

A close-up photograph of two ladybugs on a green leaf. The ladybug in the foreground is larger and more prominent, showing its characteristic red elytra with black spots. The second ladybug is positioned slightly behind and above it, partially obscured. The background is a soft, out-of-focus grey.

Ecología química de interacciones entre plantas, insectos y controladores naturales de plagas herbívoras

Flor Edith Acevedo *

*Investigador Científico I, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0002-0946-9951>

Como citar:

Acevedo, F. E. (2020). Ecología química de interacciones entre plantas, insectos y controladores naturales de plagas herbívoras. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 106–141). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_5



La ecología química es un área de investigación interdisciplinaria que estudia las interacciones químicas y los procesos de emisión y percepción de semioquímicos entre los organismos y su ambiente. Los estudios de interrelaciones tritróficas entre plantas, insectos herbívoros y los enemigos naturales de las plagas, iniciaron en la década de 1980 como componente esencial para entender la comunicación entre plantas e insectos fitófagos (Price et al., 1980).

Las señales químicas son el principal mecanismo mediante el cual los organismos se comunican entre sí (Meinwald, 2003). La capacidad de percibir olores ha evolucionado en un gran número de organismos permitiéndoles percibir el ambiente que los rodea y beneficiarse de la información transmitida por señales químicas externas (Lassance & Löfstedt, 2013). Dentro de las señales que influyen en interacciones ecológicas entre organismos están los semioquímicos, que a su vez se dividen en feromonas y aleloquímicos. Las feromonas son compuestos químicos que median procesos de comunicación entre individuos de la misma especie y pueden ser sexuales, de alarma y de agregación, entre otras (Regnier & Law, 1968). Los aleloquímicos son semioquímicos que median la comunicación entre individuos de diferentes especies y se clasifican en alomonas, kairomonas y sinomonas. Las alomonas benefician al organismo que las emite, las kairomonas favorecen al organismo que las recibe y las sinomonas ayudan tanto a organismos emisores como a receptores (Meiners & Peri, 2013; Vet & Dicke, 1992). Las feromonas son usadas en programas de manejo integrado de plagas para monitorear poblaciones de insectos, para interrumpir su apareamiento, para capturas en masa y en estrategias de repulsión-atracción o “push-pull” (Colazza et al., 2013). Las sinomonas y las kairomonas son señales químicas usadas por insectos parasitoides para localizar sus insectos huésped (Meiners & Peri, 2013). Las hembras de parasitoides localizan sus

insectos hospedantes mediante los volátiles de plantas inducidos por herbivoría, que son sinomonas producidas por las plantas en respuesta al ataque de herbívoros, y mediante volátiles asociados al insecto huésped (kairomonas) (Colazza et al., 2013; Colazza et al., 2010).

Debido a que los semioquímicos pueden modificar el comportamiento de enemigos naturales, su estudio puede tener aplicaciones prácticas en programas de manejo integrado de insectos plagas. Los semioquímicos pueden ser utilizados para incrementar la eficiencia de los controladores naturales en períodos críticos de protección de los cultivos. Versiones sintéticas de semioquímicos pueden utilizarse junto con liberaciones inundativas de enemigos naturales o solos, si el agroecosistema cuenta con suficientes biocontroladores. Adicionalmente, el uso de plantas acompañantes al cultivo principal, que emitan volátiles atrayentes para enemigos naturales y que proporcionen recursos alimenticios para los mismos, puede ser una estrategia promisoría para favorecer la conservación de fauna benéfica (Meiners & Peri, 2013).

Existe un número diverso de estudios encaminados a entender los factores que sirven de guía a los enemigos naturales para encontrar su insecto huésped; sin embargo, la especificidad de estas interacciones impone la necesidad de estudiarlas para cada sistema de interés. Los enemigos naturales de insectos herbívoros viven en un ambiente con diversidad de información proveniente de plantas, insectos y microorganismos asociados. Dentro de esta complejidad química, los volátiles emitidos por plantas como respuesta a eventos de herbivoría parecen ser una de las primeras señales utilizadas por parasitoides en su búsqueda de insectos huésped (Meiners & Peri, 2013). De esta manera, se ha dado gran importancia a la identificación de estos compuestos volátiles y a los mecanismos involucrados en la inducción de los mismos. En los últimos 20 años se ha avanzado en

la identificación de inductores de volátiles y más recientemente en agentes capaces de preparar las plantas para responder de forma más rápida y más fuerte a condiciones de estrés (Engelberth et al., 2004; Rasmann et al., 2012).

De igual forma, se ha avanzado en el entendimiento de los mecanismos de percepción de semioquímicos por parte de los insectos. Los volátiles son percibidos por neuronas receptoras de olor dentro de sensilas ubicadas en antenas y palpos maxilares. Los axones de estas neuronas convergen en el lóbulo antenal donde hacen sinapsis con neuronas de proyección, las cuales llevan la información a regiones del cerebro del insecto asociadas con aprendizaje olfativo y memoria (Carey & Carlson, 2011). Además de las señales olfativas, los insectos perciben estímulos visuales, mecánicos sensoriales y gustativos, provenientes del ambiente que los rodea. Esta información sensorial posteriormente es integrada para generar comportamientos específicos (Ma & Krings, 2009).

Aunque los insectos usan información multisensorial en sus procesos ecológicos, este capítulo se enfoca en las señales químicas que median interacciones tritróficas. En la primera sección se describen las señales utilizadas por los enemigos naturales en el proceso de localización de sus insectos huésped. Luego, se explican algunas de las interrelaciones entre las plantas y los enemigos naturales mediadas por insectos herbívoros. Posteriormente se presentan estrategias basadas en ecología química para incrementar las poblaciones de organismos benéficos en agroecosistemas junto con algunas precauciones para su uso. Seguidamente, se incluye una breve sección sobre el efecto de factores abióticos en las señales químicas que median interacciones tritróficas. Finalmente, se presenta un resumen corto sobre la ecología química de plagas del café y algunas recomendaciones sobre el uso de semioquímicos para incrementar el control natural de estas plagas.



Señales químicas utilizadas por los enemigos naturales para la localización de sus insectos huésped

Los insectos utilizan señales químicas, visuales, mecano-sensoriales y de vibración para orientarse e interactuar con otros organismos en el complejo ambiente en el que viven. La eficiencia de parasitoides y depredadores como agentes efectivos de control biológico depende en gran parte de su habilidad para localizar sus insectos presa (depredadores) y hospedantes (parasitoides) (Xiaoyi & Zhongqi, 2008).

El proceso de búsqueda de insectos presa y hospedantes por parte de insectos depredadores y parasitoides es principalmente mediado por señales químicas provenientes de los insectos presa y hospedantes, y de las plantas en las que estos se alimentan. Estas señales pueden complementarse luego por señales visuales y vibratorias producidas por la actividad de los insectos presa u hospedantes (Fischer, Samietz, Wäckers, & Dorn, 2001). En general, el proceso de búsqueda de insectos huésped por insectos parasitoides se divide en tres pasos principales: primero se da la localización del hábitat donde se encuentra el insecto huésped, luego se ubica el insecto huésped y, finalmente, hay un proceso de inspección y aceptación del insecto huésped antes de proceder con la oviposición (Godfray, 1994; Vinson, 1976). Las señales químicas usadas por los insectos parasitoides en el proceso de búsqueda de sus insectos huésped se dividen en tres categorías que se presentan a continuación (Meiners & Peri, 2013).

Señales provenientes del hábitat del insecto huésped

Los parasitoides utilizan los volátiles provenientes de plantas como señales de orientación para

localizar sus insectos huésped (De Moraes et al., 1998; Romeis et al., 1997). El daño mecánico causado por insectos herbívoros al alimentarse, sumado con la secreción de moléculas provenientes de sus glándulas salivales, tracto digestivo y oviducto, son reconocidos por las plantas como señales para activar la síntesis y liberación de respuestas de defensa (Acevedo et al., 2015; Schmelz, 2015). Estas defensas inducidas en plantas por insectos herbívoros se clasifican en defensas directas e indirectas. Las defensas directas consisten en metabolitos secundarios (fenoles, flavonoides, taninos y alcaloides, entre otros), proteínas antinutritivas (lectinas, inhibidores de proteasas, peroxidases, polifenol oxidasas y lipoxigenasas), tricomas, capas cerosas y deposiciones de minerales que se expresan en los tejidos vegetales y afectan directamente a los insectos herbívoros cuando estos las ingieren (War et al., 2012). Las defensas indirectas son compuestos orgánicos volátiles y secreciones extraflorales de néctar que atraen a los enemigos naturales de los insectos herbívoros que se alimentan de plantas.

Los volátiles de plantas inducidos por herbivoría son compuestos que incluyen principalmente terpenos (isopreno, C10 monoterpenos y C15 sesquiterpenos, entre otros), etileno, salicilato de metilo, indol y otros volátiles de hojas verdes como aldehídos C-6 y sus derivados (Aartsma et al., 2017; Clavijo et al., 2012; War et al., 2012). Estas mezclas de volátiles son emitidas por hojas, flores, frutos y raíces hacia la atmósfera, donde median interacciones con insectos y otras plantas (De Moraes et al., 1998; Ueda et al., 2012). La composición de la mezcla de volátiles emitida por plantas bajo herbivoría es específica para cada especie de insecto herbívoro y, por lo tanto, son señales confiables que los controladores naturales de estos insectos usan para localizar sus insectos huésped (De Moraes et al., 1998). En forma similar, los parasitoides tienen la capacidad de identificar la presencia de sus hospedantes a partir de los volátiles inducidos por estos, en diferentes especies de plantas (De Moraes et al., 1998). La composición de volátiles emitidos por plantas también parece ofrecer información sobre los niveles de infestación de insectos herbívoros (Girling et al., 2011).



La especificidad de las mezclas de volátiles está dada por la presencia o ausencia de ciertos compuestos y por las proporciones de los mismos, de esta forma, las plantas transmiten mensajes de comunicación específicos (Ueda et al., 2012). De igual forma, la detección de estos mensajes químicos es posible gracias a la sensibilidad del sistema olfativo de los insectos que les permite detectar y discriminar entre las miles de moléculas de diferente olor presentes en el ambiente (Carrasco et al., 2015). Las señales que median interacciones entre un controlador natural y su huésped particular tienden a ser muy específicas y están bajo una alta presión de selección natural por su efecto directo en la capacidad reproductiva de estos grupos de especies.

Señales asociadas con el insecto huésped

Una vez identificada la planta donde se encuentran los hospedantes, los parasitoides usan señales químicas asociadas con estos insectos para confirmar su presencia. Específicamente, los parasitoides buscan señales que provengan del estado de desarrollo (huevos, larvas, pupas o adultos) del insecto huésped apropiado para su oviposición. Algunos parasitoides detectan sus semioquímicos presentes en feromonas (sexuales, de alarma o de agregación), excrementos, excreciones azucaradas, escamas, secreciones de glándulas y huellas químicas (Meiners & Peri, 2013). Los parasitoides también son capaces de reconocer hidrocarburos cuticulares dejados por insectos sobre las plantas al caminar. Estas "huellas químicas" son kairomonas de contacto compuestas por alquenos, cetonas, ácidos grasos y alcoholes, que le permiten a los parasitoides identificar la presencia de su insecto huésped (Colazza et al., 2007; Lo Giudice et al., 2011; Rostás & Wölfling, 2009). Algunos estudios han demostrado que la composición de las huellas químicas puede variar entre machos y hembras de una misma especie de insecto y proveen información útil para parasitoides de huevos capaces de detectar hembras grávidas (Colazza et al., 2007; Lo Giudice et al., 2011).

Señales provenientes de parasitoides

Los parasitoides también emiten y responden a feromonas emitidas por sus conspecíficos, lo cual afecta su comportamiento sexual y de oviposición (Meiners & Peri, 2013; Ruther, 2013). Para optimizar la selección de hospedantes aptos para oviposición y desarrollo de estados inmaduros, las hembras de insectos parasitoides utilizan señales químicas para identificar si un insecto huésped ya ha sido parasitado (Ruther, 2013). Estas señales han sido denominadas moléculas de marcaje y de anti agregación las cuales son sustancias químicas liberadas por hembras de parasitoides durante o después de realizar la oviposición y tienen un efecto repelente para futuras hembras grávidas. La oviposición en hospedantes previamente parasitados puede ser más baja para evitar competencia de recursos de las larvas en desarrollo. En algunas especies se han documentado efectos en el radio sexual de la descendencia de hembras conespecíficas al ovipositar en insectos huésped ya parasitados (Darrouzet et al., 2010; King & Skinner, 1991).

Efecto de la composición química de las plantas en los controladores biológicos de insectos herbívoros

Las plantas producen una gran cantidad de compuestos químicos que comúnmente se clasifican en metabolitos primarios y secundarios. Los metabolitos primarios son aquellos que están involucrados en procesos de vital importancia para la planta como fotosíntesis, respiración, crecimiento y desarrollo; mientras que los metabolitos secundarios están involucrados en procesos de defensa contra insectos herbívoros



y patógenos, protección contra factores abióticos, atrayentes de polinizadores y dispersadores de semillas (Crozier et al., 2006). Basados en su ruta de biosíntesis los metabolitos secundarios de origen vegetal, se dividen en tres grupos principales: 1) flavonoides, fenoles y polifenoles, 2) terpenoides y 3) alcaloides nitrogenados y compuestos azufrados (Crozier et al., 2006). Estos compuestos afectan los insectos herbívoros al inducir repelencia, inapetencia y toxicidad. Los insectos a su vez cuentan con diferentes mecanismos para contrarrestar los efectos nocivos de los compuestos químicos que encuentran en sus plantas hospedantes. Estos mecanismos incluyen cambios en comportamiento, adaptaciones fisiológicas como detoxificación enzimática, excreción y secuestro de sustancias tóxicas, y asociación con microorganismos que les proporcionan suplementos alimenticios o, en algunos casos, ayudan a detoxificar compuestos tóxicos (Acevedo, 2016). Insectos herbívoros con un alto nivel de adaptación a sus plantas hospedantes, no solo evaden el efecto de sustancias tóxicas sino que además utilizan esos compuestos como señales de reconocimiento de su planta hospedante o para protección contra sus enemigos naturales (Digra et al., 2004; Hopkins et al., 2009).

Los compuestos tóxicos en plantas también pueden tener efectos adversos en el desarrollo de enemigos naturales, cuando su insecto huésped se alimenta de plantas conteniendo esas toxinas (Ode, 2013). Estos efectos negativos pueden ser directos, cuando los parasitoides y depredadores encuentran toxinas no metabolizadas en los tejidos de su insecto presa, o pueden ser indirectos, cuando la calidad del herbívoro presa disminuye como consecuencia de su exposición a estas toxinas (Ode, 2013). Varias especies de insectos secuestran toxinas de las plantas donde se alimentan y las usan como defensa contra sus depredadores y parasitoides (Erb & Robert, 2016; Lampert et al., 2011; Petschenka & Agrawal, 2016). En algunas especies de insectos ocurre automedicación o consumo de compuestos orgánicos activos, con el propósito específico de matar parásitos o reducir los síntomas ocasionados por

parasitismo (Abbott, 2014; Baracchi et al., 2015; Robert et al., 2017). Existe muy poca información sobre la capacidad de los parasitoides de metabolizar las toxinas que se encuentran en sus insectos huésped. En algunas especies de parasitoides se ha documentado la presencia de genes que codifican enzimas de detoxificación como glutatión transferasas, citocromos P450 y carboxil colinesterasas (Oakeshott et al., 2010); mientras que en otras especies no se ha detectado la capacidad para metabolizar compuestos derivados de plantas (McGovern et al., 2006). Los efectos de estas toxinas también pueden afectar los enemigos naturales en forma indirecta al reducir la calidad nutricional y el tamaño de los herbívoros huésped. Al parecer, el tamaño de los parasitoides está correlacionado con el tamaño de su insecto huésped, el cual es también consecuencia de la calidad nutricional de la planta hospedante (Stoepler et al., 2011). En general, el efecto de las toxinas derivadas de plantas sobre los enemigos naturales de insectos herbívoros, depende de la capacidad del insecto herbívoro de metabolizar estos compuestos o de secuestrarlos en forma activa (Ode, 2013).

Alternativamente, se conocen algunos casos en los que toxinas derivadas de plantas tienen un efecto positivo en los parasitoides al afectar el sistema inmune de sus herbívoros huésped. Los insectos cuentan con un sistema inmune contra invasores foráneos en los que a través de receptores celulares se identifican moléculas asociadas con diferentes organismos infecciosos. Este reconocimiento de moléculas extrañas estimula respuestas de fagocitosis y encapsulación por parte de las células del sistema inmunológico (Burke & Strand, 2012). En este proceso también se activan rutas metabólicas que regulan la expresión de moléculas efectoras como péptidos antimicrobianos y de proteasas que regulan la enzima fenoloxidasa, la cual interviene en la formación de melanina (Burke & Strand, 2012). Para que los parasitoides se desarrollen exitosamente en un insecto, debe interferirse con el sistema de respuestas inmunológicas del insecto huésped ya sea mediante evasión o supresión del mismo. En algunos insectos herbívoros se ha reportado incapacidad de encapsulación en eventos de parasitismo asociada con la ingesta de



compuestos orgánicos azufrados como glucosinolatos y de terpenos iridoides, ambos presentes naturalmente en algunas especies de plantas (Gols et al., 2008; Smilanich et al., 2009).

Efecto de insectos parasitados en las respuestas inmunes de las plantas

Así como la dieta de los insectos huésped afecta los parasitoides, factores asociados con la condición de parasitismo de los insectos herbívoros también afectan la inmunidad de las plantas. Los parasitoides koinobiontes (cenobiontes), o aquellos que se alimentan de insectos huésped que continúan activamente comiendo y creciendo durante la fase de parasitismo, se benefician de insectos herbívoros saludables para el desarrollo de sus estados inmaduros. Las plantas a través del tiempo evolutivo han desarrollado la capacidad de reconocer moléculas asociadas con insectos herbívoros para activar respuestas de defensa que reducen el crecimiento, envenenan o repelen estos insectos. Por lo tanto, es beneficioso para los parasitoides reducir las defensas de las plantas contra los insectos herbívoros presa para garantizar su desarrollo. Los pocos estudios que se han desarrollado en este tema han demostrado que simbiosis asociados a parasitoides de insectos herbívoros tienen la capacidad de afectar el sistema inmune de las plantas. Avispas de las familias Braconidae e Ichneumonidae que parasitan principalmente larvas de lepidópteros tienen una asociación simbiótica obligatoria con polidnavirus. Durante la oviposición, estas avispas inyectan partículas de virus que alteran el sistema inmune de sus insectos huésped para optimizar las condiciones de crecimiento y desarrollo de las larvas del endoparásitoide (Burke & Strand, 2012). Dado que el genoma de los polidnavirus carece de los genes requeridos para la replicación y producción de viriones, la replicación solo ocurre en el tracto reproductivo de las avispas hembras. De

esta forma la transmisión de los polidnavirus depende exclusivamente de la supervivencia de las avispas que llevan su genoma; de igual forma la supervivencia de las larvas de los parasitoides depende de la acción que el virus tiene sobre el sistema inmunológico del insecto herbívoro (Burke & Strand, 2012). Polidnavirus infectan principalmente los hemocitos o células inmunes del insecto herbívoro para prevenir la encapsulación de los huevos de las avispas e inhibir la activación de la enzima fenoloxidasasa (Burke & Strand, 2012).

Adicionalmente, los polidnavirus inyectados durante la oviposición de las avispas tienen la capacidad de afectar la forma como los insectos herbívoros son percibidos por sus plantas hospedantes. Estudios recientes en diferentes especies de Lepidóptera y diferentes especies de plantas demuestran que los polidnavirus alteran la actividad de enzimas salivales de los insectos huésped, modificando los elicitores que las plantas utilizan para activar sus respuestas de defensa contra estos insectos herbívoros (Cusumano et al., 2018; Tan et al., 2018; Zhu et al., 2018). Como consecuencia de esto, se afectan eventos subsecuentes de herbivoría, se reducen los niveles de respuestas directas de defensa en las plantas favoreciendo el crecimiento de los insectos huésped y de sus parasitoides y se asegura la transmisión exitosa del virus (Cusumano et al., 2018; Poelman et al., 2011; Tan et al., 2018). Al parecer, las respuestas indirectas de defensa en las plantas (emisión de volátiles) también se ven afectadas por los cambios fisiológicos inducidos por polidnavirus en sus insectos presa. Esta mezcla de volátiles sirve como señal química para atraer los hiperparasitoides de los parasitoides asociados con polidnavirus (Zhu et al., 2018).

En otros sistemas de estudio se ha encontrado que la condición de parasitismo puede alterar el comportamiento de los insectos hospedantes y modificar las respuestas inmunes de las plantas a insectos herbívoros. Larvas de *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) parasitadas por *Copidosoma floridanum* (Hymenoptera: Encyrtidae) indujeron mayor producción de glucosinolatos en plantas de repollo (*Brassica*



oleraceae) que las larvas no parasitadas. Esta diferencia en inducción de defensas en plantas fue atribuida la cantidad de alimento ingerido por estos dos grupos de larvas; las larvas parasitadas ingerían mayor cantidad de alimento que las larvas no parasitadas. Mayor ingesta de alimento se traduce en mayor daño mecánico a sus plantas hospedantes y en mayores respuestas defensivas por parte de estas plantas (Ode et al., 2016). Estos son los primeros estudios en demostrar que los parasitoides a través de su insecto huésped pueden afectar la inducción de respuestas de defensa de las plantas contra insectos herbívoros. Los insectos parasitoides tienen la capacidad de modificar la dinámica poblacional de insectos herbívoros, por lo tanto, entender su relación con otros niveles tróficos es importante para el diseño de estrategias de control de plagas.

Uso de la ecología química para incrementar el control natural de insectos plaga en agroecosistemas

Dado que los insectos utilizan señales químicas para comunicarse con sus conespecíficos y con otros organismos, es posible utilizar esas señales para manipular su comportamiento en programas de manejo integrado de insectos plaga. Sin embargo, para implementar medidas de manipulación del comportamiento de parasitoides y enemigos naturales con semioquímicos, es necesario conocer los mecanismos y señales químicas involucrados en procesos de búsqueda y aceptación de insectos presa, al igual que sus interacciones con las plantas. Debido a que estas interrelaciones tienden a ser altamente específicas, es necesario estudiarlas para cada sistema de interés en lugar de adoptar estrategias que han sido útiles en otros cultivos con otras especies de insectos. A continuación, se presentan

varias estrategias que podrían ser útiles para incrementar la eficiencia de parasitoides y depredadores en agroecosistemas, junto con algunas precauciones que deben tenerse en cuenta en el momento de aplicarlas.

Explotación de las señales provenientes del hábitat del insecto huésped

Muchos factores ambientales tienen influencia en el reclutamiento de enemigos naturales; sin embargo, la mezcla de volátiles emitido por plantas afectadas por insectos herbívoros hospedantes parece ofrecer información confiable y específica sobre eventos de parasitismo e identidad de parasitoides. El uso de los volátiles de plantas inducidos por herbivoría como señales de orientación por parasitoides, brinda la posibilidad de manipular el olor del ambiente en cultivos agrícolas para reclutar enemigos naturales de insectos plaga. Para ello existen varias estrategias que incluyen: a) la liberación de volátiles sintéticos inducidos por herbivoría, b) la aplicación exógena de inductores de volátiles en plantas, c) el uso de plantas con mayor emisión de volátiles, d) la inducción de *priming* en plantas, e) la implementación de sistemas agroecológicos y f) la implementación de estrategias de repulsión-atracción o “push-pull” (Peñaflor & Bento, 2013).

Liberación de volátiles sintéticos inducidos por herbivoría. Una vez identificados los volátiles en plantas, inducidos por el insecto herbívoro que se desea controlar, pueden utilizarse los productos sintéticos de estos volátiles, en mezcla o en forma individual, para incrementar la densidad de parasitoides en el campo. Esta estrategia se ha usado exitosamente en algunos cultivos; por ejemplo, en nabo (*Brassica rapa*) se usaron dispensadores, conteniendo una mezcla de cuatro compuestos volátiles [(Z)-3-hexenil acetato, n-heptanol, α -pineno y sabineno] inducidos durante la alimentación de larvas de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), los cuales incrementaron el parasitismo de larvas por *Cotesia vestalis* (Hymenoptera:

Braconidae) en plantas infestadas (Uefune et al., 2012). En algodón se aumentó el parasitismo de larvas de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) por parte de *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae), en plantas tratadas con uno de los compuestos volátiles (3,7-dimetil-1,3,6-octatrieno) emitidos por plantas infestadas por este insecto (Yu et al., 2010).

Un componente que parece ser ubicuo en mezclas de volátiles emitidos por varias especies de plantas infestadas por insectos es el salicilato de metilo, el cual atrae parasitoides y depredadores de plagas de cultivos agrícolas (Rodríguez-Saona et al., 2011); algunas de las especies atraídas por este compuesto son *Chrysopa nigricornis*, *Chrysopa oculata*, *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae); *Orius tristicolor*, *Orius similis* (Hemiptera: Anthocoridae); *Coccinella septempunctata*, *Stethorus punctum picipes*, (Coleoptera: Coccinellidae); *Deraeocoris brevis* (Hemiptera: Miridae), *Geocoris pallens* (Hemiptera: Geocoridae), *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae), *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) y otras especies de las familias Syrphidae, Braconidae, Empididae y Sarcophagidae (Martini et al., 2014; Rodríguez-Saona et al., 2011). El salicilato de metilo está disponible comercialmente en paquetes que permiten una lenta liberación a través de membranas sintéticas y es utilizado para atraer enemigos naturales de insectos plaga (Rodríguez-Saona et al., 2011). Además de incrementar el reclutamiento de enemigos naturales, el tratamiento con volátiles inducidos por herbivoría puede inducir la producción endógena de volátiles en plantas que incrementan la atracción de parasitoides y depredadores (Simpson et al., 2011; Tang, Fu, & Ye, 2015).

Aplicación exógena de inductores de volátiles en plantas

La producción y emisión de volátiles similares a los inducidos por herbivoría se puede provocar artificialmente en plantas mediante

la exposición a ciertos compuestos orgánicos como fitohormonas y sus derivados. Las principales hormonas vegetales involucradas en respuestas defensivas contra insectos herbívoros y patógenos son el ácido jasmónico, el etileno y el ácido salicílico. Otras hormonas como el ácido abscísico, brasinosteroides y auxinas también parecen estar involucradas en el sistema defensivo de las plantas, pero su rol no está bien entendido (Koornneef & Pieterse, 2008). Las rutas metabólicas del ácido jasmónico y el etileno son frecuentemente activadas en respuesta al ataque de insectos herbívoros masticadores, algunos insectos chupadores y de patógenos necrotróficos, mientras que la ruta del ácido salicílico es generalmente activada por el ataque de algunos insectos chupadores y patógenos biotróficos (Thaler et al., 2012; Zarate et al., 2007). Las rutas metabólicas de estas hormonas interactúan entre sí y es esta interacción la que le permite a las plantas la flexibilidad de regular sus respuestas defensivas de acuerdo al organismo que las ataca (Koornneef & Pieterse, 2008). En varias especies de plantas se ha reportado antagonismo entre las rutas metabólicas del ácido salicílico y el ácido jasmónico, esto implica que cuando las plantas activan respuestas de defensa contra patógenos (reguladas generalmente por el ácido salicílico), se suprimen las respuestas defensivas contra insectos (generalmente reguladas por el ácido jasmónico) y viceversa (Thaler et al., 2012). Este fenómeno no ocurre universalmente en el reino Plantae, aunque ha sido reportado en varias especies de plantas; su estudio es importante para entender la manera cómo se defiende una especie de planta particular frente a la presencia de ataques simultáneos de insectos herbívoros y patógenos.

La síntesis y emisión de volátiles en plantas puede inducirse mediante la aplicación de hormonas vegetales y sus derivados (Patt et al., 2018). Por ejemplo, la aplicación o exposición a gases del ácido jasmónico y de sus derivados (jasmonato de metilo y cis-jasmonato) induce la emisión de volátiles en plantas que atraen enemigos naturales de insectos herbívoros (Degenhardt & Lincoln, 2006; Gols et al., 1999; Koch et al., 1999; Peñaflores & Bento, 2013). En



el campo se ha incrementado el control natural de insectos plaga en plantas tratadas con ácido jasmónico (Heil, 2004; Thaler, 1999). Además, el tratamiento con ácido jasmónico también induce defensas directas en plantas, lo que puede ayudar a reducir herbivoría. En forma similar, plantas tratadas con ácido salicílico o con salicilato de metilo afectan la emisión de volátiles en plantas (Rodríguez-Saona et al., 2011; Shi et al., 2016). En general, estos estudios muestran que el tratamiento con fitohormonas o sus derivados tiene el potencial de incrementar la densidad de enemigos naturales de insectos herbívoros.

Uso de plantas con mayor emisión de volátiles

Dado que existe variación en la síntesis y emisión de volátiles en genotipos de plantas de una misma especie, es posible seleccionar variedades con mayor capacidad de producción de volátiles a través de mejoramiento genético (Peñaflor & Bento, 2013). En algunas especies de plantas se ha encontrado que variedades seleccionadas artificialmente por tener mayor producción, tienen menor capacidad para atraer enemigos naturales de insectos herbívoros (Gols et al., 2011; Peñaflor & Bento, 2013). Otra alternativa es modificar la capacidad de las plantas para emitir volátiles mediante manipulación genética de las rutas metabólicas involucradas en procesos de defensa. El incremento de emisión de volátiles en plantas transgénicas puede incrementar la atracción de enemigos naturales e incluso repeler insectos herbívoros (Kos et al., 2009). Los genes blanco más promisorios para modificar la emisión de volátiles en plantas son aquellos involucrados en la biosíntesis de terpenos, ya que la mayoría de los volátiles inducidos por herbivoría corresponden a este grupo (Clavijo McCormick et al., 2012). La formación de terpenos es principalmente regulada por la acumulación de transcriptos de genes de terpeno sintasas (Irmisch et al., 2014). Los primeros estudios realizados en plantas de *Arabidopsis thaliana* modificadas para producir terpenoides en forma constitutiva, incrementaron la atracción de ácaros depredadores y avispas parasíticas

(Bouwmeester, 2006; Kappers et al., 2005). En uno de estos estudios se encontró además un efecto repelente hacia áfidos *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) (Aharoni et al., 2003). Plantas de maíz transformadas, para producir constitutivamente el sesquiterpeno (E)- β -cariofileno en sus raíces, atrajeron nematodos controladores de larvas del gusano radicular del maíz *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae); además, en plantas transformadas hubo una reducción del 60% en la emergencia de adultos de este insecto comparadas con plantas no transformadas en el campo (Degenhardt et al., 2009). La producción constitutiva de volátiles demanda energía por parte de las plantas, que podría ser utilizada en otros procesos metabólicos; por ello, una mejor alternativa podría ser manipular la planta para emitir grandes cantidades de volátiles solo cuando se requiera, de esta manera se evitaría la producción de defensas en ausencia de herbivoría (Rodríguez-Saona et al., 2012).

Inducción de priming en plantas

Priming es un proceso fisiológico a través del cual las plantas se preparan para responder en forma más rápida y más agresiva a un futuro evento de estrés biótico o abiótico (Frost et al., 2008). La condición de *priming* puede inducirse para incrementar respuestas de defensa directas e indirectas contra insectos herbívoros (Martínez-Medina et al., 2016). Este mecanismo de tener plantas preparadas para un eventual evento de estrés tiene menor costo metabólico para las plantas, ya que las respuestas defensivas solo se expresan en presencia de un estímulo y no en forma constata (Martínez-Medina et al., 2016). Estudios sobre los mecanismos moleculares que regulan el *priming* en plantas encontraron sobreexpresión en la eficiencia de transcripción de genes relacionados con defensa, probablemente asociada a modificaciones epigenéticas de cromatina (Conrath et al., 2015; Kim & Felton, 2013). La condición de *priming* para incrementar defensas contra herbivoría puede inducirse mediante exposición a compuestos orgánicos volátiles, ácido jasmónico, ácido salicílico y pre

exposición a patógenos o insectos herbívoros (Martínez-Medina et al., 2016). También puede inducirse *priming* mediante el uso de microorganismos benéficos en el suelo como rizobacterias y hongos rizófagos (Pieterse et al., 2014) o mediante la aplicación foliar o edáfica de silicio (Ye et al., 2013). Plantas de arroz fertilizadas con silicio incrementaron la acumulación de ácido jasmónico y la actividad de proteínas de defensa contra herbivoría (Han et al., 2016). La aplicación de silicio incrementó la atracción de parasitoides a plantas de arroz, mediante la alteración de la composición de volátiles emitidos por plantas infestadas por herbívoros (Liu et al., 2017). El silicio, además de pre-inducir las plantas para una mayor producción de defensas directas e indirectas, afecta los insectos herbívoros reduciendo la digestibilidad de los tejidos vegetales (Massey & Hartley, 2006, 2009). También se ha reportado un efecto positivo del silicio contra patógenos y estrés por sequía, además de mejorar la absorción de nutrientes e incrementar producción en algunas especies de plantas (Chen et al., 2011; Lavinsky et al., 2016; Wang et al., 2017).

Implementación de sistemas agroecológicos

El incremento de la diversidad de especies de plantas en agroecosistemas, tiene el potencial de aumentar la diversidad y la abundancia de enemigos naturales de insectos herbívoros (Rodríguez-Saona et al., 2012). La diversidad de plantas proporciona resguardo y fuentes de alimentación como néctar, polen y presas alternativas para enemigos naturales de insectos plaga (Meiners & Peri, 2013; Rodríguez-Saona et al., 2012). La combinación de recursos alimenticios con el uso de volátiles de plantas inducidos por herbivoría como medida para incrementar la atracción de enemigos naturales de insectos herbívoros ha sido denominada como estrategia de “atraer y premiar” (Simpson et al., 2011). Estudios en maíz con diferentes compuestos inductores de volátiles como atrayentes (antranilato de metilo, jasmonato de metilo, salicilato de metilo y su mezcla) y plantas de trigo sarraceno (*Fagopyrum esculentum*) como fuente de

néctar, resultaron en mayor abundancia de parasitoides de la familia Eulophidae (Hymenoptera), mientras que parasitoides de la familia Encyrtidae (Hymenoptera) fueron más abundantes en plantas tratadas con jasmonato de metilo (Simpson et al., 2011). Los insectos depredadores fueron más abundantes en plantas tratadas con la mezcla de volátiles, mientras que la presencia de plantas fuente de néctar incrementó la abundancia de parasitoides y depredadores reduciéndose la densidad de larvas de *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) (Simpson et al., 2011). La adición de plantas a monocultivos puede hacerse en sistemas intercalados, coberturas vegetales o bordes (Rodríguez-Saona et al., 2012). Es importante seleccionar plantas que tengan baja interferencia con el cultivo principal y que proporcionen recursos alimenticios para enemigos naturales. Además, estas plantas prestan otros servicios ecosistémicos como reducción de la erosión del suelo, retención de nutrientes y aporte de material orgánica (Rodríguez-Saona et al., 2012).

Estrategia de repulsión-atracción o “push-pull”

Esta estrategia consiste en manipular el comportamiento de los insectos para reducir la abundancia y distribución de insectos herbívoros en agroecosistemas (Khan et al., 1997). Se fundamenta en repeler insectos plaga (*push*) fuera del cultivo de interés y simultáneamente atraerlos (*pull*) a cultivos trampa para controlarlos (Khan et al., 1997). Las estrategias de *push-pull* deben desarrollarse para cada sistema de interés y para su diseño se requiere entender la biología del insecto a controlar y sus interacciones con plantas hospedantes y enemigos naturales (Khan & Pickett, 2004). Pueden diseñarse estrategias *push-pull* usando repelentes y atrayentes químicos o plantas que naturalmente repelen insectos herbívoros de los cultivos y atraen enemigos naturales. Algunos estímulos que repelen insectos pueden ser volátiles sintéticos que enmascaran los volátiles de la planta hospedante o compuestos provenientes de conoespecíficos, como feromonas de anti agregación, de alarma,



repelentes de oviposición o compuestos anti alimenticios, como la azadiractina proveniente del neem *Azadirachta indica* (Cook et al., 2007). Dentro de los estímulos atrayentes para insectos están los volátiles provenientes de plantas hospedantes, feromonas sexuales o de agregación, estimulantes gustativos, de oviposición y señales visuales (Cook et al., 2007). De esta manera, se modifican las características químicas del ambiente para manipular el comportamiento de insectos herbívoros y enemigos naturales.

Explotación de las señales provenientes del insecto presa

Dado que los enemigos naturales reconocen señales químicas provenientes de insectos presa para su efectiva localización, es posible utilizar productos sintéticos de estos semioquímicos para incrementar la atracción de controladores biológicos hacia cultivos agrícolas (Blassioli-Moraes et al., 2013). Debido a su alta especificidad, el uso de feromonas sexuales y de agregación sería potencialmente útil para incrementar la actividad de enemigos naturales en programas de manejo integrado de insectos (Blassioli-Moraes et al., 2013). Esta aproximación se ha utilizado con éxito en algunos sistemas modelo, por ejemplo, trampas con feromonas sexuales del áfido de los cereales *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) incrementaron el parasitismo por *Praon volucre* (Hymenoptera: Braconidae) en plantas de trigo (Glinwood, Powell, & Tripathi, 1998). *Anagyrus pseudococci* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoide de la cochinilla *Planococcus ficus* (Homoptera: Pseudococcidae) es atraído a las feromonas sexuales de su insecto huésped (Millar et al., 2002). En forma similar, uno de los tres componentes sintéticos de la feromona de agregación de *Riptortus clavatus* (Heteroptera: Alydidae), atrae el parasitoide de huevos *Ooencyrtus nezarae* (Hymenoptera: Encyrtidae). En plantas de soya tratadas con el componente de esta feromona hubo mayor parasitismo de huevos de *R. clavatus* comparado con plantas no tratadas (Blassioli-Moraes et al., 2013). En

otro estudio se demostró que el componente 2,4,4-trimetil-2-ciclohexenil-metil butirato atrae parasitoides de la especie *Anagyrus sawadai* (Hymenoptera: Encyrtidae) e incrementa el control de la cochinilla japonesa *Planococcus kraunhiae* (Hemiptera: Pseudococcidae) (Teshiba et al., 2012).

Precauciones con el uso de semioquímicos en la manipulación de enemigos naturales de insectos herbívoros

El uso de semioquímicos para manipular el comportamiento de enemigos naturales de insectos herbívoros, ofrece nuevas oportunidades para mejorar programas de control biológico, pero debe usarse con precaución. Estas estrategias podrían tener consecuencias negativas como afectar la dinámica poblacional de los enemigos naturales, disminuir su eficiencia de búsqueda de alimento o inducir habituación a señales químicas usadas para localizar sus insectos presa (Meiners & Peri, 2013). Antes de recomendar el uso de semioquímicos en un cultivo particular es necesario investigar los efectos que estos compuestos tienen en la comunidad biológica del agroecosistema.

La aplicación de inductores de defensas en plantas como fitohormonas y sus derivados puede afectar los enemigos naturales directamente comprometiendo su aprendizaje asociativo e indirectamente reduciendo la calidad de los insectos presa. Los volátiles de plantas inducidos por herbivoría son usados como señales de orientación por enemigos naturales de insectos herbívoros. Cuando los enemigos naturales son atraídos a plantas que están emitiendo volátiles, pero no tienen insectos presa, su aprendizaje asociativo puede verse comprometido, lo cual puede afectar su comportamiento futuro de búsqueda de alimento (Khan et al., 2008; Meiners et al., 2003). Adicionalmente, la exposición de enemigos naturales a semioquímicos en el campo donde los huéspedes están



presentes en bajas densidades o están ausentes, puede convertirse en habituación donde los parasitoides o depredadores ya no asociarían las señales químicas con la presencia de insectos presa (Kaplan, 2012). Para minimizar estos problemas se ha sugerido proveer fuentes de néctar en los cultivos como una estrategia de “atraer y premiar” enemigos naturales de insectos herbívoros (Simpson et al., 2011); de esta forma, los posibles efectos negativos de la aplicación de semioquímicos como la ausencia o baja densidad de sus insectos presa podría ser minimizada (Simpson et al., Read, & Gurr, 2013). El uso de inductores de volátiles en plantas puede también inducir defensas directas que envenenan o afectan el desarrollo de insectos herbívoros. Estas defensas afectarían indirectamente los enemigos naturales al desarrollarse en huéspedes subóptimos (Simpson et al., 2013). Existe una relación estrecha entre el desarrollo del insecto huésped y el tiempo de desarrollo, supervivencia, tamaño y fertilidad de los parasitoides (Ode et al., 2004; van Emden, 1995).

Además del efecto que los inductores de volátiles tienen sobre los enemigos naturales de insectos herbívoros, su uso puede generar interacciones indeseadas con otros organismos. Debido al antagonismo reportado entre las rutas metabólicas del ácido salicílico y el ácido jasmónico, el uso de fitohormonas y sus derivados puede afectar la resistencia a patógenos o herbívoros en plantas (Peñaflor & Bento, 2013). Por ejemplo, aplicaciones de ácido jasmónico inducen resistencia a herbívoros, pero al mismo tiempo suprimen la ruta metabólica de ácido salicílico y las plantas se hacen más susceptibles al ataque de patógenos (Thaler, 1999). Es también posible que el uso de inductores de volátiles incremente la infestación de insectos herbívoros. En muchos estudios se ha reportado que los volátiles inducidos por herbivoría repelen insectos herbívoros conespecíficos (Landolt 1993; De Moraes et al. 2001; Reisenman et al. 2013), pero en algunos casos se ha reportado que incrementan su infestación (Anderson & Alborn, 1999; El-Sayed et al., 2016; Rojas,

1999; Shiojiri & Takabayashi, 2003; Sun et al., 2014). Los volátiles inducidos por herbivoría también pueden afectar interacciones con polinizadores (Glaum & Kessler, 2017; Lucas-Barbosa, 2016; Schiestl et al., 2014), por ello es de vital importancia estudiar el efecto de estos inductores antes de recomendar su uso en programas de manejo integrado.

Las fitohormonas involucradas en procesos de defensa modulan otros procesos fisiológicos en las plantas y, por ende, deben usarse con precaución. El ácido jasmónico y sus derivados están involucrados en los procesos de senescencia de hojas, maduración de frutos, producción de flores y semillas, crecimiento de raíces y respuestas de defensa a factores bióticos y abióticos, entre otros (Creelman & Mullet, 1997; Hu et al., 2017). El ácido salicílico además de regular defensas también está involucrado en procesos de crecimiento vegetativo, fotosíntesis, respiración, formación de flores, senescencia, producción y germinación de semillas, entre otras funciones (Rivas-San Vicente & Plasencia, 2011). Estas hormonas también pueden afectar otros procesos fisiológicos en plantas mediante su antagonismo con otras rutas metabólicas. Por ejemplo, el ácido jasmónico y el ácido salicílico reducen el crecimiento de las plantas mediante su antagonismo con auxinas (Huot et al., 2014). Existen estudios que demuestran la reducción en crecimiento ante la inducción de defensas en plantas a través de una reprogramación molecular (Huot et al., 2014). Debido a los posibles efectos adversos que pueden ocasionar los tratamientos con ácido jasmónico y ácido salicílico es necesario evaluar si los beneficios de incremento en resistencia contra insectos o patógenos compensa la reducción en crecimiento de la planta.

Los efectos negativos en crecimiento y desarrollo de las plantas junto con posibles efectos de habituación de enemigos naturales, son algunas de las razones por las cuales no se recomienda transformar plantas genéticamente para que emitan mayor cantidad de volátiles en forma constante (Peñaflor & Bento, 2013). Una mejor alternativa para incrementar la atracción

de enemigos naturales es el desarrollo o selección de genotipos con una capacidad mayor de producción y emisión de volátiles solo cuando se presente el ataque de insectos (Rodríguez-Saona et al., 2012). Otras opciones viables que no requieren transformación genética son la inducción de *priming* en plantas y el uso de plantas repelentes y atrayentes en agroecosistemas.

Efecto de factores abióticos en las señales químicas que median interacciones tritróficas

Los factores abióticos afectan los controladores biológicos de insectos herbívoros en forma directa influenciando su comportamiento y desarrollo, y en forma indirecta bajo el efecto que tienen sobre los insectos presa, sobre las plantas de las que estos se alimentan y sobre los semioquímicos utilizados para su orientación y comunicación. Esta sección solo se enfocará en estudios realizados sobre el efecto de factores abióticos en las señales químicas que median interacciones tritróficas.

Cualquier condición que afecte la capacidad de las plantas para emitir volátiles afecta el comportamiento de los enemigos naturales (Holopainen et al., 2013). La emisión de volátiles en plantas es influenciada por la presencia e intensidad de luz, la concentración de CO₂, la temperatura, la humedad del aire, la concentración de ozono y la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo (Becker et al., 2015). La emisión de volátiles en plantas es altamente dependiente de la presencia e intensidad de la luz. En maíz no hay emisión de volátiles en la noche y los liberados durante el día incrementan al aumentar la intensidad de la luz. La cantidad de algunos compuestos de la mezcla de olores emitidos por plantas de maíz inducidas por herbivoría también cambia con la intensidad de la luz (Gouinguéné &

Turlings, 2002). De esta forma, la intensidad de luz recibida por las plantas afecta los volátiles emitidos en forma cualitativa y cuantitativa. A pesar de que la emisión de volátiles en plantas sucede generalmente durante el día, hay plantas que emiten volátiles en la noche (De Moraes et al., 2001). Al parecer plantas de tabaco sometidas a herbivoría por *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) emiten varios compuestos volátiles durante la noche. Estos compuestos son usados por hembras grávidas de la misma especie como señales para seleccionar sitios de oviposición en plantas que no hayan sido previamente infestadas por conespecíficos (De Moraes et al., 2001).

La concentración de CO₂ también afecta la inducción de defensas en plantas. Altas concentraciones de CO₂ suprimen la producción de ácido jasmónico y estimulan la producción de ácido salicílico (DeLucia et al., 2012). Como consecuencia, se ha detectado el incremento en la concentración de fenoles regulados por el ácido salicílico y se ha disminuido la concentración de defensas contra herbívoros como isoflavonoides e inhibidores de proteasas en plantas de soya (DeLucia et al., 2012). Altas concentraciones de CO₂ redujeron la emisión de terpenos volátiles en repollo y, a su vez, se redujo la eficiencia de búsqueda de parasitoides de *P. xylostella*, *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) (DeLucia et al., 2012). Contrario al efecto del CO₂, las altas temperaturas parecen incrementar los niveles de ácido jasmónico, etileno y ácido salicílico, que a su vez incrementan las defensas reguladas por estas hormonas contra insectos y patógenos (DeLucia et al., 2012). La combinación de altas temperaturas y altas concentraciones de CO₂ originaron reducción en el tiempo de desarrollo de *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) sobre plantas de alfalfa, lo cual produjo asincronía con sus parasitoides *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae) y, por ende, una alta mortalidad de los mismos (Dyer et al., 2013). Las altas concentraciones de CO₂ combinadas con altas temperaturas parecen reducir el contenido nutricional de las hojas de las plantas, incrementando



la concentración de carbohidratos y disminuyendo el contenido de nitrógeno. Algunos insectos herbívoros compensan este cambio nutricional incrementando su consumo de material vegetal para alcanzar sus necesidades nutricionales (DeLucia et al., 2012). En las plantas, la temperatura afecta las tasas de emisión de volátiles al incrementar su presión de vapor, regula la apertura de los estomas y media cambios en la velocidad de síntesis de compuestos (Niinemets et al., 2004). En plantas de maíz la cantidad y la composición de los volátiles inducidos por herbivoría fue afectada por cambios de temperatura y humedad (Gouinguéné & Turlings, 2002). Las mayores emisiones de volátiles se dieron entre 22 y 27°C en un rango de 17-37°C evaluado, y entre 45% y 65% de humedad del aire, de un rango de 5% y 95% evaluado (Gouinguéné & Turlings, 2002).

La humedad y nutrición del suelo hacen parte de los factores abióticos que afectan la emisión de volátiles en plantas. Por ejemplo, plantas de algodón sometidas a herbivoría por *S. exigua* y bajo condiciones de estrés de agua fueron menos preferidas por el parasitoide *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) que plantas con niveles normales de humedad (Olson et al., 2009). En plantas de maíz se encontró que, a mayor humedad del suelo hubo menor emisión de volátiles inducidos por herbivoría (Gouinguéné & Turlings, 2002). La humedad del suelo también afectó la composición de volátiles en estas plantas (Gouinguéné & Turlings, 2002).

Al igual que la humedad, los nutrientes presentes en el suelo afectan la emisión de volátiles. En plantas de canola *Brassica napus* crecidas en suelos con alto contenido de nutrientes e infestadas con *P. xylostella* hubo mayor emisión de volátiles, comparadas con aquellas crecidas en suelos con contenidos de nutrientes bajos y medios (Ibrahim et al., 2008). En maíz, las deficiencias de nitrógeno incrementaron la acumulación de ácido jasmónico y la emisión de volátiles (Schmelz et al., 2003). En forma similar, plantas de algodón sometidas a herbivoría por *S. exigua*, suplementadas con bajas concentraciones

de nitrógeno (42 ppm), incrementaron la concentración de ácido jasmónico, volátiles y terpenoides aldehídos comparadas con plantas que recibieron dosis mayores de nitrógeno (112, 196 y 280 ppm). Sin embargo, a pesar de reducir la emisión de volátiles el parasitismo por *C. marginiventris* no fue afectado (Chen et al., 2008).

La integridad de las señales químicas utilizadas por herbívoros y enemigos naturales para su comunicación puede ser afectada por factores abióticos. Por ejemplo, el ozono (O₃) es un oxidante eficiente que degrada compuestos volátiles de hojas verdes C₆ y terpenos, reduciendo niveles de parasitismo de insectos herbívoros hasta en un 10% (Holopainen et al., 2013). Las tasas de emisión de volátiles resultan también afectadas por las variaciones en temperatura y por las características fisicoquímicas de los mismos como solubilidad, volatilidad y difusividad (Holopainen et al., 2013). En condiciones ambientales y controladas, las tasas de liberación de semioquímicos en dispensadores incrementan a medida que aumenta la temperatura del ambiente (Zhu et al., 2015). De hecho, la temperatura y el tipo de dispensador pueden ser utilizados para predecir la funcionalidad y el tiempo de vida útil de los semioquímicos en programas de manejo integrado de plagas (Zhu et al., 2015).

Ecología química de plagas de café y sus enemigos naturales

Las plantaciones de café son atacadas por diferentes especies de insectos, de los cuales algunos son considerados plagas de importancia económica (Le Pelley, 1973; Vega et al., 2002). En Colombia las principales plagas del café son la broca, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae), el minador de las hojas del café, *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae), las escamas de las raíces (varias especies de la superfamilia Coccoidea del orden Hemiptera) y la chinche de la chamusquina, *Monalonion*



velezangeli (Hemiptera: Miridae) (Benavides et al., 2013). Para cada una de estas plagas y para otras de importancia potencial como la araña roja *Oligonychus yothersi* (Acari: Tetranychidae) se han reportado controladores naturales en los ecosistemas cafeteros colombianos (Benavides et al., 2013). La ecología química de las interacciones tritróficas entre las plantas de café, los artrópodos herbívoros plaga y sus controladores naturales ha sido poco estudiada, excepto por algunos trabajos realizados en broca y en el minador de las hojas. A continuación, se presenta un resumen de estos trabajos y recomendaciones de futuras investigaciones que podrían fortalecer programas de manejo integrado de estas plagas.

La broca del café

La broca del café es un insecto monófago que se alimenta y reproduce exclusivamente dentro de los frutos de café, afectando la producción y la calidad de las almendras (Bustillo, 2007). Este insecto cuenta con varios enemigos naturales dentro de los que se encuentran tres especies de parasitoides: *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae), *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae) y *Phymastichus coffea* (Hymenoptera: Eulophidae) (Benavides et al., 2013). Las dos especies de betilidos son ectoparasitoides de larvas y pupas mientras que el eulófido es un endoparasitoide de hembras adultas de broca (Orozco & Aristizábal, 1996). La broca del café infesta frutos de especies del género *Coffea* en diferentes estados de maduración (Bustillo, 2007). Varios estudios han identificado los volátiles emitidos por frutos de café sanos, en diferentes estados de maduración, y se ha encontrado que los frutos maduros emiten mayor cantidad de volátiles que los frutos verdes (Mathieu et al., 1998). Entre los volátiles emitidos por frutos de café se han identificado terpenos, alcoholes, ésteres, aldehídos, cetonas y espiroacetales, entre otros (Cruz-López et al., 2016; Cruz-Roblero & Malo, 2013; Gomes de Lima et al., 2004; Jaramillo et al., 2013; Mathieu et al., 1996; Mathieu et al., 1998; Mendesil et al., 2009; Ortiz et al., 2004). La broca del café ha mostrado atracción a

algunos de estos compuestos incluyendo 3-etil-4-metil pentanol, metilciclohexano, nonano, etilbenzeno (Mendesil et al., 2009), benzaldehído, salicilato de etilo (Gomes de Lima et al., 2004), 2 heptanona, 2 heptanol, fenil etil alcohol, salicilato de metilo, α -copaeno (Cruz-Roblero & Malo, 2013), conophtorin, chalcogran (Jaramillo et al., 2013); salicilato de metilo y linalool (Cruz-López et al., 2016). Sin embargo, algunos compuestos identificados (verbenona y α -pineno) parecen tener un efecto repelente para este insecto (Jaramillo et al., 2013).

Algunos estudios sugieren que los volátiles emitidos por frutos de café infestados por broca son más atractivos para este insecto que los volátiles emitidos por frutos sanos (Rojas, 2005); sin embargo, otros estudios sugieren lo contrario (Blassioli-Moraes et al., 2019). Al evaluar la emisión de volátiles de frutos de *Coffea canephora* sanos, frutos infestados por broca y frutos perforados mecánicamente, se detectaron cinco compuestos emitidos exclusivamente por frutos infestados (butil acetato, α -longipineno, longiborneol, longiborneol acetato y un compuesto desconocido) y mayores cantidades de cuatro compuestos (trans ocimeno, 4,8-dimetil-3,7-nonadien-2-ol, α -copaeno y kaureno); los frutos perforados mecánicamente presentaron mayor cantidad de linalool, salicilato de metilo y salicilato de etilo (Cruz-López et al., 2016). De tres compuestos evaluados, la broca fue atraída al salicilato de metilo y al linalool pero no al trans ocimeno (Cruz-López et al., 2016). Vega et al. (2017) identificaron cuatro sesquiterpenos en frutos de *C. arabica* infestados por broca que estuvieron ausentes en frutos sanos. Uno de estos compuestos, el (E,E)- α -farneseno tuvo un efecto repelente sobre adultos de broca en experimentos en laboratorio y en el campo (Vega et al., 2017). Blassioli-Moraes et al. (2019), identificaron seis compuestos volátiles producidos en mayores cantidades en frutos de *C. arabica* infestados por broca, comparados con frutos sanos. Tres de estos compuestos [(E,E)- α -farneseno, (E)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno y (E,E)-4,8,12-trimetil-1,3,7,11-tridecatetraeno] redujeron la atracción de la broca en estudios

de laboratorio (Blassioli-Moraes et al., 2019). Los volátiles emitidos por frutos infestados por broca cumplen dos funciones: sirven de señal para repeler o atraer hembras conespecíficas al árbol y atraen los enemigos naturales de este insecto.

Los parasitoides de la broca utilizan señales provenientes de la planta de café, de diferentes estados de desarrollo de la broca y de subproductos generados durante el proceso de infestación de los frutos para localizar su huésped. Las avispas *P. nasuta* son atraídas a frutos de café infestados por broca, pero no a frutos sanos o con daño mecánico artificial (Chiu-Alvarado et al., 2009). Estas avispas también son atraídas a prepupas y pupas de broca al igual que al rípio y excremento generado en el proceso de infestación de estados de broca en frutos de café. Curiosamente, el rípio y excremento generado por la broca al alimentarse de dieta artificial no fue atrayente para este insecto (Chiu-Alvarado et al., 2009). La evaluación de tres compuestos volátiles provenientes de frutos de café infestados por broca, demostraron que *P. nasuta* fue atraído al salicilato de metilo, al linalool y al trans-ocimeno (Cruz-López et al., 2016). De igual forma, este insecto es atraído por n-hexadecano, uno de los dos volátiles emitidos por prepupas y pupas de broca (Román-Ruiz et al., 2012), y por 3-octanona, limoneno, longifoleno y n-dodecano, cuatro de los 19 compuestos identificados en el rípio y excremento de brocas criadas en frutos de *C. canephora* (Román-Ruiz et al., 2012). De estos, 3-octanona fue detectado en los volátiles emitidos por *Fusarium solani* y *Penicillium crustosum*, dos de las cuatro especies de hongos aislados del rípio y excremento generado durante la infestación de broca en frutos de café (Román-Ruiz et al., 2012). En forma similar, *C. stephanoderis* es atraída a los volátiles emitidos por frutos de café infestados por broca, a los volátiles provenientes del rípio y excremento generado durante la infestación de los frutos, y a volátiles de estados inmaduros de broca provenientes de frutos de *C. arabica* y *C. canephora* (Chiu-Alvarado & Rojas, 2008). Las avispas *P. coffea* son atraídas tanto a frutos de café infestados

por broca como a frutos con daño mecánico artificial. Los adultos e inmaduros de broca no fueron atractivos para el insecto, pero el rípio y excremento recolectado de frutos de café (*C. arabica* y *C. canephora*) infestados por broca fue altamente atractivo (Rojas et al., 2006). La evaluación de tres compuestos volátiles provenientes de frutos de café infestados por broca demostraron que *P. coffea* fue atraído al salicilato de metilo y al trans-ocimeno (Cruz-López et al., 2016).

El minador de las hojas del café

El minador de las hojas del café, *L. coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae), es un micro lepidóptero monófago que construye galerías en la epidermis de las hojas, disminuyendo el área fotosintética de la planta (Guerreiro Filho, 2006). Las defensas químicas presentes en plantas de café, como altas concentraciones de fenoles y cafeína, no parecen afectar al insecto. Sin embargo, los niveles de infestación se han visto afectados por altas concentraciones de ácido clorogénico (Guerreiro Filho, 2006). Al parecer, la composición de volátiles de las plantas de café afecta la atracción del minador a su planta hospedante. Se han identificado seis compuestos que generan actividad electrofisiológica en las antenas de hembras vírgenes; estos compuestos son decanal, trans- β -ocimeno, (*E,E*)- α -farneseno, *p*-cimeno, dodecano, y 2-metilnonano. De ellos, el monoterpeno *p*-cimeno parece ser uno de los más atrayentes para este insecto (Magalhães et al., 2008). Altas concentraciones de *p*-cimeno fueron correlacionados con altas frecuencias de oviposición del minador (Guerreiro Filho, 2006). Como resultado de la búsqueda de estrategias de control se han identificado varias especies de café resistentes a este insecto, entre ellas *Coffea resinosa*, *Coffea farafaganensis* y *Coffea racemosa*, esta última, además es tolerante a la sequía y tiene maduración precoz (Guerreiro Filho, 2006). Se cree que la resistencia de estas plantas está mediada por fitoquímicos que afectan el normal desarrollo del minador, pero los factores específicos se desconocen (Guerreiro

Filho, 2006). Aunque las feromonas sexuales de este insecto (5,9-dimetilpentadecano y 5,9-dimetilhexadecano) se encuentran identificadas, las trampas a base de feromonas solo han sido útiles para el monitoreo de sus poblaciones pero no para su control (Ambrogi et al., 2006; Bacca et al., 2012).

El minador de las hojas del café es considerado como la principal plaga del café en Brasil y en Puerto Rico, pero en Colombia no causa daños de importancia económica ya que sus poblaciones son controladas por la fauna benéfica presente en los agroecosistemas cafeteros (Rueda et al., 2016). Este es un caso que ilustra la extraordinaria capacidad de los controladores biológicos de reducir las poblaciones de un insecto plaga, resaltando la importancia de protegerlos mediante un adecuado manejo de plantas acompañantes y de un uso racional de productos químicos.

Escamas de las raíces del café

Las escamas o cochinillas son insectos de la superfamilia Coccoidea (Hemiptera), que se alimentan de la savia de las raíces, disminuyen el área radicular y pueden ocasionar la muerte de las plantas. Estos insectos afectan las plantas directamente al alimentarse de savia e indirectamente mediante la transmisión de patógenos y la producción de miel de rocío que favorece el crecimiento de hongos (Ross & Shuker, 2009). En Colombia se han identificado varias especies asociadas al cultivo del café y representan el segundo problema de plagas más importante del cultivo después de la broca (Gil et al., 2016). Entre las cochinillas que se han reportado atacando café se encuentran *Puto barberi* (Hemiptera: Putoidae), *Dysmicoccus texensis* (Hemiptera: Pseudococcidae), *Neochavesia caldasiae* (Hemiptera: Pseudococcidae), *Pseudococcus jackbeardsleyi* (Hemiptera: Pseudococcidae), *Dysmicoccus* spp., *Rhizhoecus* spp., *Geococcus* spp. y *Toumeyella* spp., entre otras (Gil et al., 2015; Villegas & Benavides, 2011; Villegas et al., 2009). Para garantizar su supervivencia, estos insectos han desarrollado asociaciones

con otros organismos que contribuyen a su alimentación y protección. En general, los insectos escama contienen endosimbiontes (bacterias u hongos) que les proporcionan nutrientes y les permiten sobrevivir en dietas subóptimas como la savia de las plantas (Ross & Shuker, 2009). Algunos insectos incluso contienen varias especies de endosimbiontes que viven en órganos especializados llamados bacteriomas. *Planococcus citri* (Hemiptera: Pseudococcidae) alberga dos especies de proteobacterias (subdivisiones α y β) las cuales viven simbióticamente una dentro de la otra en el bacterioma del insecto huésped (von Dohlen et al., 2001). Además de las asociaciones con endosimbiontes, las cochinillas establecen relaciones simbióticas con organismos externos como hormigas y hongos. En Colombia, las cochinillas asociadas a las raíces del café están generalmente asociadas a hormigas, de las cuales se han identificado 19 géneros siendo *Tranopelta*, *Acropyga*, *Solenopsis*, *Brachymyrmex*, *Wasmania* y *Pheidole*, los más frecuentes (Villegas et al., 2009). Se cree que las hormigas se alimentan de las secreciones azucaradas producidas por las cochinillas y, a la vez, les prestan protección contra depredadores y les ayudan a dispersarse. Algunas especies de cochinillas, además están asociadas con hongos, como *P. jackbeardsleyi* que se observó creciendo en simbiosis con un hongo del género *Septobasidium* sp., el cual utiliza la miel producida por las cochinillas como substrato alimenticio, al crecer el hongo forma un revestimiento que envuelve la raíz y protege las cochinillas (Villegas et al., 2009).

Las cochinillas de las raíces son insectos difíciles de controlar ya que pasan inadvertidos hasta la aparición de síntomas en las plantas. La identificación y el conocimiento de sus relaciones simbióticas con microorganismos podrían ser útiles para el diseño de estrategias de manejo, en donde quizás los métodos de control deban estar dirigidos a deshabilitar los simbiotes y no al insecto como tal. El control de las cochinillas con productos de contacto no es siempre exitoso debido a que estos insectos se protegen cubriéndose con capas cerosas y estructuras provenientes de los

hongos con los que están asociados. Aunque el conocimiento de sus enemigos naturales es limitado, en Colombia se han logrado identificar dos especies de endoparasitoides de la familia Encyrtidae: *Aenasius* spp. y *Hambletonia* sp. parasitando *P. barberi*, que es la especie más predominante en la caficultura colombiana (Gil et al., 2016). Todavía no se tienen estudios de la biología y ecología química de estas especies y sus interacciones.

La chinche de la chamusquina del café

Monalonion velezangeli (Hemiptera: Miridae) es el agente causal de la chamusquina del café (Ramírez et al., 2008). *M. velezangeli* es un insecto chupador, que para alimentarse inserta su aparato bucal en forma de estilete dentro de los tejidos vegetales (Ramírez et al., 2008). Su alimentación genera un daño físico que tiene la apariencia de manchas café en la superficie de frutos y hojas de varias especies de plantas entre las que se incluyen café, cacao, aguacate, té y guayaba (Giraldo & Benavides, 2011; Ramírez et al., 2008). En café, los daños frescos consisten en manchas irregulares de color café en el sitio de inserción de los estiletes (Giraldo & Benavides, 2011), mientras que los síntomas de daños viejos consisten en deformaciones en las láminas foliares, proliferación de brotes laterales con apariencia de roseta y distorsiones en el crecimiento vegetativo de estas plantas (Villegas et al., 2009). Las moléculas responsables de este daño son desconocidas, pero se cree que provienen de secreciones orales del insecto. En forma especulativa se puede hipotetizar que las manchas cafés que se originan minutos después de la alimentación de este insecto pueden ser el resultado de la oxidación de fenoles presentes en las hojas de café. La oxidación de fenoles da lugar a la formación de quinonas, las cuales son altamente reactivas y pueden formar cadenas largas de polímeros que dan el aspecto café a frutos y tejidos vegetales después de un daño mecánico (Constabel & Barbehenn, 2008). La oxidación de fenoles a quinonas es catalizada por las enzimas polifenol oxidasa y peroxidasa,

las cuales son comunes en muchas especies de plantas (Yamane et al., 2010). La formación de quinonas es un mecanismo de defensa en las plantas frente al ataque de insectos herbívoros, debido a que estas disminuyen el valor nutricional de frutos y tejidos vegetales al adherirse a cadenas nucleofílicas de proteínas y aminoácidos (Yamane et al., 2010). *M. velezangeli* se alimenta por lo general en hojas jóvenes de café y los primeros síntomas (manchas café) se desarrollan rápidamente, una vez el insecto penetra su aparato bucal para alimentarse (Villegas et al., 2009). Estas hojas jóvenes presentan entre un 25% y un 46% mayor concentración de fenoles que las hojas viejas y tienen una alta actividad de polifenol oxidasa (Mazzafera & Robinson, 2000; Salgado et al., 2008). Los síntomas de daños viejos, caracterizados por deformaciones en el crecimiento vegetativo de las plantas, podrían estar relacionados con la inyección de sustancias provenientes de las secreciones orales de estos insectos como fitohormonas.

Para *M. velezangeli* se han reportado *Repipta* spp. *Arilus* spp. y *Zelus vespiformis* como especies de depredadores pertenecientes a la familia Reduviidae (Hemiptera) (Giraldo et al., 2011). Estas especies han sido muy poco estudiadas, se desconoce su biología, ecología, capacidad depredadora y mecanismos de localización de insectos presa, entre otros aspectos.

Arañita roja

La arañita roja *O. yothersi* (Acari: Tetranychidae) es un artrópodo polífago, que al alimentarse reduce el área fotosintética de las hojas de las plantas. Aunque el daño económico de este artrópodo no se ha cuantificado en café, se considera una plaga de importancia potencial. En presencia de altas poblaciones de este ácaro, las hojas adquieren una apariencia bronceada generalizada que, muy posiblemente, reduce la capacidad fotosintética de las plantas de café. El uso de insecticidas y fungicidas en cultivos de café parece afectar el crecimiento poblacional de este ácaro, aunque no existen estudios detallados al respecto. Sin embargo, en especies de ácaros cercanas (*Oligonychus*

ilicis) se han reportado incrementos de poblaciones como consecuencia del uso de piretroides (Cordeiro et al., 2013). El control biológico es uno de los métodos más promisorios para controlar este artrópodo, ya que existe una gran diversidad de depredadores en los ecosistemas cafeteros. Algunos de estos controladores benéficos son *Stethorus* sp., *Azya orbigera*, *Cycloneda sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Scymnus* sp., *Psyllobora confluens*, *Brachiacantha bistrispustulata* (Coleoptera: Coccinellidae), *Phytoseiulus* sp. (Acari: Phytoseiidae) y *Chrysoperla* sp. (Neuroptera: Chrysopidae) (Benavides et al., 2013). Este artrópodo ha sido poco estudiado, se desconocen las respuestas de defensa inducidas en las plantas de café al igual que los semioquímicos utilizados por los controladores biológicos para su localización.

El uso de semioquímicos como estrategia para incrementar el control natural de plagas de café

Estudios sobre ecología química de las interacciones de insectos plaga con plantas de café y con sus enemigos naturales son de gran utilidad para el diseño de nuevas estrategias de control y para mejorar las ya existentes. Por ejemplo, podrían utilizarse atrayentes y repelentes en estrategias “*push-pull*” o en forma individual para manipular el comportamiento de insectos plaga. Otra posibilidad es el uso de semioquímicos para incrementar la atracción de enemigos naturales de plagas de café. Además, seleccionar variedades de café con mayor producción de volátiles o mayor producción de defensas que afecten directamente a los insectos herbívoros cuando se produzca daño a la planta.

En varios estudios se ha demostrado que la broca del café es atraída a la mezcla de metanol:etanol (Mendoza, 1991; Rojas, 2005), lo cual puede deberse a las altas cantidades de alcoholes presentes en el conjunto de volátiles emitidos por frutos de café (Cruz-López et al., 2016; Ortiz et al., 2004). La mezcla de metanol:etanol en relación 3:1

es comúnmente usada como atrayente en trampas para el monitoreo de adultos de broca en vuelo (Aristizábal et al., 2015; Pereira et al., 2012). Aunque la eficiencia de captura de esta trampa es muy baja (Acevedo, 2006), es el único dispositivo de monitoreo con el que se cuenta actualmente. Esta trampa podría mejorarse con la incorporación de compuestos atrayentes identificados en frutos de café y evaluados mediante cromatografía de gases acoplada a detección electro antenográfica (GC-EAD) y por olfatometría. El primer estudio que utilizó este acercamiento fue el de Njihia et al. (2014) en el cual identificaron tres espiroacetales: conophtorin, brocain (1,6-dioxaspiro [4.5] decano) y frontalin (1,5-dimetil-6,8-dioxabicyclo[3.2.1] octano) emitidos por frutos de café. El efecto de estos compuestos fue luego evaluado por olfatometría, en donde se encontró que el conophtorin y el brocain son atrayentes para la broca del café, mientras que el frontalin es repelente para este insecto (Jaramillo et al., 2013; Njihia et al., 2014). Brocain atrae la broca a dosis bajas (40 ng μl^{-1}) y repele a dosis altas (mayores a 160 ng μl^{-1}), mientras que frontalin fue repelente a dosis por encima de 40 ng μl^{-1} (Njihia et al., 2014). Posteriormente, se evaluó el efecto atrayente del brocain y frontalin en el campo, solos y en combinación con la mezcla de metanol:etanol en relación (1:1). Se encontró que el frontalin solo o en combinación con metanol:etanol capturaron la menor cantidad de insectos comparados con los otros tratamientos, confirmando el efecto de repelencia del frontalin. El brocain no incrementó la atracción de adultos de broca en el campo, en donde las mayores capturas fueron obtenidas por la mezcla de metanol:etanol (Njihia et al., 2014). Sin embargo, el número de brocas capturadas fue muy bajo para todos los tratamientos en los experimentos de campo (Njihia et al., 2014). En otros estudios, se identificó el compuesto (E,E)- α -farneseno en frutos de café infestados por broca (Vega et al., 2017); este compuesto tuvo un efecto repelente contra este insecto en pruebas de olfatometría (Blassioli-Moraes et al., 2019). En el campo, las trampas conteniendo (E,E)- α -farneseno más metanol:etanol en relación

3:1, capturaron entre un 40% y un 80% menos brocas comparadas con trampas conteniendo solo el atrayente metanol:etanol (3:1) (Vega et al., 2017). El efecto repelente del (E,E)- α -farneseno en cápsulas de lenta liberación fue activo durante las 19 semanas, en las que se realizó el experimento (Vega et al., 2017). Además de contribuir al conocimiento sobre la biología y ecología de la broca del café, estudios como estos abren la posibilidad de encontrar compuestos volátiles para el diseño de estrategias “push-pull” y para mejorar la atracción de las trampas de captura de broca. En estrategias “push-pull” podrían instalarse dispensadores, conteniendo uno o varios volátiles repelentes, entre los cafetales que se quieren proteger (*push*) y en los bordes de los mismos, trampas con volátiles atrayentes a la broca (*pull*). Otra alternativa es sembrar plantas que emitan volátiles repelentes a la broca con cultivos de café combinadas con trampas atrayentes a la broca en los bordes de los cafetales.

Con el propósito de interferir con el proceso de localización de plantas de café por la broca, Castro et al. (2017) evaluaron el efecto de atracción y repelencia a este insecto de siete especies de arvenses comúnmente encontradas en los cafetales de Colombia. Experimentos semicontrolados en el campo indicaron que *Nicotiana tabacum* y *Lantana camara* fueron repelentes a la broca del café y estudios en el laboratorio (olfatómetro) demostraron que *Emilia sonchifolia* fue atrayente para este insecto (Castro et al., 2017). Sería promisorio realizar estudios de campo encaminados a evaluar el efecto de estas estrategias en los niveles de infestación de broca por períodos prolongados de tiempo, bajo diferentes sistemas de cultivo y condiciones ambientales de la caficultura colombiana.

La identificación de los semioquímicos involucrados en el proceso de búsqueda de insectos presa por parte de enemigos naturales puede ser explotada para incrementar el control natural de insectos plaga. Una estrategia es la de atraer y premiar, que combina la utilización de volátiles

atrayentes a enemigos naturales dentro de los cultivos con plantas acompañantes al cultivo principal; estas plantas proporcionan alimento para los controladores biológicos (Simpson et al., 2011). Otra estrategia es combinar liberaciones inundativas de enemigos naturales con semioquímicos que incrementen su atracción a los cafetales durante períodos críticos (Blassioli-Moraes et al., 2013); esta táctica podría ser útil en épocas de alta infestación del insecto plaga o en épocas en las que sea crítico proteger el cultivo. El uso de semioquímicos debe considerar varios aspectos que incluyen: a) la selección de los compuestos, sea individuales o en mezcla, y las dosis de los mismos mediante pruebas de electroantenogramas (EAG) y olfatometría seguidas por evaluaciones en el campo; b) los dispositivos y las tasas de liberación, debe evaluarse la cantidad del compuesto liberado a través del tiempo y cuántos atrayentes se requieren por unidad de área; c) los efectos colaterales, ya que algunos semioquímicos pueden atraer tanto a los enemigos naturales como a los insectos plaga o pueden afectar la atracción de fauna benéfica como polinizadores (Kaplan, 2012). Para los parasitoides de la broca del café, *P. coffea* y *P. nasuta*, se han identificado dos y siete compuestos atrayentes, respectivamente. Entre los compuestos atrayentes para ambas especies se encuentra el salicilato de metilo el cual es considerado como un atrayente de amplio espectro por atraer varias especies de enemigos naturales (Cruz-López et al., 2016; Kaplan, 2012; Rodríguez-Saona et al., 2011). Este compuesto está disponible comercialmente y podría evaluarse en la atracción de enemigos naturales de plagas de café.

El conocimiento sobre las interacciones entre insectos herbívoros, sus plantas hospedantes y sus enemigos naturales puede permitir la identificación de caracteres útiles en la selección de variedades de plantas con mayor resistencia a insectos plaga. En condiciones de estrés, las plantas producen defensas físicas y químicas, algunas afectan directamente los insectos herbívoros, mientras que otras defensas como los volátiles tienen un efecto

indirecto al atraer los enemigos naturales de estos insectos. Las plantas de café tienen una alta concentración de metabolitos secundarios como fenoles, especialmente polifenoles y alcaloides, especialmente cafeína, los cuales están asociados a defensas contra insectos herbívoros (Ashihara et al., 2008; Salgado et al., 2008; Samanidou, 2015). Sin embargo, las especies de insectos adaptados al café, como recurso alimenticio, han desarrollado mecanismos que les permiten sobrellevar los efectos tóxicos de las defensas presentes en estas plantas (Guerreiro Filho & Mazzafera, 2003; Magalhães et al., 2008). Por ejemplo, la broca no parece verse afectada por el contenido de cafeína presente en frutos de café (Ashihara et al., 2008), y mayores niveles de cafeína en las hojas de la planta estimulan la oviposición de huevos del minador *L. coffeella* (Magalhães et al., 2008). Recientemente, se ha identificado que la broca posee asociación con bacterias simbiotas en el tracto digestivo que detoxifican la cafeína consumida por este insecto (Ceja-Navarro et al., 2015). Aunque no se han encontrado especies de café resistentes a la broca, existen algunos estudios que sugieren resistencia parcial a este insecto. En condiciones de laboratorio se encontró una disminución entre 30% - 40% de frutos infestados, menor cantidad de huevos ovipositados y menor sobrevivencia de la broca en frutos de *Coffea liberica* y tres introducciones de *Coffea arabica* del banco de germoplasma del Centro Nacional de Investigaciones de Café en Colombia (Romero & Cortina, 2004). Estudios de expresión génica en frutos infestados por broca encontraron una mayor expresión de proteínas involucradas en respuestas de defensas contra insectos en *C. liberica* (parcialmente resistente a broca) comparadas con *C. arabica* (susceptible a broca) (Idárraga et al., 2012). Estas dos especies de plantas también exhiben diferencias en la composición de volátiles emitidos por sus frutos (Cruz-Roblero & Malo, 2013). La generación de variedades de café con algún grado de resistencia a insectos plaga, ya sea mediante mejoramiento genético o ingeniería genética, serían de gran utilidad en estrategias de control. Por ejemplo, plantas con una elevada producción de volátiles,

defensas físicas y químicas, que afecten los insectos herbívoros o sus simbiotas asociados y que sean inducidos por herbivoría serían estrategias valiosas para incrementar la resistencia del café a insectos plaga.

Actualmente, el conocimiento sobre la ecología química de plagas de café y sus interacciones tritróficas es incipiente. Para la mayoría de las especies se desconocen las respuestas de defensa inducidas en las plantas al igual que los semioquímicos utilizados por los controladores biológicos para la localización del huésped. Estudios iniciales del uso de semioquímicos para incrementar las poblaciones de enemigos naturales de *M. velezangeli* y arañita roja podrían iniciar con la evaluación de atrayentes generales como el salicilato de metilo (Kaplan, 2012).

Consideraciones finales

Muchas de las interacciones ecológicas entre plantas y otros organismos, incluyendo insectos herbívoros y sus enemigos naturales, son mediadas por compuestos químicos. Estudios encaminados a conocer la forma cómo se dan estas interrelaciones y a identificar los compuestos involucrados en ellas, constituyen los primeros pasos para su uso potencial en programas de manejo de insectos plaga. No obstante, estas interacciones son altamente específicas, por lo que se hace necesario estudiarlas para cada sistema de interés, lo cual requiere inversión de tiempo y recursos. Sin embargo, cuando logran establecerse prácticas de manejo efectivas, estas tienen por lo general bajo impacto ambiental y, por lo tanto, tienden a ser compatibles con sistemas de producción orgánica y convencional.

Los volátiles de plantas inducidos por herbivoría pueden emplearse para manipular el comportamiento de insectos herbívoros y de sus enemigos naturales. Pueden utilizarse en estrategias “push-pull”, en agroecosistemas para reclutar y retener fauna benéfica y en

combinación con liberaciones inundativas de controladores biológicos en etapas críticas del cultivo. Por lo tanto, estas estrategias ofrecen la flexibilidad de ser adoptadas por pequeños, medianos y grandes productores bajo diferentes sistemas de producción. Debido al costo metabólico de la producción de defensas en plantas, su inducción es más recomendable que la expresión constitutiva de las mismas. Por consiguiente, sería útil entender los mecanismos involucrados en *priming* de defensas en plantas e identificar agentes efectivos para su inducción.

Las investigaciones realizadas en diferentes sistemas de estudio demuestran que el uso de semioquímicos puede mejorar la eficiencia de los enemigos naturales. Este campo de investigación tiene el potencial de ofrecer beneficios para el manejo de artrópodos plaga en varios cultivos agrícolas incluyendo café. Los cultivos perennes tienden a albergar mayor diversidad de insectos y plantas que los cultivos transitorios. El aprovechamiento de estas condiciones con prácticas agrícolas de bajo impacto ambiental permitiría una producción sostenible y rentable.



Literatura citada

Aartsma, Y., Bianchi, F. J. J. A., van der Werf, W., Poelman, E. H., & Dicke, M. (2017). Herbivore-induced plant volatiles and tritrophic interactions across spatial scales. *The New Phytologist*, 216(4), 1054-1063. <https://doi.org/10.1111/nph.14475>

Abbott, J. (2014). Self-medication in insects: Current evidence and future perspectives. *Ecological Entomology*, 39(3), 273-280. <https://doi.org/10.1111/een.12110>

Acevedo, F. E. (2006). *Evaluación de marcadores físicos y moleculares para el estudio de la dispersión de la broca del café /Hypothenemus hampei/ (Ferrari)*. Universidad de Caldas.

Acevedo, F. E. (2016). *The wear and tear of feeding: Induced plant defenses by fall armyworm herbivory and counter insect adaptation mechanisms*. University, Pennsylvania.

Acevedo, F. E., Rivera-Vega, L. J., Chung, S. H., Ray, S., & Felton, G. W. (2015). Cues from chewing insects—The intersection of DAMPs, HAMPs, MAMPs and effectors. *Current Opinion in Plant Biology*, 26, 80-86. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.029>

Aharoni, A., Giri, A. P., Deuerlein, S., Griepink, F., Kogel, W.-J. de, Verstappen, F. W. A., Verhoeven, H. A., Jongsma, M. A., Schwab, W., & Bouwmeester, H. J. (2003). Terpenoid metabolism in wild-type and transgenic *Arabidopsis* plants. *The Plant Cell*, 15(12), 2866-2884. <https://doi.org/10.1105/tpc.016253>

Ambrogi, B. G., Lima, E. R., & Souza-Souto, E. L. (2006). Efficacy of mating disruption for control of the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella* (Guérin-Ménéville) (Lepidoptera: Lyonetiidae). *BioAssay*, 1(8), 1-5.

Anderson, P., & 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>

Aristizábal, L. F., Jiménez, M., Bustillo-Parley, A. E., Trujillo, H. I., & Arthurs, S. P. (2015). Monitoring coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae), populations with alcohol baited funnel traps in coffee farms in Colombia. *Florida Entomologist*, 98(1), 381-383.

Ashihara, H., Sano, H., & Crozier, A. (2008). Caffeine and related purine alkaloids: Biosynthesis, catabolism, function and genetic engineering. *Phytochemistry*, 69(4), 841-856. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.10.029>

Bacca, T., Saraiva, R. M., & Lima, E. R. (2012). Capture of *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) in sex pheromone traps and damage intensity. *Revista Colombiana de Entomología*, 38(1), 42-49.

Baracchi, D., Brown, M. J. F., & Chittka, L. (2015). Behavioural evidence for self-medication in bumble bees? *F1000Research*, 4, 73. <https://doi.org/10.12688/f1000research.6262.2>

Becker, C., Desneux, N., Monticelli, L., Fernandez, X., Michel, T., & Lavoie, A.-V. (2015). Effects of abiotic factors on HIPV-mediated interactions between plants and parasitoids. <https://doi.org/10.1155/2015/342982>

Benavides Machado, P., Gil Palacio, Z. N., Constantino, L. M., Villegas García, C., & Giraldo Jaramillo, M. (2013). Plagas del café. Broca, minador, cochinillas harinosas y monalónion. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 215-260). Cenicafé.



Blassioli-Moraes, M. C., Borges, M., & Laumann, R. A. (2013). The application of chemical cues in arthropod pest management for arable crops. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids* (pp. 225-244). <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch10>

Blassioli-Moraes, M. C., Michereff, M. F. F., Magalhães, D. M., Morais, S. D., Hassemer, M. J., Laumann, R. A., ... Borges, M. (2019). Influence of constitutive and induced volatiles from mature green coffee berries on the foraging behaviour of female coffee berry borers, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Arthropod-Plant Interactions*, 13(3), 349-358. <https://doi.org/10.1007/s11829-018-9631-z>

Bouwmeester, H. J. (2006). Engineering the essence of plants. *Nature Biotechnology*, 24(11), 1359-1361. <https://doi.org/10.1038/nbt1106-1359>

Burke, G. R., & Strand, M. R. (2012). Polydnviruses of parasitic wasps: Domestication of viruses to act as gene delivery vectors. *Insects*, 3(1), 91-119. <https://doi.org/10.3390/insects3010091>

Bustillo-Pardey, A. E. (2007). El manejo de cafetales y su relación con el control de la broca del café en Colombia. *Boletín Técnico Cenicafe*, 32, 1-40. <http://hdl.handle.net/10778/579>

Carey, A. F., & Carlson, J. R. (2011). Insect olfaction from model systems to disease control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(32), 12987-12995. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103472108>

Carrasco, D., Larsson, M. C., & Anderson, P. (2015). Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science*, 8, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.01.014>

Castro, A. M., Tapias, J., Ortiz, A., Benavides Machado, P., & Góngora, C. E. (2017). Identification of attractant and repellent plants to coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 164(2), 120-130. <https://doi.org/10.1111/eea.12604>

Ceja-Navarro, J. A., Vega, F. E., Karaoz, U., Hao, Z., Jenkins, S., Lim, H. C., Kosina, P., Infante, F., Northen, T. R., & Brodie, E. L. (2015). Gut microbiota mediate caffeine detoxification in the primary insect pest of coffee. *Nature Communications*, 6, 7618. <https://doi.org/10.1038/ncomms8618>

Chen, W., Yao, X., Cai, K., & Chen, J. (2011). Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. *Biological Trace Element Research*, 142(1), 67-76. <https://doi.org/10.1007/s12011-010-8742-x>

Chen, Y., Schmelz, E. A., Wäckers, F., & Ruberson, J. R. (2008). Cotton plant, *Gossypium hirsutum* L., defense in response to nitrogen fertilization. *Journal of Chemical Ecology*, 34(12), 1553-1564. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9560-x>

Chiu-Alvarado, P., Barrera, J. F., & Rojas, J. C. (2009). Attraction of *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyliidae), a parasitoid of the coffee berry borer (Coleoptera: Curculionidae), to host-associated olfactory cues. *Annals of the Entomological Society of America*, 102(1), 166-171. <https://doi.org/10.1603/008.102.0119>

Chiu-Alvarado, P., & Rojas, J. (2008). Host location behaviour by two *Cephalonomia* spp. (Hymenoptera: Bethyliidae) wasps associated with the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *International Journal of Tropical Insect Science*, 28, 179-184. <https://doi.org/10.1017/S1742758408199660>

Clavijo McCormick, A., Unsicker, S. B., & Gershenson, 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>



Colazza, S., Aquila, G., De Pasquale, C., Peri, E., & Millar, J. G. (2007). The egg parasitoid *Trissolcus basalus* uses n-nonadecane, a cuticular hydrocarbon from its stink bug host *Nezara viridula*, to discriminate between female and male hosts. *Journal of Chemical Ecology*, 33(7), 1405-1420. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9300-7>

Colazza, S., Peri, E., & Cusumano, A. (2013). Application of chemical cues in arthropod pest management for orchards and vineyards. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids* (pp. 245-265). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch11>

Colazza, S., Peri, E., Salerno, G., & Conti, E. (2010). Host searching by egg parasitoids: Exploitation of host chemical cues. En *Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma* (pp. 97-147). https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9110-0_4

Conrath, U., Beckers, G. J. M., Langenbach, C. J. G., & Jaskiewicz, M. R. (2015). Priming for enhanced defense. *Annual Review of Phytopathology*, 53, 97-119. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120132>

Constabel, C. P., & Barbehenn, R. (2008). Defensive roles of polyphenol oxidase in plants. En A. Schaller (Ed.), *Induced Plant Resistance to Herbivory* (pp. 253-270). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8182-8_12

Cook, S. M., Khan, Z. R., & Pickett, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Review of Entomology*, 52, 375-400. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091407>

Cordeiro, E. M. G., de Moura, I. L. T., Fadini, M. a. M., & Guedes, R. N. C. (2013). Beyond selectivity: Are behavioral avoidance and hormesis likely causes of pyrethroid-induced outbreaks of the southern red mite *Oligonychus ilicis*? *Chemosphere*, 93(6), 1111-1116. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.06.030>

Creelman, R. A., & Mullet, J. E. (1997). Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 355-381. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.355>

Crozier, A., Clifford, M., & Ashihara, H. (2006). *Plant secondary metabolites: Occurrence, structure and role in the human diet*. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470988558>

Cruz-López, L., Díaz-Díaz, B., & Rojas, J. C. (2016). Coffee volatiles induced after mechanical injury and beetle herbivory attract the coffee berry borer and two of its parasitoids. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(2), 151-159. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9417-0>

Cruz-Roblero, E. N., & Malo, Edi. A. (2013). Chemical analysis of coffee berry volátiles that elicit an antennal response from the coffee berry borer *Hypothenemus hampei*. *Journal of the Mexican Chemical Society*, 57(4), 321-327.

Cusumano, A., Zhu, F., Volkoff, A.-N., Verbaarschot, P., Bloem, J., Vogel, H., Dicke, M., & Poelman, E. H. (2018). Parasitic wasp-associated symbiont affects plant-mediated species interactions between herbivores. *Ecology Letters*, 21(7), 957-967. <https://doi.org/10.1111/ele.12952>

Darrouzet, E., Lebreton, S., Gouix, N., Wipf, A., & Bagnères, A.-G. (2010). Parasitoids modify their oviposition behavior according to the sexual origin of conspecific cuticular hydrocarbon traces. *Journal of Chemical Ecology*, 36(10), 1092-1100. <https://doi.org/10.1007/s10886-010-9845-8>

De Moraes, C. M. D., Mescher, M. C., & Tumlinson, J. H. (2001). Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410(6828), 577-580. <https://doi.org/10.1038/35069058>

De Moraes, C. M., Lewis, W. J., Paré, P. W., Alborn, H. T., & Tumlinson, J. H. (1998). Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393(6685), 570-573. <https://doi.org/10.1038/31219>



Degenhardt, D. C., & Lincoln, D. E. (2006). Volatile emissions from an odorous plant in response to herbivory and methyl jasmonate exposure. *Journal of Chemical Ecology*, 32(4), 725-743. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9030-2>

Degenhardt, J., Hiltbold, I., Köllner, T. G., Frey, M., Gierl, A., Gershenzon, J., ... Turlings, T. C. J. (2009). Restoring a maize root signal that attracts insect-killing nematodes to control a major pest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(32), 13213-13218. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906365106>

DeLucia, E. H., Nability, P. D., Zavala, J. A., & Berenbaum, M. R. (2012). Climate change: Resetting plant-insect interactions. *Plant Physiology*, 160(4), 1677-1685. <https://doi.org/10.1104/pp.112.204750>

Dugravot, S., Thibout, E., Abo-Ghalia, A., & Huignard, J. (2004). How a specialist and a non-specialist insect cope with dimethyl disulfide produced by *Allium porrum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113(3), 173-179. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00216.x>

Dyer, L. A., Richards, L. A., Short, S. A., & Dodson, C. D. (2013). Effects of CO2 and temperature on tritrophic interactions. *PLoS ONE*, 8(4). e62528. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062528>

El-Sayed, A. M., Knight, A. L., Byers, J. A., Judd, G. J. R., & Suckling, D. M. (2016). Caterpillar-induced plant volatiles attract conspecific adults in nature. *Scientific Reports*, 6(1), 37555. <https://doi.org/10.1038/srep37555>

Engelberth, J., Alborn, H. T., Schmelz, E. A., & Tumlinson, J. H. (2004). Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(6), 1781-1785. <https://doi.org/10.1073/pnas.0308037100>

Erb, M., & Robert, C. A. (2016). Sequestration of plant secondary metabolites by insect herbivores: Molecular mechanisms and ecological consequences. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 8-11. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.005>

Fischer, S., Samietz, J., Wäckers, F. L., & Dorn, S. (2001). Interaction of vibrational and visual cues in parasitoid host location. *Journal of Comparative Physiology A*, 187(10), 785-791. <https://doi.org/10.1007/s00359-001-0249-7>

Frost, C. J., Mescher, M. C., Carlson, J. E., & Moraes, C. M. D. (2008). Plant defense priming against herbivores: Getting ready for a different battle. *Plant Physiology*, 146(3), 818-824. <https://doi.org/10.1104/pp.107.113027>

Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., & Constantino, L. M. (2016). Hemiptera: Coccoidea de las raíces del café y sus parasitoides en el Valle del Cauca. *Revista Cenicafé*, 67(1), 73-80. <http://hdl.handle.net/10778/680>

Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., & Villegas-García, C. (2015). Manejo integrado de las cochinillas de las raíces del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 412, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/637>

Giraldo-Jaramillo, M., & Benavides Machado, P. (2012). Conozca los hospedantes, sitios de alimentación y oviposición de la chinche de la chamusquina del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 418, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/332>

Giraldo-Jaramillo, M., Galindo-Leva, L. A., Benavides Machado, P., & Forero, D. (2011). Aprenda a conocer las chinches depredadoras de plagas del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 412, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/338>

Girling, R. D., Stewart-Jones, A., Dherbecourt, J., Staley, J. T., Wright, D. J., & Poppy, G. M. (2011). Parasitoids select plants more heavily infested with their caterpillar hosts: A new approach to aid interpretation of plant headspace volatiles. *Proceedings of the Royal Society B*, 278(1718), 2646-2653. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2725>



Glaum, P., & Kessler, A. (2017). Functional reduction in pollination through herbivore-induced pollinator limitation and its potential in mutualist communities. *Nature Communications*, 8(1), 2031. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02072-4>

Glinwood, R. T., Powell, W., & Tripathi, C. P. M. (1998). Increased parasitization of aphids on trap plants alongside vials releasing synthetic aphid sex pheromone and effective range of the pheromone. *Biocontrol Science and Technology*, 8(4), 607-614. <https://doi.org/10.1080/09583159830126>

Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press.

Gols, R., Posthumus, M. A., & Dicke, M. (1999). Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93(1), 77-86. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00564.x>

Gols, R., Bukovinszky, T., van Dam, N. M., Dicke, M., Bullock, J. M., & Harvey, J. A. (2008). Performance of generalist and specialist herbivores and their endoparasitoids differs on cultivated and wild *Brassica* populations. *Journal of Chemical Ecology*, 34(2), 132-143. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9429-z>

Gols, Rieta, Bullock, J. M., Dicke, M., Bukovinszky, T., & Harvey, J. A. (2011). Smelling the wood from the trees: Non-linear parasitoid responses to volatile attractants produced by wild and cultivated cabbage. *Journal of Chemical Ecology*, 37(8), 795-807. <https://doi.org/10.1007/s10886-011-9993-5>

Gomes de Lima, J. O., Campos-Pereira, R., Muniz de Lacerda, P. C., Viana-Bailez, M. A. M., & Villacorta-Mosqueira, A. (2004). *Identificacao e atratividade de novos volateis do café cereja e desenvolvimento de armadilha para a coleta massal da broca-do-café, Hypothenemus hampei (Ferr.)*. Workshop Internacional sobre o Manejo da Broca-do-Café. Londrina, Brasil.

Gouinguéné, S. P., & Turlings, T. C. J. (2002). The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. *Plant Physiology*, 129(3), 1296-1307. <https://doi.org/10.1104/pp.001941>

Guerreiro Filho, O. (2006). Coffee leaf miner resistance. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18(1), 109-117. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100009>

Guerreiro Filho, O., & Mazzafera, P. (2003). Caffeine and resistance of coffee to the berry borer *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(24), 6987-6991. <https://doi.org/10.1021/jf0347968>

Han, Y., Li, P., Gong, S., Yang, L., Wen, L., & Hou, M. (2016). Defense responses in rice induced by silicon amendment against infestation by the leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis*. *PLoS One*, 11(4), e0153918. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153918>

Heil, M. (2004). Induction of two indirect defences benefits Lima bean (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae) in nature. *Journal of Ecology*, 92(3), 527-536. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00890.x>

Holopainen, J. K., Himanen, S. J., & Poppy, G. M. (2013). Climate change and its effects on the chemical ecology of insect parasitoids. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids* (pp. 168-190). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch8>

Hopkins, R. J., van Dam, N. M., & van Loon, J. J. A. (2009). Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 54, 57-83. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090623>

Hu, Y., Jiang, Y., Han, X., Wang, H., Pan, J., & Yu, D. (2017). Jasmonate regulates leaf senescence and tolerance to cold stress: Crosstalk with other phytohormones. *Journal of Experimental Botany*, 68(6), 1361-1369. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx004>



Huot, B., Yao, J., Montgomery, B. L., & He, S. Y. (2014). Growth–defense tradeoffs in plants: A balancing act to optimize fitness. *Molecular Plant*, 7(8), 1267-1287. <https://doi.org/10.1093/mp/ssu049>

Ibrahim, M. A., Stewart-Jones, A., Pulkkinen, J., Poppy, G. M., & Holopainen, J. K. (2008). The influence of different nutrient levels on insect-induced plant volatiles in Bt and conventional oilseed rape plants. *Plant Biology*, 10(1), 97-107. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2007.00013.x>

Idárraga, S. M., Castro, A. M., Macea, E. P., Gaitán, A. L., Rivera, L. F., Cristancho, M. A., & Góngora, C. E. (2012). Sequences and transcriptional analysis of *Coffea arabica* var. Caturra and *Coffea liberica* plant responses to coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) attack. *Journal of Plant Interactions*, 7(1), 56-70. <https://doi.org/10.1080/17429145.2011.573151>

Irmisch, S., Jiang, Y., Chen, F., Gershenzon, J., & Köllner, T. G. (2014). Terpene synthases and their contribution to herbivore-induced volatile emission in western balsam poplar (*Populus trichocarpa*). *BMC Plant Biology*, 14(1), 270. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0270-y>

Jaramillo, J., Torto, B., Mwenda, D., Troeger, A., Borgemeister, C., Poehling, H.-M., & Francke, W. (2013). Coffee berry borer joins bark beetles in coffee klatch. *PLoS ONE*, 8(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074277>

Kaplan, I. (2012). Attracting carnivorous arthropods with plant volatiles: The future of biocontrol or playing with fire? *Biological Control*, 60(2), 77-89. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.10.017>

Kappers, I. F., Aharoni, A., van Herpen, T. W. J. M., Luckerhoff, L. L. P., Dicke, M., & Bouwmeester, H. J. (2005). Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science*, 309(5743), 2070-2072. <https://doi.org/10.1126/science.1116232>

Khan, Z. R., Ampong-Nyarko, K., Chiliswa, P., Hassanali, A., Kimani, S., Lwande, W., Overholt, W. A., Overholt, W. A., Picketta, J. A., Smart, L. E., & Woodcock, C. M. (1997). Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 388(6643), 631-632. <https://doi.org/10.1038/41681>

Khan, Z. R., James, D. G., Midega, C. A. O., & Pickett, J. A. (2008). Chemical ecology and conservation biological control. *Biological Control*, 45(2), 210-224. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.11.009>

Khan, Z.R., & Pickett, J. (2004). The «push-pull» strategy for stem borer management: A case study in exploiting biodiversity and chemical ecology. In S. D. Wratten, M. A. Altieri, & G. M. Gurr (Eds.), *Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods* CABI International (pp. 155-164). CABI International.

Kim, J., & Felton, G. W. (2013). Priming of antiherbivore defensive responses in plants. *Insect Science*, 20(3), 273-285. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2012.01584.x>

King, B. H., & Skinner, S. W. (1991). Proximal mechanisms of the sex ratio and clutch size responses of the wasp *Nasonia vitripennis* to parasitized hosts. *Animal Behaviour*, 42(1), 23-32. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80602-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80602-5)

Koch, T., Krumm, T., Jung, V., Engelberth, J., & Boland, W. (1999). Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiology*, 121(1), 153-162. <https://doi.org/10.1104/pp.121.1.153>

Koornneef, A., & Pieterse, C. M. J. (2008). Cross talk in defense signaling. *Plant Physiology*, 146(3), 839-844. <https://doi.org/10.1104/pp.107.112029>

Kos, M., van Loon, J. J. A., Dicke, M., & Vet, L. E. M. (2009). Transgenic plants as vital components of integrated pest management. *Trends in Biotechnology*, 27(11), 621-627. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2009.08.002>



Lampert, E. C., Dyer, L. A., & Bowers, M. D. (2011). Chemical defense across three trophic levels: *Catalpa bignonioides*, the caterpillar *Ceratomia catalpae*, and its endoparasitoid *Cotesia congregata*. *Journal of Chemical Ecology*, 37(10), 1063-1070. <https://doi.org/10.1007/s10886-011-0018-1>

Landolt, P. J. (1993). Effects of host plant leaf damage on cabbage looper moth attraction and oviposition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 67(1), 79-85. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1993.tb01654.x>

Lassance, J.-M., & Löfstedt, C. (2013). Chemical communication: A jewel sheds light on signal evolution. *Current Biology: CB*, 23(9), R346-348. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.03.055>

Lavinsky, A. O., Detmann, K. C., Reis, J. V., Ávila, R. T., Sanglard, M. L., Pereira, L. F., Sanglard, L. M. V. P., Rodrigues, F. A., Araújo, W. L., & DaMatta, F. M. (2016). Silicon improves rice grain yield and photosynthesis specifically when supplied during the reproductive growth stage. *Journal of Plant Physiology*, 206, 125-132. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.09.010>

Le Pelley, R. H. (1973). Coffee insects. *Annual Review of Entomology*, 18(1), 121-142. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.18.010173.001005>

Liu, J., Zhu, J., Zhang, P., Han, L., Reynolds, O. L., Zeng, R., Wu, J., Shao, Y., You, M., & Gurr, G. M. (2017). Silicon supplementation alters the composition of herbivore induced plant volatiles and enhances attraction of parasitoids to infested rice plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1265. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01265>

Lo Giudice, D., Riedel, M., Rostás, M., Peri, E., & Colazza, S. (2011). Host sex discrimination by an egg parasitoid on *Brassica* leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 37(6), 622-628. <https://doi.org/10.1007/s10886-011-9957-9>

Lucas-Barbosa, D. (2016). Integrating studies on plant-pollinator and plant-herbivore interactions. *Trends in Plant Science*, 21(2), 125-133. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.013>

Ma, Z., & Krings, A. W. (2009). Insect sensory systems inspired computing and communications. *Ad Hoc Networks*, 7(4), 742-755. <https://doi.org/10.1016/j.adhoc.2008.03.003>

Magalhães, S. T. V., Guedes, R. N. C., Demuner, A. J., & Lima, E. R. (2008). Effect of coffee alkaloids and phenolics on egg-laying by the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella*. *Bulletin of Entomological Research*, 98(5), 483-489. <https://doi.org/10.1017/S0007485308005804>

Magalhães, Sérgio Tinôco V., Guedes, R. N. C., Lima, E. R., & Demuner, A. J. (2008). Coffee leaf volatiles and egg laying by the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella*. *Crop Protection*, 27(6), 1038-1041. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2007.12.005>

Martinez-Medina, A., Flors, V., Heil, M., Mauch-Mani, B., Pieterse, C. M. J., Pozo, M. J., ... Conrath, U. (2016). Recognizing plant defense priming. *Trends in Plant Science*, 21(10), 818-822. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.009>

Martini, X., Pelz-Stelinski, K. S., & Stelinski, L. L. (2014). Plant pathogen-induced volatiles attract parasitoids to increase parasitism of an insect vector. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 1-8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00008>

Massey, F. P., & Hartley, S. E. (2006). Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: Impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B*, 273(1599), 2299-2304. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3586>

Massey, F. P., & Hartley, S. E. (2009). Physical defences wear you down: Progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *The Journal of Animal Ecology*, 78(1), 281-291. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01472.x>



Mathieu, F., Malosse, C., Cain, A., & Frérot, B. (1996). Comparative headspace analysis of fresh red coffee berries from different cultivated varieties of coffee trees. *Journal of High Resolution Chromatography*, 19(5), 298-300. <https://doi.org/10.1002/jhrc.1240190513>

Mathieu, F., Malosse, C., & Frérot, B. (1998). Identification of the volatile components released by fresh coffee berries at different stages of ripeness. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 46(3), 1106-1110. <https://doi.org/10.1021/jf970851z>

Mazzafera, P., & Robinson, S. P. (2000). Characterization of polyphenol oxidase in coffee. *Phytochemistry*, 55(4), 285-296.

McGovern, J. L., Zangerl, A. R., Ode, P. J., & Berenbaum, M. R. (2006). Furanocoumarins and their detoxification in a tri-trophic interaction. *Chemoecology*, 16(1), 45-50. <https://doi.org/10.1007/s00049-005-0327-3>

Meiners, T., & Peri, E. (2013). Chemical ecology of insect parasitoids: Essential elements for developing effective biological control programmes. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids* (pp. 191-224). <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch9>

Meiners, T., Wäckers, F., & Lewis, W. J. (2003). Associative learning of complex odours in parasitoid host location. *Chemical Senses*, 28(3), 231-236.

Meinwald, J. (2003). Understanding the chemistry of chemical communication: Are we there yet? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 14514-14516. <https://doi.org/10.1073/pnas.2436168100>

Mendesil, E., Bruce, T. J. A., Woodcock, C. M., Caulfield, J. C., Seyoum, E., & Pickett, J. A. (2009). Semiciochemicals used in host location by the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. *Journal of Chemical Ecology*, 35(8), 944-950. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9685-6>

Mendoza Mora, J. R. (1991). *Resposta da broca-do-café, Hypothenemus hampei, a estímulos visuais e semioquímicos* [Tesis de Maestría], Universidad Federal de Viçosa.

Millar, J. G., Daane, K. M., McElfresh, J. S., Moreira, J. A., Malakar-Kuenen, R., Guillén, M., & Bentley, W. J. (2002). Development and optimization of methods for using sex pheromone for monitoring the mealybug *Planococcus ficus* (Homoptera: Pseudococcidae) in California vineyards. *Journal of Economic Entomology*, 95(4), 706-714.

Niinemets, U., Loreto, F., & Reichstein, M. (2004). Physiological and physicochemical controls on foliar volatile organic compound emissions. *Trends in Plant Science*, 9(4), 180-186. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.02.006>

Njihia, T. N., Jaramillo, J., Murungi, L., Mwenda, D., Orindi, B., Poehling, H.-M., & Torto, B. (2014). Spiroacetals in the colonization behaviour of the coffee berry borer: A "push-pull" system. *PloS One*, 9(11), e111316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111316>

Oakeshott, J. G., Johnson, R. M., Berenbaum, M. R., Ranson, H., Cristino, A. S., & Claudianos, C. (2010). Metabolic enzymes associated with xenobiotic and chemosensory responses in *Nasonia vitripennis*. *Insect Molecular Biology*, 19, 147-163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2009.00961.x>

Ode, P. J. (2013). Plant defences and parasitoid chemical ecology. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids* (pp. 9-36). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch2>

Ode, P. J., Berenbaum, M. R., Zangerl, A. R., & Hardy, I. C. W. (2004). Host plant, host plant chemistry and the polyembryonic parasitoid *Copidosoma sosares*: Indirect effects in a tritrophic interaction. *Oikos*, 104(2), 388-400. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12323.x>



Ode, P. J., Harvey, J. A., Reichelt, M., Gershenzon, J., & Gols, R. (2016). Differential induction of plant chemical defenses by parasitized and unparasitized herbivores: Consequences for reciprocal, multitrophic interactions. *Oikos*, 125(10), 1398-1407. <https://doi.org/10.1111/oik.03076>

Olson, D. M., Cortesero, A. M., Rains, G. C., Potter, T., & Lewis, W. J. (2009). Nitrogen and water affect direct and indirect plant systemic induced defense in cotton. *Biological Control*, 49(3), 239-244. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.02.011>

Orozco-Hoyos, J., & Aristizábal, L. F. (1996). Parasitoides de origen africano para el control de la broca del café. *Avances Técnicos Cenicafe*, 223, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/1046>

Ortiz, A., Ortiz, A., Vega, F. E., & Posada, F. (2004). Volatile composition of coffee berries at different stages of ripeness and their possible attraction to the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(19), 5914-5918. <https://doi.org/10.1021/jf049537c>

Patt, J. M., Robbins, P. S., Niedz, R., McCollum, G., & Alessandro, R. (2018). Exogenous application of the plant signalers methyl jasmonate and salicylic acid induces changes in volatile emissions from citrus foliage and influences the aggregation behavior of Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri*), vector of Huanglongbing. *PLOS ONE*, 13(3), e0193724. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193724>

Peñaflor, M. F. G. V., & Bento, J. M. S. (2013). Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture. *Neotropical Entomology*, 42(4), 331-343. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0147-z>

Pereira, A. E., Vilela, E. F., Tinoco, R. S., Lima, J. O. G. de, Fantine, A. K., Morais, E. G. F., & França, C. F. M. (2012). Correlation between numbers captured and infestation levels of the coffee berry-borer, *Hypothenemus hampei*: A preliminary basis for an action threshold using baited traps. *International Journal of Pest Management*, 58(2), 183-190. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.676219>

Petschenka, G., & Agrawal, A. A. (2016). How herbivores coopt plant defenses: Natural selection, specialization, and sequestration. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.12.004>

Pieterse, C. M. J., Zamioudis, C., Berendsen, R. L., Weller, D. M., Van Wees, S. C. M., & Bakker, P. A. H. M. (2014). Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 347-375. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102340>

Poelman, E. H., Zheng, S.-J., Zhang, Z., Heemskerk, N. M., Cortesero, A.-M., & Dicke, M. (2011). Parasitoid-specific induction of plant responses to parasitized herbivores affects colonization by subsequent herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(49), 19647-19652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110748108>

Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N., & Weis, A. E. (1980). Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1), 41-65. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000353>

Ramírez-Cortés, H. J., Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., & Bustillo-Pardey, Á. E. (2008). *Monalonion velezangeli* La chinche de la chamusquina del café. *Avances Técnicos Cenicafe*, 367, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/392>

Rasmann, S., Vos, M. D., Casteel, C. L., Tian, D., Halitschke, R., Sun, J. Y., Agrawal, A. A., Felton, G. W., & Jander, G. (2012). Herbivory in the previous generation primes plants for enhanced insect resistance. *Plant Physiology*, 158(2), 854-863. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187831>

Regnier, F. E., & Law, J. H. (1968). Insect pheromones. *Journal of Lipid Research*, 9(5), 541-551.



Reisenman, C. E., Riffell, J. A., Duffy, K., Pesque, A., Mikles, D., & Goodwin, B. (2013). Species-specific effects of herbivory on the oviposition behavior of the moth *Manduca sexta*. *Journal of Chemical Ecology*, 39(1), 76-89. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0228-1>

Rivas-San Vicente, M., & Plasencia, J. (2011). Salicylic acid beyond defence: Its role in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, 62(10), 3321-3338. <https://doi.org/10.1093/jxb/err031>

Robert, C. A., Zhang, X., Machado, R. A., Schirmer, S., Lori, M., Mateo, P., Erb, M., & Gershenson, J. (2017). Sequestration and activation of plant toxins protect the western corn rootworm from enemies at multiple trophic levels. *eLife*, 6, e29307. <https://doi.org/10.7554/eLife.29307>

Rodriguez-Saona, C., Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2012). Manipulation of natural enemies in agroecosystems: Habitat and semiochemicals for sustainable insect pest control. In S. Soloneski (Ed.), *Integrated pest management and pest control—Current and future tactics* (pp. 89-126). Intech. <http://doi.org/10.5772/30375>

Rodriguez-Saona, C., Kaplan, I., Braasch, J., Chinnasamy, D., & Williams, L. (2011). Field responses of predaceous arthropods to methyl salicylate: A meta-analysis and case study in cranberries. *Biological Control*, 59(2), 294-303. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.06.017>

Rojas, J. (2005). Ecología química de la broca del café y sus parasitoides. En J. F. Barrera (Ed.), *Simposio sobre situación actual y perspectivas de la investigación y manejo de la broca del café en Costa Rica, Cuba, Guatemala y México*. (pp. 14-21). Sociedad Mexicana de Entomología; El Colegio de la Frontera Sur.

Rojas, J. C. (1999). Influence of host plant damage on the host-finding behavior of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 588-593. <https://doi.org/10.1093/ee/28.4.588>

Rojas, J. C., Castillo, A., & Virgen, A. (2006). Chemical cues used in host location by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of coffee berry borer adults, *Hypothenemus hampei*. *Biological Control*, 2(37), 141-147. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.01.009>

Román-Ruiz, A. K., Malo, E. A., Huerta, G., Castillo, A., Barrera, J. F., & Rojas, J. C. (2012). Identification and origin of host-associated volatiles attractive to *Prorops nasuta* a parasitoid of the coffee berry borer. *Arthropod-Plant Interactions*, 6(4), 611-620. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9197-0>

Romeis, J., Shanower, T. G., & Zebitz, C. P. W. (1997). Volatile plant infochemicals mediate plant preference of *Trichogramma chilonis*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(11), 2455-2465. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006659.06960.ed>

Romero, J. V., & Cortina-Guerrero, H. (2004). Fecundidad y ciclo de vida de *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) en introducciones silvestres de café. *Revista Cenicafé*, 55(3), 221-231. <http://hdl.handle.net/10778/250>

Ross, L., & Shuker, D. M. (2009). Scale insects. *Current Biology*, 19(5), R184-R186. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.12.023>

Rostás, M., & Wöfling, M. (2009). Caterpillar footprints as host location kairomones for *Cotesia marginiventris*: Persistence and chemical nature. *Journal of Chemical Ecology*, 35(1), 20-27. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9590-z>

David-Rueda, G., Constantino, L. M., Montoya, E. C., Ortega, O. E., Gil Palacio, Z. N., & Benavides Machado, P. (2016). Diagnóstico de *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) y sus parasitoides en el departamento de Antioquia, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 42(1), 4-11. <https://doi.org/10.25100/socolen.v42i1.6662>



Ruther, J. (2013). Novel insights into pheromone-mediated communication in parasitic Hymenoptera. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids*. John Wiley & Sons, Ltd. (pp. 112-144). <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch6>

Salgado, P. R., Favarin, J. L., Leandro, R. A., Filho, L., & De, O. F. (2008). Total phenol concentrations in coffee tree leaves during fruit development. *Scientia Agricola*, 65(4), 354-359. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162008000400005>

Samanidou, V. F. (2015). Chapter 107 - Determination of polyphenols and major purine alkaloids in coffee: An overview. En V. R. Preedy (Ed.), *Coffee in health and disease prevention* (pp. 971-981). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409517-5.00107-8>

Schiestl, F. P., Kirk, H., Bigler, L., Cozzolino, S., & Desurmont, G. A. (2014). Herbivory and floral signaling: Phenotypic plasticity and tradeoffs between reproduction and indirect defense. *The New Phytologist*, 203(1), 257-266. <https://doi.org/10.1111/nph.12783>

Schmelz, E. A. (2015). Impacts of insect oral secretions on defoliation-induced plant defense. *Current Opinion in Insect Science*, 9, 7-15. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.04.002>

Schmelz, E. A., Alborn, H. T., Engelberth, J., & Tumlinson, J. H. (2003). Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatile emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in maize. *Plant Physiology*, 133(1), 295-306. <https://doi.org/10.1104/pp.103.024174>

Shi, X., Chen, G., Tian, L., Peng, Z., Xie, W., Wu, Q., Wang, S., Zhou, X., & Zhang, Y. (2016). The salicylic acid-mediated release of plant volatiles affects the host choice of *Bemisia tabaci*. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(7), 1048 <https://doi.org/10.3390/ijms17071048>

Shiojiri, K., & Takabayashi, J. (2003). Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: Encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. *Ecological Entomology*, 28(5), 573-578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00539.x>

Simpson, M., Gurr, G. M., Simmons, A. T., Wratten, S. D., James, D. G., Leeson, G., Nicol, H. I., & Orre-Gordon, G. U. S. (2011). Attract and reward: Combining chemical ecology and habitat manipulation to enhance biological control in field crops. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 580-590. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01946.x>

Simpson, M., Gurr, G., Simmons, A., Wratten, S., James, D. G., Leeson, G., & Nicol, H. (2011). Insect attraction to synthetic herbivore-induced plant volatile-treated field crops. *Agricultural and Forest Entomology*, 13(1), 45-57. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00496.x>

Simpson, M., Read, D. M. Y., & Gurr, G. M. (2013). Application of chemical cues in arthropod pest management for organic crops. En *Chemical Ecology of Insect Parasitoids* (pp. 266-281). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch12>

Smilanich, A. M., Dyer, L. A., & Gentry, G. L. (2009). The insect immune response and other putative defenses as effective predictors of parasitism. *Ecology*, 90(6), 1434-1440. <https://doi.org/10.1890/08-1906.1>

Stoepler, T. M., Lill, J. T., & Murphy, S. M. (2011). Cascading effects of host size and host plant species on parasitoid resource allocation. *Ecological Entomology*, 36(6), 724-735. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01322.x>

Sun, X.-L., Wang, G.-C., Gao, Y., Zhang, X.-Z., Xin, Z.-J., & Chen, Z.-M. (2014). Volatiles emitted from tea plants infested by *Ectopis obliqua* larvae are attractive to conspecific moths. *Journal of Chemical Ecology*, 40(10), 1080-1089. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0502-5>



Tan, C.-W., Peiffer, M., Hoover, K., Rosa, C., Acevedo, F. E., & Felton, G. W. (2018). Symbiotic polydnavirus of a parasite manipulates caterpillar and plant immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(20), 5205–5210. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717934115>

Tang, F., Fu, Y.-Y., & Ye, J.-R. (2015). Effect of methyl salicylate on the induction of direct and indirect plant defense mechanisms in poplar (*Populus x euramericana* 'Nanlin 895'). *Journal of Plant Interactions*, 10(1), 93-100. <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1020024>

Teshiba, M., Sugie, H., Tsutsumi, T., & Tabata, J. (2012). A new approach for mealybug management: Recruiting an indigenous, but 'non-natural' enemy for biological control using an attractant. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142(3), 211-215. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01214.x>

Thaler, J. S. (1999). Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399(6737), 686-688. <https://doi.org/10.1038/21420>

Thaler, J. S., Humphrey, P. T., & Whiteman, N. K. (2012). Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science*, 17(5), 260-270. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.010>

Ueda, H., Kikuta, Y., & Matsuda, K. (2012). Plant communication: Mediated by individual or blended VOCs? *Plant Signaling & Behavior*, 7(2), 222-226. <https://doi.org/10.4161/psb.18765>

Uefune, M., Choh, Y., Abe, J., Shiojiri, K., Sano, K., & Takabayashi, J. (2012). Application of synthetic herbivore-induced plant volatiles causes increased parasitism of herbivores in the field. *Journal of Applied Entomology*, 136(8), 561-567. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2011.01687.x>

van Emden, H. F. (1995). Host plant-Aphidophaga interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52(1), 3-11. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(94\)09001-N](https://doi.org/10.1016/0167-8809(94)09001-N)

Vega, F. E., Posada, F., & Infante, F. (2002). Coffee insects: Ecology and control. En *Encyclopedia of pest management* (David Pimentel). New York, NY, USA: CRC Press Taylor & Francis.

Vega, F. E., Simpkins, A., Miranda, J., Harnly, J. M., Infante, F., Castillo, A., Wakarchuk, D., & Cossé, A. (2017). A potential repellent against the coffee berry borer (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Journal of Insect Science*, 17(6). <https://doi.org/10.1093/jisesa/iex095>

Vet, L. E. M., & Dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37(1), 141-172. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001041>

Villegas-García, C., & Benavides Machado, P. (2011). Identificación de cochinillas harinosas en las raíces de café en departamentos cafeteros de Colombia. *Revista Cenicafé*, 62(1), 48-55. <http://hdl.handle.net/10778/512>

Villegas-García, C., Benavides Machado, P., Zabala, G. A., & Ramos, A. A. (2009). Cochinillas harinosas asociadas a las raíces del café: Descripción y biología. *Avances Técnicos Cenicafé*, 437, 1–8. <http://hdl.handle.net/10778/512>

Villegas-García, C., Giraldo, M., Benavides Machado, P. & Gil-Palacio, Z. (2009). Aprenda a diferenciar la muerte descendente y la chamusquina en árboles de café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 385, 1–8. <http://hdl.handle.net/10778/396>

Vinson, S. B. (1976). Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21(1), 109-133. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.21.010176.000545>

von Dohlen, C. D., Kohler, S., Alsop, S. T., & McManus, W. R. (2001). Mealybug beta-proteobacterial endosymbionts contain gamma-proteobacterial symbionts. *Nature*, 412(6845), 433-436. <https://doi.org/10.1038/35086563>



Wang, M., Gao, L., Dong, S., Sun, Y., Shen, Q., & Guo, S. (2017). Role of silicon on plant-pathogen interactions. *Frontiers in Plant Science*, 8, 701. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00701>

War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306-1320. <https://doi.org/10.4161/psb.21663>

Xiaoyi, W., & Zhongqi, Y. (2008). Behavioral mechanisms of parasitic wasps for searching concealed insect hosts. *Acta Ecologica Sinica*, 28(3), 1257-1269. [https://doi.org/10.1016/S1872-2032\(08\)60039-6](https://doi.org/10.1016/S1872-2032(08)60039-6)

Yamane, H., Konno, K., Sabelis, M., Takabayashi, J., Sassa, T., & Oikawa, H. (2010). Chemical defence and toxins of plants. En H.-W. (Ben) Liu & L. Mander (Eds.), *Comprehensive natural products II: chemistry and biology* (pp. 339-385). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045382-8.00099-X>

Ye, M., Song, Y., Long, J., Wang, R., Baerson, S. R., Pan, Z., Zhu-Salzman, K., Xie, J., Cai, K., Luo, S., & Zeng, R. (2013). Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(38), E3631-3639. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305848110>

Yu, H., Zhang, Y., Wyckhuys, K. A. G., Wu, K., Gao, X., & Guo, Y. (2010). Electrophysiological and behavioral responses of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) to caterpillar-induced volatiles from cotton. *Environmental Entomology*, 39(2), 600-609. <https://doi.org/10.1603/EN09162>

Zarate, S. I., Kempema, L. A., & Walling, L. L. (2007). Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiology*, 143(2), 866-875. <https://doi.org/10.1104/pp.106.090035>

Zhu, F., Cusumano, A., Bloem, J., Weldegergis, B. T., Vilella, A., Fatouros, N. E., ... Poelman, E. H. (2018). Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(20), 5199-5204. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717904115>

Zhu, H., Thistle, H. W., Ranger, C. M., Zhou, H., & Strom, B. L. (2015). Measurement of semiochemical release rates with a dedicated environmental control system. *Biosystems Engineering*, 129, 277-287. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2014.11.003>

Como citar:

Acevedo, F. E. (2020). Ecología química de interacciones entre plantas, insectos y controladores naturales de plagas herbívoras. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 106-141). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_5

