

**EXPRESIÓN TEMPORAL DE GENES ANTIAPOPTÓTICOS EN LARVAS DE
Spodoptera frugiperda INFECTADAS CON BACULOVIRUS SFNPV¹****TEMPORAL EXPRESSION OF ANTI-APOPTOTIC GENES IN *Spodoptera
frugiperda* LARVAE INFECTED WITH SFNPV BACULOVIRUS**

A.C. Franco-Ramírez¹; J.C. Rangel-Núñez²; M.A. Bivián-Hernández²; M.C. Del
Rincón-Castro^{1*}

¹Departamento de alimentos y Posgrado en Biociencias, División de Ciencias de la Vida,
Campus Irapuato-Salamanca, Universidad de Guanajuato. *cdelrincon@ugto.mx

²Investigador Postdoctoral SECIHTI, División de Ciencias de la Vida, Campus Irapuato-
Salamanca, Universidad de Guanajuato.

Fecha de envío: 28, mayo, 2026

Fecha de publicación: 20, julio, 2026

Resumen:

Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuide) es la principal plaga que afecta la producción de maíz provocando pérdidas de rendimiento de hasta el 60%, esta plaga es tolerante al control químico. Debido a ello, el uso de productos biológicos, como los baculovirus, resulta esencial para controlarla. Los baculovirus específicos de *S. frugiperda* (SfNPV) poseen genes antiapoptóticos (*iap3* y *p49*), los cuales, al expresarse, bloquean el sistema de defensa del insecto, garantizando la infección del mismo. En el presente trabajo se analizó la expresión diferencial de los genes virales *iap3* y *p49* en larvas de *S. frugiperda* de primer instar, infectadas con las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto. Las larvas infectadas y sin infectar se colectaron a las 24, 48 y 120 hpi (horas post infección), se les extrajo ARN total, se sintetizó el ADN complementario (ADNc) y se realizó PCR usando oligonucleótidos específicos para cada gen viral. Se observó en las larvas infectadas con la cepa SfNPV-An1 la expresión del gen *iap-3* a los diferentes tiempos p.i., mientras que en las larvas infectadas con SfNPV-Gto la expresión se activó a las 48 y 120 hpi. El gen *p49* se expresó a las 48 y 120 hpi en las larvas infectadas con la cepa SfNPV-An1 y a las 48 hpi en las larvas infectadas con la cepa SfNPV-Gto. Lo anterior podría indicar que las cepas virales bloquean el proceso apoptótico en diferentes etapas de la infección de los baculovirus, siendo la cepa SfNPV-An1 quien presentó un control temprano y prolongado sobre dicho sistema en larvas de *S. frugiperda* infectadas con baculovirus, siendo esto un indicativo de las diferencias en los niveles de virulencia hacia el insecto hospedero.

Palabras clave: Control biológico, gusano cogollero, apoptosis, expresión diferencial, cepas virales

¹ Tesis de postgrado

Abstract:

Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuidae) is the primary pest affecting corn production, causing yield losses of up to 60%; furthermore, this pest is tolerant to chemical control. Consequently, the use of biological products, such as baculoviruses, is essential for its management. *S. frugiperda*-specific baculoviruses (SfNPV) possess anti-apoptotic genes (*iap3* and *p49*) which, when expressed, block the insect's defense system, ensuring infection. In the present study, the differential expression of the viral genes *iap3* and *p49* was analyzed in first-instar *S. frugiperda* larvae infected with the SfNPV-An1 and SfNPV-Gto strains. Infected and uninfected larvae were collected at 24, 48, and 120 hpi (hours post-infection); total RNA was extracted, complementary DNA (cDNA) was synthesized, and PCR was performed using specific oligonucleotides for each viral gene. In larvae infected with the SfNPV-An1 strain, *iap3* gene expression was observed at the different p.i. time points, whereas in larvae infected with SfNPV-Gto, expression was activated at 48 and 120 hpi. The *p49* gene was expressed at 48 and 120 hpi in larvae infected with the SfNPV-An1 strain, and at 48 hpi in larvae infected with the SfNPV-Gto strain. These findings indicate that the viral strains block the apoptotic process at different stages of the baculovirus infection, with the SfNPV-An1 strain exhibiting early and prolonged control over said system in baculovirus-infected *S. frugiperda* larvae, which serves as an indicator of differences in virulence levels toward the host insect.

Keywords: Biological control, fall armyworm, apoptosis, differential expression, viral strains

INTRODUCCIÓN

El maíz es la base de la alimentación en México, ya que brinda una fuente de energía en la dieta; sus granos contienen nutrientes y vitaminas, y se consume principalmente en forma de tortilla (Hernández et al., 2020). Sin embargo, la producción de este cultivo ha sufrido grandes pérdidas de rendimiento debido al ataque de insectos plaga (Viera-Arroyo et al., 2020). Entre estas plagas, el gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* se considera la de mayor importancia económica, generando pérdidas de rendimiento superiores al 40% (CNRF, 2021). Además, esta ataca a la planta en todas sus etapas de desarrollo y crecimiento, hasta causar la defoliación completa (Hernández-Trejo et al., 2018).

De manera tradicional, para combatir a *S. frugiperda* se ha utilizado el control químico, el cual es de amplio espectro y de acción rápida, pero cuenta con grandes desventajas como es el deterioro del medio ambiente y la intoxicación humana (Hernández-Trejo et al., 2019). Aunado a esto, en la actualidad se conoce que esta plaga ha generado resistencia a compuestos organofosforados, carbamatos y piretroides (Gutiérrez-Moreno et al., 2020). Debido a esto, es necesario recurrir a

algunas alternativas de control biológico, que puedan ser eficientes para disminuir el uso de insecticidas contra este insecto. En este sentido, Rodríguez-Castillo et al. (2025) evaluaron el efecto de la infección con baculovirus SfNPV en la biología de *S. frugiperda*, reportando que distintas cepas virales pueden influir de manera diferencial en parámetros como peso y talla larval, lo que respalda su potencial como alternativa de control biológico contra el gusano cogollero del maíz.

Una de las alternativas es el uso de baculovirus, ya que estos son altamente virulentos y específicos hacia diversos órdenes de insectos, entre ellos los lepidópteros, muchos de los cuales son de alta importancia agrícola, como *S. frugiperda* (Salvador et al., 2021).

Los baculovirus poseen DNA de doble cadena y fluctúan entre los 80 y 180 kb y existen cuatro géneros, los Alfabaculovirus, Betabaculovirus, Deltabaculovirus y Gammabaculovirus (Hussain et al., 2021). Estos virus cuentan con genes antiapoptóticos tales como los *iap3* y *p49*, encargados de bloquear el sistema de defensa del insecto, favoreciendo la infección y replicación viral dentro del cuerpo de la larva (Byers et al., 2016; Kong et al., 2018; Rohrmann, 2019). De manera complementaria, Franco-Ramírez et al. (2025) reportaron la transfección de la línea celular Sf9 de *S. frugiperda* con cepas nativas de baculovirus, incluidas SfNPV-Sin, SfNPV-An1 y SfNPV-Gto, observando síntomas característicos de infección viral, como núcleo agrandado y presencia de estroma virogénico, aunque sin formación de cuerpos de oclusión; esto sugiere que dichas cepas pueden iniciar procesos de infección celular, aunque con replicación parcial en esta línea celular.

En este trabajo se analizó la expresión temporal a las 24, 48 y 120 hpi (horas post-infección) de los genes virales *iap3* y *p49* en larvas de *S. frugiperda* infectadas con las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto, con la finalidad de determinar cómo y en qué momento se debilita el sistema de defensa de las mismas y se desarrolla la infección viral. Con esto se pretende seleccionar la cepa más agresiva y virulenta para contribuir con la generación de bioinsecticidas que ayuden a reducir el umbral económico de esta plaga en México.



MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento de la colonia de *S. frugiperda*

La colonia de *S. frugiperda* se mantuvo a nivel de laboratorio bajo condiciones de insectario (60% de humedad relativa, 28 °C y 16:8 horas de luz: oscuridad) en una cámara ambiental (PERCIVAL). Las larvas de 1 y 2do estadio se mantuvieron en dieta artificial, descrita por (Rangel et al., 2014) en cajas Petri. Una vez que las larvas alcanzaron el 3º instar, se individualizaron en vasos de plástico, las pupas se colocaron en bolsas de papel estraza y se alimentaron con una solución de miel al 10 %. Los adultos ovipositaron en las paredes de las bolsas de papel, estos se recortaron y se colocaron en cajas Petri con dieta artificial nuevamente.

Amplificación de las cepas virales

Se utilizaron 2 cepas nativas de baculovirus aisladas de *S. frugiperda*: SfNPV-An1 y SfNPV-Gto previamente caracterizadas por Ríos-Velasco et al. (2012) y Franco-Ramírez et al. (2026) respectivamente. Se llevó a cabo la infección en la superficie de la dieta de larvas de *S. frugiperda* de 2º estadio con las cepas virales. En cajas Petri se colocaron 20 g de dieta semi-sintética, a la cual se le adicionó una solución de COs (1×10^6 CO/caja, se colocaron 10 larvas por caja y se incubaron bajo condiciones de insectario. Después de 5 días de incubación, las larvas se recolectaron y se maceraron en un mortero de porcelana estéril, con SDS al 0.5 % y se centrifugaron a 13 000 rpm, 4 °C durante 10 min (Centrífuga Hermle, Z326K). El procedimiento se repitió 2 veces más. La pastilla resultante se resuspendió en agua destilada estéril (ADE) y se almacenó a 4 °C.

Purificación de Cuerpos de Oclusión (Cos)

Los COs se purificaron en gradientes continuos de sacarosa del 40-66% (peso/peso), se centrifugaron a 24 000 rpm por 1.5 h, utilizando una Ultracentrífuga Beckman Coulter. Posteriormente se retiraron los restos de sacarosa con ADE, realizando 3 centrifugaciones a 12 000 rpm por 10 min. Finalmente, los COs se cuantificaron en cámara de Neubauer, usando un microscopio AxioLabA1 (Zeiss) con objetivo 40×, repitiendo el procedimiento 3 veces, obteniendo un promedio y este multiplicándolo por la dilución y el factor 2.5×10^5 .

Infección de larvas de 1er estadio con las cepas de baculovirus

Se realizaron las infecciones de *S. frugiperda* con distintas cepas de SfNPV, colocando 10 larvas de 1er estadio por repetición con un total de 3 repeticiones por tiempo p.i. y cepa, en cajas Petri con dieta inoculada a una concentración de 5.30×10^5 CO/caja para la cepa SfNPV-An1, así como 6.23×10^4 CO/caja para la cepa SfNPV-Gto, lo anterior tomando en cuenta la CL95 de cada una de las cepas de estudio. Se utilizaron como control negativo un total de 30 larvas de *S. frugiperda* sin infectar.

Extracción de ARN

El ARN total se extrajo utilizando el reactivo Trizol™ (Invitrogen) según las recomendaciones del proveedor. El ARN se almacenó en agua libre de RNasa a -20 °C y su calidad se determinó de acuerdo con Wieczorek et al. (2012).

Síntesis de ADNc

Para la síntesis de ADNc se utilizó 1 µg del ARN extraído de las larvas infectadas con las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto, así como del control. Cada muestra se trató con 1 U de DNasa I (Invitrogen) durante 10 min a temperatura ambiente, y la reacción se inactivó con 5 µL de EDTA de 25 mM a 65 °C durante 20 minutos. La primera cadena (DNAc ss) se sintetizó para cada tiempo p.i. y cepa con 1 µL de oligonucleótidos CDS (dT) (5'-AAGCAGTGGTATCAACGCAGAGTACTN(30)V-3') 10 mM. Las reacciones se incubaron durante 1 min a 70 °C, 1 min a 68 °C y 1 min a 65 °C. Las muestras se mezclaron con 6 µL del tampón enzimático específico Super Script RT III 5X (Invitrogen), 1 µL de DTT (0,1 mM), 1 µL de dNTP's (10 mM), 400 unidades de Super Script RT III (Invitrogen), a un volumen de 30 µL con agua destilada estéril (SDW). Las reacciones se incubaron a 42 °C durante 40 minutos y luego se inactivaron a 70 °C durante 20 minutos.

PCR de genes antiapoptóticos

Con el ADNc se realizó un PCR de punto final de los genes antiapoptóticos *iap3* y *p49* a las 24, 48 y 120 hpi de las larvas de *S. frugiperda* infectadas con las cepas SfNPV-An1, SfNPV-Gto y control (larvas sin infectar). Las condiciones del PCR fueron específicas para cada oligonucleótido y gen (cuadro 1). Los amplicones obtenidos se analizaron en un gel de agarosa al 0.8 % a 80 V durante 45 min y se fotografiaron en un fotodocumentador Gel Doc™ Ez imager.

Cuadro 1. Oligonucleótidos de genes antiapoptóticos

Table 1. Oligonucleotides of anti-apoptotic genes

Gen	Oligonucleótido	Secuencia	Tamaño (pb)	Condiciones PCR
<i>iap3</i>	iap3-D	GCAATCGTTTGAAGATCGACT	853	95°C 3:00
				95°C 0:30
				53° C 0:30
				72°C 1:00
<i>p49</i>	iap3-R	ATAGTACAATTGATGAACGC	1383	X35
				72°C 3:00
	p49Com-D	ATGAGTTTAGCGGCGGTC		95°C 3:00
				95°C 0:30
				52° C 0:30
				72°C 1:50
	p49Com-R	TTACGTAAAGAGCTTGAGCAG		X35
				72°C 3:00

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Amplificación del inóculo viral

El resultado de la cuantificación de los COs purificados de las cepas SfNPV permitió obtener una concentración de 2.03×10^9 CO/mL para la cepa SfNPV-An1 y 1.48×10^9 CO/mL para la cepa SfNPV-Gto en un volumen de 10 mL obteniendo un total de 2.03×10^{10} CO y 1.48×10^{10} CO para las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto respectivamente.

Extracción de RNA y síntesis de ADNc

El ARN se extrajo de larvas infectadas y no infectadas (control) y se visualizó en geles de agarosa al 1% (figura 1). La calidad del ARN se determinó con base en los criterios establecidos por Wieczorek et al. (2012), con bandas definidas de ARN ribosómico 18S y 28S en los carriles 1-9, entre 1000 y 1650 pb, respectivamente, para las muestras de larvas control (carriles 1, 4 y 7), larvas infectadas con SfNPV-An1 (carriles 2, 5 y 8) y SfNPV-Gto (carriles 3, 6 y 9). Los valores de absorbancia a 260 nm se mantuvieron por debajo de 25 en todas las muestras, lo que evidencia la estabilidad del ARN. En cuanto a la relación 260/280 nm se obtuvieron valores entre 1.8 y 2 en todas las muestras.

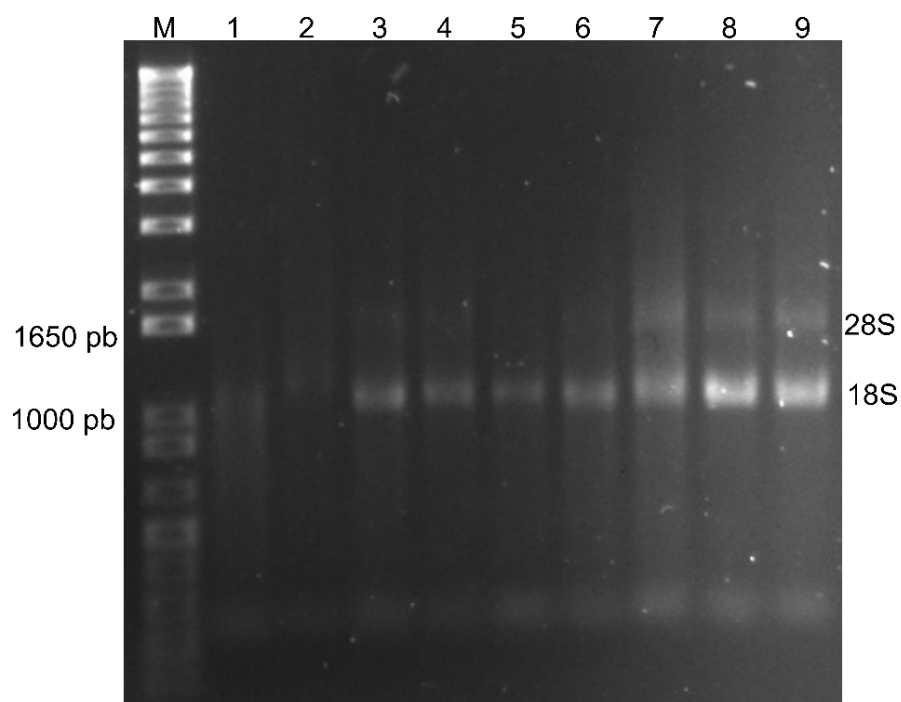


Figura 1. ARN total de larvas de *S. frugiperda* infectadas con las cepas SfNPV

M: Marcador de peso molecular 1 kb plus. Carril 1: Control (larvas sin infectar) a las 24 hsi, carril 2: SfNPV-An1 a las 24 hpi, carril 3: SfNPV-Gto a las 24 hpi, carril 4: Control a las 48 hsi, carril 5: SfNPV-An1 a las 48 hpi, carril 6: SfNPV-Gto a las 48 hpi, carril 7: Control a las 120 hsi, carril 8: SfNPV-An1 a las 48 hpi y carril 9: SfNPV-Gto a las 120 hpi.

Figure 1. Total RNA from *S. frugiperda* larvae infected with SfNPV strains.

M: 1 kb Plus DNA Ladder (or Molecular weight marker). Lane 1: Control (uninfected larvae) at 24 hpi; Lane 2: SfNPV-An1 at 24 hpi; Lane 3: SfNPV-Gto at 24 hpi; Lane 4: Control at 48 hpi; Lane 5: SfNPV-An1 at 48 hpi; Lane 6: SfNPV-Gto at 48 hpi; Lane 7: Control at 120 hpi; Lane 8: SfNPV-An1 at 48 hpi; and Lane 9: SfNPV-Gto at 120 hpi.

A partir de la extracción de ARN anterior, se logró sintetizar y visualizar el ADNc ss tal como se muestra en la figura 2, en donde se observa un barrido de fondo por encima de las 1000 pb en todas las muestras (carriles 1-9) provenientes de larvas control (carril 1, 4 y 7), larvas infectadas con SfNPV-An1 (carril 2, 5 y 8) y SfNPV-Gto (carril 3, 6 y 9). Con este ADNc se realizó el monitoreo de la expresión temporal de los genes antiapoptóticos *iap3* y *p49*.

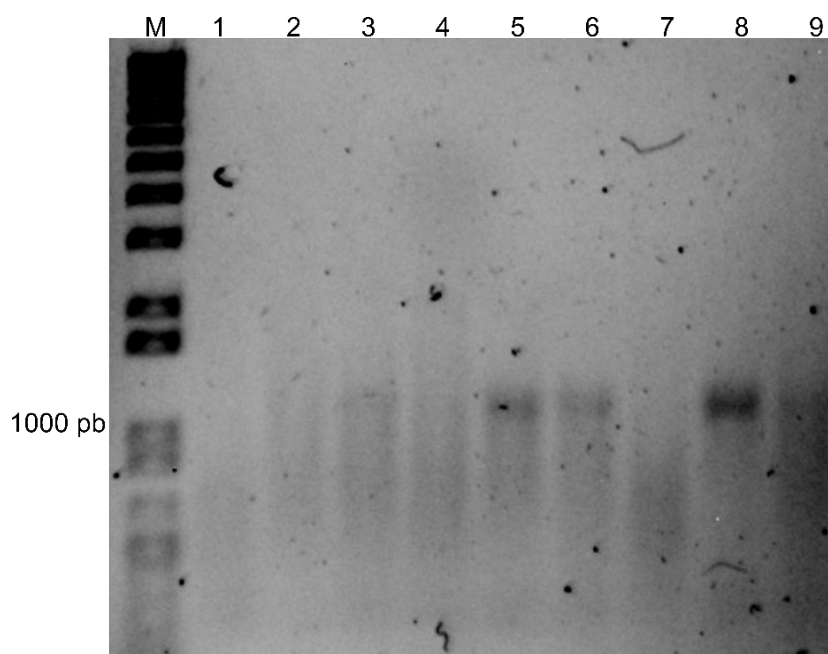


Figura 2. Síntesis de ADNc en larvas de *S. frugiperda* infectadas con las cepas SfNPV. M: Marcador de peso molecular 1 kb plus. Carril 1: Control (larvas sin infectar) a las 24 hsi, carril 2: SfNPV-An1 a las 24 hpi, carril 3: SfNPV-Gto a las 24 hpi, carril 4: Control a las 48 hsi, carril 5: SfNPV-An1 a las 48 hpi, carril 6: SfNPV-Gto a las 48 hpi, carril 7: Control a las 120 hsi, carril 8: SfNPV-An1 a las 120 hpi y carril 9: SfNPV-Gto a las 120 hpi

Figure 2. cDNA synthesis in *S. frugiperda* larvae infected with SfNPV strains.

M: 1 kb Plus DNA Ladder (or Molecular weight marker). Lane 1: Control (uninfected larvae) at 24 hpi; Lane 2: SfNPV-An1 at 24 hpi; Lane 3: SfNPV-Gto at 24 hpi; Lane 4: Control at 48 hpi; Lane 5: SfNPV-An1 at 48 hpi; Lane 6: SfNPV-Gto at 48 hpi; Lane 7: Control at 120 hpi; Lane 8: SfNPV-An1 at 120 hpi; and Lane 9: SfNPV-Gto at 120 hpi.

Amplificación de genes antiapoptóticos *iap3* y *p49*

Se monitoreó mediante PCR la expresión de los genes antiapoptóticos *iap3* y *p49* en larvas control e infectadas con SfNPV-An1 y SfNPV-Gto. En la figura 3 se observa la expresión del gen *iap3* en larvas infectadas y sin infectar a las 24, 48 y 120 hpi. La expresión de este gen inició únicamente a las 24 hpi en larvas infectadas con SfNPV-An1, mientras que a las 48 y 120 hpi se evidenció en ambas cepas, lo que podría asociarse con una modulación exitosa de la apoptosis durante etapas tardías de la infección de *S. frugiperda* por baculovirus. La expresión temprana de *iap3* en SfNPV-An1 se relaciona con lo reportado por Byers et al. (2016), quienes

señalaron que este gen viral interacciona con el IAP celular del hospedero (SfIAP), estabilizándolo para evitar la apoptosis y permitir la replicación del ADN viral. De acuerdo con Schultz y Friesen (2009), la replicación masiva del ADN viral desencadena la cascada apoptótica; por ello, la ausencia de expresión de *iap3* en SfNPV-Gto a las 24 hpi podría sugerir una replicación inicial más controlada, casi indetectable para el sistema de defensa celular, evitando el gasto energético asociado con la expresión temprana de este gen.

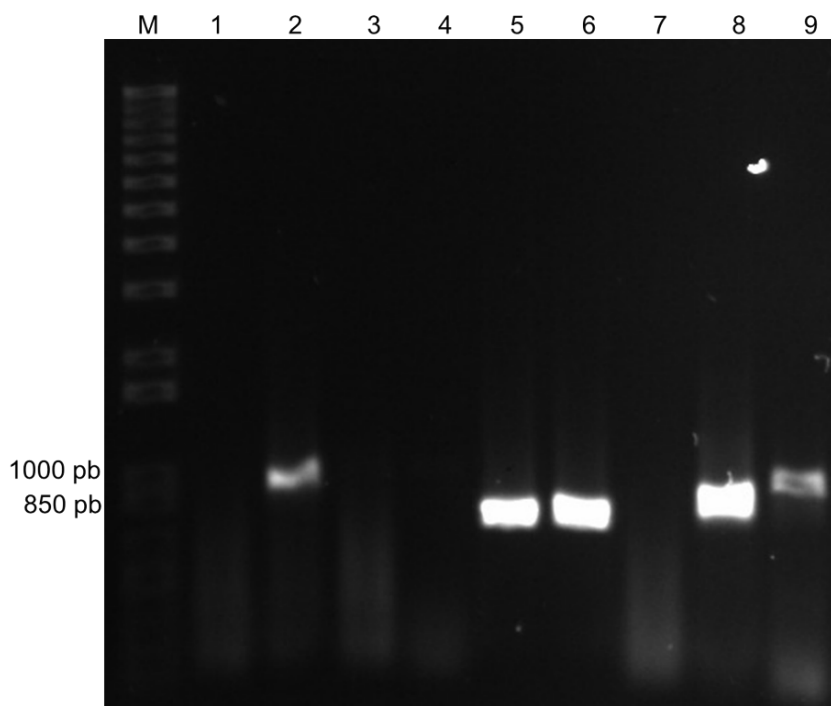


Figura 3. PCR de gen antiapoptótico *iap3* en larvas de *S. frugiperda* infectadas con cepas SfNPV. M: Marcador de peso molecular 1 kb plus. Carril 1: Control (larvas sin infectar) a las 24 hsi, carril 2: SfNPV-An1 a las 24 hpi, carril 3: SfNPV-Gto a las 24 hpi, carril 4: Control a las 48 hsi, carril 5: SfNPV-An1 a las 48 hpi, carril 6: SfNPV-Gto a las 48 hpi, carril 7: Control a las 120 hsi, carril 8: SfNPV-An1 120 hpi y carril 9: SfNPV-Gto a las 120 hpi.

Figure 3. PCR of the *iap3* anti-apoptotic gene in *S. frugiperda* larvae infected with SfNPV strains. M: 1 kb Plus DNA Ladder. Lane 1: Control (uninfected larvae) at 24 hpi; Lane 2: SfNPV-An1 at 24 hpi; Lane 3: SfNPV-Gto at 24 hpi; Lane 4: Control at 48 hpi; Lane 5: SfNPV-An1 at 48 hpi; Lane 6: SfNPV-Gto at 48 hpi; Lane 7: Control at 120 hpi; Lane 8: SfNPV-An1 at 120 hpi; and Lane 9: SfNPV-Gto at 120 hpi.

La expresión del gen *p49* en larvas infectadas y sin infectar de *S. frugiperda* a las 24, 48 y 120 hpi. A las 24 hpi no se observó expresión de este gen, etapa temprana en la que las cepas de baculovirus infectan el intestino medio de las larvas. Sin embargo, a las 48 hpi se evidenció expresión en las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto, mientras que a las 120 hpi únicamente se observó en SfNPV-An (Figura 4).

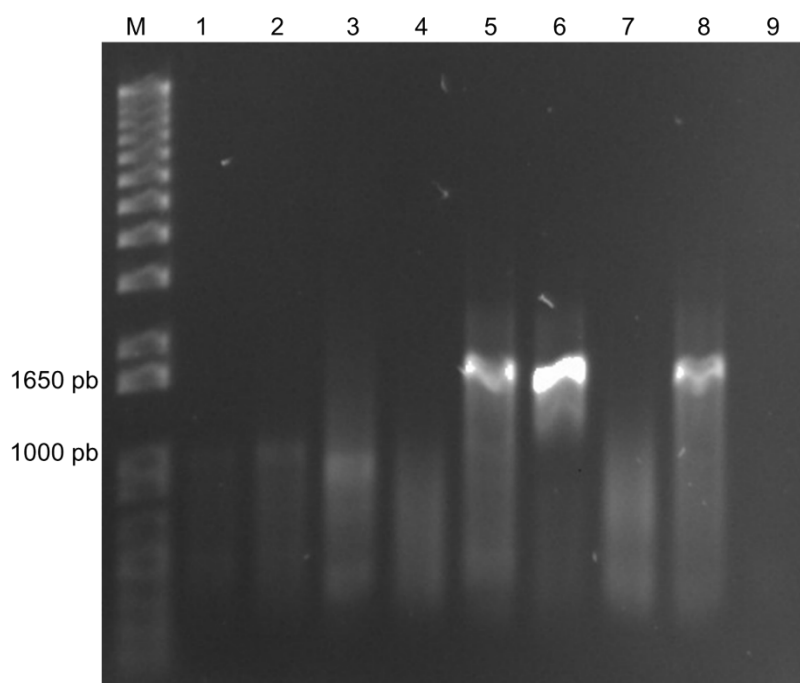


Figura 4. PCR de gen antiapoptótico *p49* en larvas de *S. frugiperda* infectadas con las cepas SfNPV. M: Marcador de peso molecular 1 kb plus. Carril 1: Control (larvas sin infectar) a las 24 hsi, carril 2: SfNPV-An1 a las 24 hpi, carril 3: SfNPV-Gto a las 24 hpi, carril 4: Control a las 48 hsi, carril 5: SfNPV-An1 a las 48 hpi, carril 6: SfNPV-Gto a las 48 hpi, carril 7: Control a las 120 hsi, carril 8: SfNPV-An1 120 hpi y carril 9: SfNPV-Gto a las 120 hpi.

Figure 4. PCR of the *p49* anti-apoptotic gene in *S. frugiperda* larvae infected with SfNPV. strains. M: 1 kb Plus DNA Ladder. Lane 1: Control (uninfected larvae) at 24 hpi; Lane 2: SfNPV-An1 at 24 hpi; Lane 3: SfNPV-Gto at 24 hpi; Lane 4: Control at 48 hpi; Lane 5: SfNPV-An1 at 48 hpi; Lane 6: SfNPV-Gto at 48 hpi; Lane 7: Control at 120 hpi; Lane 8: SfNPV-An1 at 120 hpi; and Lane 9: SfNPV-Gto at 120 hpi.

El hecho de que en las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto ocurra la expresión de los genes antiapoptóticos *iap3* y *p49* a las 48 hpi de manera sincronizada se

podría relacionar con lo reportado por Rohrmann (2019) en donde se concluye que, a las 48 hpi el baculovirus logra secuestrar la maquinaria celular del insecto priorizando su replicación para asegurar su progenie viral. Debido a esto, al ser la cepa SfNPV-Gto aproximadamente 10 veces más virulenta que la cepa SfNPV-An1, se podría suponer que esta induce una infección acelerada; esto con base a que el gen *p49* no se expresa a las 120 hpi. Según lo descrito por Ikeda et al. (2015) corresponde a la fase muy tardía de la infección, en donde ya se ha llevado a cabo la producción de COs necesarios, por lo que el apagado de este gen podría desencadenar la lisis celular y por ende la liberación de los COs al medio ambiente.

CONCLUSIÓN

Los resultados que se obtuvieron en este estudio podrían indicar que existen diferencias en la modulación de la apoptosis de las cepas SfNPV-An1 y SfNPV-Gto, que se reflejan en los diferentes tiempos en que activan los genes antiapoptóticos para evitar que las células del insecto se suiciden de manera prematura. Mientras que la cepa SfNPV-An1 posiblemente presenta una replicación más lenta, ya que sus genes *iap3* y *p49* deben mantenerse activados de forma temprana y extendida a las 24, 48 y 120 hpi para garantizar una infección exitosa. Por otro lado, la cepa SfNPV-Gto posiblemente es más rápida y presenta un ciclo optimizado, ya que no gasta energía al inicio de su infección y concentra preferentemente la expresión de sus genes antiapoptóticos a las 48 hpi y los apaga a las 120 hpi, acelerando la ruptura de las células y liberando el virus con mayor velocidad. De este modo, entender estas diferencias entre cada cepa, proporciona una herramienta útil para seleccionar a las cepas de baculovirus SfNPV más agresivas y con alto potencial bioinsecticida para el control de *S. frugiperda* en México.

Agradecimientos

Esta investigación fue apoyada por la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) con la beca de Doctorado No. 1222981.

LITERATURA CITADA

- Byers, N. M., Vandergaast, R. L., & Friesen, P. D. (2016). Baculovirus inhibitor-of-apoptosis Op-IAP3 blocks apoptosis by interaction with and stabilization of a host insect cellular IAP. *Journal of virology*, 90, 533-544. doi: 10.1128/JVI.02320-15
- Centro Nacional De Referencia Fitosanitaria. (2021). Gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). Recuperado de: https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/635234/Gusano_cogollero_en_ma_z_y_arroz.pdf
- Franco-Ramírez, A. C., Rangel-Núñez, J. C., Bivián-Hernández, M. de los Á., Lomelí-Flores, J. R., & Del Rincón-Castro, M.C. (2026). Characterization of a highly mexican virulent strain of baculovirus against fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Mex. J. Biotechnol*, 11. 1-20. doi.org/10.29267/mxjb.2026.11.1.1-20
- Gutiérrez-Moreno, R., Mota-Sánchez, D., Blanco, C.A., Chandrasena, D., Difonzo, C., Conner, J., Head, G., Berman, K. & Wise, J. (2020). Susceptibility of Fall Armyworms (*Spodoptera frugi-perda* J.E.) from Mexico and Puerto Rico to Bt Proteins. *Insects*, 11, 831. doi.org/10.3390/insects11120831
- Hernández-Trejo, A., Estrada-Drouaillet, B., Rodríguez-Herrera, R., García Girón, J. M., Patiño-Arellano, S.A. & Osorio-Hernández, E. (2019). Importancia del control biológico de plagas en maíz (*Zea mays* L.). *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 10 (4), 803-813.
- Hernández-Trejo, A., Osorio-Hernández, E., López-Santillán, J.A., Ríos-Velasco, C., Varela-Fuentes, S.E., & Rodríguez-Herrera, R. (2018). Insectos benéficos asociados al control del gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.). *Agro Productividad*, 11, 9-14.
- Hernández, I. A., Acevedo, F., & Gálvez, A. (2020). Qué nos aportan los maíces. Biodiversidad mexicana. Recuperado de: https://www.biodiversidad.gob.mx/diversidad/alimentos/que-nos-aponan/N_maices
- Hussain, A. G., Wennmann, J. T., Goergen, J., Bryon, A., & Ros, V. I. D. (2021). Viruses of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: A review with prospects for biological control. *Viruses*, 13, 2220. doi.org/10.3390/v13112220
- Ikeda, M., Hamajima, R., & Kobayashi, M. (2015). Baculoviruses: diversity, evolution and manipulation of insects: Baculovirus diversity and evolution. *Entomological Science*, 18, 1–20. <https://doi.org/10.1111/ens.12105>
- Kong, M., Zuo, H., Zhu, F., Hu, Z., Chen, L., Yang, Y., Lv, P., Yao, Q., & Chen, K. (2018). The interaction between baculoviruses and their insect hosts. *Developmental and Comparative Immunology*, 83, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2018.01.019>
- Rangel Núñez, J.C., Vázquez Ramírez, M. F. & Del Rincón Castro, M. C. (2014). Caracterización biológica y molecular de cepas exóticas de baculovirus

SfNPV, con actividad bioinsecticida hacia una población mexicana del gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (Lepidóptera: Noctuidae). *Interciencia*, 39, 320-326.

- Rios-Velasco, C., Berlanga-Reyes, D.I., Gallegos-Morales, G. and Del Rincón-Castro, M.C (2012). Characterization of baculovirus isolates obtained from soil by restriction fragment patterns. *African journal of microbiology research*, 6. <https://doi.org/10.5897/ajmr12.161>
- Rodríguez-Castillo, N. P., Rangel-Núñez, J. C., & Del Rincón-Castro, M. C. (2025). Efecto de la infección del baculovirus SfNPV en la biología del gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda*. *Ciencia e Innovación Agroalimentaria de la Universidad de Guanajuato*, 6(6), 77–87. doi: 10.15174/cia.v6i6.112
- Rohrmann, G. F. (2019). *Baculovirus Molecular Biology*. 4th edition. Bethesda (MD): National Center for Biotechnology Information (US). Chapter 7, Baculovirus infection: The cell cycle and apoptosis. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK543456/>
- Salvador, R., Niz, J., Pedarros, A., & Quintana, G. (2021). Utilización regional de baculovirus en el control de plagas hortícolas. *RIA*, 47, 354-360.
- Schultz K. L., & Friesen P. D. (2009). Baculovirus DNA replication-specific expression factors trigger apoptosis and shutoff of host protein synthesis during infection. *Journal Virology*, 83:11123-32. doi: 10.1128/JVI.01199-09.
- Viera-Arroyo W. F., Tello-Torres C. M., Martínez-Salinas A. A., Navia-Santillán D. F., Medina-Rivera L. A., Delgado-Párraga A. G., Perdomo-Quispe C. E., Pincay-Verdezoto A. K., Báez-Cevallos F. J., Vásquez-Castillo W. A. & Jackson T. (2020). Control Biológico: Una herramienta para una agricultura sustentable, un punto de vista de sus beneficios en Ecuador. *Journal of the Selva Andina Biosphere*, 8, 128-149.
- Wieczorek, D., Delauriere, L. and Schagat, T. (2012). Methods of RNA quality assessment. Promega Corporation Web Site, 1-14.

