el estadio adulto.

El estudio de los efectos de la domesticación en plantas sobre las interacciones con herbívoros ha cobrado importancia recientemente (ver Chen et al., 2015) la evolución por domesticación utilizando indicadores de interacción ecológica es un recurso poco utilizado. Principalmente se utilizan indicadores genéticos y morfológicos (Luna-Ruiz et al., 2018), por lo que los estudios de evolución por domesticación que utilizan indicadores de interacción ecológica pueden llegar a aportar información valiosa para obtener una visión más amplia de la historia evolutiva por domesticación.

Perspectivas

En este trabajo se utilizaron solo 2 cultivares de la variedad domesticada de Chile (*Capsicum annuum* var. *annuum*), por lo que es necesario realizar experimentos que utilicen más variedades como en la tesis doctoral de Serrano (2021) e incluso variar el

estadio ontogenético tanto de la larva como de las plantas en las pruebas de desempeño, consumo y supervivencia, para detectar el estadio ontogenético crítico, en el que la larva es más vulnerable y la resistencia por antibiosis del chile más efectiva. Así mismo, el utilizar otras especies de insectos herbívoros podría aportar información valiosa para entender más a fondo cómo los cambios en la resistencia por efecto de la domesticación modifican los patrones de elección, desempeño, consumo y supervivencias de los insectos herbívoros.

Literatura citada

- Agrawal, A. A., y Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87(7 SUPPL.), 132–149. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:pds\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:pds]2.0.co;2)
- Anderson, P., y Alborn, H. (1999). Effects on oviposition behaviour and larval development of *Spodoptera littoralis* by herbivore-induced changes in cotton plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92(1), 45–51. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00523.x>
- Anderson, P., Hilker, M., y Löfqvist, J. (1995). Larval diet influence on oviposition behaviour in *Spodoptera littoralis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74(1), 71–82. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01876.x>
- Andrews, K. (1988). Latin American Research on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae) Author (s): Keith L . Andrews Published by : Florida Entomological Society LATIN AMERICAN RESEARCH ON. *Florida Entomologis*, 71(4), 630–653.
- Bautista, L. A., Parra, R. F., y Espinosa, G. F. javier. (2012). Efectos de la Domesticación de Plantas en la Diversidad Fitoquímica. *Temas Selectos En Ecología Química de Insetos, February 2017*, 253–267. <https://www.researchgate.net/publication/233408389>
- Broadway Roxanne M.; Duffy Sean S. (1986). Plant Proteinase Inhibitors : Mechanism of Action and Effect on the Growth and Digestive Physiology of Larval. *Processing*, 32(10), 827–833.
- Burckhardt, D., Ouvrard, D., Queiroz, D., y Percy, D. (2014). Psyllid host-plants (Hemiptera: Psylloidea): Resolving a semantic problem. *Florida Entomologist*, 97(1), 242–246. <https://doi.org/10.1896/054.097.0132>
- Carvalho, S. I. C., Ragassi, C. F., Bianchetti, L. B., Reifschneider, F. J. B., Buso, G. S. C., y Faleiro, F. G. (2014). Morphological and genetic relationships between wild and domesticated forms of peppers (*Capsicum frutescens* L. and *C. chinense* Jacquin). *Genetics and Molecular Research*, 13(3), 7447–7464. <https://doi.org/10.4238/2014.September.12.11>
- Casmuz, A., Juárez, M. L., Socías, M. G., Murúa, M. G., Prieto, S., Medina, S., Willink, E. y Gastaminza, G. (2010). Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revista de La Sociedad*

Entomológica Argentina, 69(3–4), 209–231.

Chaudhary, B. (2013). Plant domestication and resistance to herbivory. *International Journal of Plant Genomics*, 2013(Figure 1). <https://doi.org/10.1155/2013/572784>

Chen, Y. H., Gols, R., y Benrey, B. (2015). Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 60, 35–58.

Clavijo McCormick, A., Unsicker, S. B., y Gershenzon, J. (2012). The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science*, 17(5), 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.012>

Darwin, C. (1883). *The variation of Animals and Plants under Domestication*, vols. I y II, New York: D. Appleton and Co.

Devanand, P., y Rani, P. U. (2011). Insect growth regulatory activity of the crude and purified fractions from *Solanum melongena* L., *Lycopersicon esculentum* Mill. and *Capsicum annuum* L. *Journal of Biopesticides*, 4(2), 118–130.

Garvey, M., Creighton, C., y Kaplan, I. (2020). Pepper domestication enhances parasitoid recruitment to herbivore-damaged plants. *Arthropod-Plant Interactions*, 14(6), 695–703. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09788-z>

Greenberg, S. M., Sappington, T. W., Legaspi, B. C., Liu, T. X., y Sétamou, M. (2001). Feeding and life history of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) on different host plants. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(4), 566–575. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0566:FALHOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0566:FALHOS]2.0.CO;2)

Greenberg, S. M., Sappington, T. W., Sétamou, M., y Liu, T. X. (2002). Beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host plant preferences for oviposition. *Environmental Entomology*, 31(1), 142–148. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.1.142>

Ingber, D. A., Christensen, S. A., Alborn, H. T., y Hiltbold, I. (2021). Detecting the conspecific: Herbivory-induced olfactory cues in the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Metabolites*, 11(9). <https://doi.org/10.3390/metabo11090583>

Jeger, M., Bragard, C., Caffier, D., Candresse, T., Chatzivassiliou, E., Dehnen-Schmutz, K., Gilioli, G., Gregoire, J. C., Jaques Miret, J. A., Navarro, M. N., Niere, B., Parnell, S., Potting, R., Rafoss, T., Rossi, V., Urek, G., Van Bruggen, A., Van der Werf, W., West, J.,

- ... MacLeod, A. (2017). Pest categorisation of *Spodoptera frugiperda*. *EFSA Journal*, 15(7). <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.4927>
- Johns, T. (1990). *With bitter herbs they shall eat it: chemical ecology and the origins of human diet and medicine*. University of Arizona Press.
- Kraft, K. H., Brown, C. H., Nabhan, G. P., Luedeling, E., De Jesús Luna Ruiz, J., D'Eeckenbrugge, G. C., Hijmans, R. J., y Gepts, P. (2014). Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annum*, in Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(17), 6165–6170. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>
- Loughrin, J. H., Manukian, A., Heath, R. R., y Tumlinson, J. H. (1995). VOLATILES EMITTED BY DIFFERENT COTTON VARIETIES DAMAGED BY FEEDING BEET ARMYWORM LARVAE
Volatile Collections from Damaged Leaves of Cotton Varieties . Larvae were allowed to feed on cotton leaves overnight by enclosing a single leaf in a. *Science*, 21(8).
- Luna-Ruiz, J. de J., Nabhan, G. P., y Aguilar-Meléndez, A. (2018). Shifts in plant chemical defenses of Chile Pepper (*Capsicum annum* L.) due to domestication in Mesoamerica. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(APR). <https://doi.org/10.3389/FEVO.2018.00048/FULL>
- Marquis, R. J. (1992). Selective impact of. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*, 301.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Gols, R., y Francisco, M. (2018). Plant domestication decreases both constitutive and induced chemical defences by direct selection against defensive traits. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31041-0>
- Nahrstedt, A. (1989). The significance of secondary metabolites for interactions between plants and insects. *Planta Medica*, 55(04), 333–338.
- Pickersgill, Barbara. (2009). Domestication of plants revisited - Darwin to the present day: INVITED REVIEW. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(3), 203–212. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.01007.x>
- Pickersgill, Barbara. (1991). Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part B*. Elsevier, Amsterdam, 139–160.

- Purugganan, M. D., y Fuller, D. Q. (2009). The nature of selection during plant domestication. *Nature*, *457*(7231), 843–848. <https://doi.org/10.1038/nature07895>
- Rojas, J. C., Kolomiets, M. V., y Bernal, J. S. (2018). Nonsensical choices? Fall armyworm moths choose seemingly best or worst hosts for their larvae, but neonate larvae make their own choices. *PLoS ONE*, *13*(5), 1–29. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197628>
- Rojas, J. C., Virgen, A., y Cruz-López, L. (2003). Chemical and Tactile Cues Influencing Oviposition of a Generalist Moth, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, *32*(6), 1386–1392. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.6.1386>
- Rosenthal, J. P., y Dirzo, R. (1997). Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*, *11*(3), 337–355.
- Ross-Ibarra, J., Morrell, P. L., y Gaut, B. S. (2007). Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *In the Light of Evolution*, *1*, 205–223. <https://doi.org/10.17226/11790>
- Santos, M. S., Vendramim, J. D., Dias-Pini, N. S., Lourenção, A. L., Bogorni, P. C., y Ribeiro, L. P. (2020). Ovipositional antixenosis to *Phyllocnistis citrella* Stainton in Citrus genotypes and related genera. *Phytoparasitica*, *48*(4), 621–628. <https://doi.org/10.1007/s12600-020-00814-7>
- Silva, D. M. Da, Bueno, A. D. F., Stecca, C. D. S., Andrade, K., Neves, P. M. O. J., y Oliveira, M. C. N. De. (2017). Biology of *Spodoptera eridania* and *Spodoptera cosmioides* (Lepidoptera: Noctuidae) on Different Host Plants. *Florida Entomologist*, *100*(4), 752–760. <https://doi.org/10.1653/024.100.0423>
- Stenberg, J. A., y Muola, A. (2017). How should plant resistance to herbivores be measured? *Frontiers in Plant Science*, *8*(April), 10–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00663>
- Szczepaniec, A., Widney, S. E., Bernal, J. S., y 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*(2), 242–251. <https://doi.org/10.1111/eea.12014>

- Tamhane, V. A., Chougule, N. P., Giri, A. P., Dixit, A. R., Sainani, M. N., y Gupta, V. S. (2005a). In vivo and in vitro effect of Capsicum annum proteinase inhibitors on Helicoverpa armigera gut proteinases. *Biochimica et Biophysica Acta - General Subjects*, 1722(2), 156–167. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2004.12.017>
- Tamhane, V. A., Chougule, N. P., Giri, A. P., Dixit, A. R., Sainani, M. N., y Gupta, V. S. (2005b). In vivo and in vitro effect of Capsicum annum proteinase inhibitors on Helicoverpa armigera gut proteinases. *Biochimica et Biophysica Acta - General Subjects*, 1722(2), 156–167. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2004.12.017>
- Theis, N., y Lerda, M. (2003). The evolution of function in plant secondary metabolites. *International Journal of Plant Sciences*, 164(SUPPL. 3). <https://doi.org/10.1086/374190>
- Turcotte, M. M., Lochab, A. K., Turley, N. E., y Johnson, M. T. J. (2015). Plant domestication slows pest evolution. *Ecology Letters*, 18(9), 907–915. <https://doi.org/10.1111/ele.12467>
- Turcotte, M. M., Turley, N. E., y Johnson, M. T. J. (2014). The impact of domestication on resistance to two generalist herbivores across 29 independent domestication events. *New Phytologist*, 204(3), 671–681. <https://doi.org/10.1111/nph.12935>
- Unsicker, S. B., Kunert, G., y Gershenzon, J. (2009). Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(4), 479–485. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.04.001>
- Valenzuela Apodaca, E. A. (2019). *Variación en la tolerancia al daño mecánico foliar y resistencia contra herbívoros en chiles domesticados y su pariente silvestre Capsicum annum var. glabriusculum*. 54.
- Vera-Guzmán, A. M., Chávez-Servia, J. L., Carrillo-Rodríguez, J. C., y López, M. G. (2011). Mexico evaluación fitoquímica en chile (Capsicum annum L. and C. pubescens Ruiz & Pav.) silvestre y cultivado en Oaxaca, México. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 71(4), 578–585. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392011000400013>
- Verdugo, S. H. (2018). *El chile silvestre: ecología, evolución y genética*. Editorial del Colegio de Postgraduados.
- Whitehead, S. R., Turcotte, M. M., y Poveda, K. (2017). Domestication impacts on plant-herbivore interactions: A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal*

Society B: Biological Sciences, 372(1712). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0034>

Yactayo-Chang, J. P., Mendoza, J., Willms, S. D., Rering, C. C., Beck, J. J., y Block, A. K. (2021). Zea mays Volatiles that Influence Oviposition and Feeding Behaviors of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 47(8–9), 799–809. <https://doi.org/10.1007/s10886-021-01302-w>
