

## Capítulo 8

---

# Las feromonas en el control de insectos

## Chapter 8

---

# Pheromones in insect control

Felipe Borrero-Echeverry,<sup>1</sup> Nancy Barreto-Triana,<sup>1</sup>  
Sandra Milena Aragón-Rodríguez,<sup>1</sup> Hugo Fernando Rivera-Trujillo,<sup>1</sup>  
Cam Oehlschlager,<sup>2</sup> Alba Marina Cotes<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA)

<sup>2</sup> ChemTica Internacional S. A.

## Contenido

Introducción .....	414
Antecedentes históricos .....	415
Mecanismos de acción de las feromonas .....	418
Estrategias de control de insectos plaga utilizando feromonas .....	420
Monitoreo .....	420
Capturas masivas y las feromonas como atraccidas .....	421
La interrupción de la cópula .....	421
Evaluación de resistencia .....	422
Las cairomonas y su interacción con las feromonas .....	422
Las feromonas en el panorama internacional .....	424
Las feromonas en el panorama latinoamericano .....	429
Algodón .....	430
Palma de aceite .....	430
Tomate .....	432
Las feromonas en el panorama colombiano .....	433
Algodón .....	433
Moscas de la fruta .....	435
Tomate .....	435
Palmas .....	435
Estudio de semioquímicos en guayaba y aguacate .....	436
Estudios de semioquímicos en papa .....	437
Productos disponibles en el mercado .....	440
Factores limitantes .....	442
Conclusiones y perspectivas .....	444
Agradecimientos .....	444
Referencias .....	445

## Resumen

En la década de los años setenta, los entomólogos e investigadores agropecuarios se dieron cuenta que la manipulación de la comunicación entre insectos podía ser utilizada para el manejo de plagas. Las feromonas sexuales y de agregación son señales químicas que los insectos utilizan para localizar parejas para la cópula, y fueron identificadas como potenciales herramientas de gran utilidad para su control. Desde entonces, se han identificado las feromonas de más de 3.000 especies de insectos y cientos de ellas se han evaluado y desarrollado para el control de plagas agrícolas. En la actualidad, las feromonas se utilizan dentro de estrategias de manejo integrado para monitorear poblaciones, llevar a cabo capturas masivas o utilizarlas como atracticidas, o para instaurar programas de interrupción de cópula. En este capítulo se resumen las diferentes estrategias de control con el uso de feromonas, y se hace un recorrido sobre el estado del arte de las feromonas de insectos y su aplicación a nivel internacional, latinoamericano y colombiano.

## Palabras clave

Atracticidas, captura masiva, feromonas de agregación, feromonas sexuales, interrupción de la cópula, manejo integrado de plagas, monitoreo

## Abstract

In the 1970s entomologists and agricultural researchers realized that manipulating the communication channels that insects use could be used to control pest insects. Pheromones, the chemical signals that insects use in mate-finding, were quickly identified as potential candidates in this context. Since then the pheromones of over 3000 insect species have been identified and those of hundreds of species have been evaluated and developed as means to control pest insects. Nowadays, insect pheromones are used in integrated pest management programs to monitor populations, in mass trapping or lure and kill strategies, or in mating disruption programs. In this chapter we discuss the different strategies involving pheromones for pest control, and summarize the development and use of pheromones at the international, Latin-American, and Colombian levels.

## Keywords

Aggregation pheromones, integrated pest management, lure and kill, mass trapping, mating disruption, monitoring, sex pheromones

## Introducción

La comunicación química es la más antigua de la naturaleza; además, es utilizada por todos los seres vivos sin excepción. Los compuestos químicos involucrados en dicha comunicación son denominados semioquímicos y, tradicionalmente, han sido subdivididos en cuatro categorías: alomonas, sinomonas, cairomonas y feromonas (Regnier, 1971). Las alomonas, sinomonas y cairomonas son compuestos involucrados en la comunicación interespecífica: las alomonas presentan un beneficio al organismo que las produce y costo al organismo que las percibe; por otra parte, las cairomonas presentan un costo para el emisor y beneficio para el receptor, y las sinomonas benefician tanto al emisor como al receptor. En cambio, las feromonas son compuestos químicos utilizados en la comunicación intraespecífica y son el enfoque de este capítulo (Eisner & Meinwald, 1995; Regnier, 1971).

Las feromonas son los semioquímicos más estudiados en la ecología química de los insectos. Decenas de miles de compuestos han sido identificados como feromonas, o parte de una feromona, en más de 3.000 especies de insectos (El-Sayed, 2014). Aunque algunas feromonas pueden contener un solo compuesto químico, la mayoría consisten en mezclas de varios compuestos en proporciones específicas y, en esos casos, es a esta mezcla a la que se denomina "feromona" (Borrero-Echeverry, 2016). Cambios en tales proporciones o la ausencia de un compuesto pueden hacer que la feromona pierda fidelidad (Linn, Campbell, & Roelofs, 1986), llevando a la reducción de su eficacia o interrupción de la comunicación, lo que puede traer consigo la divergencia de poblaciones y su eventual especiación (Saveer et al., 2014; Velásquez-Vélez, Saldamando-Benjumea, & Ríos-Diez, 2011).

Las feromonas han sido tradicionalmente subdivididas en feromonas de alarma, reclutamiento, territorialidad, trilla, sexuales y de agregación, (Regnier, 1971). Las feromonas de alarma son utilizadas por un individuo para avisarle a otros de su especie la presencia de depredadores o si la colonia se ve amenazada, llevando a comportamientos de huida,

frecuente en áfidos o de defensa, en abejas, avispas y termitas (Vilela & Della, 2001). Las feromonas de reclutamiento son utilizadas por insectos con cierto grado de sociabilidad y sirven para reunir más individuos, con el fin de aprovechar un recurso o para ocupar un nicho (Vander Meer, Breed, Espelie, & Winston, 1998; Yew & Chung, 2015). Las feromonas de territorialidad son utilizadas por hormigas y abejas para marcar el área específica donde se establecerá la colonia, para indicar la entrada al nido o para diferenciar un nido de otra colonia. Las feromonas de trilla o de marcación del camino, son utilizadas por insectos sociales como hormigas y termitas para la orientación de individuos de su colonia hacia la fuente de alimento o nuevos sitios de vivienda (Vilela & Della, 2001). Tanto las feromonas sexuales como las de agregación son atrayentes fuertes y han sido las más estudiadas para el control de plagas.

Las feromonas sexuales de las polillas son las más estudiadas, dado que incitan un comportamiento de vuelo estereotípico en los machos al ser la principal señal que utilizan para localizar hembras conespecíficas. Además, las feromonas producidas por las hembras también sirven como afrodisíacos y hay evidencia de que feromonas producidas por los machos pueden ejercer la misma función en algunas especies (Jacobson, 2012). Las feromonas sexuales normalmente presentan dimorfismo: las sustancias producidas por machos y hembras de una misma especie son constituidas por compuestos diferentes y cumplen papeles diferentes, lo que significa que no solo funcionan como señales intraespecíficas, sino también como señales inter e intragénero (Vosshall, 2008). En contraposición, las feromonas de agregación atraen tanto a machos como a hembras para alimentación, reproducción o hibernación de la misma especie y son comunes en los órdenes Coleoptera, Blattodea y Hemiptera, pero han sido principalmente estudiadas en coleópteros gracias a su importancia económica (Bell, Parsons, & Martinko, 1972; Gries et al., 2015; Symonds & Gitau-Clarke, 2016).



Durante décadas, las feromonas han sido estudiadas y utilizadas en el control de plagas agrícolas. Su alta especificidad y capacidad para atraer insectos a bajas concentraciones las ha convertido en herramientas ideales para cebar trampas. Además, el hecho de ser elementos clave en la localización de parejas y en el proceso de cópula ha permitido que la manipulación de estas se utilice para interrumpir el sistema de comunicación y reducir las poblaciones efectivas.

## Antecedentes históricos

La importancia de la comunicación química entre insectos y entre plantas e insectos ha sido reconocida desde mediados del siglo XIX en los trabajos de Ernst Stahl, Anton Kerner von Marilaun y Léo Herrera, entre otros (Harborne, 2001; Hartmann, 2008). En 1879, el entomólogo francés Jean-Henri Fabre describió por primera vez que machos de la polilla pavo real (*Saturnia pyri*) eran atraídos por hembras mantenidas en jaulas a kilómetros de distancia (Fabre, 1879). Al mismo tiempo, el entomólogo americano Joseph Lintner llevó a cabo observaciones similares y propuso que los olores emitidos por los insectos podían ser utilizados para controlar especies plaga (Leal, 2014). Cincuenta años después, en la década de 1930, se confirmó la existencia de las feromonas de insectos, utilizando trampas con hembras de polillas en frutales en Checoslovaquia (Farský, 1938). En 1939 comenzó la monumental tarea de identificar la primera feromona de una polilla y, al cabo de 20 años, Butenandt, Beckmann, Stamm y Hecker (1959) lograron identificar la feromona de *Bombyx mori*, y Karlson y Lüscher (1959) utilizaron por primera vez el término “feromona”.

La segunda mitad del siglo XX se vio marcada por el rápido desarrollo de las técnicas y sistemas de aplicación de las feromonas. En la década de los años sesenta se produjo un gran número de estudios sobre la morfología y fisiología de la percepción de olores por parte de los insectos. Se determinó por primera vez la importancia de las mezclas de compuestos en la función de las feromonas (Wood, Browne, Silverstein, & Rodin, 1966), también se avanzó en desarrollos técnicos que facilitaron la identificación de las

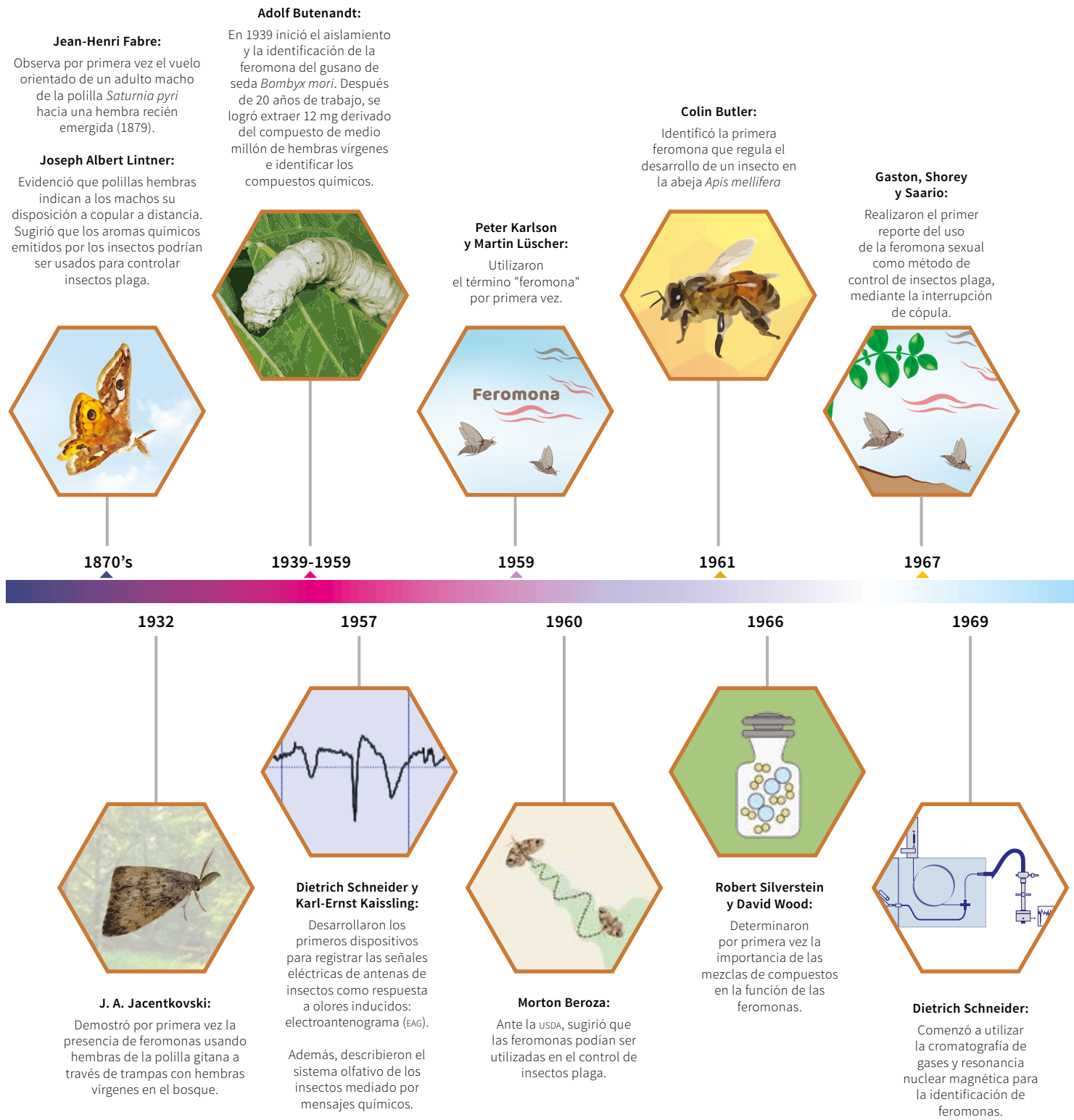
feromonas. Entre estas técnicas es importante resaltar el desarrollo del electroantenógrafo (Schneider, 1969; Schneider & Kaissling, 1957) (ver capítulo 15 de este libro sobre investigación y desarrollo de feromonas), así como el uso de la cromatografía de gases, la espectrometría de masas y la resonancia magnética nuclear. Además, se llevaron a cabo los primeros estudios sobre el control de insectos con el uso de feromonas, para interrumpir el sistema de comunicación entre machos y hembras de una polilla (Gaston, Shorey, & Saario, 1967).

En la década de los años setenta, se desarrollaron el electroantenógrafo acoplado a un cromatógrafo de gases (Arn, Städler, & Rauscher, 1975) (GC-EAD) y los túneles de viento (Kennedy & Marsh, 1974), dos de las técnicas más utilizadas hasta la fecha (ver capítulo 15). También se comenzaron a utilizar las feromonas en cultivos comerciales para monitorear poblaciones y para reducir el uso de insecticidas químicos, registrándose en 1978, en los Estados Unidos, la primera feromona para el control de la lagarta rosada (*Pectinophora gossypiella*) mediante interrupción de la cópula. Las décadas de los años ochenta y noventa vieron el rápido desarrollo de las feromonas para el control de un gran número de insectos y su establecimiento en el mercado como herramientas fundamentales del manejo integrado de plagas.

El siglo XXI se ha caracterizado por estudios ecológicos, etológicos y aplicados, apoyados por herramientas bioquímicas, fisiológicas, anatómicas y genéticas que han ampliado el conocimiento y presentan nuevas oportunidades para el desarrollo de las feromonas. Estas nuevas herramientas han ayudado a comprender tanto el contexto ecológico detrás de la comunicación química, como los mecanismos que regulan la percepción y procesamiento de los olores.

El descubrimiento de los receptores de odorantes (OR por sus siglas en inglés) en mamíferos (Buck & Axel, 1991) y de receptores similares en *Drosophila melanogaster* (Clyne et al., 1999; Vosshall, Amrein, Morozov, Rzhetsky, & Axel, 1999) permitió comprender la olfacción en los insectos, desde la antena hasta los cuernos laterales y cuerpos fungiformes del cerebro, en donde se integra la información y se determina una respuesta comportamental adecuada (figura 8.1).





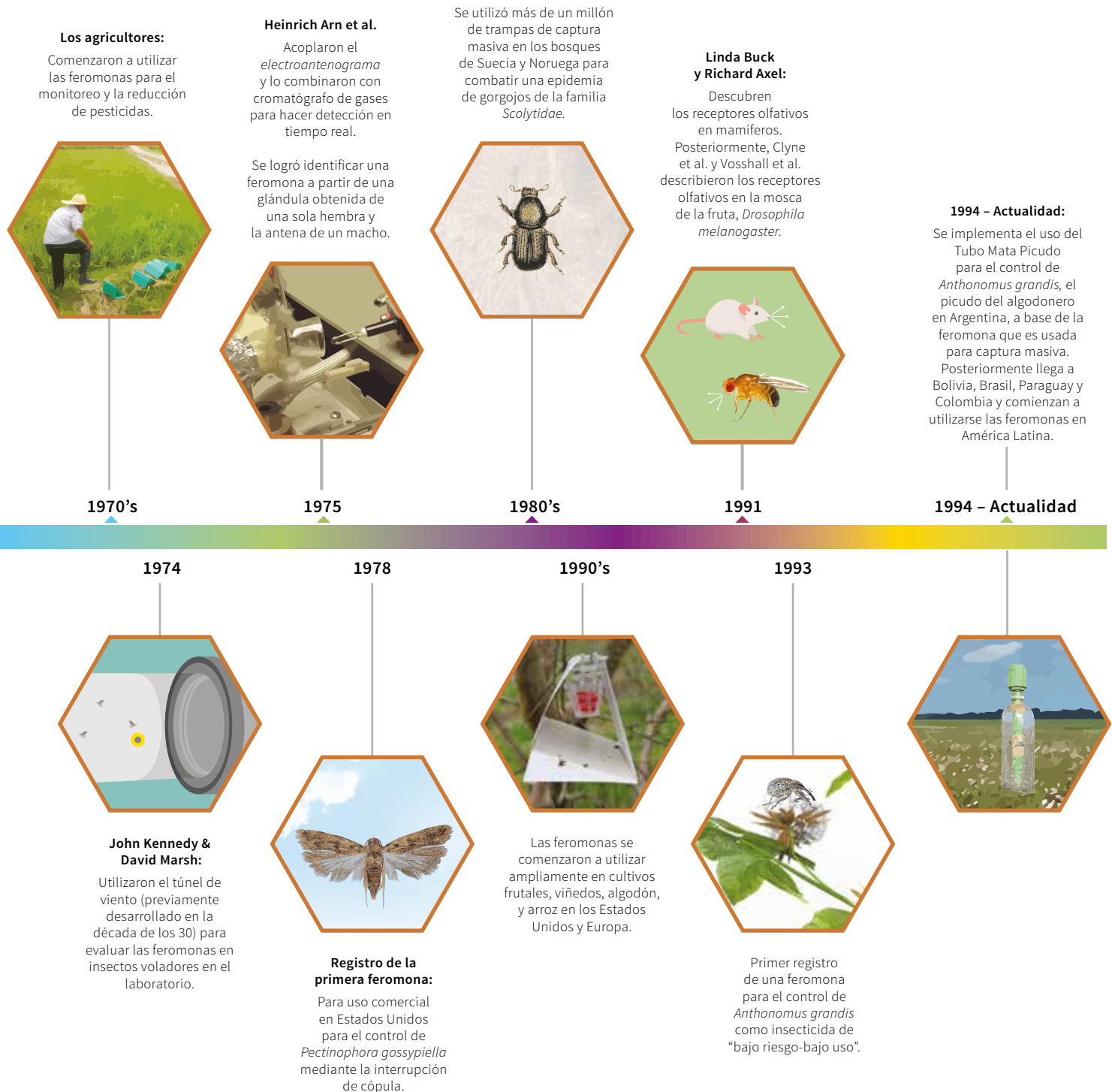


Figura 8.1. Línea de tiempo del desarrollo y uso de las feromonas.

Fuente: Elaboración propia



## Mecanismos de acción de las feromonas

Las feromonas pueden ser de contacto (requieren de contacto físico o una gran cercanía para tener un efecto) o volátiles (pueden tener actividad a grandes distancias). Los métodos de control de plagas utilizan feromonas volátiles y, como tal, esta sección se enfoca en la percepción de estos compuestos.

Los insectos perciben los compuestos volátiles utilizando principalmente sus antenas, aunque pueden tener receptores de volátiles en su aparato bucal. La superficie de las antenas está cubierta por pelos sensoriales denominados “sensilias”, que pueden ser separadas en diferentes grupos morfológicos: las basicónicas, celocónicas y auricílicas responden principalmente a volátiles ambientales (hospederos, alimento, repelentes, etc.), mientras que las tricoideas responden a las feromonas (figura 8.2b) (Binyameen et al., 2012). Las sensilias son estructuras culticulares con poros que contienen, normalmente, entre dos y cuatro neuronas sensoriales olfativas (OSN, por la sigla del inglés *olfactory sensory neuron*). Cada OSN, a su vez, expresa un único tipo de receptor olfativo (OR por su sigla en inglés [*olfactory receptor*]), y cada uno de estos responde a un determinado perfil de compuestos (Clyne et al., 1999; Münch & Galizia, 2016; Vosshall et al., 1999). Gracias a su importancia ecológica, los OR que perciben los compuestos que hacen parte de las feromonas son denominados “receptores de feromonas” (PR, por la sigla del inglés *pheromone receptor*) (figura 8.2c).

Las OSN se encuentran rodeadas por linfa sensiliar que es secretada por las células auxiliares y mantiene las neuronas vivas; además, contiene proteínas y enzimas que ayudan en el proceso de la olfacción. Las proteínas ligadoras de odorantes (OBP, por la sigla del inglés *odorant-binding proteins*) o las proteínas ligadoras de feromonas (PBP, por las siglas del inglés *pheromone-binding proteins*) ayudan a transportar los odorantes, compuestos hidrofóbicos que se transportan a través de la linfa (hidrofilica) hasta los OSN. Aunque no se conoce bien el mecanismo mediante el cual las OBP y PBP transportan los odorantes, sí se sabe que son indispensables en la olfacción, ya que sin ellas la sensibilidad y selectividad de las OSN es afectada negativamente (De Bruyne & Baker, 2008; Leal, 2013).

Una vez activado un receptor por un compuesto, debe ser liberado para que la sensibilidad de la OSN no se vea afectada y para que el sistema olfativo no se sature. Este proceso se lleva a cabo mediante la función de las enzimas degradadoras de odorantes (ODE, por la sigla del inglés *odorant-degrading enzymes*) o enzimas degradadoras de feromonas (PDE, por la sigla del inglés *pheromone-degrading enzymes*). Pocas ODE o PDE han sido clonadas y caracterizadas; sin embargo, estas parecen ser principalmente esterasas, cuya actividad es menos específica que aquella de las OBP. Se ha reportado que una misma PDE puede degradar tanto compuestos de la feromona de *Spodoptera littoralis* como compuestos producidos por plantas (Durand et al., 2011). Estos resultados sugieren que estas enzimas pueden jugar diferentes papeles dentro del sistema olfativo, tales como la reactivación de los receptores y la modulación de la selectividad de estos al reducir el ruido, eliminando ciertos compuestos de la linfa (Durand et al., 2011; Leal, 2013).

Los receptores olfativos de los vertebrados son proteínas con siete dominios transmembranales acoplados a proteínas G. Los OR de los insectos también tienen siete dominios transmembranales; sin embargo, tienen diferencias fundamentales que sugieren un origen diferente: mientras que los OR de los mamíferos tienen el terminal C intracelular, los de los insectos están invertidos, con el terminal C extracelular. Otra diferencia fundamental es que mientras los receptores de los mamíferos son acoplados a proteínas G, los de los insectos requieren de un correceptor conocido como “ORCO” (acrónimo de *olfactory receptor co-receptor*) (Larsson et al., 2004), y se cree que el heterómero puede funcionar como un canal iónico regulado por ligandos (Carragher et al., 2015; De Bruyne & Baker, 2008). De momento, no se ha determinado la estructura tridimensional de un OR o de un orco, lo que ha limitado nuestra comprensión de la forma en la que funcionan.

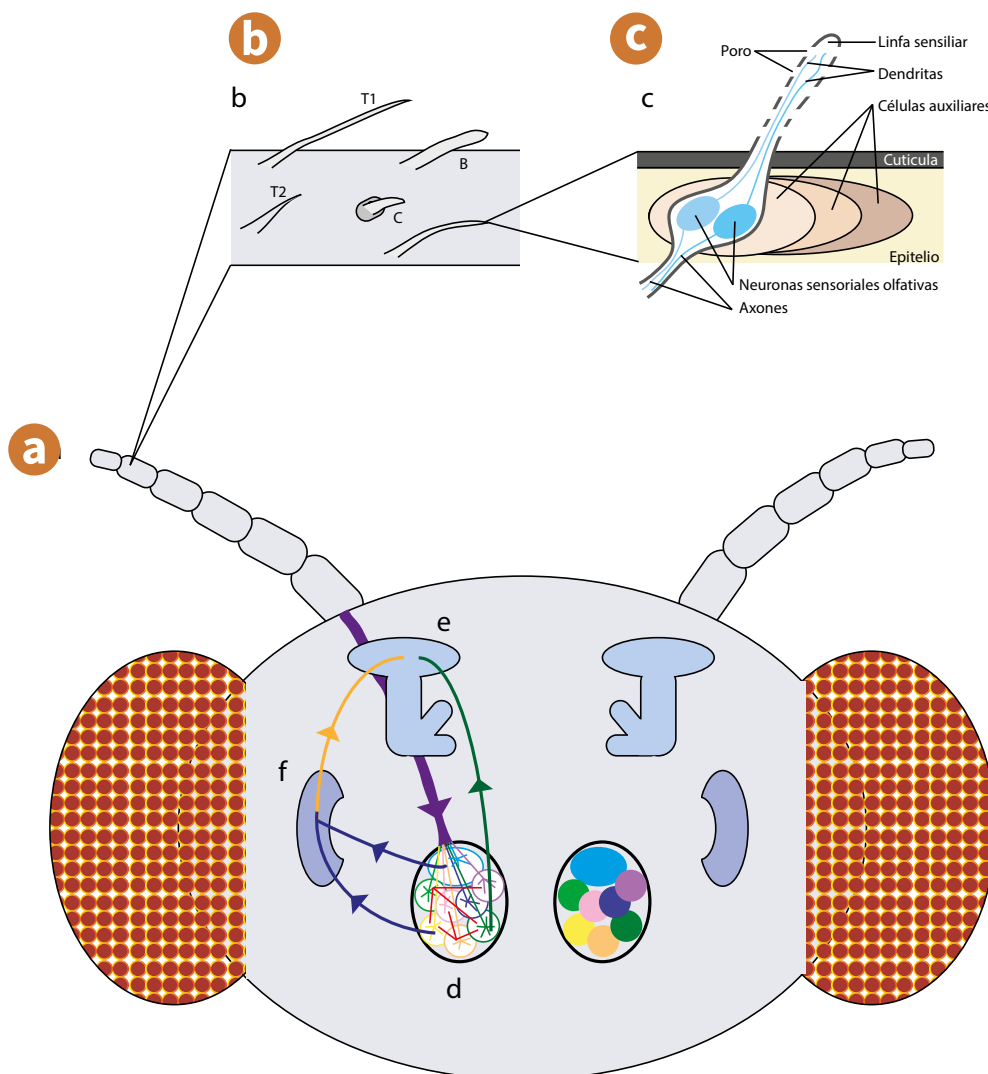
Una vez se activan las OSN, el impulso nervioso se transmite a través del nervio antenal hasta el primer centro de procesamiento neural olfativo, conocido como el lóbulo antenal (LA) (figura 8.2d). El LA es una región del cerebro de los insectos dedicada



exclusivamente a la recopilación e integración de la información química (olfativa y gustativa); además, está compuesto por un número determinado (especie-específico) de estructuras globulares llamadas glomérulos. Cada glomérulo recibe los axones de todas las OSN que expresan el mismo tipo de receptor, de forma que concentra la información de todas las neuronas que perciben los mismos compuestos. Esto significa que el número de glomérulos normalmente se corresponde con el número de genes de receptores olfativos (Anton & Homberg, 1999; Hansson & Anton, 2000). Aunque

originalmente se pensaba que el LA solo recopilaba la información de las diferentes neuronas y la transmitía a otros centros cerebrales para su procesamiento, hoy en día se sabe que en el LA se lleva a cabo un proceso de integración y transformación de la señal.

Los glomérulos están interconectados con interneuronas laterales (Hansson & Anton, 2000) y acoples eléctricos excitatorios (Yaksi & Wilson, 2010). Estas conexiones llevan a que el LA reciba la información de compuestos individuales y la transmita como olores



**Figura 8.2.** Esquema del sistema olfativo de los insectos. a. Antena, órgano olfativo; b. Sensillas sobre la superficie de la antena. T1, Sensilia tricoidea larga; T2, Sensilia tricoidea corta; B, Sensilia basicónica (gruesas y romas); C. Sensilia coelocónica (cortas, salen de una fosa); c. Sensillas; d. Lóbulo antenal. El o los glomérulos agrandados cerca al lóbulo antenal forman el complejo macroglomerular; e. Cuerpos fungiformes; f. Cuernos laterales. La línea morada representa el nervio antenal. Todas las OSN de una clase inervan un glomérulo específico. Las líneas rojas representan las interneuronas laterales y las verdes, amarillas y azules, neuronas de proyección.

Fuente: Elaboración propia



integrados a los centros cerebrales superiores. Los compuestos, que tienen una importancia ecológica particular como las feromonas, suelen tener receptores muy específicos y glomérulos agrandados denominados “macroglomerulos”. Estos han sido estudiados principalmente en polillas (en las que se ha llevado a cabo una gran parte de la investigación sobre feromonas). En los casos en los que las feromonas tienen más de un componente, el conjunto de los macroglomerulos se denomina “complejo macroglomerular” y solo se encuentra en los machos, aunque las hembras también tienen receptores y glomérulos normales que perciben estos compuestos (Anton & Homberg, 1999; Rospars & Hildebrand, 2000). El complejo macroglomerular también tiene comunicación con los demás glomérulos, lo que significa que los compuestos producidos por plantas hospederas o no hospederas pueden interferir en la comunicación mediada por feromonas (Hatano et al., 2015; Namiki, Iwabuchi, & Kanzaki, 2008; Pregitzer et al., 2012). Las señales son enviadas a los cuerpos fungiformes y los cuernos laterales del cerebro mediante neuronas de proyección.

Aunque se sabe mucho menos sobre estos centros cognitivos que sobre el LA, parece que los cuerpos fungiformes están involucrados en la memoria y la plasticidad comportamental (Heisenberg, 2003; Lin, Lai, Chin, Chen, & Chiang, 2007; Pascual & Prát, 2001), mientras que los cuernos laterales están involucrados principalmente en los olores responsables del comportamiento innato, como la detección de plantas hospederas y de feromonas a través de circuitos poco flexibles (Auer & Benton, 2016; Galizia, 2014; Kohl, Huoviala, & Jefferis, 2015). Los cuerpos fungiformes y los cuernos laterales también están interconectados, y tanto la experiencia como el estado fisiológico puede modular el comportamiento sexual (Kromann et al., 2015; Proffit, Khallaf, Carrasco, Larsson, & Anderson, 2015; Saveer et al., 2012) (figura 8.2e, f). No obstante, gracias a su importancia en la aptitud biológica de los individuos, el comportamiento de atracción sexual es fuertemente estereotipado y evoluciona lentamente, lo que reduce la generación de resistencia en las feromonas, confiriéndoles un gran potencial para el control de insectos plaga.

## Estrategias de control de insectos plaga utilizando feromonas

Como ya se ha mencionado, las feromonas sintéticas son utilizadas dentro de programas de manejo de plagas para regular sus poblaciones, y tienen diferentes aplicaciones como en el monitoreo o detección de plagas, captura masiva, atraccidas, interrupción de cópula y evaluación de resistencia a insecticidas, entre otras. A continuación, se explica cómo se utilizan las feromonas para cada una de estas estrategias.

### Monitoreo

Uno de los principales usos de las feromonas en el control de plagas agrícolas es el monitoreo de las poblaciones de insectos en los cultivos, con el fin de facilitar la toma de decisiones. Las grandes ventajas que tienen las feromonas para ser utilizadas en el monitoreo es su alta especificidad, es decir, solo atraen la especie de interés, y la alta sensibilidad de los

insectos hacia estas. Además, las feromonas pueden ser particularmente importantes para el monitoreo de especies crípticas que serían difíciles de muestrear con otros métodos (Burkholder, & Ma, 1985). El principio de utilizar feromonas como sistemas de monitoreo es que, al tener una buena idea sobre las poblaciones de insectos en condiciones de campo (Grant, 1991) o de almacenamiento (Campion, Hall, & Pevett, 2011), se puede planificar de forma más eficiente el uso de agroquímicos o controladores biológicos. Un prerequisite para utilizar este método es que antes de implementarlo es necesario determinar los umbrales de acción relacionados con las capturas de insectos en las trampas. La mayor ventaja del uso de feromonas es la facilidad de muestreo, ya que solo requiere del conteo de insectos en las trampas.

Otro uso importante de las feromonas es el monitoreo de especies potencialmente invasoras. Gracias a su alta sensibilidad, son excelentes para detectar insectos



exóticos de importancia económica en los puertos, cruces fronterizos u otras zonas de riesgo. En este sentido, las feromonas sirven como sistema de alerta temprana y permiten tomar medidas correctivas antes de que las poblaciones se establezcan (Bogich, Liebhold, & Shea, 2008; Brockerhoff, Jones, Kimberley, Suckling, & Donaldson, 2006; Kriticos, Potter, Alexander, Gibb, & Suckling, 2007).

## Capturas masivas y las feromonas como atracticidas

Al igual que el uso de las feromonas para el monitoreo de poblaciones, su función atrayente también se puede utilizar directamente para controlar las poblaciones de los insectos. Ambos sistemas se basan en atraer grandes cantidades de individuos de la especie blanco, para reducir su población efectiva. La diferencia es que en la captura masiva los insectos son retenidos en las trampas, mientras que, cuando las feromonas son utilizadas como atracticidas, en vez de trampas se usan alimentos o superficies impregnadas con feromonas y plaguicidas para matar los insectos directamente. Ambas estrategias funcionan mejor para insectos que tienen feromonas de agregación, dado que se eliminan tanto los machos como las hembras de la población, mientras que cuando se utilizan feromonas sexuales, normalmente solo se están eliminando los machos, lo que tiene un efecto menor sobre la población efectiva (El-Sayed, Suckling, Byers, Jang, & Wearing, 2009; El-Sayed, Suckling, Wearing, & Byers, 2006). En la práctica, estos métodos se han utilizado sobre todo en coleópteros y en algunas especies de lepidópteros, principalmente en condiciones de invernadero. Ambas estrategias tienen la ventaja de funcionar como medidas de control preventivas y correctivas.

## La interrupción de la cópula

La interrupción de la cópula (*mating disruption*) es uno de los métodos más utilizados para el control de insectos con feromonas. En contraposición con los métodos anteriores, la interrupción de cópula no necesariamente funciona atrayendo a los insectos, sino que

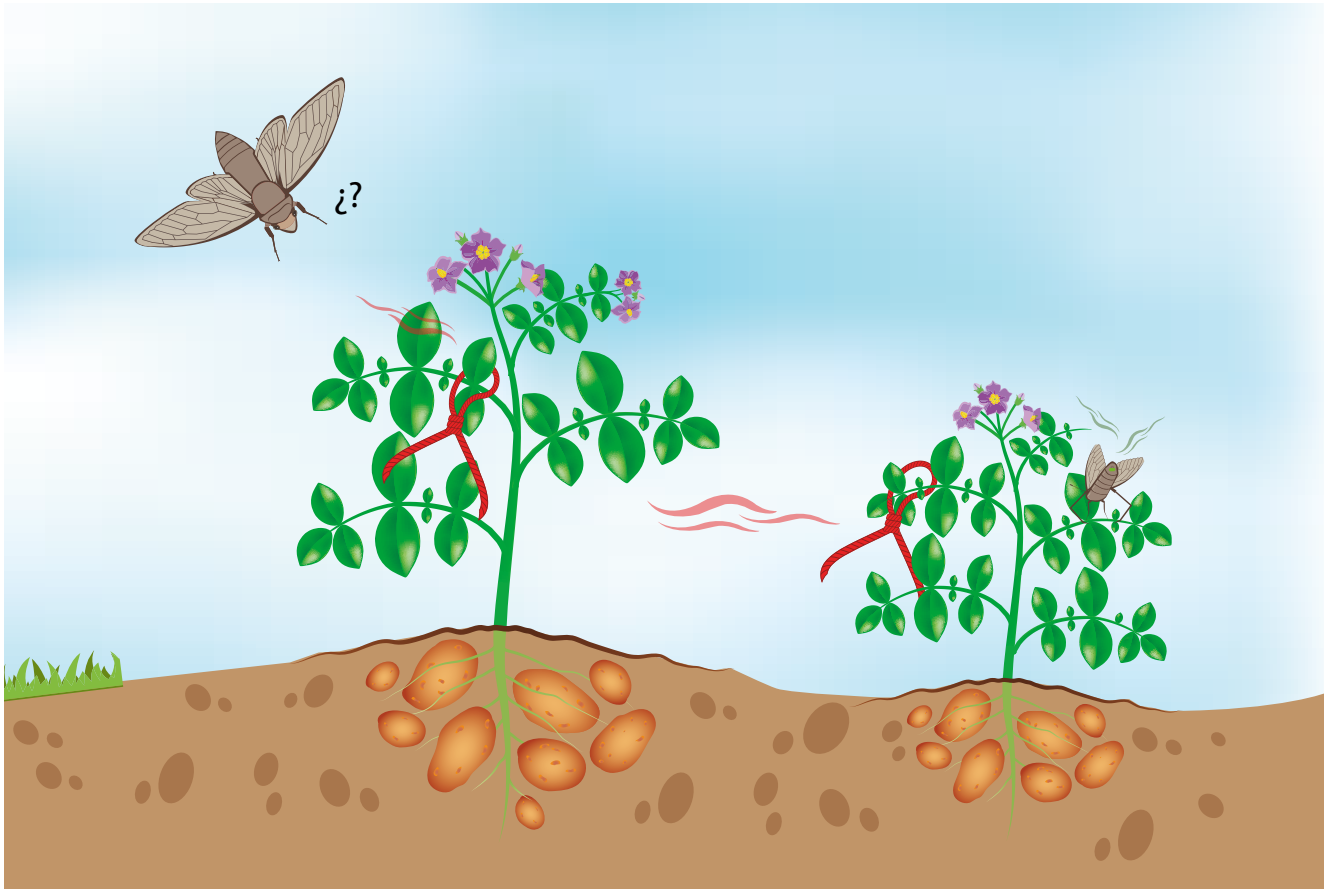
se basa en inundar un cultivo con grandes cantidades de feromona, para interrumpir la comunicación entre hembras y machos. El principio básico es que, al haber una cantidad tan grande de feromona en el ambiente, los machos no logran encontrar a las hembras, no hay cópula y no hay descendencia. Para lograr esto, normalmente se utiliza un buen número de dispensadores de feromona, que liberan gran cantidad de feromona en el ambiente, de forma continua y a lo largo de la temporada de cultivo (ver capítulo 15 sobre Investigación y desarrollo de feromonas). El mecanismo por el cual funciona la interrupción de la cópula no es claro y puede variar dependiendo de la especie y de la forma en la que se plantea el sistema. Se han propuesto dos tipos de mecanismos: la interrupción competitiva y la interrupción no-competitiva. En la primera, los dispensadores estarían compitiendo directamente con las hembras; es decir, los dispensadores atraen machos directamente, de forma más eficiente, o crean gradientes químicos falsos en el aire que estos persiguen sin lograr encontrar una hembra. En la segunda hay mecanismos más variados que pueden afectar la fisiología de los insectos, entre los que se encuentra la inducción del cambio del período activo del sexo que responde a la feromona, ya que, al estar presente durante todo el día, pueden estar respondiendo a esta en momentos en los que las hembras no la están liberando. De manera similar, al haber una gran cantidad de feromonas en el ambiente, puede ocurrir una supresión en la liberación de feromonas por parte de las hembras, dado que estas también tienen la capacidad de detectar las feromonas y modular su liberación si hay alta competencia. Otra opción es que las altas concentraciones de feromona lleven a cambios en el sistema olfativo de los insectos receptores como la habituación (se acostumbran al olor y paran de responder a este), o la sobrecarga neural (las neuronas se agotan de responder y dejan de funcionar correctamente) (Miller & Gut, 2015).

La interrupción de la cópula se ha implementado en el control de polillas de aproximadamente 20 especies en más de 750.000 ha, y ha tenido un crecimiento importante en las últimas décadas (Miller & Gut, 2015; Witzgall, Kirsch, & Cork, 2010). Esta herramienta no solo se utiliza en el control de plagas agrícolas y forestales, sino que también ha sido importante en la erradicación y manejo de especies invasoras (Lance, Leonard, Mastro, & Walters, 2016). La mayor desventaja de este sistema



es que, para su buen funcionamiento, debe ser utilizado en cultivos de grandes extensiones, preferiblemente como parte de programas de manejo regionales, ya que sufre fuertemente del “efecto borde” gracias a la migración de hembras copuladas. Otra desventaja es

que la interrupción de la cópula es una estrategia netamente preventiva; cuando las poblaciones en un cultivo son altas, la efectividad de la interrupción de la cópula cae rápidamente (Welter et al., 2005; Witzgall et al., 2010) (figura 8.3).



**Figura 8.3.** Esquema que explica la interrupción de cópula mediante el uso de feromonas.

Fuente: Elaboración propia

## Evaluación de resistencia

Otro uso de las feromonas se relaciona con estudios de desarrollo de resistencia hacia insecticidas químicos por parte de diferentes poblaciones de insectos. En este caso, las feromonas se utilizan de la misma forma descrita para lograr el efecto atraccida, pero se incorporan trampas de captura para determinar si los insectos efectivamente se están muriendo al ser expuestos a los insecticidas, o si hay resistencia en la población. Este método es rápido y permite evaluar poblaciones de campo sin tener que hacer capturas o mantener crías (Haynes, Miller, Staten, Li, & Baker, 1986).

## Las cairomonas y su interacción con las feromonas

En el contexto de la ecología de los insectos, las cairomonas son compuestos que ayudan a encontrar fuentes de alimento o plantas hospederas para la oviposición. En el control de insectos plaga, las cairomonas han sido utilizadas con éxito principalmente contra moscas de la fruta, mediante cebos de proteína hidrolizada en estado de fermentación (ver capítulo 23 sobre ecología química microbiana). Sin embargo, aunque existen muchos estudios sobre las



caïromonas basadas en plantas hospederas de diferentes insectos, estas no han sido de gran importancia en el control de plagas. A manera de ejemplo, investigadores de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA) y de la Universidad de Ciencias Agrícolas de Suecia han determinado que la polilla guatemalteca de la papa no solo puede diferenciar y elegir entre diferentes tubérculos gracias a las caïromonas (Karlsson et al., 2013), sino que también puede utilizar las caïromonas producidas durante diferentes estados fenológicos y por diferentes partes de la planta, para ayudar a localizar hospederos que serían buenos sitios de ovoposición (Karlsson et al., 2009; Karlsson, Proffit, & Birgersson, 2017).

Aunque las caïromonas producidas por las plantas son complejas, la combinación de técnicas electrofisiológicas, análisis químico y experimentos comportamentales permite determinar cuáles compuestos son responsables de inducir diferentes comportamientos y así recrear la caïromona sintética (Borrero-Echeverry et al., 2015; Saveer et al., 2012). De once compuestos producidos por plantas de algodón, se determinó que la mezcla de solo cuatro de estos es suficiente para lograr una atracción similar a aquella producida por la planta en la polilla *Spodoptera littoralis* (Borrero-Echeverry et al., 2015). De la misma forma, este tipo de experimentos también permite determinar cuáles compuestos dentro del olor de las plantas hospederas reducen la atracción y, de esta forma, producir caïromonas sintéticas aún más atractivas (Borrero-Echeverry et al., 2015; Bruce & Pickett, 2011; Hatano et al., 2015). Sin embargo, contrario a la situación de las feromonas, aun conociendo caïromonas sintéticas más atractivas que las plantas hospederas, estas no han logrado ser utilizadas exitosamente en el control de insectos, salvo en algunos casos muy puntuales.

El principal problema del uso de caïromonas en el control de insectos es la alta concentración que se requiere para su aplicación en campo (Metcalf & Metcalf, 1992). Aunque la caïromona sintética sea más atractiva que la caïromona natural, esta tendría que competir con las concentraciones de los compuestos que son producidos por un cultivo, sin que la fidelidad de la muestra se diluyera en el aroma saturado del cultivo, lo que es técnica y económicamente inviable (Metcalf & Metcalf, 1992). En contraste, las feromonas sexuales tienen la ventaja de ser detectadas

en concentraciones minúsculas y de ser compuestos, en su mayoría, que no son producidos por las plantas y que, por ende, se pueden discriminar en un fondo de olores vegetales.

Esto no significa que las caïromonas y los volátiles de las plantas hospederas no sean de gran importancia en la comunicación y uso de las feromonas en el control de insectos. Las interacciones entre las feromonas y las caïromonas son el enfoque de creciente interés y son de gran importancia para su uso y aplicación (Borrero-Echeverry, 2016; Deisig, Dupuy, Anton, & Renou, 2014; Dickens, Jang, Light, & Alford, 1990; Dowd & Bartelt, 1991; Party, Hanot, Busser, Rochat, & Renou, 2013; Pregitzer et al., 2012). En coleópteros, que utilizan feromonas de agregación, se ha visto que los volátiles de plantas no-hospederas interrumpen e inhiben la atracción hacia la feromona (Dickens, Billings, & Payne, 1992; Zhang & Schlyter, 2003). En lepidópteros se ha observado que los olores de plantas no-hospederas o los volátiles producidos por plantas hospederas previamente atacadas por insectos inhiben la atracción hacia las feromonas (Borrero-Echeverry, 2016; Hatano et al., 2015; Party et al., 2013). Por otra parte, se ha demostrado sinergismo entre feromonas y caïromonas, que ha sido utilizado de forma masiva en el control de insectos. Tal es el caso de las trampas para captura masiva del curculionido *Rhynchophorus palmarum*, que se ceban con la feromona del picudo y con trozos de caña de azúcar (Oehlschlager, 2005). De igual manera, los volátiles producidos por los troncos de las bananeras incrementan la atracción de adultos de *Cosmopolites sordidus* hacia la feromona sintética, aumentando las capturas en trampas (Tinzaara, Dicke, Van Huis, Van Loon, & Gold, 2003; Tinzaara, Gold, Dicke, Van Huis, & Ragama, 2007). En lepidópteros, la mezcla de caïromonas, el éster de la pera y las feromonas (codelmonas) se usa para aumentar la eficiencia de las trampas en el monitoreo de *Cydia pomonella* (Knight, Hilton, & Light, 2005; Light et al., 2001; Trona et al., 2010). Estos ejemplos, entre otros, demuestran la importancia y el potencial que tienen los volátiles de plantas hospederas y no-hospederas en el uso de feromonas. La mejor comprensión de cómo los volátiles producidos por las plantas interactúan con las feromonas y de la ecología de los insectos llevará a que las estrategias de control con base en feromonas sean cada vez más eficaces y tengan mayor penetración en los mercados.



## Las feromonas en el panorama internacional

Las estrategias de manejo integrado de plagas (MIP) requieren de una comprensión completa sobre la biología y la historia de vida de las plagas y de sus enemigos naturales dentro de cualquier ecosistema. El monitoreo de insectos es fundamental en la toma de decisiones para el uso racional del control químico, pues en condiciones prácticas sirve como sistema de advertencia, previsión y diagnóstico temprano; sin embargo, este exige un respaldo científico sólido y debe hacerse con la asesoría de profesionales calificados.

Muchas feromonas de insectos han sido identificadas en el pasado y están comercialmente disponibles para capturar y para controlar polillas, escarabajos, moscas y muchos otros insectos. Witzgall, Lindblom, Bengtsson y Toth (2004) establecieron que a nivel mundial había cerca de 1.600 feromonas. Al respecto, la base de datos Pherobase enumera cientos de feromonas sexuales para diferentes usos, entre las que se encuentran aquellas con fines de monitoreo para ejercer un control químico racional (El-Sayed, 2017a), las utilizadas para captura masiva

(El-Sayed, 2017b) y las que se usan para interrupción de la cópula (El-Sayed, 2017c). Aunque muchas de estas se encuentran disponibles comercialmente, otras tantas sólo han sido desarrolladas con fines de investigación. Pherobase comprende información completa sobre feromonas y otros semioquímicos de más de 7.500 especies y 6.500 compuestos, de los que cerca de 3.000 hacen parte de feromonas. Asimismo, se enumera la ocurrencia de estos semioquímicos dentro de los varios taxa animal, ofrece datos sobre su espectrometría de masas, índice de retención de Kovats, resonancia magnética nuclear (RMN), síntesis, fórmulas y estructuras químicas 2D y 3D. Esta base de datos presenta el índice de retención de Kovats para más de 12.000 compuestos orgánicos en 35.000 registros con sus respectivas referencias bibliográficas.

El uso de feromonas como atracticidas se ha reportado para 34 especies de insectos (tabla 8.1), la mayoría pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Diptera y Lepidoptera, aunque se reportan dos casos en Isoptera.

**Tabla 8.1.** Ejemplos de las feromonas estudiadas a nivel mundial como atracticidas de insectos

Género	Nombre común	Familia	Orden	Referencias*
<i>Anastrepha ludens</i>	Mosca mexicana de la fruta	Tephritidae	Diptera	Robacker y Czokajlo (2005)
<i>Anthonomus grandis</i>	Picudo del algodón	Curculionidae	Coleoptera	Lingren y Dean (1982), McKibben et al. (1990)
<i>Bactrocera dorsalis</i>	Mosca oriental de la fruta	Tephritidae	Diptera	Chiu y Chu (1988), Alyokhin et al. (2000), Cunningham et al. (1975), Vargas et al. (2003)
<i>Ceratitis capitata</i>	Mosca mediterránea de la fruta	Tephritidae	Diptera	Katsoyannos y Papadopoulos (2004), Ros et al. (2002)
<i>Cydia pomonella</i>	Carpocapsa o polilla del manzano	Tortricidae	Lepidoptera	Losel et al. (2000), Alma et al. (2001), Angeli et al. (2000), Charmillot et al. (1998), Knight et al. (2002)

(Continúa)



(Continuación tabla 8.1)

Género	Nombre común	Familia	Orden	Referencias*
<i>Grapholita molesta</i>	Polilla oriental del duraznero	Tortricidae	Lepidoptera	Evenden y McLaughlin (2004a, 2004b), Evenden et al. (2005)
<i>Musca domestica</i>	Mosca doméstica o común	Muscidae	Diptera	Hanley, 2004
<i>Pectinophora gossypiella</i>	Gusano rosado del algodón	Gelechiidae	Lepidoptera	Butler y Las (1983), Flint y Merkle (1984), Lingren y Dean (1982)
<i>Plutella xylostella</i>	Palomilla dorso de diamante, polilla de la col	Plutellidae	Lepidoptera	Maxwell et al. (2006)
<i>Spodoptera exigua</i>	Gardama, rosquilla verde o gusano soldado	Noctuidae	Lepidoptera	Cheng et al. (1988)
<i>Spodoptera littoralis</i>	Rosquilla negra	Noctuidae	Lepidoptera	De Souza et al. (1992)
<i>Tecia solanivora</i>	Polilla centroamericana de la papa, polilla guatemalteca o guata	Gelechiidae	Lepidoptera	Becerra y Corredor (2001)

\* Las referencias corresponden a ejemplos de estudios sobre las feromonas de cada insecto citadas por El-Sayed (2017a). La tabla y lista completa de insectos y referencias se encuentra en los suplementarios del capítulo y se basan en la información disponible en Pherobase. La mención a feromonas reportadas en este documento para el propósito descrito obedece a publicaciones científicas y no representan recomendación para un uso particular por los autores de este documento, ni por las organizaciones a las que pertenecen los autores.

Fuente: Adaptada de El-Sayed, (2017a)

Para la captura masiva de insectos, se reportan feromonas de 109 especies de insectos, en su mayoría Coleoptera, Diptera y Lepidoptera, aunque se suman tres casos para Homoptera, y uno para cada uno de los órdenes Isoptera, Thysanoptera e Hymenoptera (tabla 8.2). El uso de feromonas para la interrupción de la cópula ha sido la técnica más reportada (145 especies de insectos de un total de 147), la mayoría para Lepidoptera, seguido por siete casos en el orden Coleoptera, cinco en Homoptera, tres en Heteroptera y uno en Hemiptera, además de dos en la clase Arachnida del orden Acarina (tabla 8.3).

La mayoría de los reportes citados en Pherobase provienen de Estados Unidos, Canadá, Japón, Suecia, Alemania, Suiza, Italia, Francia, Australia, Nueva Zelanda e Israel, entre otros. Muy pocas publicaciones corresponden a países de África, así como a la mayoría de países de Asia, Centroamérica y Sudamérica. En este último caso, los países que más publicaciones han generado son Costa Rica, Brasil y Chile. Colombia solo aparece en una publicación sobre captura masiva de *Anthonomus grandis* (Suárez-Gómez & Castro-Ortega, 1990) (tabla 8.1), en tres publicaciones sobre *Tecia solanivora* relacionadas con monitoreo (Becerra



& Corredor, 2001; Bosa et al., 2005, 2006) y en dos publicaciones sobre interrupción de la cópula (Bosa et al., 2005, 2006) (tabla 8.3).

Los insectos que han merecido más publicaciones respecto a su control con feromonas mediante interrupción de la cópula son *Cydia pomonella*, *Grapholita molesta*, *Lobesia botrana*, *Lymantria dispar*, *Pectinophora*

*gossypiella*, seguidos por *Adoxophyes orana*, *Anarsia lineatella*, *Chilo suppressalis*, *Choristoneu*. En captura masiva se destacan *P. gossypiella*, *Plutella xylostella*, *C. fumiferana*, *C. suppressalis*, *Bactrocera oleae*, *Ceratitis capitata*, *C. pomonella*, *Ips typographus* y *S. littoralis*, mientras que para la captura con fines de control químico se destacan principalmente *C. pomonella* y *Bactrocera oleae*.

**Tabla 8.2.** Ejemplo de feromonas estudiadas a nivel mundial para captura masiva de insectos

Género	Nombre común	Familia	Orden	Referencias*
<i>Anthonomus grandis</i>	Picudo del algodón	Curculionidae	Coleoptera	Gómez y Ortega (1990)
<i>Bactrocera dorsalis</i>	Mosca oriental de la fruta	Tephritidae	Diptera	Cunningham y Suda (1986)
<i>Ceratitis capitata</i>	Mosca mediterránea de la fruta	Tephritidae	Diptera	Alemaný et al. (2006), Avery et al. (1994), Katsoyannos et al. (1999), McQuate et al. (2005), Ortu y Prota (1988)
<i>Cosmopolites sordidus</i>	Gorgojo del banano	Curculionidae	Coleoptero	Tinzaara et al. (2005)
<i>Cydia pomonella</i>	Carpocapsa o polilla del manzano	Tortricidae	Lepidoptera	Ghizdavu (1984), Gut et al. (1992), Kilic et al. (1999), Maitlen et al. (1976), Pawar y Tuhan (1985)
<i>Glossina fuscipes fuscipes</i>	Mosca tse-tse	Glossinidae	Diptera	Sciarretta et al. (2005)
<i>Grapholita molesta</i>	Polilla oriental del duraznero	Tortricidae	Lepidoptera	Meng et al. (1985)
<i>Ips typographus</i>	Escarabajo de la corteza del abeto	Scolytidae	Coleoptera	Babuder et al. (1996), Bakke (1981), Garner et al. (1984), Fang et al. (1984), Lakatos (1999), Vaupel et al. (1985)
<i>Lobesia botrana</i>	Polilla del racimo de la vid	Tortricidae	Lepidoptera	Gurevitz y Gothilf (1981)
<i>Lymantria dispar</i>	Polilla gitana asiática	Lymantriidae	Lepidoptera	Beroza et al. (1973), Marshall y Clark (1985)
<i>Phthorimaea operculella</i>	Polilla de la papa	Gelechiidae	Lepidoptera	Raman (1988)

(Continúa)



(Continuación tabla 8.2)

Género	Nombre común	Familia	Orden	Referencias*
<i>Plutella xylostella</i>	Palomilla dorso de diamante, polilla de la col	Plutellidae	Lepidoptera	Chow et al. (1977), Hallett et al. (1995), Ho et al. (1988), Maa et al. (1987), Mottus et al. (1996), Reddy y Urss (1997), Wang et al. (2004a)
<i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	Picudo rojo de la palma	Curculionidae	Coleoptera	Faleiro y Satarkar (2003), Faleiro et al. (2003), Soroker et al. (2005), Vidyasagar et al. (2000)
<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Picudo del cocotero, picudo negro de la palma	Curculionidae	Coleoptera	Alpizar, et al. (2002), Oehlschlager et al. (2002), Osorio et al. (2003)

\* Las referencias corresponden a ejemplos de estudios sobre las feromonas de cada insecto citadas por El-Sayed (2017b). La tabla y lista completa de insectos y referencias se encuentra en los suplementarios del capítulo y se basan en la información disponible en Pherobase. La mención a feromonas reportadas en este documento para el propósito descrito obedece a publicaciones científicas y no representan recomendación para un uso particular por los autores de este documento, ni por las organizaciones a las que pertenecen los autores.

Fuente: Adaptada de El-Sayed (2017b)

Los semioquímicos (feromonas y kairomonas) hacen parte de los bioplaguicidas bioquímicos, ya que son sustancias naturales o sintéticas derivadas equivalentes, que tienen un modo de acción no tóxico para las plagas blanco y han demostrado su reducida o nula toxicidad para los seres humanos y el medio ambiente. La Agencia de Protección Ambiental (Environmental Protection Agency [EPA]) de Estados Unidos regula el uso de plaguicidas bajo la autoridad de dos estatutos federales: la Ley federal de insecticidas, fungicidas y rodenticidas (Fifra) y la ley federal de alimentos, medicamentos y cosméticos (FFDCA) (EPA, 2017). En el caso de feromonas, la EPA reconoce que su uso presenta menor riesgo que los plaguicidas convencionales, ya que tienen propiedades únicas de especificidad con respecto a su huésped. Para promover su uso, dicha entidad estableció un programa regulatorio flexible que confiere permisos de uso experimental con feromonas (EUP, por su sigla en inglés), que aceptan que el ingrediente activo tenga ajustes durante el curso de la experimentación.

La EPA, como resultado del programa de alivio regulatorio de feromonas, también estableció exenciones de

requisitos para muchos de los auxiliares de formulación utilizados en el producto final. Además, las feromonas etiquetadas para su uso exclusivo en trampas no están sujetas a la regulación bajo Fifra. No obstante, el uso de feromonas en trampas en combinación con plaguicidas convencionales, o que requieran métodos de aplicación (distintos de las trampas) o para fines distintos de los definidos para monitoreo, son sujeto de la regulación Fifra (Leahy, Mendelsohn, Kough, Jones, & Berckes, 2014). La promoción del uso de feromonas en Estados Unidos ha llevado a que diversos países del mundo flexibilicen su regulación para facilitar el registro de este tipo de compuestos, por lo que se espera un mayor uso de estas en los años venideros.

El panorama internacional del uso de feromonas es positivo y muestra buen crecimiento. Uno de los casos más exitosos de su aplicación para controlar insectos plaga es en la interrupción de la cópula del gusano de la manzana, *Cydia pomonella*. En 2010 se estaban manejando más de 210.000 ha de manzana a nivel mundial utilizando esta técnica, y la producción anual de la feromona “codlemone” era de 25 t, el doble de lo producido en 2005 (Witzgall et al., 2010). En 2015,



se estimó que mediante el método de interrupción de la cópula se trataron cerca de 800.000 ha de diferentes cultivos y 20 especies de insectos, lo que representa un crecimiento del 75 % frente a la cifra de 2005 (Miller & Gut, 2015). Para el caso de monitoreo, captura

masiva y uso de feromonas como atraccidas, se estima que se producen más de 20 millones de unidades y, aunque no existen cifras concretas, se manejaban más de 1.000.000 de ha de diferentes cultivos con estos métodos (Witzgall et al., 2010).

**Tabla 8.3.** Ejemplo de feromonas estudiadas a nivel mundial para interrupción de la cópula de insectos

Género	Nombre común	Familia	Orden	Referencias*
<i>Anthonomus grandis</i>	Picudo del algodón	Curculionidae	Coleoptera	Villavaso (1982), Villavaso y McGovern (1981)
<i>Cydia pomonella</i>	Carpocapsa o polilla del manzano	Tortricidae	Lepidoptera	Carde, et al. (1977a), Charmillot (1978), Knight et al., (1995), Knight et al. (2005), Shorey y Gerber (1996a), Stelinski et al. (2004), Stelinski et al. (2005b), Tasin et al. (1998), Witzgall et al. (1996), Witzgall et al. (1999)
<i>Grapholita molesta</i>	Polilla oriental del duraznero	Tortricidae	Lepidoptera	Carde et al. (1975b), Carde et al. (1977b), Gentry et al. (1975), Iacob y Iacob (1987), Kyparissoudas (1989a, 2001), Rice (1987), Stelinski et al. (2004), Vickers et al. (1985), Yang et al. (2003)
<i>Heliothis zea</i>	Gusano del maíz, Gusano elotero	Noctuidae	Lepidoptera	Carlson y McLaughlin (1982), Carpenter et al. (1982), Cross et al. (1980), Mitchell et al. (1975), Mitchell et al. (1976), Shaver y Lopez (1982)
<i>Lobesia botrana</i>	Polilla del racimo de la vid	Tortricidae	Lepidoptera	Arn y Rauscher (1987), Carles et al. (1979), Emery y Schmid (2001), Krieg et al. (1987), Stockel et al. (1992), Varner y Ioriatti (1992), Yamamoto y Fukumoto (1989)
<i>Lymantria dispar</i>	Polilla gitana asiática	Lymantriidae	Lepidoptera	Beroza et al. (1973), Cameron et al. (1974), Carde, et al. (1975c), Granett y Doane (1975), Schwalbe et al. (1974), Tcheslavskaja et al. (2005), Thorpe et al. (2000)
<i>Pectinophora gossypiella</i>	Gusano rosado del algodón	Gelechiidae	Lepidoptera	Cardé et al. (1998), Critchley et al. (1983), Flint y Merkle (1983), Haynes et al. (1984), Huber et al. (1979), McLaughlin et al. (1972), Miller et al. (1990), Van Buskirk et al. (2002)

(Continúa)



(Continuación tabla 8.3)

Género	Nombre común	Familia	Orden	Referencias*
<i>Plutella xylostella</i>	Palomilla dorso de diamante, polilla de la col	Plutellidae	Lepidoptera	Chisholm et al. (1984), Chow et al. (1984), Lin et al. (1984), McLaughlin et al. (1994), Mitchell et al. (1997a), Mitchell (2002), Zilahi et al. (1995)
<i>Spodoptera exigua</i>	Gardama, rosquilla verde o gusano soldado	Noctuidae	Lepidoptera	Dong y Du (2002), Hayashi et al. (1992), Mitchell et al. (1997), Park y Kim (1995), Shorey et al. (1994), Shorey y Gerber (1996b), Takai y Wakamura (1990a), Wakamura et al. (1987a), Yoo et al. (1995)
<i>Spodoptera litura</i>	Cogollero del tabaco	Noctuidae	Lepidoptera	Kawasaki y Miyashita (1976), Kitamura y Kobayashi (1985), Miyashita et al. (1976), Oyama (1977), Oyama y Wakamura (1977), Rao et al. (1989), Srinivas y Rao (1999), Yushima et al. (1975)
<i>Tecia solanivora</i>	Polilla centroamericana de la papa, polilla guatemalteca o guata	Gelechiidae	Lepidoptera	Bosa, Cotes-Prado, Fukumoto, Bengtsson y Witzgall (2005, 2006)
<i>Tuta absoluta</i>	Polilla del tomate	Gelechiidae	Lepidoptera	Ferrara et al. (2001), Filho et al. (2000)

\* Las referencias corresponden a ejemplos de estudios sobre las feromonas de cada insecto citadas por El-Sayed (2017c). La tabla y lista completa de insectos y referencias se encuentra en los suplementarios del capítulo y se basan en la información disponible en Pherobase. La mención a feromonas reportadas en este documento para el propósito descrito obedece a publicaciones científicas y no representan recomendación para un uso particular por los autores de este documento, ni por las organizaciones a las que pertenecen los autores.

Fuente: Adaptada de El-Sayed (2017c)

Según Grand View Research (2015), se estima que en 2020 el mercado de feromonas se aproximará a los 2.451 millones de dólares y tendrá un crecimiento anual cercano al 5,5 %, en todas las regiones del

mundo. Estas cifras resaltan la importancia de la investigación en feromonas, su aplicación y el crecimiento de la industria que las produce y comercializa a nivel mundial.

## Las feromonas en el panorama latinoamericano

Las feromonas se comenzaron a investigar en Latinoamérica en la década de los años setenta. Desde entonces, y principalmente desde la década de los años noventa, las feromonas han sido de gran importancia en los programas nacionales de monitoreo, erradica-

ción y control de muchas especies de insectos plaga. Aunque países como Argentina y Brasil han sido los promotores más importantes de la investigación y desarrollo de estas tecnologías, la región ha tenido un crecimiento propio tanto en términos de investigación



como en la industria, como se puede evidenciar por la formación de la Asociación Latinoamericana de Ecología Química en 2009, y de empresas líderes en la producción de feromonas comerciales como ChemTica Internacional S. A., en Costa Rica, y Bio Controle, en Brasil. A continuación, se citan algunos de los casos más exitosos del uso de feromonas en Latinoamérica.

## Algodón

El algodón, *Gossypium hirsutum*, ha sido uno de los renglones comerciales más importantes de la economía en los países productores a nivel mundial. El continente americano es el segundo productor de algodón entre los cinco continentes y solo Latinoamérica aporta el 28 % del total de la producción (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO], 2017). El picudo del algodonero, *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae), es una de las principales limitantes fitosanitarias del cultivo en América. Hacia 1892, *A. grandis* se reportó en México; para 1920, en Estados Unidos, y posteriormente la plaga migró a Venezuela y Colombia en 1950. De ahí, la plaga se estableció en todos los países productores de Latinoamérica (Stadler & Buteler, 2007).

Desde entonces, el picudo del algodonero puso en riesgo la economía y sustento de miles de familias dependientes del cultivo del algodón a lo largo del continente. El principal método de control de la plaga son los insecticidas químicos que, junto con su uso indiscriminado y falta de asistencia técnica, desencadenan una serie de problemas ambientales, de salud pública y económicos que afectan directamente a la sociedad.

En 1990, el Boll Weevil Research Lab., del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA, por su sigla en inglés), desarrolló el “Bait Stick” o tubo mata-picudo (TMP) para países de habla hispana. En 1993, la EPA otorgó al USDA el primer registro y permiso para uso experimental de feromonas en campo (control etológico), como método de manejo alternativo al uso de insecticidas químicos contra *A. grandis*. Desde entonces, esta tecnología fue incluida en los programas de erradicación del picudo del algodonero en los EE. UU.

La tecnología del TMP llegó a Latinoamérica en 1994. En Argentina, el Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria de ese país (Senasa Argentina) estableció el “Programa de Prevención y Erradicación del Picudo del Algodonero”, teniendo como eje central el uso de TMP, que a la fecha es vigente en el país (Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria [Senasa Argentina], 2015). Posteriormente, Bolivia y Perú (Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria de Perú [Senasa Perú] & Servicio Nacional de Sanidad Agropecuaria e Inocuidad Alimentaria de Bolivia [Senasag], 2001), Brasil (Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento [MAPA], 2011), Paraguay (Ministerio de Agricultura y Ganadería [MAG], 2008) y Colombia (Gómez, Galindo, Mondragón, & Lobatón, 2000), respectivamente, establecieron programas nacionales de erradicación de *A. grandis*. El caso de *A. grandis* es de gran importancia, ya que es el único en el que prácticamente todos los países productores de la región han establecido programas tanto de monitoreo como de control utilizando feromonas. También es importante resaltar que existe un programa binacional para el monitoreo y manejo del picudo del algodonero entre Bolivia y Perú. Actualmente el Perú es el único país productor de Sudamérica libre de *A. grandis*. Este acuerdo permite que Bolivia pueda importar fibra de algodón del Perú (el 80 % de su producción) al permitir que Perú vigile y participe en el programa de manejo integrado del algodón de Santa Cruz de Bolivia (Senasa Perú & Senasag, 2001).

## Palma de aceite

El segundo aceite de origen vegetal más producido en el mundo es obtenido de la palma de aceite, o palma africana, *Elaeis guineensis*, después del aceite de soja. La palma de aceite fue introducida a Latinoamérica en la década de 1920 por la United Fruit Company (Berger & Martin, 2000). El cultivo de palma en América ha crecido de 250 ha en Guatemala en 1940 a aproximadamente 1,1 millones de ha en 2016 (IndexMundi, 2016), mostrando su alto potencial productivo, superando a otros cultivos tradicionales tales como la soja, la colza, el girasol y la oliva; no obstante, a pesar de que ocupa el segundo lugar en



producción, el aceite de palma es el más comercializado en el mundo. En América, Colombia es el principal productor de aceite de palma y el quinto país con mayor producción, después de Malasia, Indonesia, Nigeria y Tailandia (FAO, 2017).

Al igual que todos los monocultivos en el mundo, la palma de aceite es susceptible a limitantes fitosanitarias entre las que se destaca la pudrición del cogollo (causado por *Phytophthora palmivora*) y el daño directo e indirecto causado por el picudo *Rhynchophorus palmarum*. Este último en estado larval puede causar la muerte de una palma tan solo con tres individuos, consumiendo todo tipo de tejido vegetal (Aldana de la Torre, Aldana de la Torre, & Moya, 2011). Además, es vector principal del agente causal de una de las más importantes enfermedades del cultivo de palma de aceite y coco en América: el anillo rojo-hoja corta causada por el nematodo *Bursaphelenchus cocophilus* (Hagley, 1963). A pesar de la amplia distribución del cultivo de palma de aceite en el mundo, *R. palmarum* solamente está reportado en el continente americano, donde se distribuye desde el sureste de California y Texas en Estados Unidos, hasta Argentina y Paraguay en América del Sur; los países donde se reporta mayor daño son Costa Rica, Colombia, Venezuela y Brasil (Esparza-Díaz, Olguin, Carta, Skantar, & Villanueva, 2013). Al estar *R. palmarum* restringido principalmente a Sur y Centro América, es uno de los mejores ejemplos de desarrollo y aplicación de una feromona para el control de una plaga en Latinoamérica.

Rochat, González, Mariau, Villanueva y Zagatti (1991) registraron una feromona de agregación emitida por machos de *R. palmarum*, y observaron que ambos sexos respondían a esta. En este mismo año describieron los dos compuestos específicos de la feromona de agregación, que fue denominada *Rhynchophorol* (Rochat, Malosse, et al., 1991), nombre que a la fecha se le asignó al producto comercial que es vendido como bioinsumo de uso agrícola. Durante los siguientes años, Química Internacional desarrolló el proceso de síntesis a gran escala de la feromona y las primeras formulaciones de *Rhynchophorol* (Oehlschlager, Chinchilla, Castillo, & González, 2002; Oehlschlager, Chinchilla, & González, 1993a; Oehlschlager, Chinchilla, Jiron, Morgan, & Mexzon, 1993b; Oehlschlager et al., 1992). La experiencia previa utilizando trozos de tronco de palma con insecticidas químicos (Chinchilla, Menjivar,

& Arias, 1990; Mariau, 1968; Morin, Lucchini, Araujo, Ferreira, & Fraga, 1986) ayudó al desarrollo de trampas diez veces más efectivas que aquellas en que solo se utilizaba *Rhynchophorol* para atraer y matar insectos (Chinchilla, González, & Oehlschlager, 1993; Oehlschlager et al., 1993a; Oehlschlager et al., 1992). Sin embargo, la necesidad de reemplazar los trozos de caña cada dos o tres semanas para mantener la atracción de las trampas es responsable de la mitad de los costos del control de *R. palmarum* (Oehlschlager, 2016). Al respecto, varios autores determinaron que los derivados de la fermentación de la caña, en conjunto con la feromona, contribuyen a la efectividad de las trampas (Faleiro & Satarkar, 2005; Giblin-Davis et al., 1996), particularmente el acetato de etilo que, al formularlo con *Rhynchophorol* y aplicado con trozos de caña, puede incrementar las capturas en las trampas entre dos y cinco veces (Jaffé et al., 1993) (figura 8.4). Desde entonces, se han adelantado estudios sobre la distribución espacial y densidad de trampas por hectárea, con el objetivo de proporcionar el mejor control etológico sobre la plaga (Moya-Murillo, Aldana-De la Torre, & Bustillo-Pardey, 2015).

Gracias a la eficacia de las trampas para la captura masiva de *R. palmarum*, se ha logrado control tanto de la enfermedad del anillo rojo como de la pudrición de cogollo, llevando el cultivo de palma de aceite a una tasa de crecimiento anual aproximado del 11% y 5% en Centro y Sudamérica, respectivamente, lo que a su vez ha permitido el crecimiento del mercado de los cebos para el control del insecto mayor al 15% anual.

Las trampas con feromona del picudo de la palma también son utilizadas para el control de *Dynamis borassi*, insecto que también es vector del anillo rojo de la palma de aceite principalmente en Colombia y Brasil (Gómez et al., 1996). Se ha determinado que *D. borassi* es atraído hacia el *Rhynchophorol* de igual forma que hacia su propia feromona y puede ser controlado por esta (Giblin-Davis et al., 1997). Asimismo, al ser la palma de coco (*Cocos nucifera*) afectada por el anillo rojo (Griffith, 1969), se logró reducir la incidencia de anillo rojo en un 80% en un año, utilizando una trampa/ha (Moura, Vilela, Brasil, & Cangucu, 2000); sin embargo, la adopción ha sido muy baja, ya que la mayoría de los cultivos tiene menos de 10 ha y normalmente no reciben ningún tipo de control (Smith, 2002).



## Tomate

El tomate, *Solanum lycopersicum* L., es una de las hortalizas más sembradas y comercializadas a nivel mundial; se encuentra ampliamente distribuido en los cinco continentes. Asia es el mayor productor, seguido por el continente americano. Brasil, en representación de América Latina, es el noveno país con mayor producción (FAO, 2017). El tomate es una especie que puede ser cultivada a campo abierto y bajo invernadero. Las condiciones ambientales en las que esta especie es cultivada lo convierten en uno de los cultivos con mayores limitantes fitosanitarios, debido tanto a fitopatógenos como a insectos plaga.

Entre las plagas más importantes se destaca el microlepidóptero *Tuta absoluta*, también conocido como el cogollero del tomate. Este insecto tiene origen en Sudamérica y, por lo tanto, presenta una amplia distribución geográfica en todos los países que producen

la hortaliza. En 2006, se hizo el primer reporte de *T. absoluta* en España y, al cabo de cinco años, la plaga se dispersó por toda la costa del Mediterráneo, reportando pérdidas entre el 50 y 100 % de los cultivos (European and Mediterranean Plant Protection Organization [EPPO], 2008). La agresividad de esta plaga, reflejada en el daño estético de los frutos, disminución fotosintética de la planta, daño total de racimos productivos y consumo de tejido meristemático, se suma a su alta capacidad reproductiva (12 generaciones por año), lo que hace que su control sea complejo.

El principal método de control es la aplicación calendario, de forma semanal, de productos de síntesis química, seguido del uso de la feromona sexual de *T. absoluta* como un método de monitoreo y de captura masiva. Teniendo en cuenta que ya se ha observado resistencia a plaguicidas (Lietti, Botto, & Alzogaray, 2005) y que las larvas de *T. absoluta* son minadoras, el uso de insecticidas químicos no es muy eficiente, ya que las larvas no suelen entrar en contacto con las moléculas



Fotos: ChemTica Internacional S. A.

**Figura 8.4.** Trampas para la captura masiva de *R. palmarum*. a. Trampa instalada sobre una palma; b. Interior de las trampas con feromonas y acetato de etilo en la tapa, y caña (cebo alimenticio) en el balde.



del producto. Por esta razón y por la tendencia a la reducción en el uso de insecticidas sintéticos, la captura masiva ha cobrado importancia a nivel mundial (Lobo-Pinheiro, 2005; Lobos et al., 2013; Monserrat, 2009; Yucra-Equize, 2002) (figura 8.5). En ocasiones se ha intentado usar la feromona como método de interrupción de la cópula, pero no se han obtenido resultados prometedores, ya que inciden factores relacionados con la dosis adecuada de los compuestos, altas densidades de población del insecto y, más importante aún, la migración de la plaga en zonas productoras de tomate (Michereff-Filho et al., 2000a, 2000b). Sin embargo, estudios más recientes han obtenido resultados más promisorios (Cocco, Deliperi, & Delrio, 2011; Núñez, Zignago, Paullier, & Núñez, 2009).

Otro ejemplo de capturas masivas ocurre en Argentina, en donde se han llevado a cabo estudios para el control de *Tuta absoluta*. En estos se comparó el control convencional con el control obtenido mediante capturas masivas usando trampas de feromona. Un lote altamente infestado fue subdividido en dos y cada mitad se manejó con una de las dos estrategias. Ambas parcelas tenían trampas de monitoreo para poder evaluar el número de polillas en el tiempo. Luego de que comenzara el programa de captura masiva o que se aplicaran agroquímicos, las capturas de *T. absoluta* fueron cuatro veces menores en la parcela donde se utilizaron trampas de captura masiva; además, se observó menor daño en las plantas (Lobos et al., 2013). Tanto el control químico como el control con feromonas logró mantener el daño por debajo del umbral de daño económico (Polack, García-Sampedro

& Saini, 2002). Estos resultados fueron validados tanto en Bolivia, en donde se observó una reducción en el daño a flores del 80% y a frutos del 67% (Yucra-Equize, 2002), como en el Brasil, donde el daño se mantuvo por debajo de los umbrales aceptables (Lobo-Pinheiro, 2005). Estos resultados demuestran que *T. absoluta* se puede manejar adecuadamente utilizando feromonas, y que hay un gran potencial de mercado para estas, ya que el costo de esta estrategia de control es cercano a la mitad de aquel del control químico.



Foto: Chem Tica Internacional S.A.

**Figura 8.5.** Trampas de agua con feromonas (tapón naranja) para la captura masiva de *Tuta absoluta*.

## Las feromonas en el panorama colombiano

La participación de Colombia en el desarrollo de programas de manejo integrado de plagas mediante el uso de feromonas es reducida, si se tiene en cuenta que, a lo largo de 20 años, entre 1988 y 2008, solo se han referenciado 11 publicaciones sobre este tema (Bergmann, González, & Zarbin, 2009). Sin embargo, se han llevado a cabo muchos estudios prácticos, y la implementación del uso de feromonas en programas nacionales de control ha sido importante.

### Algodón

Los primeros estudios sobre el uso de feromonas de insectos fueron desarrollados en la década de los años setenta por el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). Se evaluaron trampas con feromonas sintéticas sexuales "gossyplure" y de agregación "grandlure" y se realizaron experimentos en el cultivo del algodón



*Gossypium hirsutum* para determinar la densidad de trampas con feromona y para validar las recomendaciones de uso. Se evaluó la captura de machos del gusano rosado de la India, *Pectinophora gossypiella*, con la feromona sexual “gossyplure”; posteriormente, se evaluó la estrategia de interrupción de la cópula, usando una alta densidad de trampas (No Mate PWB), lo que permitió mantener cultivos libres de la plaga por 90 días (García y López, 1970, citado por Barreto-Triana & López-Ávila, 2010).

Para el manejo del picudo de algodón *A. grandis*, se evaluó la feromona de agregación grandlure+Malathion®, en el período después de la cosecha y durante el descanso, con excelentes resultados al reducir las poblaciones de la plaga para el establecimiento del nuevo cultivo (García y López, 1970 citado por Barreto-Triana & López-Ávila, 2010). En 1991, se adoptó la tecnología del tubo mata picudos (TMP) (feromona 40 mg + malathion + pegante), y desde entonces la destrucción de la soca del algodón, complementada con el uso del TMP, es la principal herramienta para el control del picudo en época de veda (Castro-Ortega & Suárez-Gómez, 1998; Vergara, 2015).

En el 2000, el ICA, la Confederación Colombiana de Algodón (Conalgodón), Corpoica y el Fondo de Fomento Algodonero implementaron el “Plan nacional de exclusión, supresión y erradicación económica del picudo del algodón *Anthonomus grandis*” (Gómez, Galindo, Mondragón, & Lobatón, 2000), dentro del cual se estableció la red nacional de monitoreo del picudo del algodón, con el fin de determinar su distribución en el país, mediante el uso de trampas cebadas con la feromona “grandlure” a cargo del ICA, y control con los TMP, colocados al momento de la siembra y de la destrucción de las socas. Para 2005, la plaga prevalecía en los cultivos colombianos y la tecnología TMP no fue suficiente para su control, debido a las condiciones tropicales de Colombia, la diversidad de hospederos del insecto plaga y la falta de normativa en el manejo del cultivo del algodón.

En 2009, el ICA lanzó el “Plan nacional para el establecimiento, mantenimiento, declaración y reconocimiento de áreas libres y de baja prevalencia del picudo del algodón *Anthonomus grandis* Boheman en Colombia” (Instituto Colombiano Agropecuario [ICA], 2009b). La Resolución ICA 2895 de 2010

declaró a *A. grandis* como plaga de control oficial en el país e implementó un plan que utiliza trampas cebadas con feromona “grandlure” de 10 mg de concentración para captura y monitoreo, que están georreferenciadas y que son monitoreadas cada 15 días durante todo el año (ICA, 2012).

El uso de la feromona en Colombia para el control de *A. grandis* es un claro ejemplo de cómo debe ser incluido el control etológico dentro de un esquema de MIP. Es indispensable generar consciencia a diferentes escalas y aclarar que el éxito del MIP no dependerá del uso terapéutico y excesivo de una sola tecnología, independientemente de su procedencia (química, biológica, etológica o transgénica), sino que dependerá de la correcta integración de varias tecnologías, prácticas culturales y normativas nacionales, que enfoquen los esfuerzos en el control del problema desde varias disciplinas del conocimiento.

Por otro lado, estudios desarrollados con la feromona del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), en cultivos de algodón en el departamento del Tolima, determinaron que la feromona comercial de ChemTica Internacional S. A. presentó mayor captura de machos, con un promedio de 25,79 adultos por trampa/día, en comparación con 1,58 adultos capturados con la feromona de Pherobank y 0,42 en el control. La vida media de la feromona de ChemTica fue de 50 días en condiciones de campo. Estos resultados demostraron que hay variación geográfica intra-específica en la composición de las feromonas extraídas de hembras vírgenes de *S. frugiperda* que explican la variabilidad en la respuesta y eficiencia de las diferentes marcas de feromonas, principalmente de las norteamericanas y europeas en las zonas tropicales (Agudelo, Santos-Amaya, Aguilera-Garramuño, & Argüelles-Cárdenas, 2010; Batista-Pereira et al., 2006).

En otros trabajos desarrollados en cultivos de arroz en Montería, Córdoba, se demostró que la feromona producida por ChemTica también fue eficaz para la captura de adultos de cogollero. Actualmente, las feromonas son utilizadas en el manejo integrado de esta plaga con fines de monitoreo, disminución de poblaciones y reducción del daño en campo; además, se complementa con otros métodos de captura como trampas de luz, trampas de color y trampas de tela,



evitando altas poblaciones de otros insectos en el cultivo de arroz, lo que ha permitido racionalizar el uso de insecticidas de amplio espectro y contribuir al manejo sostenible del cultivo (Pérez, 2017).

## Moscas de la fruta

En la década de los años setenta, el ICA implementó el “Programa Nacional para la detección de la Mosca del Mediterráneo *Ceratitis capitata*”, utilizando trampas Steiner cebadas con la feromona sexual “Trimedlure”, ubicadas en las zonas fronterizas (García y López, 1970, citado por Barreto-Triana & López-Ávila, 2010). Desde 1998, el ICA, a través de la Dirección Técnica de Epidemiología y Vigilancia Fitosanitaria (DTEVF), ejecuta el Plan Nacional de Detección, Control y Erradicación de Moscas de la Fruta (Diptera: Tephritidae) en Colombia.

Según Arévalo-Peñaranda, Díaz-Niño, Castro-Ávila, Caicedo-Vallejo y Palacino-Córdoba (2017), actualmente “el plan cuenta con 132 redes oficiales de trapeo, establecidas en 25 departamentos del país, lo cual permite inferir sobre la condición fitosanitaria de 194.980 ha aproximadamente” (p. 115). La detección se realiza mediante el monitoreo con trampas Jackson con el atrayente sexual “Trimedlure” para la captura de machos de la mosca del Mediterráneo *C. capitata*, y trampas McPhail cebadas con proteína hidrolizada para capturar moscas nativas, principalmente del género *Anastrepha* y *Dacus*, y uso de la paraferomona Metileugenol y Cuelure para la captura de machos de *Bactrocera* (Arévalo-Peñaranda et al., 2017; ICA, 2009a, 2015).

## Tomate

Una plaga de importancia en cultivos de tomate *Solanum lycopersicum* L. y otras solanáceas es el pasador de los frutos *Neoleucinodes elegantalis* (Lepidoptera: Crambidae). En 2000, se evaluó la feromona comercial Neoelegantol® en un cultivo comercial de tomate híbrido Santa Clara, en el que se utilizaron diez trampas de galón con agua y aceite vegetal colocadas en la periferia del cultivo. Los resultados mostraron que la

feromona fue eficiente en la atracción de machos de *N. elegantalis* por 85 días, superando el uso recomendado de 45 días. Además, se observó un daño menor en el lote donde se utilizaron las trampas (Kuratomi, 2001). Un estudio reciente realizado en Colombia y Ecuador evaluó la captura de machos en cultivos de *S. lycopersicum*, *S. quitoense* y *S. betaceum*, empleando las feromonas sexuales Neoelegantol® y P228 (ChemTica Internacional S. A.), sintetizadas a partir de hembras provenientes de cultivos de *S. lycopersicum* en Venezuela (Díaz-Montilla, Suárez-Barón, Gallego, Viera-Arroyo, & Saldamando-Benjumea, 2017). En Colombia, la captura de machos fue significativamente mayor con Neoelegantol® y en el cultivo de *S. lycopersicum*, seguido por *S. quitoense* y *S. betaceum*, mientras que en Ecuador las capturas fueron insignificantes utilizando Neoelegantol®. Los mismos autores sugieren que los resultados se deben a que *N. elegantalis* presenta cuatro razas o biotipos, lo que puede estar influyendo en la especificidad y composición de la feromona.

En 2014, se evaluó la acción combinada de feromona sexual del cogollero del tomate *Tuta absoluta* y de avispa *Apanteles gelechiidivoris* en condiciones de invernadero. Se determinó que la acción combinada de la feromona, el acetato tetradicatrienelina (3E, 8Z, 11Z) y la liberación del parasitoide una semana después de la siembra permite controlar las poblaciones de larvas de la plaga, desde las etapas iniciales del cultivo y durante todo su desarrollo, manteniéndolas por debajo de nivel de daño económico. La alta captura de adultos en las trampas con feromona se reflejó en una menor población de larvas en la siguiente generación, llevando a menor número de avispa liberadas (Morales, Muñoz, Rodríguez, & Cantor, 2014).

## Palmas

Dentro de los primeros reportes de uso de feromonas en Colombia se encuentra la identificación de la feromona de agregación de *Dynamis borassi* (Curculionidae), plaga de la palma de aceite (Giblin-Davis et al., 1997). En este estudio, tanto hembras como machos de la especie respondieron al compuesto (4S, 5S)-4-methyl-5-nonanol, que por sí solo no generó atracción, mientras que ocurrió lo contrario al combinarse



con compuestos volátiles de la caña de azúcar. Hoy en día esta mezcla es uno de los pilares de la estrategia de manejo de poblaciones de curculionidos en cultivos de palma, caña de azúcar, algodón, plátano y banano (Giblin-Davis et al., 1997; Löhr & Parra, 2014).

Posteriormente, investigadores del Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma), así como de Nueva Guinea y Francia, identificaron la feromona de agregación de *Scapanes australis* y *Strategus aloeus* (Coleoptera: Scarabaeidae), plagas de la palma de aceite. La feromona masculina de *S. australis* fue identificada como una mezcla de 2-butanol, 3-hidroxi-2-butanona y 2,3-butanediol en proporciones de 84:12:4, mientras que la feromona de *S. aloeus* fue identificada como una mezcla de 2-butanona, 3-pentanona y butyl-acetato, en proporción de 95,5:4,0:0,5 (Rochat et al., 2000).

*Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Curculionidae), conocido como el picudo negro de las palmas, afecta plantaciones de coco (*Cocos nucifera*), chontaduro (*Bactris gasipaes*) y palma de aceite (*Elaeis guineensis*). En cultivos de coco, Peña, Reyes y Bastidas (1996) evaluaron dos tipos de trampas con atrayente alimentario, con o sin la feromona “Rhyncholure” (ChemTica Internacional S. A.). Durante 22 meses, fue posible determinar que las trampas con feromona atrajeron el 96,4% del total de picudos capturados, mientras que aquellas que tenían únicamente los cebos alimenticios solo capturaron el 3,6%.

Usando la misma feromona, Löhr y Parra (2014) desarrollaron un sistema de trapeo para captura de adultos del picudo en plantaciones de coco, de pequeños productores en la costa pacífica colombiana. Para tal fin, recomendaron el uso de un recipiente plástico blanco de 20 L, con dos ventanas laterales de 12 × 10 cm en la parte superior y un forro en la parte inferior en tela de costal, que facilita el aterrizaje y movimiento de los picudos hacia el interior. Para la trampa se sugirió la utilización de alguna de las feromonas disponibles como “Rhynchophorol” y “Rhyncholure burbuja” de ChemTica Internacional S. A., junto con acetato de etilo para aumentar la eficiencia. Con el propósito de prolongar la vida útil del cebo alimenticio (caña de azúcar) y evitar el escape de los insectos atrapados, recomendaron una mezcla de glicol propileno + insecticida. Dicha trampa debe ubicarse en el borde del cultivo, sobre el suelo y a la sombra. Se estima

que el costo de una trampa por hectárea es inferior a las pérdidas causadas por una palma afectada por el picudo y la enfermedad del anillo rojo.

Actualmente, Cenipalma es la única entidad colombiana que formula la feromona sintética de agregación Rhynchophorol C<sup>®</sup> (2-metil-5-hepten-4-ol, Registro ICA N.º 9210), para el monitoreo y control del picudo negro en el cultivo de las palmas de aceite (*E. guineensis*, *E. oleifera* y sus híbridos OxG). Se utilizan trampas con cebo vegetal (mezcla de agua, melaza y caña de azúcar) y la feromona, que se colocan bajo sombra, en un sitio boscoso cerca del cultivo, con una distancia mínima de 100 m entre cada trampa, de acuerdo con criterios técnicos. La feromona tiene una vida útil de hasta tres meses después de su ubicación en la trampa, mientras que la cairomona (cebo vegetal) debe ser cambiada cada dos semanas (Cenipalma, 2010, 2017). Además, esta feromona hace parte de un esquema de MIP, liderado por el ICA, que se fundamenta en el monitoreo en todas las zonas productoras, la identificación y destrucción de focos de reproducción de la plaga y la protección de los cultivos mediante la aplicación de plaguicidas de síntesis química en palmas con heridas o con síntomas de la pudrición de cogollo (Aldana de la Torre et al., 2011).

## Estudio de semioquímicos en guayaba y aguacate

Los estudios más recientes realizados en Colombia identificaron los compuestos orgánicos volátiles (voc) que intervienen en la comunicación tanto entre la guayaba (*Psidium guajava*) y el picudo *Conotrachelus psidii*, como entre el aguacate (*Persea americana*) y el picudo *Heilipus lauri*, así como los componentes macho específicos de sus feromonas de agregación (Romero-Frías, 2017).

Los voc presentes en los tejidos reproductivos de la guayaba correspondieron a los terpenos β-cariofileno, limoneno y el copaeno (identificado tentativamente), que son producidos por la yema floral y el fruto cuajado, sitios donde es común encontrar a *C. psidii*. Por otra parte, se determinó que estos compuestos volátiles producidos por la planta también están presentes en



adultos machos y hembras del insecto. Estos resultados sugieren que limoneno y el  $\beta$ -cariofileno actúan como caïromona para esta especie (Romero-Frías, Simões-Bento, & Osorio, 2015).

Los posibles compuestos de la feromona de agregación de *C. psidii*, que corresponden a dos compuestos macho específicos, fueron identificados como 2-hidroximetil-2,6-dimetil-3-oxabicyclo[4.2.0]octano, con fórmula molecular  $M=C_{10}H_{18}O_2$ , denominado "papayanol", y el 2-formil-2,6-dimetil-3-oxabicyclo[4.2.0]octano, con fórmula molecular:  $M=C_{10}H_{16}O_2$ , obtenido por oxidación del papayanol, que por ser su aldehído se denominó "Papayanal" (Romero-Frías, Murata, Simões Bento, & Osorio, 2016). Para confirmar la identidad estructural del papayanal, los autores realizaron su síntesis y posterior caracterización a través de técnicas de análisis químico. Asimismo, se hicieron pruebas de respuesta del insecto frente al papayanol en distintas combinaciones en laboratorio y en campo, lo que permitió confirmar su papel como componente mayoritario de la feromona de agregación de esta especie (Romero-Frías et al., 2016).

Para el sistema aguacate *P. americana* y el pasador del fruto *H. lauri*, Romero-Frías (2017) identificó que tanto las caïromonas (limoneno y  $\beta$ -cariofileno), provenientes de las plantas hospederas, como los componentes macho específicos de sus feromonas de agregación poseen estructuras cíclicas tipo monoterpenoides. Para los adultos de *H. lauri* detectó un compuesto macho-específico identificado como (1R,2S)-grandisol; sin embargo, falta confirmar mediante pruebas comportamentales y electrofisiológicas (antenografía) la atracción de los adultos de *H. lauri* al compuesto identificado.

## Estudios de semioquímicos en papa

Uno de los principales insectos plaga en el cultivo de la papa, *Solanum tuberosum*, es la polilla guatemalteca *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae). A mediados de la década de los ochenta, su feromona sexual fue identificada como una mezcla entre (E)-3-dodecenyl acetato (E3-12Ac) y de su isómero (Z)-

3-dodecenyl acetato (Z3-12Ac), en una proporción 98:2 (Nesbitt et al., 1985). Igualmente, se observó que la proporción en la que se realizaba la mezcla de los compuestos era decisiva al momento de la captura de machos, por lo que Nesbitt et al. (1985) reportaron que una proporción entre 1-2% del isómero Z aumentaba las capturas de machos en condiciones de campo, mientras que un 5% del mismo isómero las reducía.

Posteriormente, investigadores de Agrosavia (anteriormente Corpoica), en alianza con investigadores de la Universidad de Ciencias Agrícolas de Suecia, identificaron un nuevo componente de la ya descrita feromona sexual de *T. solanivora*. Los estudios se realizaron a partir de la extracción de las glándulas de feromonas de hembras no copuladas de *T. solanivora*, obtenidas justo en el momento de liberación de feromona y contenidas en grupos de 30 a 50 glándulas por cada vial, con 7  $\mu$ L de heptano redestilado y analizadas mediante cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masas (GC-MS, por sus siglas en inglés) (Bosa et al., 2005). Como complemento a los resultados obtenidos por Nesbitt et al. (1985), se reportó el compuesto 12-Acetato (12-Ac) como parte de la feromona.

A partir de estos resultados, se plantearon diferentes experimentos para conocer la proporción de los compuestos sintetizados de la feromona que presentaba los mejores resultados en términos de interrupción de la cópula en condiciones de túnel de viento, experimentos en campo y bajo almacenamiento de la semilla de papa en algunos municipios en Colombia (Bosa et al., 2005). En los experimentos de túnel de viento, se observó que 1  $\mu$ g del compuesto saturado 12Ac, combinado con el compuesto principal de la feromona (E3-12Ac) o con el isómero Z3-12Ac, no tenía ningún efecto en la atracción de los machos al dispensador de la feromona. Mientras tanto, la mezcla de los compuesto Z3-12Ac y E3-12Ac redujo la cantidad de machos atraídos al dispensador comparado con la respuesta presentada en presencia de 10  $\mu$ g del compuesto principal solo, que alcanzó valores cercanos a los obtenidos cuando la fuente de feromonas fueron hembras en el momento de liberación de feromona (Bosa et al., 2005).

La feromona sintética, fabricada exclusivamente por Shin-Etsu Chemical Co. (Tokyo, Japón) y ChemTica Internacional S. A. (Heredia, Costa Rica) para realizar los experimentos mencionados previamente, contenía



una proporción 100:1 de los compuestos E3-12Ac y Z3-12Ac, muy cercanos a los liberados naturalmente por las hembras de la polilla (100:2), este acercamiento en términos de proporciones de los compuestos, resultó ser una estrategia muy costosa para su producción a gran escala, lo que llevó a la compañía Shin-Etsu a proponer una nueva mezcla que sería económicamente viable para producción a gran escala, 100:56:100 de E3-12:Ac, Z3-12:Ac, y 12:Ac, respectivamente (Bosa et al., 2006). Los resultados obtenidos a partir de esta mezcla en condiciones de túnel de viento demostraron que esta mezcla no es atractiva; sin embargo, en experimentos de casa de malla y campo se observó que cuando se utilizaban estos dispensadores para interrupción de cópula no se obtuvieron capturas de machos en las trampas cebadas con la mezcla atractiva y trampas cebadas con hembras vírgenes, lo que es un buen indicador de que la interrupción de cópula está funcionando, ya que los machos no logran encontrar las fuentes de feromona adecuadamente (Bosa et al., 2006; McCormick et al., 2012) (figura 8.6).

Estos experimentos también sugieren que, de acuerdo con el comportamiento de la plaga, el estado fenológico de la papa y los compuestos volátiles emitidos en los diferentes estados de desarrollo, principalmente durante la floración, presentan un efecto sinérgico con la feromona emitida por la hembra y podrían ser un factor determinante en el ingreso de machos de la plaga en busca de las hembras para la cópula (Cotes-Prado et al., 2012; Karlsson et al., 2009; Karlsson et al., 2017).

El pequeño tamaño de las parcelas evaluadas en condiciones de campo no permitió validar de forma efectiva la reducción de daño causada por la interrupción de cópula, ya que se sabe que este método requiere de grandes extensiones para minimizar el efecto de la migración de hembras copuladas; sin embargo, los resultados comprobaron que la estrategia era promisoría. Esto llevó a que el grupo de ecología química de AGROSAVIA Tibaitatá realizara experimentos adicionales bajo condiciones de almacenamiento de la semilla de papa, en donde se presenta el mayor número de pérdidas ocasionadas por esta plaga. En estos experimentos se evaluó la densidad de dispensadores de feromona que contenían una mezcla de los compuestos E3-12:Ac, Z3-12:Ac y 12:Ac en proporción 30:50:20, para la interrupción de la cópula

de adultos de *T. solanivora*, y se observó que para un cuarto de almacenamiento de 1,8 m × 2,8 m, con cinco dispensadores, fue posible reducir en un 33 % la incidencia del daño causado por las larvas de *T. solanivora*, mientras que la población de larvas en este mismo tratamiento se redujo en un 92 % con respecto al control (Wilches, Borrero-Echeverry, Cotes-Prado, & Aragón, 2011), mientras que en condiciones de almacenamiento, en los municipios de Ventaquemada y Siachoque (ambos en el departamento de Boyacá), la reducción en el daño ocasionado por larvas de *T. solanivora* fue del 67 % y del 50 % respectivamente; asimismo, se observó una reducción en la cópula del 95 % en Ventaquemada y del 85 % en Siachoque, cuando se instalaron tres dispensadores (Aragón, Cotes-Prado, Borrero-Echeverry, Rivera, & Barreto-Triana, 2011).

Estos resultados evidenciaron el potencial de estos dispensadores para la protección de las semillas de papa en condiciones de almacenamiento, así como el aporte de esta técnica en el manejo de las poblaciones de la plaga, dado que tradicionalmente las bodegas de almacenamiento de semillas de papa se ubican en cercanías a los cultivos, aumentando la probabilidad de dispersión de los adultos desde el almacén hasta el campo.

Actualmente, AGROSAVIA implementa las “buenas prácticas agrícolas” (BPA) en el cultivo de la papa, y una de las estrategias para reducir la aplicación de insecticidas es el uso de trampas cebadas con feromonas sintéticas (ChemTica Internacional S. A.) para vigilancia y monitoreo de las polillas de la papa (Lepidoptera: Gelechiidae), la palomilla *Phthorimaea operculella* y la polilla guatemalteca *T. solanivora*.

Por otra parte, se están realizando pruebas de campo para comprobar la eficiencia de atracción de feromonas comerciales hacia machos de algunas plagas como el barrenador de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae); los picudos del plátano *Cosmopolites sordidus* y *Metamasius hemipterus* (Coleoptera: Curculionidae), y el pasador del fruto del aguacate *Stenoma catenifer* Walsingham (Lepidoptera: Elachistidae), para ser incluidos dentro de programas de manejo integrado en el caso de las tres primeras plagas y para monitoreo, o detección en la última especie.





Fotos: Grupo de Investigación en Control Biológico de Corpoica

**Figura 8.6.** Experimentos de interrupción de cópula de *Tectia solanivora* en papa llevados a cabo por AGROSAVIA. a. Dispensadores de feromona de ChemTica Internacional; b. Dispensadores de feromona de Shin-Etsu Chemical Co; c. Trampas con hembras vírgenes para verificar el efecto de la interrupción de cópula; d. Ensayos en casa de malla donde se puede ver una jaula para evaluar cópulas (blanca) y una trampa de validación (blanca con tapa roja).



## Productos disponibles en el mercado

A nivel mundial, existen muchas compañías que producen y venden feromonas para el control de insectos. Actualmente, aunque no es posible enumerar todos los productos, es importante resaltar las compañías más importantes del sector. Dentro de estas se encuentran Russell IPM (150 productos), Shin-Etsu Chemicals (5 feromonas para interrupción

de cópula), International Pheromone Systems (~120 productos), Suterra LLC, Trécé (~200 productos), Novagric (100 productos), Agrisense BCS (14 productos), Pheromone Chemicals (compañía de síntesis química), Indore Biotech Inputs and Research (~10 productos), Pherobank (~300 productos), Koppert Biological Systems (~60 productos),

**Tabla 8.4.** Ejemplos de productos a base de feromonas disponibles en el mercado internacional y sus aplicaciones

Función	Especie	Producto	Compañía
Monitoreo / Captura masiva	<i>Cydia pomonella</i>	Qlure-CYP	Russell IPM
Monitoreo	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	PH-270-1SR	Russell IPM
Monitoreo	<i>Ceratitidis capitata</i>	PH-180-1SR	Russell IPM
Interrupción de copula	<i>Cydia pomonella</i>	Isomate C	Shin-Etsu
Interrupción de copula	<i>Lobesia botrana</i>	Isonet L	Shin-Etsu
Interrupción de copula	<i>Tuta absoluta</i>	Isonet T	Shin-Etsu
Captura masiva	<i>Ips typographus</i>	P274-Lure	ChemTica
Captura masiva	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	P058-Lure (Rhyncolure)	ChemTica
Monitoreo	<i>Ephestia cautella</i>	P025-Lure	ChemTica
Monitoreo / Captura masiva	<i>Hypothenemus hampei</i>	Bio Broca	Bio Controle
Monitoreo	<i>Helicoverpa armigera</i>	Bio Helicoverpa	Bio Controle
Monitoreo	<i>Cosmopolites sordidus</i>	Cosmolure	Bio Controle
Monitoreo	<i>Ephestia spp. / Plodia interpunctella</i>	SPM Biolure	Agrisense
Monitoreo	<i>Tribolium confusum / T. castaneum</i>	FB Lure	Agrisense
Interrupción de copula	<i>Grapholita molesta</i>	SPLAT OFM	ISCA
Interrupción de copula	<i>Lymantria dispar dispar</i>	SPLAT GM-O	ISCA
Atracticida	<i>Drosophila suzukii</i>	SPLAT SWD	ISCA
Monitoreo	<i>Spodoptera frugiperda</i>	SpoFru	NovAgrica
Monitoreo	<i>Plutella xylostella</i>	PluXyl	NovAgrica
Captura masiva	<i>Tuta absoluta</i>	Tutasan	Koppert
Captura masiva	<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>	DIVI	Pherobank

Fuente: Elaboración propia



ISCA (~60 productos), Bedoukian Reserach (~110 productos), Biobest (~50 productos) ChemTica (~200 productos) y Bio Controle (18 productos); las últimas dos son compañías Latinoamericanas, ubicadas en Costa Rica y Brasil, respectivamente (tabla 8.4). Es importante resaltar que muchas de estas compañías y laboratorios están dispuestos a sintetizar cantidades pequeñas de feromonas con fines de investigación.

En Colombia, las feromonas son catalogadas como insumos biológicos por el ICA, ente regulador encargado de otorgar los registros para comercialización de estos productos. En la tabla 8.5, se muestran los productos comerciales que se encuentran disponibles en el mercado, siendo en su mayoría productos para el manejo de picudos en palma de aceite. Los desarrollos para otro tipo de cultivos aún no se encuentran disponibles.

**Tabla 8.5.** Listado de feromonas sintéticas registradas en Colombia para su uso en agricultura convencional y ecológica

Nombre	Composición	Registro ICA	Plaga	Cultivo
Feromona Rhynchophorol C. (Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite "Cenipalma")	2-Metil-5-(E) Hepten-4-Ol	9210	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Palma de aceite, <i>Elaeas guinensis</i> J, <i>Elaeis oleífera</i> e Híbrido OxG
Rhyncholure (Representaciones y desarrollos biotecnológicos Ltda. Rebiotech)	Feromona Rhynchophorus	2772	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Palma de aceite
Check-mate PBW (Proficol S. A.)	Feromonas Gossyplure (Z.E.) y Gossyplure (Z.Z)	2326	<i>Pectinophora gossypiella</i>	Arroz, Sorgo, Trigo y Maíz
Nomate PBW (Proficol S. A.)	(Z,Z)-7,11-Hexadecadien-1-yl-Acetate (Z,E)-7,11-Hexadecadien-1-yl-Acetate	1284	<i>Sacadodes pyralis</i>	Algodón
Metalure (Representaciones y desarrollos biotecnológicos Ltda. Rebiotech)	3-metil-hidroxi-hep-5-eno	2775	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Palma
Combolure (Representaciones y desarrollos biotecnológicos Ltda. Rebiotech)	Feromona Rhynchophorol (Extracto de <i>Rhynchophorus palmarum</i> )3-Metilhidroxi-hep-5-eno	2776	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Palma
Cosmolure (Representaciones y desarrollos biotecnológicos Ltda. Rebiotech)	3-metil-hidroxi-5-heptenol	2776	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Palma
Crystal Acti-Mites (Distribuidora de productos Agrícolas Discrystal Ltda.)	Feromonas Farnesol y Nerolidol	3126	<i>Tetranychus</i> spp.	Flores

(Continúa)



(Continuación tabla 8.5)

Nombre	Composición	Registro ICA	Plaga	Cultivo
Hercon Luretape con Grandlure (Rebiotec Representaciones y desarrollos biotecnológicos Ltda.)	Feromona grandlure	1837	<i>Anthonomus grandis</i>	Algodón
Feromex (Merx International Ltda.)	3-dodecen-1- ol,(e) 98 %. 3- dodecen-1- ol,(z) 2,0 %.	3188	<i>Tecia solanivora</i>	Papa
Safer Tecialure (Safer Agrobiológicos S. A.)	Bioquímico Feromona	9582	<i>Tecia solanivora</i>	Papa
Safer Trimedlure (Safer Agrobiológicos S. A.)	Bioquímico Feromona	9584	<i>Ceratitidis capitata</i>	Cítricos, Café, Mora, Guayaba, Mango, Guanábana
Safer Antholure (Safer Agrobiológicos S. A.)	Bioquímico Feromona	9585	<i>Anthonomus grandis</i>	Algodón
Safer Cuelure (Safer Agrobiológicos S. A.)	Bioquímico Feromona	9586	<i>Bactrocera spp.</i>	Melón, Cítricos, Mora, Guayaba, Mango, Guanabana
Palmalure FG	Bioquímico Feromona	9610	<i>Rhynchophorus palmarum</i>	Coco, palma de aceite y chontaduro

Fuente: Adaptada de ICA (2017)

## Factores limitantes

El uso de feromonas todavía tiene muchos obstáculos. Posiblemente el más importante es el alto costo de la tecnología. Aunque los precios tienden a bajar cuando la síntesis se lleva a cabo a gran escala, dado que la síntesis de feromonas en pequeñas cantidades es sumamente costosa (Witzgall et al., 2010). Otro limitante importante de las feromonas es que, al ser especie específicas, solo sirven para controlar una especie y, en algunas situaciones, se requiere de un desarrollo a nivel de poblaciones locales, ya que hay variación a nivel de especie (Unbehend, Hanniger, Meagher, Heckel, & Groot, 2013; Velásquez-Vélez et al., 2011).

Adicionalmente, existe una falta de interés por parte de los agricultores. De momento el bajo costo de los insecticidas químicos y la falta de incentivos por parte de los gobiernos reduce la adopción de nuevas tecnologías, particularmente en los trópicos. Este problema tiende a reducirse, ya que tanto las regulaciones sobre agroquímicos como el interés de exportar productos hacia Europa y otros países con exigencias estrictas obligarán a la adopción de métodos de producción limpia, que se volverán comunes.

Respecto de las feromonas utilizadas en la interrupción de la cópula, es necesario tratar grandes



extensiones para que el método funcione. Para lograr esto se requieren iniciativas gubernamentales que coordinen científicos, gremios de productores y extensionistas para crear programas de control regional (Witzgall et al., 2010).

Los obstáculos para el uso de las feromonas en el contexto colombiano están estrechamente ligados con el desarrollo local de feromonas, el sistema productivo y la asistencia técnica proporcionada a los productores para el uso correcto de esta estrategia de manejo. Muchas de las feromonas que se han desarrollado en otros países no parecen ser efectivas cuando se evalúan en Colombia.

El sistema productivo en el que se van a utilizar también es importante, ya que la formulación debe tener en cuenta factores como la tasa de liberación en campo, afectada por la temperatura y la humedad relativa, su radio de acción y estabilidad de las moléculas en el tiempo, de acuerdo con las condiciones abióticas que pueden influir en la calidad del producto. Por último, el uso adecuado de la tecnología requiere de un acompañamiento técnico y de la disposición de los agricultores de seguir estas recomendaciones. En este sentido, la falta de un servicio de extensión y asistencia técnica adecuado en Colombia es, potencialmente, el mayor impedimento para la implementación de esta tecnología.



## Conclusiones y perspectivas

Las tendencias del mercado indican que las feromonas seguirán teniendo un crecimiento cercano al 5,65 % anual, gracias a su creciente importancia en los programas de MIP, los programas de monitoreo de especies invasoras y los programas de erradicación. Un estudio reciente fue pionero en exponer el costo/beneficio real del desarrollo de una feromona utilizada para la captura masiva de *Gymnandrosoma aurantianum* en cítricos en Brasil, demostrando que su uso tiene un retorno entre USD 2.655 y 26.548 por cada dólar invertido en su desarrollo (Bento et al., 2016). El uso de feromonas no solo reduce las pérdidas entre 5 y 50 %, sino que también tienen un valor incalculable en la protección del medio ambiente, en la reducción del uso de agroquímicos y, por ende, podría permitir la venta de productos en mercados especializados (Bento et al., 2016). Estas cifras demuestran el gran potencial que aún hay en el uso de feromonas, más aún en países como Colombia, en donde su uso aún es incipiente. El creciente interés por parte de científicos y centros de investigación por las feromonas y la existencia de programas nacionales que ya incluyen su uso facilitará la implementación de esta tecnología en otros sistemas productivos.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a Alba Marina Cotes y a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria por la oportunidad de participar en este libro, y a Francisco González de ChemTica Internacional S. A. por las fotos utilizadas en el capítulo.



## Referencias

- Agudelo, J. A., Santos-Amaya, O., Aguilera-Garramuño, E., & Argüelles-Cárdenas, J. (2010). Evaluación de dos marcas comerciales de la feromona sexual de *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) en el Tolima, (Colombia). *Revista Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 11(2), 137-143. doi:10.21930/rcta.vol11\_num2\_art:204.
- Aldana de la Torre, R. C., Aldana de la Torre, J.A., & Moya, O. M. (2011). *Manejo del picudo Rhychophorus palmarum L.* (Coleptera: Curculionidae). Recuperado de: [https://www.ica.gov.co/getattachment/19e016c0-0d14-4412-af12-03eefc398f2/Manejo-del-picudo--Rhychophorus-palmarum-L--\(Cole.aspx](https://www.ica.gov.co/getattachment/19e016c0-0d14-4412-af12-03eefc398f2/Manejo-del-picudo--Rhychophorus-palmarum-L--(Cole.aspx).
- Anton, S., & Homberg, U. (1999). *Antennal lobe structure*. Berlín, Heidelberg, Alemania: Springer. doi:10.1007/978-3-662-07911-9\_5.
- Aragón, S., Cotes-Prado, A. M., Borrero-Echeverry, F., Rivera, F., & Barreto-Triana, N. (2011). *Optimización y validación de estrategias de manejo en campo de la polilla Guatemalteca de la papa Tecia solanivora mediante el uso de su feromona sexual* [Informe técnico final]. Mosquera, Colombia: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica).
- Arévalo-Peñaranda, E., Díaz-Niño, M. F., Castro-Ávila, A. P., Caicedo-Vallejo, A. M., & Palacino-Córdoba, J. H. (2017). Vigilancia oficial de plagas de alto impacto en sistemas productivos agrícolas de Colombia. En Sociedad Colombiana de Entomología (Socolen) (Ed.), *XLIV Congreso Socolen* (pp. 113-119). Bogotá, Colombia: Socolen.
- Arn, H., Städler, E., & Rauscher, S. (1975). The electroantennographic detector—a selective and sensitive tool in the gas chromatographic analysis of insect pheromones. *Zeitschrift für Naturforschung C – A Journal of Biosciences*, 30, 722-725. doi:10.1515/znc-1975-11-1204.
- Auer, T. O., & Benton, R. (2016). Sexual circuitry in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*, 38, 18-26. doi:10.1016/j.conb.2016.01.004.
- Barreto-Triana, N., & López-Ávila, A. (2010). Semiochemicals in Pest Management in Colombia. En Latin American Association of Chemical Ecology, *I Latin American Meeting of Chemical Ecology Colonia del Sacramento* (pp. 68). Colonia del Sacramento, Uruguay: Asociación Latino Americana de Ecología Química (ALAEQ).
- Batista-Pereira, L. G., Stein, K., De Paula, A. F., Moreira, J. A., Cruz, I., Figueiredo, M. de L., ... Correa, A. G. (2006). Isolation, identification, synthesis, and field evaluation of the sex pheromone of the Brazilian population of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 32(5), 1085-1099. doi:10.1007/s10886-006-9048-5.
- Becerra, L., & Corredor, D. (2001). Application of an insecticidal bait to control adults of *Tecia solanivora* (Povolny) (Lepidoptera: Gelechiidae) in potato. *Agroonomía Colombiana*, 18(1-3), 97-103.
- Bell, W. J., Parsons, C., & Martinko, E. A. (1972). Cockroach aggregation pheromones: Analysis of aggregation tendency and species specificity (Orthoptera: Blattellidae). *Journal of Kansas Entomological Society*, 45(4), 414-421.
- Bento, J. M., Parra, J. R., de Miranda, S. H., Adami, A. C., Vilela, E. F., & Leal, W. S. (2016). How much is a pheromone worth? *F1000 Research*, 5, 1763. doi:10.12688/f1000research.9195.1.
- Berger, K. G., & Martin, S. M. (2000). *Palm Oil*. Nueva York, EE. UU.: Cambridge University.
- Bergmann, J., González, A., & Zarbin, P. H. (2009). Insect pheromone research in South America. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 20(7), 1206-1219. doi:10.1590/S0103-50532009000700003.
- Binyameen, M., Anderson, P., Ignell, R., Seada, M. A., Hansson, B. S., & Schlyter, F. (2012). Spatial organization of antennal olfactory sensory neurons in the female *Spodoptera littoralis* moth: Differences in sensitivity and temporal characteristics. *Chemical Senses*, 37(7), 613-629. doi:10.1093/chemse/bjs043.
- Bogich, T. L., Liebhold, A. M., & Shea, K. (2008). To sample or eradicate? A cost minimization model for

- monitoring and managing an invasive species. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1134-1142. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01494.x.
- Borrero-Echeverry, F. (2016). *Social and Environmental Olfactory Signals Mediate Insect Behavioral Ecology and Evolution*. Lomma, Suecia: Department of Plant Protection Biology & Swedish University of Agricultural Sciences.
- Borrero-Echeverry, F., Becher, P. G., Birgersson, G. R., Bengtsson, M., Witzgall, P., & Saveer, A. M. (2015). Flight attraction of *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera, Noctuidae) to cotton headspace and synthetic volatile blends. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 56. doi:10.3389/fevo.2015.00056.
- Bosa, C. F., Cotes-Prado, A. M., Fukumoto, T., Bengtsson, M., & Witzgall, P. (2005). Pheromone-mediated communication disruption in Guatemalan potato moth, *Tecia solanivora*. *Entomologia Experimentalis Applicata*, 114(2), 137-142. doi:10.1111/j.1570-7458.2005.00252.x.
- Bosa, C. F., Cotes-Prado, A. M., Fukumoto, T., Bengtsson, M., & Witzgall, P. (2006). Disruption of Pheromone Communication in *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae): Flight Tunnel and Field Studies. *Journal of Economic Entomology*, 99(4), 6.
- Brockerhoff, E. G., Jones, D. C., Kimberley, M. O., Suckling, D. M., & Donaldson, T. (2006). Nationwide survey for invasive wood-boring and bark beetles (Coleoptera) using traps baited with pheromones and kairomones. *Forest Ecology and Management*, 228(1-3), 234-240. doi:10.1016/j.foreco.2006.02.046.
- Bruce, T. J., & Pickett, J. A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects—finding the right mix. *Phytochemistry*, 72(13), 1605-1611. doi:10.1016/j.phytochem.2011.04.011.
- Buck, L., & Axel, R. (1991). A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition. *Cell*, 65(1), 175-187. doi:10.1016/0092-8674(91)90418-x.
- Burkholder, W. E., & Ma, M. (1985). Pheromones for monitoring and control of stored-product insects. *Annual Review of Entomology*, 30, 257-272. doi:10.1146/annurev.en.30.010185.001353.
- Butenandt, A., Beckmann, R., Stamm, D., & Hecker, E. (1959). Über den sexuallockstoff des seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und konstitution. *Z. Naturforsch. B*, 14, 283-284.
- Campion, D. G., Hall, D. R., & Pevett, P. F. (2011). Use of pheromones in crop and stored products pest management: control and monitoring. *International Journal of Tropical Insect Science*, 8(4-5-6), 737-741. doi:10.1017/s1742758400022852.
- Carraher, C., Dalziel, J., Jordan, M. D., Christie, D. L., Newcomb, R. D., & Kralicek, A. V. (2015). Towards an understanding of the structural basis for insect olfaction by odorant receptors. *Insect Biochemical and Molecular Biology*, 66, 31-41. doi:10.1016/j.ibmb.2015.09.010.
- Castro-Ortega, L. A., & Suárez-Gómez, H. D. (1998). Eficiencia de los tubos mata picudos y de las trampas cebadas con feromona Grandlure en el control de *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae). *Corpocaribe*, 3, 21-28.
- Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma). (2010). *Biología, hábitos y manejo de Rhynchophorus palmarum L.* (Coleoptera: Curculionidae). Bogotá, Colombia: Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenicaña).
- Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma). (2017). *Plegable feromona Rhynchophorol C.* Bogotá, Colombia: Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenicaña).
- Chinchilla, C., Menjivar, R., & Arias, E. (1990). Picudo de la palma y enfermedad del anillo rojo/hoja pequeña en una plantación comercial en Honduras. *Turrialba*, 40(4), 471-477.
- Chinchilla, C. M., González, L., & Oehlschlager, A. (1993). *Management of red ring disease in oil palm through pheromone-based trapping of Rhynchophorus palmarum (L.)*. Ponencia presentada en International Palm Oil Congress. Kuala Lumpur, Malaysia.
- Clyne, P. J., Warr, C. G., Freeman, M. R., Lessing, D., Kim, J. H., & Carlson, J. R. (1999). A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: Candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron*, 22(2), 327-338. doi:10.1016/s0896-6273(00)81093-4.
- Cocco, A., Deliperi, S., & Delrio, G. (2011). *Evaluation of the mating disruption method against the tomato borer, Tuta absoluta (Meyrick), in greenhouse tomato crops in Sardinia (Italy)*. Ponencia presentada en EPP0/IOBC/FAO/NEPPO Joint International Symposium on Management of Tuta absoluta (tomato borer), Agadir, Marruecos.
- Cotes-Prado, A. M., López-Ávila, A., Bosa-Ochoa, C. F., Zuluaga-Mogollón, M. V., Rincón-Rueda, D. F., & Valencia, E. (2012). *Uso de los compuestos volátiles de la papa en el control de la polilla guatemalteca*. Mosquera, Colombia: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria.
- De Bruyne, M., & Baker, T. C. (2008). Odor detection in insects: Volatile codes. *Journal of Chemical Ecology*, 34(7), 882-897. doi:10.1007/s10886-008-9485-4.

- Deisig, N., Dupuy, F., Anton, S., & Renou, M. (2014). Responses to Pheromones in a Complex Odor World: Sensory Processing and Behavior. *Insects*, 5(2), 399-422. doi:10.3390/insects5020399.
- Díaz-Montilla, A. E., Suárez-Barón, H., Gallego, G., Viera-Arroyo, W. F., & Saldamando-Benjumea, C. I. (2017). Variation in the capture of *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lepidoptera: Crambidae) males using commercial sex pheromones on three solanaceous hosts. *Revista Corpoica: Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 18(3), 583-597. doi:10.21930/rcta.vol18\_num3\_art:746.
- Dickens, J., Billings, R., & Payne, T. (1992). Green leaf volatiles interrupt aggregation pheromone response in bark beetles infesting southern pines. *Cellular and Molecular Life Science*, 48(5), 523-524. doi:10.1007/BF01928180.
- Dickens, J., Jang, E., Light, D., & Alford, A. (1990). Enhancement of insect pheromone responses by green leaf volatiles. *Naturwissenschaften*, 77(1), 29-31. doi:10.1007/BF01131792.
- Dowd, P. F., & Bartelt, R. J. (1991). Host-derived volatiles as attractants and pheromone synergists for dried fruit beetle *Carpophilus hemipterus*. *Journal of Chemical Ecology*, 17(2), 285-308. doi:10.1007/BF00994333.
- Durand, N., Carot-Sans, G., Bozzolan, F., Rosell, G., Siaussat, D., Debernard, S., ... Maibeche-Coisne, M., (2011). Degradation of pheromone and plant volatile components by a same odorant-degrading enzyme in the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. *PLoS One*, 6(12), e29147. doi:10.1371/journal.pone.0029147.
- Eisner, T., & Meinwald, J. (Eds.) (1995). *Chemical Ecology: The Chemistry of Biotic Interaction*. Washington, EE. UU.: National Academy Press.
- El-Sayed, A. (2014). *The Pherobase: Database of pheromones and semiochemicals*. Recuperado de <http://www.pherobase.com/about>.
- El-Sayed, A. (2017a). *Pherobase: Lure and kill-Index-List of Species*. Recuperado de <http://www.pherobase.net/database/control/control-approach-Lure and kill-all.php>.
- El-Sayed, A. (2017b). *Pherobase: Mass Trapping-Index-List of Species*. Recuperado de <http://www.pherobase.net/database/control/control-approach-Mass trapping-all.php>.
- El-Sayed, A. (2017c). *Pherobase: Mating disruption-Index-List of Species*. Recuperado de <http://www.pherobase.net/database/control/control-approach-Matingdisruption-all.php>.
- El-Sayed, A., Suckling, D., Byers, J., Jang, E., & Wearing, C. (2009). Potential of "lure and kill" in long-term pest management and eradication of invasive species. *Journal of Economic Entomology*, 102(3), 815-835. doi:10.1603/029.102.0301.
- El-Sayed, A. M., Suckling, D. M., Wearing, C. H., & Byers, J. A. (2006). Potential of mass trapping for long-term pest management and eradication of invasive species. *Journal of Economic Entomology*, 99(5), 1550-1564. doi:10.1603/0022-0493-99.5.1550.
- Environmental Protection Agency (EPA). (2017). *Pesticides*. Recuperado de <https://www.epa.gov/pesticides>.
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO). (2008). *Eppo Reporting Service*. Recuperado de [https://www.eppo.int/PUBLICATIONS/reporting/reporting\\_service.htm](https://www.eppo.int/PUBLICATIONS/reporting/reporting_service.htm).
- Esparza-Díaz, G., Olguin, A., Carta, L. K., Skantar, A. M., & Villanueva, R. T. (2013). Detection of *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Curculionidae) and Identification of associated nematodes in South Texas. *Florida Entomologist*, 96(4), 1513-1521. doi:10.1653/024.096.0433.
- Fabre, J. (1879). *Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes*. París, Francia: Librairie CH. Delagrave.
- Faleiro, J. R., & Satarkar, V. R. (2005). Attraction of food baits for use in red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* Olivier pheromone trap. *Indian Journal of Plant Protection*, 33(1), 23-25.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2017). *Crops*. Recuperado de <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
- Farský, O. (1938). Nonnenkontroll- und Vorbeugungsmethode nach Professor Forst.-Ing. Ant. Dyk. *Anzeiger für Schädlingskunde*, 14(6), 65-67. doi:10.1007/bf02337800.
- Galizia, C. G. (2014). Olfactory coding in the insect brain: data and conjectures. *The European Journal of Neuroscience*, 39(11), 1784-1795. doi:10.1111/ejn.12558.
- Gaston, L. K., Shorey, H. H., & Saario, C. A. (1967). Insect population control by the use of sex pheromones to inhibit orientation between the sexes. *Nature*, 213, 1155. doi:10.1038/2131155a0.
- Giblin-Davis, R. M., Gries, R., Gries, G., Peña-Rojas, E., Pinzón, I., Peña, J. E., ... Oehlschlager, A. C. (1997). Aggregation pheromone of palm weevil, *Dynamis borassi*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(10), 2287-2297. doi:10.1023/B:JOEC.0000006674.64858.f2.
- Giblin-Davis, R. M., Oehlschlager, A. C., Perez, A., Gries, G., Gries, R., Weissling, T. J., ... Gonzalez, L. M. (1996). Chemical and behavioral ecology of palm weevils

- (Curculionidae: Rhynchophorinae). *Florida Entomologist*, 79(2), 153-167. doi:10.2307/3495812.
- Gómez, R., Galindo, A., Mondragón, A., & Lobatón, V. (2000). *Plan nacional de exclusión, supresión y erradicación económica del picudo del algodón Anthonomus grandis Boheman (Coleoptera: Curculionidae)* [Boletín de Sanidad Vegetal, N.º 10]. Bogotá, Colombia: Unidad de proyectos de prevención del Instituto Colombiano Agropecuario (ICA).
- Grand View Research (2015). *Research and markets: IPM pheromones market analysis by product (sex pheromones, aggregation pheromones, oviposition-detering pheromones, alarm pheromones) and segment forecasts to 2020*. Recuperado de <https://www.businesswire.com/news/home/20151030005281/en/Research-Markets-IPM-Pheromones-Market-Analysis-Product>.
- Grant, G. G. (1991). Development and use of pheromones for monitoring lepidopteran forest defoliators in North America. *Forest Ecology and Management*, 39, 153-162. doi:10.1016/0378-1127(91)90173-s.
- Gries, R., Britton, R., Holmes, M., Zhai, H., Draper, J., & Gries, G. (2015). Bed bug aggregation pheromone finally identified. *Angewandte Chemie*, 54(4), 1151-1154. doi:10.1002/anie.201409890.
- Griffith, R. (1969). A method of controlling red ring disease of coconuts. *Journal of the Agricultural Society of Trinidad & Tobago*, 69(3), 827-845.
- Hagley, E. A. C. (1963). The role of the palm weevil, *Rhynchophorus palmarum*, as a vector of Red Ring Disease of Coconuts. I. Results of preliminary investigations. *Journal of Economic Entomology*, 56(3), 375-380. doi:10.1093/jee/56.3.375.
- Hansson, B. S., & Anton, S. (2000). Function and morphology of the antennal lobe: New developments. *Annual Review of Entomology*, 45, 203-231. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.203.
- Harborne, J. B. (2001). Twenty-five years of chemical ecology. *Natural Products Report*, 18(4), 361-379. doi:10.1039/b005311m.
- Hartmann, T. (2008). The lost origin of chemical ecology in the late 19th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(12), 4541-4546. doi:10.1073/pnas.0709231105.
- Hatano, E., Saveer, A., Borrero-Echeverry, F., Strauch, M., Zakir, A., Bengtsson, M., ... Dekker, T., (2015). A herbivore-induced plant volatile interferes with host plant and mate location in moths through suppression of olfactory signaling pathways. *BMC Biology*, 13(1), 75. doi:10.1186/s12915-015-0188-3.
- Haynes, K. F., Miller, T. A., Staten, R. T., Li, W. G., & Baker, T. C. (1986). Monitoring insecticide resistance with insect pheromones. *Experientia*, 42(11-12), 1293-1295. doi:10.1007/bf01946429.
- Heisenberg, M. (2003). Mushroom body memoir: From maps to models. *Nature Reviews Neuroscience*, 4, 266-275. doi:10.1038/nrn1074.
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (2009a). *Boletín epidemiológico Mosca del Mediterráneo (Ceratitis capitata) en Colombia año 2008-2009*. Bogotá, Colombia: ICA.
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (2009b). Plan nacional para el establecimiento, mantenimiento, declaración y reconocimiento de áreas libres y de baja prevalencia del picudo del algodón *Anthonomus grandis* Boheman en Colombia. Bogotá, Colombia: ICA.
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (6 de septiembre de 2010). Por medio de la cual se establecen las plagas cuarentenarias sometidas a control oficial ausentes y presentes en el territorio nacional. [Resolución 2895 de 2010]. Recuperado de: [https://www.redjurista.com/documents/resolucion\\_2895\\_de\\_2010\\_ica\\_-\\_instituto\\_colombiano\\_agropecuario.aspx#](https://www.redjurista.com/documents/resolucion_2895_de_2010_ica_-_instituto_colombiano_agropecuario.aspx#/).
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (2012). *Boletín epidemiológico Situación actual del picudo del algodón Anthonomus grandis Boheman (Coleoptera: Curculionidae) en Colombia*. Bogotá, Colombia: ICA.
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (2015). *Sistema de Alerta Fitosanitaria. Actualización de la situación de la Mosca del Mediterráneo (Ceratitis capitata (Wiedemann)) en Colombia*. Bogotá, Colombia: ICA.
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (2017). *Productos registrados Bioinsumos*. Recuperado el 27 de julio del 2017, de <https://www.ica.gov.co/getdoc/2ad9e987-8f69-4358-b8a9-e6ee6dcc8132/PRODUCTOSBIOINSUMOS-MAYO-13-DE-2008.aspx>.
- IndexMundi. (2016). *Guatemala Palm Oil Production by Year*. Recuperado de <https://www.indexmundi.com/agriculture/?country=gt&commodity=palm-oil&graph=production>.
- Jacobson, M. (2012). *Insect sex pheromones*. Nueva York, EE. UU.: Elsevier.
- Jaffé, K., Sánchez, P., Cerda, H., Hernández, J. V., Jaffé, R., Urdaneta, N., ... Miras, B. (1993). Chemical ecology of the palm weevil *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae): Attraction to host plants and to a male-produced aggregation pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 19(8), 1703-1720. doi:10.1007/bf00982302.
- Karlson, P., & Lüscher, M. (1959). 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183, 55-56. doi:10.1038/183055a0.
- Karlsson, M. F., Birgersson, G., Cotes-Prado, A. M., Bosa, C. F., Bengtsson, M., & Witzgall, P. (2009). Plant Odor

- Analysis of Potato: Response of Guatemalan Moth to Above- and Belowground Potato Volatiles. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(13), 5903-5909. doi:10.1021/jf803730h.
- Karlsson, M. F., Birgersson, G., Witzgall, P., Lekfeldt, J. D. S., Punyasiri, P. A. N., & Bengtsson, M. (2013). Guatemalan potato moth *Tecia solanivora* distinguish odour profiles from qualitatively, different potatoes *Solanum tuberosum* L. *Phytochemistry*, 85, 72-81. doi:10.1016/j.phytochem.2012.09.015.
- Karlsson, M. F., Proffit, M., & Birgersson, G. (2017). Host-plant location by the Guatemalan potato moth *Tecia solanivora* is assisted by floral volatiles. *Chemoecology*, 27(5), 187-198. doi:10.1007/s00049-017-0244-2.
- Kennedy, J. S., & Marsh, D. (1974). Pheromone-regulated qnemotaxis in flying moths. *Science*, 184(4140), 999-1001.
- Knight, A., Hilton, R., & Light, D. (2005). Monitoring codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in apple with blends of ethyl (E, Z)-2, 4-decadienoate and codlemone. *Environmental Entomology*, 34(3), 598-603. doi:10.1603/0046-225X-34.3.598.
- Kohl, J., Huoviala, P., & Jefferis, G. S. (2015). Pheromone processing in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*, 34, 149-157. doi:10.1016/j.conb.2015.06.009.
- Kriticos, D. J., Potter, K. J. B., Alexander, N. S., Gibb, A. R., & Suckling, D. M. (2007). Using a pheromone lure survey to establish the native and potential distribution of an invasive Lepidopteran, *Uraba lugens*. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 853-863. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01331.x.
- Kromann, S. H., Saveer, A. M., Binyameen, M., Bengtsson, M., Birgersson, G., Hansson, B. S., ... Becher, P. G. (2015). Concurrent modulation of neuronal and behavioural olfactory responses to sex and host plant cues in a male moth. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 282(1799), 20141884. doi:10.1098/rspb.2014.1884.
- Kuratomi, N. H. (2001). *Evaluación del uso de la feromona sexual "Neoelegantol" en la atracción de machos de Neoleucinodes elegantalis (Guenée) (Lep. Pyralidae) y su impacto en la reducción del daño de la plaga, en cultivos de tomate Lycopersicon esculentum*. Palmira, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Lance, D. R., Leonard, D. S., Mastro, V. C., & Walters, M. L. (2016). Mating disruption as a suppression tactic in programs targeting regulated lepidopteran pests in US. *Journal of Chemical Ecology*, 42(7), 590-605. doi:10.1007/s10886-016-0732-9.
- Larsson, M. C., Domingos, A. I., Jones, W. D., Chiappe, M. E., Amrein, H., & Voshall, L. B. (2004). Or83b encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction. *Neuron*, 43(5), 703-714. doi:10.1016/j.neuron.2004.08.019.
- Leahy, J., Mendelsohn, M., Kough, J., Jones, R., & Berckes, N. (2014). *Biopesticide oversight and registration at the U.S. Environmental Protection Agency*. Recuperado de [https://www.epa.gov/sites/production/files/2015-08/documents/biopesticide-oversight-chapter\\_0.pdf](https://www.epa.gov/sites/production/files/2015-08/documents/biopesticide-oversight-chapter_0.pdf).
- Leal, W. S. (2013). Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annual Review of Entomology*, 58, 373-391. doi:10.1146/annurev-ento-120811-153635.
- Leal, W. S. (2014). Deciphering the Rosetta Stone of insect chemical communication. *American Entomology*, 60(4), 223-230. doi:10.1093/ae/60.4.223.
- Lietti, M. M. M., Botto, E., & Alzogaray, R. A. (2005). Insecticide resistance in Argentine populations of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology*, 34(1), 113-119. doi:10.1590/S1519-566X2005000100016.
- Light, D. M., Knight, A. L., Henrick, C. A., Rajapaska, D., Lingren, B., Dickens, J. C., ... Roitman, J. (2001). A pear-derived kairomone with pheromonal potency that attracts male and female codling moth, *Cydia pomonella* (L.). *Naturwissenschaften*, 88(8), 333-338.
- Lin, H. H., Lai, J. S. Y., Chin, A. L., Chen, Y. C., & Chiang, A. S. (2007). A map of olfactory representation in the *Drosophila* mushroom body. *Cell*, 128(6), 1205-1217. doi:10.1016/j.cell.2007.03.006.
- Linn, C. E., Campbell, M. G., & Roelofs, W. L. (1986). Male moth sensitivity to multicomponent pheromones: Critical role of female-released blend in determining the functional role of components and active space of the pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 12(3), 659-668. doi:10.1007/bf01012100.
- Lobo-Pinheiro, A. (2005). *Efeito de densidades de armadilhas de feromônio sexual na coleta massal de Tuta absoluta (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) em tomateiros*. Lavras, Brasil: Universidade Federal de Lavras.
- Lobos, E., Occhionero, M., Werenitzky, D., Fernández, J., González, L. M., Rodríguez, C., ... Oehlschlager, A. C. (2013). Optimization of a trap for *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) and trials to determine the effectiveness of mass trapping. *Neotropical Entomology*, 42(5), 448-457. doi:10.1007/s13744-013-0141-5.
- Löhr, B., & Parra, P. P. (2014). *Manual de trameo del picudo negro de las palmas, Rhynchophorus palmarum, en trampas de feromona adaptadas a la situación particular de pequeños productores de la costa del Pacífico Colombiano*.

- Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).
- Mariau, D. (1968). Méthodes de lutte contre le Rhynchophore. *Oléagineux*, 23(7), 443-446.
- McCormick, A. L., Karlsson, M., Ochoa, C. F., Proffit, M., Bengtsson, M., Zuluaga, M. V., ... Witzgall, P. (2012). Mating Disruption of Guatemalan Potato Moth *Tecia solanivora* by Attractive and Non-Attractive Pheromone Blends. *Journal of Chemical Ecology*, 38(1), 63-70. doi:10.1007/s10886-011-0051-0.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG). (2008). *Informe del sector agropecuario: Algodón 2007/2008*. Asunción, Paraguay: MAG.
- Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA). (2011). *Agenda estratégica: Algodão 2010-2015*. Brasília, Brasil: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA).
- Metcalfe, R. L., & Metcalfe, E. R. (1992). *Plant kairomones in insect ecology and control*. Nueva York, EE. UU.: Chapman and Hall.
- Michereff-Filho, M., Vilela, E. F., Attygalle, A. B., Meinwald, J., Svatoš, A., & Jham, G. N. (2000a). Field Trapping of Tomato Moth *Tuta absoluta* with pheromone traps. *Journal of Chemical Ecology*, 26(4), 875-881. doi:10.1023/A:1005452023847.
- Michereff-Filho, M., Vilela, E. F., Jham, G. N., Attygalle, A., Svatoš, A., & Meinwald, J. (2000b). Initial studies of mating disruption of the tomato moth, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) using synthetic sex pheromone. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11(6), 621-628. doi:10.1590/S0103-50532000000600011.
- Miller, J. R., & Gut, L. J. (2015). Mating disruption for the 21st century: matching technology with mechanism. *Environmental Entomology*, 44(3), 427-453. doi:10.1093/ee/nvv052.
- Monserrat, A. (2009). *La polilla del tomate "Tuta absoluta" en la región de Murcia: Bases para su control. Serie Técnica*. Murcia, España: Consejería de Agua y Agricultura.
- Morales, J., Muñoz, L., Rodríguez, D., & Cantor, F. (2014). Acción combinada de feromona sexual y de avispa *Apanteles gelechiidivorus* para el control de *Tuta absoluta* en cultivos de tomate bajo invernadero. *Acta Biológica Colombiana*, 19(2), 175-184. doi:10.15446/abc.v19n2.38202.
- Morin, J. P., Lucchini, F., Araujo, J. C. A. Ferreira, J. M. S., & Fraga, L. S. (1986). *Rhynchophorus palmarum* control using traps made from oil palm cubes. *Oléagineux*, 41(2), 57-62.
- Moura, J. I. L., Vilela, E. F., Brasil, G. H., & Cangucu, R. (2000). Mass trapping of *Rhynchophorus palmarum* using pheromone in coconut plantation in Brazil. En Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), *XXI International Congress of Entomology* (pp. 154). Foz do Iguaçu, Brasil: Embrapa
- Moya-Murillo, O. M., Aldana-De la Torre, R. C., & Bustillo-Pardey, A. E. (2015). Eficacia de trampas para capturar *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Dryophthoridae) en plantaciones de palma de aceite. *Revista Colombiana de Entomología*, 41(1), 18-23.
- Münch, D., & Galizia, C. G. (2016). DoOR2.0-Comprehensive mapping of *Drosophila melanogaster* odorant responses. *Scientific Reports*, 6, 21841. doi:10.1038/srep21841.
- Namiki, S., Iwabuchi, S., & Kanzaki, R. (2008). Representation of a mixture of pheromone and host plant odor by antennal lobe projection neurons of the silkworm *Bombyx mori*. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 194(5), 501-515. doi:10.1007/s00359-008-0325-3.
- Nesbitt, B. F., Beevor, P. S., Cork, A., Hall, D. R., Murillo, R. M., & Leal, H. R. (1985). Identification of components of the female sex pheromone of the potato tuber moth, *Scrobipalopsis solanivora*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(1), 81-85. doi:10.1111/j.1570-7458.1985.tb03501.x.
- Núñez, P., Zignago, A., Paullier, J., & Núñez, S. (2009). Feromonas sexuales para el control de la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lep., Gelechiidae). *Agrociencia Uruguay*, 13(1), 20-27.
- Oehlschlager, A. (2005). Current status of trapping palm weevils and beetles. *The Planter*, 81(947), 123-143.
- Oehlschlager, A. C. (2016). Palm weevil pheromones – Discovery and use. *Journal of Chemical Ecology*, 42(7), 617-630. doi:10.1007/s10886-016-0720-0.
- Oehlschlager, A. C., Chinchilla, C. M., Castillo, G., & González, L. (2002). Control of red ring disease in oil palm by mass trapping *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist*, 85(3), 507-513. doi:10.1653/0015-4040(2002)085[0507:COR RDB]2.0.CO;2.
- Oehlschlager, A. C., Chinchilla, C. M., & González, L. M. (1993a). *Optimization of a pheromone-baited trap for the American palm weevil Rhynchophorus palmarum (L)*. Ponencia presentada en Palm Oil Research Institute of Malaysia. International Palm Oil Congress, PORIM, Kuala Lumpur, Malaysia.
- Oehlschlager, A. C., Chinchilla, C. M., Jiron, L. F., Morgan, B., & Mexzon, R. G. (1993b). Development of an effective pheromone based trapping system for the American palm weevil, *Rhynchophorus palmarum*, in oil palm plantations. *Journal of Economic Entomology*, 86(5), 1381-1392. doi:10.1093/jee/86.5.1381.

- Oehlschlager, A. C., Pierce, H. D., Morgan, B., Wimalaratne, P. D. C., Slessor, K. N., King, G. G. S., ... Mexzan, R. G. (1992). Chirality and field activity of *Rhynchophorus*, the aggregation pheromone of the American palm weevil. *Naturwissenschaften*, 79(3), 134-135. doi:10.1007/BF01131543.
- Party, V., Hanot, C., Busser, D. S., Rochat, D., & Renou, M. (2013). Changes in odor background affect the locomotory response to pheromone in moths. *PLoS One*, 8, e52897. doi:10.1371/journal.pone.0052897.
- Pascual, A., & Pr eat, T. (2001). Localization of long-term memory within the *Drosophila* mushroom body. *Science*, 294(5544), 1115-1117. doi:10.1126/science.1064200.
- Pe a, E. A., Reyes, R. & Bastidas, S. (1996). Efectividad de una feromona de agregaci n en dos tipos de trampas para la captura del insecto *Rhynchophorus palmarum* en la zona de Tumaco. En Sociedad Colombiana de Entomolog a (Socolen) (Ed.), *Res menes XXIII Congreso Socolen* (p. 83). Bogot , Colombia: Socolen.
- P rez, C. (2017). Alternativas de manejo ecol gico de insectos en el cultivo del arroz en Colombia. En Sociedad Colombiana de Entomolog a (Socolen) (Ed.), *XLIV Congreso Socolen* (pp. 258-270) Bogot , Colombia: Socolen.
- Polack, L. A., Garc a-Sampedro, C., & Saini, E. D. (2002). *Gu a de monitoreo y reconocimiento de plagas y enemigos naturales de tomate y pimiento*. San Pedro, Argentina: Instituto Nacional de Tecnolog a Agropecuaria (INTA).
- Pregitzer, P., Schubert, M., Breer, H., Hansson, B.S., Sachse, S., & Krieger, J. (2012). Plant odorants interfere with detection of sex pheromone signals by male *Heliothis virescens*. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 6, 42. doi:10.3389/fncel.2012.00042.
- Proffit, M., Khallaf, M. A., Carrasco, D., Larsson, M. C., & Anderson, P. (2015). 'Do you remember the first time?' Host plant preference in a moth is modulated by experiences during larval feeding and adult mating. *Ecology Letters*, 18(4), 365-374. doi:10.1111/ele.12419.
- Regnier, F. E. (1971). Semiochemicals—Structure and Function. *Biology of Reproduction*, 4(3), 309-326. doi:10.1093/biolreprod/4.3.309.
- Rochat, D., Gonz lez, A. V., Mariau, D., Villanueva, A. G., & Zagatti, P. (1991). Evidence for male-produced aggregation pheromone in American palm weevil, *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Chemical Ecology*, 17(6), 1221-1230. doi:10.1007/bf01402945.
- Rochat, D., Malosse, C., Lettore, M., Ducrot, P. H., Zagatti, P., Renou, M., & Descoins, C. (1991). Male-produced aggregation pheromone of the American palm weevil, *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera, Curculionidae): Collection, identification, electrophysiological activity, and laboratory bioassay. *Journal of Chemical Ecology*, 17(11), 2127-2141. doi:10.1007/bf00987996.
- Rochat, D., Ramirez-Lucas, P., Malosse, C., Aldana, R., Kakul, T., & Morin, J. P. (2000). Role of solid-phase microextraction in the identification of highly volatile pheromones of two Rhinoceros beetles *Scapanes australis* and *Strategus aloeus* (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae). 885(1-2), 433-444.
- Romero-Fr as, A. (2017). Semioqu micos de picudos (Coleoptera: Curculionidae): Un aporte al desarrollo de la fruticultura en Colombia. En Sociedad Colombiana de Entomolog a (Socolen) (Ed.), *XLIV Congreso Socolen* (pp. 226-231). Bogot , Colombia: Socolen.
- Romero-Fr as, A., Murata, Y., Sim es Bento, J. M., & Osorio, C. (2016). (1R,2S,6R)-Papayanal: a new male-specific volatile compound released by the guava weevil *Conotrachelus psidii* (Coleoptera: Curculionidae). *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 80(5), 848-855. doi:10.1080/09168451.2015.1136877.
- Romero-Fr as, A., Sim es-Bento, J. M., & Osorio, C. (2015). Chemical signaling between guava (*Psidium guajava* L., Myrtaceae) and the guava weevil (*Conotrachelus psidii* Marshall). *Revista Facultad de Ciencias B sicas*, 11(1), 102-113.
- Rospars, J. P., & Hildebrand, J. G. (2000). Sexually dimorphic and isomorphic glomeruli in the antennal lobes of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Chemical Senses*, 25(2), 119-129. doi:10.1093/chemse/25.2.119.
- Saveer, A. M., Becher, P. G., Birgersson, G. R., Hansson, B. S., Witzgall, P., & Bengtsson, M. (2014). Mate recognition and reproductive isolation in the sibling species *Spodoptera littoralis* and *Spodoptera litura*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 18. doi:10.3389/fevo.2014.00018.
- Saveer, A. M., Kromann, S. H., Birgersson, G., Bengtsson, M., Lindblom, T., Balkenius, A., ... Ignell, R. (2012). Floral to green: Mating switches moth olfactory coding and preference. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1737), 2314-2322. doi:10.1098/rspb.2011.2710.
- Schneider, D. (1969). Insect olfaction: deciphering system for chemical messages. *Science*, 163(3871), 1031-1037.
- Schneider, D., & Kaissling, K. E. (1957). Der bau der antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. II. Sensillen, cuticulare bildungen und innerer bau. *Zoologische Jahrb cher/Abteilung f r Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 76, 224-250.
- Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria de Argentina (Senasa Argentina). (2015). *Programa*

- de Prevención y Erradicación del Picudo del Algodonero. Buenos Aires, Argentina: Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria (Senasa).
- Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria de Perú (Senasa Perú), & Servicio Nacional de Sanidad Agropecuaria e Inocuidad Alimentaria de Bolivia (Senasag). (2001). *Plan de trabajo para la exportación de fibra de algodón sin cardar ni peinar, de Santa Cruz-Bolivia, al Perú*. Lima: Perú: Senasa Perú y Senasag.
- Smith, R. W. (2002). *Proceedings of the seminar on research and development of coconut in Latin America and the Caribbean*. Kingston, Jamaica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).
- Stadler, T., & Buteler, M. (2007). Migración y dispersión de *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae) en América del Sur. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 66(3-4), 205-217.
- Suárez-Gómez, H., & Castro-Ortega, L. A. (1990). Mass trapping of *Anthonomus grandis* Boheman with grandlure. *Revista Colombiana de Entomología*, 16(2), 62-68. doi:10.1093/jee/99.4.1245.
- Symonds, M. R. E., & Gitau-Clarke, C. W. (2016). The evolution of aggregation pheromone diversity in bark beetles. *Advances in Insect Physiology*, 50, 195-234. doi:10.1016/bs.aiip.2015.12.003.
- Tinzaara, W., Dicke, M., Van Huis, A., Van Loon, J. J., & Gold, C. S. (2003). Different bioassays for investigating orientation responses of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus*, show additive effects of host plant volatiles and a synthetic male-produced aggregation pheromone. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 106(3), 169-175. doi:10.1046/j.1570-7458.2003.00025.x.
- Tinzaara, W., Gold, C. S., Dicke, M., Van Huis, A., & Ragama, P. E. (2007). Host plant odours enhance the responses of adult banana weevil to the synthetic aggregation pheromone Cosmolure+®. *International Journal of Pest Management*, 53(2), 127-137. doi:10.1080/09670870701191963.
- Trona, F., Casado, D., Coracini, M., Bengtsson, M., Ioriatti, C., & Witzgall, P. (2010). Flight tunnel response of codling moth *Cydia pomonella* to blends of codlemone, codlemone antagonists and pear ester. *Physiological Entomology*, 35(3), 249-254. doi:10.1111/j.1365-3032.2010.00737.x.
- Unbehend, M., Hanniger, S., Meagher, R. L., Heckel, D. G., & Groot, A. T. (2013). Pheromonal divergence between two strains of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 39(3), 364-376. doi:10.1007/s10886-013-0263-6.
- Vander Meer, R. K., Breed, M. D., Espelie, K. E., & Winston, M. L. (1998). *Pheromone communication in social insects*. Boulder, EE. UU.: Westviw Press.
- Velásquez-Vélez, M. I., Saldamando-Benjumea, C. I., & Ríos-Diez, J. D. (2011). Reproductive isolation between two populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:

- Noctuidae) collected in corn and rice fields from central Colombia. *Annals of the Entomological Society of America*, 104(4), 826-833. doi:10.1603/an10164.
- Vergara, R. (2015). Retos y posibilidades del manejo etológico de plagas en la producción agrícola (Parte I). *Revista Metroflor*, 68, 40-61.
- Vilela, E., & Della Lucia, T. M. C. (2001). *Feromonios de insetos: biología, química e aplicacao* (2.ª ed). Riberao Preto, Brasil: Holos Editora.
- Vosshall, L. B. (2008). Scent of a fly. *Neuron*, 59(5), 685-689. doi:10.1016/j.neuron.2008.08.014.
- Vosshall, L. B., Amrein, H., Morozov, P. S., Rzhetsky, A., & Axel, R. (1999). A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 96(5), 725-736. doi:10.1016/s0092-8674(00)80582-6.
- Welter, S. C., Pickel, C., Millar, J. G., Cave, F., Van Steenwyk, R. A., & Dunley, J. (2005). Pheromone mating disruption offers selective management options for key pests. *California Agriculture*, 59(1), 16-22. doi:10.3733/ca.v059n01p16.
- Wilches, D. M., Borrero-Echeverry, F., Cotes-Prado, A. M., & Aragón, S. (2011). Mating disruption in *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae) by using pheromone dispensers in stored potatoes conditions. En Sociedad Colombiana de Entomología (Socolen) (Ed.), *xxxviii Congreso de Socolen* (pp. 102). Manizales, Colombia: Socolen.
- Witzgall, P., Kirsch, P., & Cork, A. (2010). Sex pheromones and their impact on pest management. *Journal of Chemical Ecology*, 36(1), 80-100. doi:10.1007/s10886-009-9737-y.
- Witzgall, P., Lindblom, T., Bengtsson, M., & Toth, M. (2004). *The Pherolist*. Recuperado de <http://www.pherolist.slu.se/pherolist.php>.
- Wood, D. L., Browne, L. E., Silverstein, R. M., & Rodin, J. O. (1966). Sex pheromones of bark beetles—I. Mass production, bio-assay, source, and isolation of the sex pheromone of *Ips confusus* (LeC.). *Journal of Insect Physiology*, 12(5), 523-536. doi:10.1016/0022-1910(66)90091-6.
- Yaksi, E., & Wilson, R. I. (2010). Electrical coupling between olfactory glomeruli. *Neuron*, 67(6), 1034-1047. doi:10.1016/j.neuron.2010.08.041.
- Yew, J. Y., & Chung, H. (2015). Insect pheromones: An overview of function, form, and discovery. *Progress in Lipid Research*, 59, 88-105. doi:10.1016/j.plipres.2015.06.001.
- Yucra-Equize, E. (2002). *Densidad de trampas de feromonas para la captura de la polilla del tomate, Tuta absoluta, Meyrick* (tesis de grado). Universidad Autonoma Gabriel Rene Moreno, Saipinia, Bolivia.
- Zhang, Q. H., & Schlyter, F. (2003). Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 101(2), 299-310. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.111595.x.