

Capítulo 23

Los volátiles microbianos
y su potencial en el
control biológico de
fitopatógenos e insectos

Chapter 23

Microbial volatiles
and their potential in the
biological control of plant
pathogens and insects

Caroline de Clerck,¹ Felipe Borrero-Echeverry²

¹ Laboratory of Integrated and Urban Plant Pathology,
Gembloux Agro-Bio Tech, University of Liège, Gembloux, Belgium

² Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA)

Contenido

Introducción.....992

Los mVOC en el control de patógenos.....994

 Los mVOC como estimulantes de plantas.....994

 Los mVOC en el control biológico de hongos fitopatógenos996

 Los mVOC en el control de bacterias997

 Aplicaciones prácticas de los mVOC en el control de patógenos998

Los mVOC en el control de insectos.....999

 Los mVOC como atrayentes999

 Los mVOC como repelentes.....1000

 Los mVOC como insecticidas.....1001

 Los mVOC como inductores de defensas contra insectos en las plantas1001

 Aplicaciones prácticas de los mVOC en el control de insectos.....1001

Perspectivas.....1003

Agradecimientos1005

Referencias.....1006

Resumen

La importancia de los microorganismos en las interacciones entre las comunidades y los ecosistemas es un tema de creciente interés por su posible aplicación en el control de patógenos e insectos en los sistemas agropecuarios. El potencial de los compuestos volátiles orgánicos producidos por los microorganismos (mVOC, por su sigla en inglés) para el control de patógenos hasta ahora se empieza a estudiar y a entender. Sin embargo, se ha visto que los mVOC pueden ser promotores de crecimiento e inductores de defensas. Desde comienzos del siglo xx, además, han sido de gran importancia en el control de insectos, ya que su efecto de atracción sobre insectos plaga se ha utilizado para facilitar la eliminación de estos. Su uso como atrayente, de hecho, se ha enfocado en las moscas de la fruta, pero se ha dejado de lado su estudio para el control de otros insectos de importancia económica. Finalmente, se ha evidenciado que los mVOC pueden ser una fuente importante de repelentes o compuestos insecticidas. No obstante, poco se sabe sobre los mecanismos de acción de los volátiles y existen dificultades técnicas que limitan su aplicación en campo. En este capítulo se resume el estado actual del uso de los mVOC en la agricultura, su potencial para futuros desarrollos y los temas que requieren más investigación.

Palabras clave

Atracticidas, atrayentes, inducción de defensas, insecticidas, mVOC, promoción de crecimiento, volátiles

Abstract

The importance of microorganisms in community interactions and ecosystems are of growing interest for the control of pathogens and insect pests in the agricultural sector. The potential of microbial volatile organic compounds (mVOC) for the control of pathogens is an incipient discipline. These compounds have been shown to have various functions such as growth promotion, plant defense induction, and, in some cases, have direct effects on pathogens. However, little is known about the mechanisms behind these effects and their practical application still faces technical difficulties. Microbial volatiles, on the other hand, have been an integral part of insect control due to their function as attractants since the beginning of the xx century. The potential of mVOC as insect repellents and insecticides has only begun to be unraveled. The use of microbial volatiles in insect control has focused mainly on fruit flies with little attention given to other types of insects of agricultural importance. This chapter summarizes the current state of the art in mVOC research in agriculture, their potential for future developments and current research priorities.

Keywords

Attractants, attracticides, growth promotion, induced defenses, insecticides, mVOC, volatiles

Introducción

Los compuestos volátiles orgánicos (VOC, por su sigla en inglés) son compuestos lipofílicos de bajo peso molecular que contienen carbono. Los VOC pueden ser derivados de diferentes rutas metabólicas (Kanchiswamy, Malnoy, & Maffei, 2015b), se evaporan fácilmente y pueden dispersarse desde su punto de origen a través del aire, tierras porosas y líquidos (Effmert, Kalderas, Warnke, & Piechulla, 2012).

Los VOC juegan un papel importante en la comunicación inter- e intraespecífica. La emisión de VOC de las plantas ha recibido la mayor atención por parte de investigadores, ya que son de gran importancia para las interacciones entre estas, los insectos, los patógenos y los simbiontes, tanto en la rizosfera como en la superficie (Baldwin, 2010; Dong, Fu, Watanabe, Su, & Yang, 2016; Dudareva, Klempien, Muhlemann, & Kaplan, 2013; Pickett & Khan, 2016).

Los volátiles producidos por las plantas cumplen varias funciones importantes en la comunicación con otros organismos, como la atracción de polinizadores y dispersores de semillas, la modulación de sus propias defensas y el *priming* de defensas en tejidos y plantas cercanas para estar mejor preparadas ante el ataque de herbívoros y patógenos. Adicionalmente, los VOC emitidos por las plantas cuando estas sufren daños causados por herbívoros pueden ser repelentes hacia otros herbívoros o atraerentes de parasitoides y depredadores (Clavijo McCormick, Unsicker, & Gershenzon, 2012). Algunos VOC también pueden contribuir directamente a las defensas de las plantas a través de su actividad antimicrobiana (Baldwin, 2010) o mediante la moderación del estrés abiótico (Spinelli, Cellini, Marchetti, Nagesh, & Piovene, 2011).

Aunque los microorganismos también emiten VOC como parte de su metabolismo normal, existen menos estudios sobre estos. La mayoría de los volátiles microbianos (mVOC, por sus siglas en inglés) son producto de la oxidación de la glucosa y pueden actuar como intermediarios en su metabolismo tanto primario como secundario (Korpi, Jarnberg, & Pasanen, 2009). Algunos compuestos pueden ser producidos por muchas especies y cepas diferentes

de microorganismos, los cuales filogenéticamente pueden ser cercanos o lejanos, mientras que otros compuestos pueden ser producidos por pocas cepas o especies (Garbeva, Hordijk, Gerards, & De Boer, 2014). Sin embargo, la evidencia actual sugiere que no hay mVOC que sean producidos exclusivamente por microbios o por una única cepa o especie (Korpi et al., 2009). Varios factores pueden modificar la cantidad y la composición de los mVOC producidos por un microorganismo: el medio de cultivo, el estado fisiológico de este, la disponibilidad de oxígeno, la humedad, la temperatura y el pH, entre otros (Bailly & Weisskopf, 2012; Garbeva et al., 2014; Insam & Seewald, 2010; Kai et al., 2009; Romoli et al., 2013).

En 2014 se creó una base de datos llamada mVOC, en la que se describen aproximadamente 1.000 volátiles microbianos que provienen de un amplio rango de especies de hongos y bacterias (Lemfack, Nickel, Dunkel, Preissner, & Piechulla, 2014). La existencia de esta base de datos ha permitido observar patrones como estos: los mVOC producidos por hongos son principalmente alcoholes, bencenoides, aldehídos, alquenos, ácidos orgánicos, ésteres y cetonas; mientras que aquellos producidos por bacterias son principalmente alquenos, alcoholes, cetonas, terpenos, bencenoides, pirazinas, ácidos orgánicos y ésteres. El desarrollo de esta base de datos, a futuro, permitirá encontrar más patrones mediante herramientas informáticas cada vez más poderosas y ayudará a elucidar sus posibles funciones.

Las funciones ecológicas de los mVOC en el control de patógenos son poco entendidas y diversas. Se ha sugerido que los VOC pueden jugar un papel en diferentes reacciones metabólicas y fisiológicas de los organismos que los perciben, afectar la percepción de quórum (*quorum sensing*) en comunidades microbianas, funcionar como compuestos de defensa directos contra patógenos o ser utilizados en la comunicación inter- e intraespecífica (Effmert et al., 2012). También se ha observado que pueden tener efectos en la promoción de crecimiento en plantas o en el *priming* de sus defensas (Kanchiswamy, Malnoy, & Maffei, 2015a). Además, los mVOC específicos

pueden servir como marcadores para la detección de especies de hongos o bacterias en el medioambiente (Fiedler, Schutz, & Geh, 2001). En el caso del control de insectos, los mVOC también pueden servir como defensas directas (insecticidas) (Lacey & Neven, 2006; Yee, Lacey, & Bishop, 2009), inductores de defensas en las plantas (Song & Ryu, 2013) o como atraerentes (Becher et al., 2012; Lebreton et

al., 2017; Mangan & Thomas, 2014) o repelentes (Becher, Bengtsson, Hansson, & Witzgall, 2010). A continuación, se resumen las diferentes formas en las que se están explorando y utilizando los mVOC para el control de plagas en la agricultura, las dificultades en su estudio y desarrollo y las perspectivas de la inclusión de los volátiles microbianos en estrategias de manejo integrado (figura 23.1).

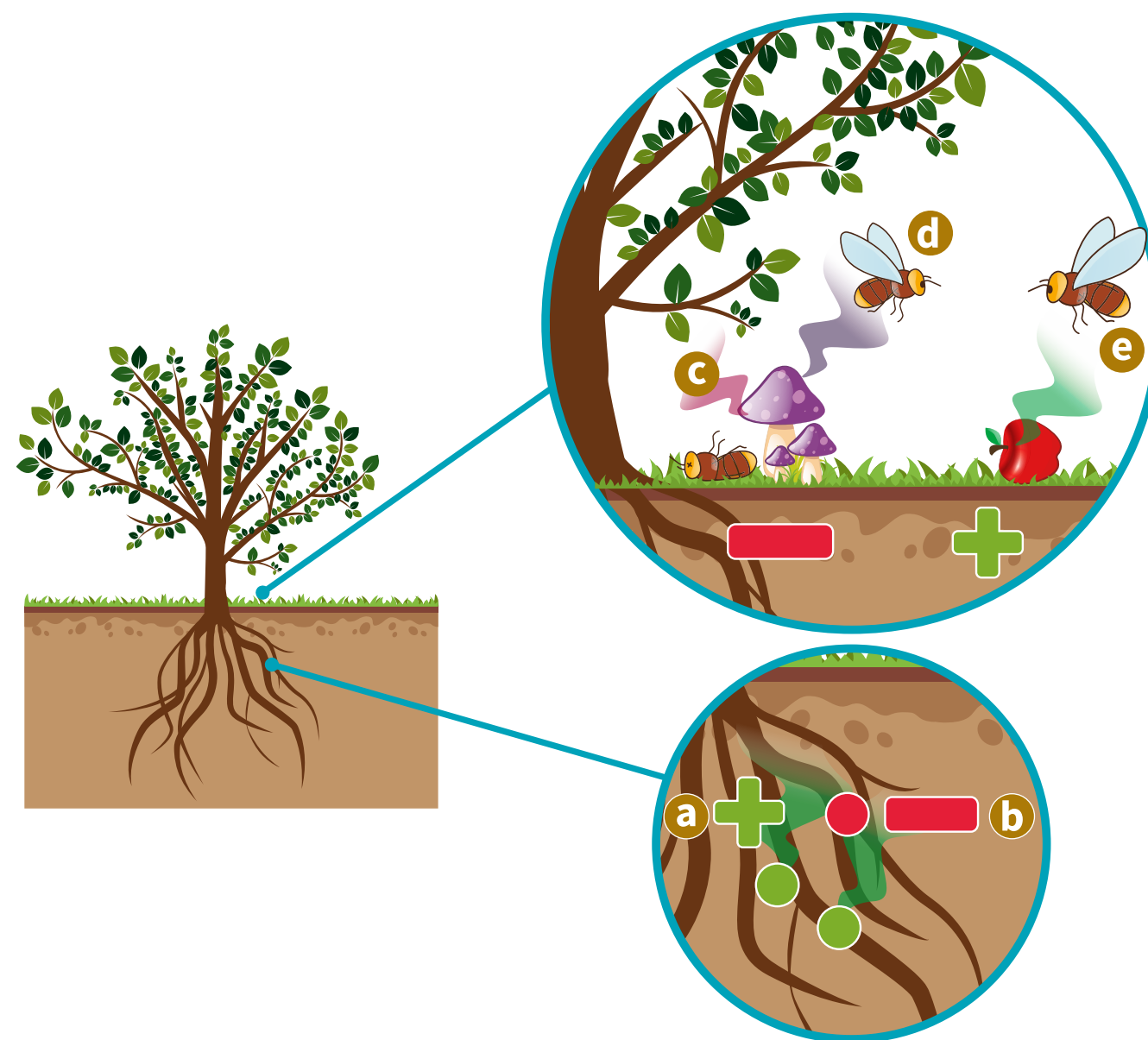


Figura 23.1. Esquema general de la función de los mVOC en el control de patógenos e insectos. a. Efectos directos sobre las plantas (promoción de crecimiento, inducción de defensas o *priming*); b. Efectos directos antimicrobianos sobre patógenos; c. Efectos insecticidas; d. Repelencia; e. Atracción hacia fuentes de alimento o sustratos para la ovoposición.

Fuente: Elaboración propia

Los mVOC en el control de patógenos

La aplicación de mVOC en el control de patógenos ha sido el objetivo de muchos estudios en años recientes, en los cuales también se ha sugerido su uso como biofertilizantes (Bailly & Weisskopf, 2012; Bitas, Kim, Bennett, & Kang, 2013; Kanchiswamy et al., 2015a; Kanchiswamy et al., 2015b; Méndez-Vilas, 2013; Schalchli et al., 2016). El hecho de que muchos mVOC sean solubles en agua, de bajo costo, eficientes en muy bajas concentraciones e inocuos para la salud animal o humana los hace una alternativa promisoriosa y sostenible para reemplazar los plaguicidas químicos (Farag, Zhang, & Ryu, 2013).

Los mVOC como estimulantes de plantas

Las plantas tienen la capacidad de detectar y de reaccionar ante los volátiles emitidos por hongos o bacterias. La mayoría de la literatura sobre los mVOC producidos por bacterias se refiere a las rizobacterias promotoras del crecimiento (PGPR, por su sigla en inglés). Varios géneros de PGPR emiten volátiles que pueden promover el crecimiento de las plantas, modular la arquitectura de las raíces, inducir las defensas de estas hacia patógenos o promover su tolerancia al estrés biótico (Bailly & Weisskopf, 2012; Gutiérrez-Luna et al., 2010; Liu & Zhang, 2015). En su conjunto, todos estos efectos mejoran la salud de las plantas y les confieren resistencia y resiliencia frente a las enfermedades.

Las PGPR más estudiadas han sido las especies de los géneros *Bacillus* y *Pseudomonas* (Asari, Matzen, Petersen, Bejai, & Meijer, 2016; Park, Dutta, Ann, Raaijmakers, & Park, 2015; Tahir et al., 2017). La producción de volátiles promotores del crecimiento parece estar ampliamente distribuida entre las bacterias de la rizosfera (Bailly & Weisskopf, 2012), mientras que la producción de mVOC que llevan a la inducción de defensas parece ser un mecanismo menos frecuente (Farag et al., 2013). Sin embargo, algunos microorganismos pueden producir mVOC con doble función, según el hospedero; por ejemplo,

el 2,3-butanediol —el cual es producido por *Bacillus subtilis*, *B. amyloliquefaciens* y *Pseudomonas chlororaphis*— tiene efecto en la promoción de crecimiento y en la inducción de defensas en *Arabidopsis thaliana*, mientras que en tabaco solamente induce defensas.

La acetoina, un mVOC producido por *B. subtilis*, induce la resistencia sistémica en *A. thaliana*, lo que lleva a la reducción de la severidad del patógeno *Pseudomonas syringae* pv. tomato (Rudrappa et al., 2010). Plantas de *Arabidopsis* bajo estrés salino tuvieron mayor producción de biomasa y menor acumulación de Na⁺ cuando fueron tratadas con mVOC emitidos por *B. amyloliquefaciens*, en comparación con las del tratamiento control (Liu & Zhang, 2015). Los mecanismos detrás de estos efectos son poco comprendidos y pueden ser diferentes según la planta y los mVOC involucrados. Entre los mecanismos que se han sugerido se encuentran la redistribución de auxinas, la expansión de las células foliares, un incremento en la capacidad fotosintética e incrementos en la absorción de hierro, entre otros (Farag et al., 2013).

De otra parte, no todos los volátiles bacterianos tienen efectos positivos sobre las plantas. Cepas de los géneros *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Chromobacterium*, *Serratia* y *Stenotrophomonas* pueden inhibir el crecimiento de las plantas o tener un efecto fitotóxico (Bitas et al., 2013). Bailly y Weisskopf (2012), por ejemplo, con base en estudios de laboratorio sobre plantas modelo como *Arabidopsis thaliana* y *Nicotiana tabacum*, encontraron que fue mucho más frecuente la inhibición de crecimiento que su promoción a causa de los mVOC de PGPR. Estos efectos varían de acuerdo con el momento en que las plantas son expuestas a los volátiles y el medio de cultivo que se utilice para las PGPR. Se ha sugerido que el amoníaco, el disulfuro de dimetilo (DMDS), el cianuro de hidrógeno y el ácido 3-fenilpropanoico podrían ser los responsables de generar los efectos negativos sobre el crecimiento de las plantas (Blom, Fabbri, Eberl, & Weisskopf, 2011).

Los hongos también producen mVOC que tienen efectos sobre las plantas. Aunque existen menos estudios sobre estos que sobre los volátiles producidos

por bacterias, sus efectos son similares. Varias especies de *Trichoderma* producen volátiles que mejoran la resistencia de las plantas al estrés biótico y abiótico (sequía, cambios de temperatura y salinidad) (Harman, 2011). Hung, Lee y Bennett (2013), por ejemplo, expusieron *A. thaliana* a los mVOC producidos por *Trichoderma viride* y, como consecuencia, las plantas crecieron más altas, florecieron antes y tuvieron más raíces secundarias y clorofila. Los volátiles producidos

por *Alternaria alternata*, *Penicillium charlesii* y *Penicillium aurantiogriseum* promovieron el crecimiento y la acumulación de almidón en hojas de varias especies de plantas (Ezquer et al., 2010). Los volátiles de cepas no patógenas de *Fusarium culmorum* no solo promovieron el crecimiento de plantas de lechuga, sino que también las protegieron contra cepas patógenas del mismo hongo (Minerdi, Bossi, Maffei, Gullino, & Garibaldi, 2011) (figura 23.2).



Foto: Marie Fiers

Figura 23.2. Tipo de bioensayo utilizado para determinar el efecto de los volátiles producidos por el hongo *Fusarium culmorum* sobre el crecimiento de la cebada. Las plántulas nunca entran en contacto directo con el patógeno (centro) o sus secreciones.

Al igual que los mVOC bacterianos, algunos volátiles de hongos pueden tener efectos negativos y, en muchos casos, tóxicos sobre las plantas. Los volátiles producidos por los cuerpos fructíferos de las trufas tienen un efecto negativo en la germinación de las semillas, la elongación de la raíz primaria y el crecimiento foliar en *A. thaliana*

(Splivallo, Fischer, Göbel, Feussner, & Karlovsky, 2009). De forma semejante, los volátiles emitidos por los hongos fitopatógenos *Fusarium culmorum* y *Cochliobolus sativus* reducen significativamente el tamaño de las hojas y de las raíces de cebada (Fiers, Lognay, Fauconnier, & Jijakli, 2013).

Los mVOC en el control biológico de hongos fitopatógenos

Existe un gran número de estudios relacionados con el efecto biocontrolador de los volátiles bacterianos sobre los hongos patógenos (Effmert et al., 2012; Kai, Effmert, Berg, & Piechulla, 2009; Kanchiswamy et al., 2015b). Se ha observado, por ejemplo, un efecto negativo de los mVOC producidos por *Serratia* spp. y *Stenotrophomonas* spp. sobre el crecimiento micelial de *Rhizoctonia solani* (Kai et al., 2007). Así mismo,

los volátiles producidos por cepas de *B. pumilus* y *B. subtilis*, aislados de la rizosfera de pepino, inhibieron el crecimiento de un rango amplio de patógenos de suelo (*Sclerotinia sclerotiorum*, *Botrytis cinerea*, *Alternaria brassicae*, *Alternaria solani* y *Fusarium culmorum*, entre otros) (Liu, Mu, Zhu, Du, & Liu, 2008). Por su parte, el dimetil disulfuro (DMDS) producido por *Bacillus cereus* protegió de forma significativa al tabaco contra



Foto: Marie Fiers

Figura 23.3. Bioensayo en caja de Petri subdividida para observar el efecto de mVOC sobre el crecimiento de *Cochliobolus sativus*. En la cámara de la izquierda se cultiva el hongo y en la derecha se pone un trozo de papel de filtro con el volátil o mezcla de volátiles que se quiere evaluar. El único contacto entre el hongo y el tratamiento es por vía aérea.

B. cinerea y al maíz contra *Cochliobolus heterostrophus*, sin embargo, es importante mencionar que el DMDS también tiene efectos fitotóxicos (Huang et al., 2012) (figura 23.3).

De otra parte, a los volátiles producidos por bacterias también se les ha encontrado actividades fungicidas o fungistáticas, principalmente, sobre especies de *Alternaria*, *Botrytis*, *Colletotrichum*, *Fusarium*, *Phytophthora*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia* y *Verticillium*. Así, los géneros que han demostrado el mayor potencial para inhibir hongos fitopatógenos son *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Streptomyces* (Kai et al., 2009; Méndez-Vilas, 2013). Este efecto puede deberse a la inhibición de la germinación de las esporas, de la formación de cuerpos fructíferos o del crecimiento micelial, así como a la reducción de la esporulación del patógeno (Kai et al., 2009).

Los volátiles producidos por una cepa bacteriana específica no causan el mismo efecto o grado de inhibición sobre todos los hongos (Kai et al., 2009). Los mVOC de *B. subtilis* han mostrado una mayor inhibición del crecimiento micelial de *S. sclerotiorum*, *R. solani*, *B. cinerea* o *Pythium afertile* que de *Pythium ultimum* o de especies de *Alternaria* y *Fusarium* (Chaurasia et al., 2005; Fiddaman & Rossall, 1994). Inclusive voc de cepas bacterianas cercanas muestran efectos diferenciales sobre un mismo hongo o sobre un oomiceto. Ann (2012) mostró que solo una de seis cepas de *Bacillus* inhibe el crecimiento de *Phytophthora capsici*, mientras que *Colletotrichum* y *Fusarium* fueron inhibidos por seis cepas. Méndez-Vilas (2013) sugiere que *S. sclerotiorum*, *B. cinerea*, *Alternaria* sp. y los oomicetos son más sensibles a los mVOC bacterianos, mientras que las diferentes especies de *Fusarium* son más resistentes. La contradicción entre estos resultados resalta las diferencias entre cepas y condiciones de crecimiento, y evidencia la necesidad de llevar a cabo estudios sobre sistemas específicos.

Los hongos también producen metabolitos con propiedades antifúngicas. *Oxyporus latemarginatus* EF069 produce volátiles (principalmente el 5-pentil-2-furaldehído) que inhiben el crecimiento de *A. alternata*, *C. gloeosporioides*, *F. oxysporum*, *B. cinerea* y *R. solani* (Lee et al., 2009). Los mVOC emitidos por el hongo endófito *Muscodor albus* inhiben el crecimiento y la germinación de esporas de *Tilletia*

en arroz (Goates & Mercier, 2009). Otras especies del género *Muscodor* también han demostrado un alto potencial para el manejo de patógenos en pre- y poscosecha (Alpha, Campos, Jacobs-Wagner, & Strobel, 2015; Hutchings, Alpha-Cobb, Hiller, Berro, & Strobel, 2017). Los mVOC de *Muscodor* inclusive se han propuesto como potenciales reemplazos del bromuro de metilo en el control de fitopatógenos del suelo. Sin embargo, los volátiles de los hongos también pueden inhibir su propio crecimiento, como se observa en *M. albus* y *Colletotrichum fragariae* (Miyagawa, Inoue, Yamanaka, Tsurushima, & Ueno, 2000). De igual manera, el 1-octeno-3-ol, que es un compuesto común en los mVOC producidos por los hongos, autorregula la germinación de *Penicillium paneum* (Chitarra, Abee, Rombouts, Posthumus, & Dijksterhuis, 2004). Este compuesto también actúa de forma indirecta sobre *B. cinerea* en *A. thaliana* al inducir la activación de las defensas asociadas por la vía del ácido jasmónico (Kishimoto, Matsui, Ozawa, & Takabayashi, 2007).

En la actualidad se desconocen los mecanismos de acción de los volátiles con actividad antifúngica. Se ha sugerido que estos pueden causar daños en el ADN (Mitchell, Strobel, Moore, Robison, & Sears, 2010) o alterar la expresión de las enzimas asociadas con la morfogénesis, lo cual afecta el crecimiento de los hongos (Wheatley, 2002). Otra hipótesis es que alteran las propiedades de la membrana celular, lo que genera cambios en la permeabilidad y mayor estrés oxidativo (Effmert et al., 2012).

Los mVOC en el control de bacterias

Existen pocos estudios sobre los efectos antibacterianos de los mVOC. Moléculas como el DMDS, con una actividad antifúngica y fitotóxica fuerte, no muestran actividad antibacteriana, más aún, se ha visto que pueden estimular el crecimiento de algunas bacterias (Garbeva et al., 2014). Aunque algunas lactonas, como las gamma-butirolactonas que son producidas por bacterias marinas, tienen actividad contra un amplio rango de bacterias grampositivas y gramnegativas (*Pseudomonas aeruginosa*, *Klebsiella pneumoniae* y

Micrococcus luteus, entre otras) (Schulz et al., 2010). Los hongos del género *Muscodor* también han sido ampliamente estudiados en este sentido (Hutchings et al., 2017; Mitchell et al., 2010; Strobel, 2006). *Muscodor albus*, por ejemplo, emite volátiles que inhiben el crecimiento de un rango amplio de bacterias patógenas de plantas y de humanos. *Muscodor crispans* produce una mezcla de volátiles que muestra una actividad fuerte contra *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* (Mitchell et al., 2010).

Similar al caso de los hongos, el mecanismo por el cual los volátiles afectan a las bacterias tampoco ha sido bien estudiado. Se ha sugerido que la hidrofobicidad de estos compuestos incrementa la permeabilidad de la membrana y puede llegar a romperla (Trombetta et al., 2005). Otra posibilidad es que los volátiles estén interfiriendo con el *quorum sensing* de las bacterias y estén alterando la regulación de sus poblaciones (Ryan & Dow, 2008).

Aplicaciones prácticas de los mVOC en el control de patógenos

Pocos estudios han verificado el efecto de los mVOC *in vivo* y aún menos su efecto en condiciones de campo. En la mayoría de los estudios *in vivo*, los microorganismos son cultivados en medios artificiales y luego transferidos al suelo. Por ser artificiales, estas condiciones de crecimiento afectan la mezcla de volátiles y de otros metabolitos que se producen, puesto que las condiciones nutricionales y el efecto de la comunidad microbiana del suelo modulan la producción de compuestos. La aplicación de estos compuestos en el suelo también dificulta determinar si el efecto que se está evidenciando se debe a los volátiles o a otros factores bióticos o abióticos. Esta dificultad ha sido evidenciada en los trabajos de Berrada, Benkhemmar, Swings, Bendaou y Amar (2012) y de Fernando, Ramarathnam, Krishnamoorthy y Savchuk (2005), quienes al utilizar cepas productoras de volátiles no han podido demostrar que el efecto de *Bacillus* y de *Pseudomonas* contra *B. cinerea* y *S. sclerotiorum* se haya debido a los mVOC producidos y no a otros mecanismos de acción.

Sin embargo, varios estudios han logrado demostrar el efecto directo de los volátiles mediante experimentos de laboratorio en los cuales los volátiles de biocontroladores cultivados en cámaras selladas se aplican sobre patógenos cultivados en cajas Petri y en plantas infectadas. En estas condiciones experimentales, se observó que los volátiles de *Streptomyces platenensis* inhibieron el crecimiento de varios patógenos en plantas cultivadas en suelo (Wan, Li, Zhang, Jiang, & Huang, 2008).

Otros estudios han utilizado semillas autoclavadas y medios mínimos para el crecimiento de las bacterias y de los hongos productores de voc (Cortés-Barco, Goodwin, & Hsiang, 2010; Cortés-Barco, Hsiang, & Goodwin, 2010; Li et al., 2012). Con tales métodos, Li et al. (2012) demostraron el efecto inhibitorio de los volátiles de *Streptomyces globisporus* sobre *B. cinerea*.

En condiciones de poscosecha, la fumigación con *M. albus* cultivado sobre granos autoclavados logró controlar en su totalidad *Penicillium expansum* y *B. cinerea* en manzanas y duraznos (Mercier & Jiménez, 2004).

Volátiles individuales han sido evaluados en invernadero, y se observó, por ejemplo, que en plantas de tabaco en suelo regado con DMDS hubo protección contra *B. cinerea*. Sin embargo, no ha sido posible determinar si la protección se dio por el efecto directo de los volátiles sobre el patógeno o por el DMDS al elicitar las respuestas de defensa de las plantas a través de la rizosfera (Huang et al., 2012). En condiciones de campo se ha observado que la inmersión de raíces de pimentón y de semillas de cohombro en soluciones de volátiles bacterianos indujo resistencia y *priming* durante cuatro años consecutivos (Song & Ryu, 2013).

Estos ejemplos demuestran el potencial del uso de volátiles microbianos en el control de enfermedades en invernadero y en campo, sin embargo, aún no se están utilizando en la agricultura.

Todavía falta mucha información relacionada con el modo de acción que ejercen sobre plantas y patógenos, y faltan mayores desarrollos en los métodos de aplicación. Adicionalmente, se requieren más estudios para validar los resultados obtenidos *in vitro* e *in vivo* en condiciones de campo.

Los mVOC en el control de insectos

En contraposición al uso de los volátiles microbianos para el control de patógenos, los mVOC han tenido un mayor desarrollo y aplicación en el control de insectos. Muchos insectos plaga son atraídos hacia los volátiles producidos por la fermentación y descomposición de sustratos que son fuente de alimentación para los adultos o que les sirven como sitios de ovoposición y de desarrollo larval (Becher et al., 2012; Christenson & Foote, 1960; El-Sayed, Heppelthwaite, Manning, Gibb, & Suckling, 2005; Honda, Ishiwatari, & Matsumoto, 1988). Los mVOC también pueden ser reconocidos por los insectos como indicadores de hábitats nocivos y funcionar como repelentes (Stensmyr et al., 2012).

Aunque ha sido menos investigado, los mVOC también pueden funcionar directamente como insecticidas (Lacey & Neven, 2006; Yee et al., 2009) o inducir las defensas de las plantas contra los insectos (Song & Ryu, 2013).

Los mVOC como atrayentes

Los volátiles microbianos se han utilizado de forma indirecta para el control de insectos, principalmente en moscas (Diptera) y en algunas polillas (Lepidoptera) desde comienzos del siglo xx. Desde 1905 se había determinado el potencial de las trampas con azúcares fermentados para el control de moscas de la fruta (Tephritidae) (Isaac, 1905). En la primera mitad del siglo, las trampas de fermentación recibieron mucha atención y se comenzaron a utilizar para un mayor número de especies de insectos (Eyer & Medler, 1940; Peterson, 1925; Yetter & Steiner, 1931); inclusive, se había comenzado a evaluar la atractividad de compuestos derivados de la fermentación como el ácido acético, el etanol y el CO₂ (Eyer, Medler, & Linton, 1937; Frost, 1937; Peterson, 1925).

Posteriormente a estos estudios iniciales, se comenzó a incluir levadura en las trampas, con el fin de incrementar la tasa de fermentación (Baker, 1944; Starr & Shaw, 1944) y evitar que las comunidades nativas de microbios redujeran la atractividad de los cebos (Green, Beroza, & Hall, 1960).

En 1939, McPhail, con base en el olor a amoniaco de las trampas de fermentación de *Anastrepha striata*, comenzó a utilizar mezclas de azúcares con proteína hidrolizada, lo cual se volvió un estándar en este tipo de trampas (Boyce & Bartlett, 1941; Dean, 1941; McPhail, 1939).

A partir de estas trampas iniciales de proteína hidrolizada, se desarrollaron las trampas de amonio. El amoniaco, el sulfato de amonio, el fosfato de amonio y el carbonato de amonio incrementan la captura de diferentes especies y géneros de moscas de la fruta, entre ellos, *Rhagoletis pomonella*, *Rhagoletis cingulata*, *Zonosemata electa*, *Ceratitis capitata*, *Bactrocera tryoni* y *Silba adipata* (Frick, 1952; Gow, 1954; Hodson, 1943; Raz, 1997). Estas trampas de proteína hidrolizada con diferentes sales de amonio han llevado al desarrollo de varias formulaciones comerciales como BioLure con acetato de amonio —Suterra LLC (Oregón, EE. UU.)—, AgriSense Lure con bicarbonato de amonio —Suterra LLC (Oregón, EE. UU.)— y cebos con carbonato de amonio —Great Lakes IPM (Michigan, EE. UU.) e ISCA Technologies (California, EE. UU.)—.

La segunda mitad del siglo xx se enfocó en determinar cuáles eran los compuestos químicos específicos de la fermentación de los cebos de proteína hidrolizada responsables de la atracción de los insectos. Los análisis de los mVOC producidos por estos cebos habrían de caracterizar en un futuro docenas de compuestos producidos: los estudios confirmaron que el amoniaco y sus sales (Bateman & Morton, 1981; Mazor, Gothilf, & Galun, 1987) y el ácido acético eran los causantes del efecto atrayente (Buttery, Ling, Teranishi, & Mon, 1983; Keiser et al., 1976). Estudios subsecuentes determinaron que la putrescina mezclada con amonio era tan eficiente como las trampas de proteína hidrolizada (Heath, Epsky, Midgarden, & Katsoyannos, 1995; Robacker & Warfield, 1993), lo cual llevó al desarrollo de los cebos comerciales 2C BioLure (Suterra LLC) (Epsky, Heath, Guzmán, & Meyer, 1995). Luego, Heath, Epsky, Dueben, Rizzo y Jerónimo (1997) determinaron que la adición de trimetilamina tenía un efecto sinérgico con las trampas 2C BioLure, lo cual llevó al desarrollo de los cebos 3C BioLure.

Aunque las trampas de mVOC sintéticas han demostrado ser efectivas, la necesidad de bajar sus costos ha llevado a que los cebos de proteína hidrolizada sigan siendo comunes. De hecho, estos últimos se pueden desarrollar a partir de productos y residuos disponibles localmente, como caseína, soya, maíz, frijol u otras fuentes de proteína, con la adición de levaduras comercialmente disponibles o con fuentes de azúcar —como la caña de azúcar o el vino— para controlar diferentes insectos como picudos de la palma o moscas varias (Castrejón-Gómez, Aluja, Arzuffi, & Villa, 2004; Mangan and Thomas, 2014). Otras fuentes de proteína como las heces de la producción avícola (Hendrichs & Hendrichs, 1990; Robacker, García, & Bartelt, 2000) han sido evaluadas con éxito (Piñero, Aluja, Vázquez, Equihua, & Varón, 2003). Aunque este tipo de atrayente puede ser una opción viable para los agricultores de bajos ingresos, la gran variedad de fuentes de azúcar y de proteína que se utiliza impide que estos cebos se puedan comparar para determinar su efectividad. Adicionalmente, dado que muchas veces son de producción casera o rudimentaria, su efectividad es variable.

Otras áreas de interés en el estudio de los mVOC como atrayentes de insectos son la sanidad pecuaria y la salud humana. Los insectos hematófagos utilizan los volátiles producidos por sus hospederos para localizarlos. Estos volátiles normalmente provienen de la respiración (como el CO₂ y el amoníaco) (Barrozo & Lazzari, 2006; Dekker, Geier, & Carde, 2005; Pinto, Campbell-Lendrum, Lozovei, Teodoro, & Davies, 2001), los olores corporales (Allan, Bernier, & Kline, 2006; Majeed, Hill, Birgersson, & Ignell, 2016) y la orina o las heces de los animales (Krcmar, Mikuska, & Merdic, 2006; Tangtrakulwanich et al., 2015).

Muchos de los compuestos que se han identificado como atrayentes de los insectos hematófagos tienen un origen microbiano. Compuestos como el amoníaco, el 1-octen-3-ol, la acetona, el fenol, el m-cresol, el p-cresol y el dimetil trisulfito, todos provienen de la actividad microbiana asociada a los mamíferos. Las moscas de establo (*Stomoxys calcitrans*) y de cuernos (*Haematobia irritans*) son atraídas hacia los olores provenientes de la fermentación de las heces (fenol, m-cresol y p-cresol) y del aliento de los mamíferos (CO₂, acetona y 1-octen-3-ol) (Birkett et al., 2004; Jeanbourquin & Guerin,

2007a; Jeanbourquin & Guerin, 2007b; Schofield & Brady, 1997; Tangtrakulwanich et al., 2015). Los tábanos y las moscas tse-tse son atraídas hacia los compuestos fenólicos que producen las bacterias a partir de la orina de los rumiantes (Baldacchino et al., 2013; Krcmar et al., 2006; Madubunyi, Hassanali, Ouma, Nyarango, & Kabii, 1996). El ácido láctico, el ácido tetradecanoico y el amoníaco, olores comunes del cuerpo de los mamíferos son producidos por las comunidades bacterianas de la piel y se ha visto que son atrayentes de mosquitos (Mukabana et al., 2012). Estos volátiles presentan oportunidades interesantes para desarrollar estrategias de control de ectoparásitos y de vectores de enfermedades de forma sostenible y con grandes beneficios para la salud y el bienestar humano y animal.

Los mVOC como repelentes

El uso de los mVOC como repelentes de insectos ha sido menos estudiado que los repelentes botánicos. A pesar de esto, existen investigaciones en las que se han encontrado volátiles producidos por microorganismos que se pueden utilizar en el control de insectos. El hongo endófito *Muscodor vitigenus* produce naftalina bajo ciertas condiciones de cultivo. La naftalina producida por el hongo repele a la mosca *Cephus cinctus* de forma similar a la naftalina comercial y ya ha sido patentada con este fin (Daisy et al., 2002). Otro compuesto, la geosmina, es un volátil comúnmente producido por bacterias del género *Streptomyces* y tiene un olor característico a tierra húmeda. Se ha observado que *Drosophila melanogaster* es repelida por este compuesto, ya que sobre una fruta en descomposición este compuesto sugiere la presencia de microorganismos antagonistas de las levaduras y, por tanto, un hábitat desfavorable (Becher et al., 2012; Stensmyr et al., 2012). También se ha observado que los insectos son repelidos por los olores producidos por los hongos entomopatógenos. Las termitas y las mariquitas (*Coccinella septempunctata*) evitan los mVOC producidos por *Beauveria bassiana* (Hussain, Tian, He, Bland, & Gu, 2010; Yanagawa et al., 2011). El olor de cadáveres de larvas y babosas infectados con nematodos repele al cucarrón depredador *Pterostichus melanarius* (Foltan & Puza, 2009). Aunque hay estudios preliminares del uso de mVOC repelentes,

hace falta un gran esfuerzo en la bioprospección de estos y su desarrollo para que logren ser utilizados en el control de insectos.

Los mVOC como insecticidas

Pocos estudios han investigado el uso de volátiles microbianos como insecticidas. No obstante, los volátiles del endófito *Muscodor albus*, por ejemplo, que presentan actividad antimicrobiana, también tienen actividad insecticida: causaron una mortalidad mayor al 70 % de larvas neonatas de *Phthorimaea operculella* y mayor al 90 % en adultos (Lacey & Neven, 2006). En *Cydia pomonella*, la fumigación en condiciones simuladas de almacenamiento con volátiles de *M. albus* generó una mortalidad del 81 % en adultos, 86 % en larvas de primer instar, 71 % en manzanas infestadas y 100 % en pupas (Lacey, Horton, Jones, Headrick, & Neven, 2009). Asimismo, los volátiles de esta especie redujeron la emergencia de adultos de *Rhagoletis indifferens* hasta en un 80 % (Yee et al., 2009). Estos estudios demuestran el potencial de los mVOC como insecticidas, principalmente para controlar plagas en condiciones de almacenamiento, pero, es necesario llevar a cabo más estudios sobre su método de aplicación antes de que puedan ser ampliamente utilizados.

Los mVOC como inductores de defensas contra insectos en las plantas

La mayoría de los estudios sobre el efecto de la inducción de defensas contra insectos se ha basado en la producción de volátiles que atraen depredadores y parasitoides cuando una planta sufre los efectos de la herbivoría (Dicke, Van Poecke, & De Boer, 2003; Joo et al., 2017; Xiao et al., 2012). Sin embargo, hay un creciente número de estudios sobre la inducción de defensas contra insectos plaga en las plantas expuestas a mVOC (Jaber & Vidal, 2010; Martini, Pelz-Stelinski, & Stelinski, 2014; Shi et al., 2016).

Los patógenos activan las defensas de la ruta bio-sintética del ácido salicílico, que conlleva defensas

principalmente contra los patógenos necrófagos y los insectos chupadores. No obstante, los estudios actuales no permiten identificar si estos efectos se dan a causa de los mVOC producidos o por el efecto directo de las comunidades microbianas sobre las plantas. El estudio de Song y Ryu (2013) demuestra que los mVOC 3-pentanol y 2-butanona inducen la resistencia contra el patógeno *Pseudomonas syringae* y contra el áfido *Myzus persicae*, respectivamente, e incrementan las poblaciones del depredador *Coccinella septempunctata*, mediante cambios en la regulación del gen CsLOX1. Aunque ambos compuestos son altamente volátiles, en dicho estudio los compuestos fueron aplicados al suelo, lo cual no asegura que el efecto observado se deba al contacto directo de estos compuestos con las raíces.

Aplicaciones prácticas de los mVOC en el control de insectos

Los volátiles microbianos, a través de trampas de fermentación y de proteínas hidrolizadas o sintéticas, han tenido una gran aplicación a nivel mundial, en especial, para el control de moscas. Una de las aplicaciones de mayor uso e importancia ha sido la detección temprana de especies invasivas y el consecuente establecimiento de zonas de cuarentena dentro de los programas fitosanitarios nacionales.

Actualmente existen trampas para la mayoría de las especies invasivas de moscas de la fruta. Dado que el rango efectivo de las trampas suele ser de hasta 50 m (Epsky et al., 2010), es necesario utilizar una gran cantidad de estas en los puertos de entrada y cruces fronterizos para detectar poblaciones invasivas. Normalmente, por limitantes económicos no es posible utilizar esta densidad de trampas, por lo cual se suelen ubicar a una distancia de entre 100 m y 400 m una de la otra (Dowell, Siddiqui, Meyer, & Spaugy, 1999; Ha, Larson, Harvey, Fisher, & Malcolm, 2010; Meats, Clift, & Perepelicia, 2002; Meats, Clift, & Robson, 2003). Una de las grandes ventajas del uso de cebos con base en volátiles microbianos, en el caso de las moscas de la fruta, es que la mayoría de las especies se pueden atrapar con máximo cuatro cebos diferentes, en vez de un cebo para cada especie. Como estos cebos se pueden combinar en las mismas trampas, se reducen

los costos y se incrementa la eficiencia de los programas de manejo (Shelly, Nishimoto, & Kurashima, 2012; Vargas et al., 2012).

Otro uso común de los mVOC para el control de insectos es la utilización de la estrategia de atracticidas (*lure and kill*, *attract and kill*, *male annihilation*, *attracticide*) y de capturas masivas. A diferencia de las trampas en las que los insectos son retenidos físicamente, los atracticidas son una mezcla de atrayentes con compuestos insecticidas para remover a los individuos de la población efectiva o, mezclados con esterilizantes, para evitar la población potencial (Jones, 1998). Es necesario resaltar que este tipo de control no sirve para monitoreo en programas de MIP, sino para programas de control y erradicación. El diseño de los atracticidas depende en gran medida de la biología del insecto que se quiere controlar. En efecto, para el control de la mosca de la manzana (*Rhagoletis pomonella*), se desarrollaron esferas rojas recubiertas con azúcar, plaguicidas y atrayentes (Prokopy, 1975; Zhang et al., 1999) —para más ejemplos del uso de atracticidas, véase Piñero et al. (2014)—.

Los primeros reportes se refieren al uso de atracticidas de forma masiva para el control de *Bactrocera dorsalis* en California, donde se crearon atracticidas utilizando metil eugenol con insecticidas organofosforados (Christenson, 1963). Desde entonces, se han utilizado en muchos sistemas productivos; por ejemplo, está reportado su uso en Estados Unidos en programas de erradicación y control de moscas de la fruta de todos los géneros de importancia económica: *Bactrocera*, *Rhagoletis*, *Ceratitis*, *Anastrepha* y *Toxotrypana* (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación/International Atomic Energy Agency [FAO/IAEA], 2009; Quilici et al., 2007). En el programa de MIP para moscas de la fruta en Hawái se utilizaron trampas de una vía con atrayentes, las cuales, aunque no utilizan insecticidas —factor que

reduce su impacto ecológico—, aseguran la muerte de las moscas mediante su imposibilidad de escape (Quesada et al., 2011; Vargas et al., 2007; Vargas et al., 2000). El uso de mVOC en atracticidas ha mostrado ser efectivo en el programa de manejo regional Moscamed de *C. capitata* (Estados Unidos, México y Guatemala) (Martínez & López, 2010; Schunemann, 1984). Uno de los insectos más amenazantes en la producción de frutas en las zonas templadas, la *Drosophila* de alas “punteadas” (*Drosophila suzukii*), una especie sumamente invasiva, es controlada en la actualidad casi exclusivamente mediante el uso de trampas de fermentación con insecticidas (Cha et al., 2017; Hamby & Becher, 2016; Kleiber et al., 2014; Lee et al., 2012).

Las trampas para la captura masiva de insectos se han utilizado desde comienzos del siglo xx (Gómez-Clemente, 1929; Planes, 1959). Desde entonces, se han desarrollado muchas variantes de estas y se han utilizado para el control de un gran número de especies de insectos. Sin embargo, aquellas basadas en el uso de volátiles microbianos se restringen principalmente al control de moscas. Al igual que los atracticidas, el uso de trampas para la captura masiva se basa en la reducción de las poblaciones efectivas, sin embargo, el gran número de trampas requeridas para su aplicación —factor que eleva de forma considerable los costos— las han hecho poco apetecidas. Aunque se ha demostrado que el sistema puede ser tan efectivo como el uso de atracticidas (Alemany et al., 2004; Ros et al., 1999), este método solo se comenzó a utilizar de forma extensiva en el siglo xxi, y aunque se utiliza en cerca de 100.000 ha en el Mediterráneo, está siendo reemplazado paulatinamente por el uso de atracticidas (Piñero et al., 2014). La amplia experiencia que ya existe en el control de moscas de la fruta mediante este método facilitará el desarrollo de estrategias parecidas para otras especies de moscas, entre ellas, las moscas hematófagas que afectan el sector pecuario.

Perspectivas

El uso de agroquímicos es el método de control más frecuentemente utilizado en la agricultura. Sin embargo, las preocupaciones ambientales y la creciente demanda de los consumidores por productos limpios y producidos de forma sostenible han llevado al desarrollo de métodos alternativos de protección de cultivos.

Los volátiles microbianos, ya sea como promotores de crecimiento o como agentes de control contra patógenos o insectos, son herramientas promisorias para el desarrollo de estrategias de control sostenibles. La bioprospección de hongos, levaduras y bacterias con este propósito es incipiente. De los millones de especies que existen sobre la tierra, solo se han descrito cerca de 10.000 y alrededor de 1.000 mVOC, de los cuales solo unos pocos han sido evaluados en este contexto (Lemfack et al., 2014). Uno de los grandes retos a futuro es salir de los actuales organismos modelo y estudiar la biodiversidad de microorganismos y sus mVOC para hallar compuestos con aplicabilidad en la agricultura.

En los sistemas agrícolas, la mayoría de los estudios relacionados con patógenos se han enfocado en la rizosfera a través de estudios *in vitro*, con un número limitado de géneros de microorganismos modelo y la planta *Arabidopsis thaliana* (Bailey & Weisskopf, 2012; Bitas et al., 2013). El diseño de la mayoría de estos estudios no permite determinar si los efectos observados se dan por el efecto de los compuestos volátiles o por aquellos que interactúan con las raíces directamente.

Para el control de insectos, los estudios se han enfocado en el uso de mVOC como atrayentes, pero han ignorado su potencial como insecticidas o su efecto en la inducción de defensas contra insectos. Sin embargo, el uso de volátiles como plaguicidas directos debe ser evaluado con cuidado, ya que algunos mVOC que inhiben el crecimiento de patógenos o controlan poblaciones de insectos pueden ser altamente tóxicos para los humanos (Kanchiswamy et al., 2015a).

Otro reto del uso en campo de los mVOC para el control de patógenos y promoción de crecimiento es el desarrollo de métodos adecuados de aplicación. La alta presión de vapor de estas sustancias conlleva una alta pérdida de sus componentes. Además, los microorganismos, bajo condiciones reales, liberan volátiles en muy bajas cantidades. Con los métodos de dispersión de volátiles que se utilizan en la actualidad, es difícil replicar la baja tasa de emisión natural de mVOC (Heuskin et al., 2011; Roy et al., 2014). En muchos casos, cuando los compuestos se evalúan individualmente en el laboratorio, suelen ser aplicados sobre papel filtro en concentraciones superiores a las liberadas por los microorganismos y con dinámicas de liberación muy diferentes. Aunque los desarrollos en la formulación de feromonas de insectos resuelven en parte

estos problemas, las formulaciones de VOC normalmente están diseñadas para liberar grandes cantidades de volátiles. Estas formulaciones pueden servir como atrayentes de insectos, pero la aplicación de dosis altas de mVOC puede estresar las plantas o tener efectos inconsistentes sobre los patógenos o el crecimiento plantas (Farag et al., 2013; Kessler & Baldwin, 2001).

Antes de utilizar estos dispensadores para liberar mVOC con el fin de controlar patógenos o promocionar el crecimiento, es necesario verificar si las concentraciones altas de estos tienen el mismo efecto o si es necesario diseñar formulaciones que liberen concentraciones sumamente bajas. Este problema se vuelve aún mayor cuando se trata de utilizar los mVOC para manejar patógenos de suelo, ya que las formulaciones existentes no están desarrolladas con este fin. Para este propósito se requiere de un mayor entendimiento de la forma en que los volátiles se mueven en el suelo y desarrollar formulaciones de liberación lenta.

Los problemas de formulación se complican si se tiene en cuenta que la actividad de los mVOC suele ser el resultado de mezclas de varios compuestos. Estas mezclas, en proporciones similares a las producidas por los microorganismos, rara vez son evaluadas (Bitas et al., 2013). Al tener diferentes presiones de vapor, las formulaciones de mezclas son más complicadas, ya que aumenta el número de compuestos y se pueden requerir dispensadores o puntos de liberación diferentes para lograr un buen efecto (Pickett & Khan, 2016).

Existen muchas preguntas abiertas cuyas respuestas facilitarían la implementación de estos compuestos. Probablemente, una de las más importantes tiene que ver con determinar el mecanismo de percepción y acción de los compuestos volátiles por parte de plantas y patógenos en la rizosfera y en la filosfera. Entender estos mecanismos permitirá contestar otras preguntas como esta: ¿se pueden aplicar los volátiles una sola vez en un momento crítico del desarrollo de la planta o enfermedad, o es necesaria la exposición continua? (Méndez-Vilas, 2013).

Estudios sistémicos de las comunidades de microbios asociados con diferentes plantas y ecosistemas permitirían entender la evolución y el papel de los mVOC en tales ecosistemas y comunidades microbianas (Bitas et al., 2013). El desarrollo de nuevos y más eficientes métodos de análisis químico, de bases de datos químicas más robustas y la capacidad de análisis numérico con nuevos y poderosos métodos estadísticos que faciliten el estudio de las mezclas de compuestos llevarán a resultados promisorios (Méndez-Vilas, 2013).

Existe una amplia evidencia de que los mVOC tienen efectos importantes sobre el crecimiento, el desarrollo y las defensas de las plantas, así como sobre el crecimiento de patógenos. Si los efectos observados en experimentos de laboratorio se logran extrapolar a los sistemas productivos, la exposición a volátiles o la inoculación de los cultivos con microorganismos que producen tales compuestos podrían convertirse en nuevas opciones sostenibles para la agricultura (Bailly & Weisskopf, 2012).

El estudio del uso de los mVOC está mucho más adelantado en el control de insectos. Sin embargo, siguen existiendo grandes retos y oportunidades para desarrollar su control sostenible. Al igual que en el control de patógenos, el reto más grande es la bioprospección de mVOC de nuevas y diferentes fuentes, principalmente, con el fin de encontrar nuevos compuestos repelentes o insecticidas. Los insectos han desarrollado

un sistema complejo de olfato que les ayuda a evitar ambientes nocivos. Los volátiles provenientes de entomopatógenos pueden ser de gran utilidad como repelentes y, combinados con volátiles atrayentes, se podrían utilizar para desarrollar estrategias de manejo *push-pull* (Cook et al., 2007).

Otra área que requiere de mayor estudio es el uso de mVOC como inductores de defensas contra insectos. Al igual que en el caso de la inducción de defensas contra patógenos, existen muy pocos estudios que establezcan una relación directa entre los mVOC y la inducción de defensas contra insectos. Es necesario establecer el mecanismo mediante el cual los volátiles inducen las defensas de las plantas, y seguir los estudios de prospección de estos compuestos con el fin de entender la forma en la que se podrían utilizar en condiciones de campo.

Para finalizar, hay grandes posibilidades de utilizar los mVOC como atrayentes en un mayor número de especies de insectos. Aunque parece ser que los dípteros son los más atraídos por los volátiles microbianos (Davis & Landolt, 2013), faltan estudios para determinar la atraktividad en otros insectos. Más aún, dentro de los dípteros todavía existen oportunidades importantes para controlar especies invasivas y plagas del sector pecuario o para desarrollar e implementar programas de control más sostenibles para plagas que actualmente se manejan con insecticidas químicos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Alba Marina Cotes y a AGROSAVIA por la invitación para ser parte de este libro.



Referencias

- Alemaný, A., Miranda, M., Alonso, R., & Martín Escorza, C. (2004). Efficacy of *C. capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) female mass trapping. *IOBC/WPRS Bulletin*, 95, 43-50.
- Allan, S. A., Bernier, U. R., & Kline, D. L. (2006). Attraction of mosquitoes to volatiles associated with blood. *Journal of Vector Ecology*, 31(1), 71-78. doi:10.3376/1081-1710(2006)31[71:aomtv]2.0.co;2.
- Alpha, C. J., Campos, M., Jacobs-Wagner, C., & Strobel, S. A. (2015). Mycofumigation by the volatile organic compound-producing fungus *Muscodor albus* induces bacterial cell death through DNA damage. *Applied and Environmental Microbiology*, 81(3), 1147-1156. doi:10.1128/AEM.03294-14.
- Ann, Y. C. (2012). Rhizobacteria of pepper (*Piper nigrum*) and their antifungal activities. *African Journal of Microbiology Research*, 6(19), 4185-4193. doi:0.5897/AJMR12.583.
- Asari, S., Matzen, S., Petersen, M. A., Bejai, S., & Meijer, J. (2016). Multiple effects of *Bacillus amyloliquefaciens* volatile compounds: plant growth promotion and growth inhibition of phytopathogens. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(6), fiw070. doi:10.1093/femsec/fiw070.
- Bailly, A., & Weisskopf, L. (2012). The modulating effect of bacterial volatiles on plant growth: current knowledge and future challenges. *Plant Signaling & Behavior*, 7(1), 79-85. doi:10.4161/psb.7.1.18418.
- Baker, A. C. (1944). *A review of studies on the Mexican fruitfly and related Mexican species*. Recuperado de <https://archive.org/details/reviewofstudieso531bake>.
- Baldacchino, F., Cadier, J., Porciani, A., Buatois, B., Dormont, L., & Jay-Robert, P. (2013). Behavioural and electrophysiological responses of females of two species of tabanid to volatiles in urine of different mammals. *Medical and Veterinary Entomology*, 27(1), 77-85. doi:10.1111/j.1365-2915.2012.01022.x.
- Baldwin, I. T. (2010). Plant volatiles. *Current Biology: CB*, 20(9), R392-R397. doi:10.1016/j.cub.2010.02.052.
- Barrozo, R. B., & Lazzari, C. R. (2006). Orientation response of haematophagous bugs to CO₂: the effect of the temporal structure of the stimulus. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 192(8), 827-831. doi:10.1007/s00359-006-0120-y.
- Bateman, M. A., & Morton, T. C. (1981). The importance of ammonia in proteinaceous attractants for fruit flies (Family: Tephritidae). *Australian Journal of Agricultural Research*, 32(6), 883. doi:10.1071/ar9810883.
- Becher, P. G., Bengtsson, M., Hansson, B. S., & Witzgall, P. (2010). Flying the fly: Long-range flight behavior of *Drosophila melanogaster* to attractive odors. *Journal of Chemical Ecology*, 36(6), 599-607. doi:10.1007/s10886-010-9794-2.
- Becher, P. G., Flick, G., Rozpędowska, E., Schmidt, A., Hagman, A., Lebreton, S., ... Thompson, K. (2012). Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development. *Functional Ecology*, 26(4), 822-828. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02006.x.
- Berrada, I., Benkhemmar, O., Swings, J., Bendaou, N., & Amar, M. (2012). Selection of halophilic bacteria for biological control of tomato gray mould caused by *Botrytis cinerea*. *Phytopathologia Mediterranea*, 51(3), 625-630. doi:10.14601/Phytopathol_Mediterr-10627.
- Birkett, M. A., Agelopoulos, N., Jensen, K. M. V., Jespersen, J. B., Pickett, J. A., Pijrs, H. J., ... Woodcock, C. M. (2004). The role of volatile semiochemicals in mediating host location and selection by nuisance and disease-transmitting cattle flies. *Medical and Veterinary Entomology*, 18(4), 313-322. doi:10.1111/j.0269-283X.2004.00528.x.
- Bitas, V., Kim, H. S., Bennett, J. W., & Kang, S. (2013). Sniffing on microbes: Diverse roles of microbial volatile organic compounds in plant health. *Molecular Plant-Microbe Interactions Journal*, 26(8), 835-843. doi:10.1094/mpmi-10-12-0249-cr.
- Blom, D., Fabbri, C., Eberl, L., & Weisskopf, L. (2011). Volatile-mediated killing of *Arabidopsis thaliana* by bacteria is mainly due to hydrogen cyanide. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(3), 1000-1008. doi:10.1128/AEM.01968-10.
- Boyce, A., & Bartlett, B. R. (1941). Lures for the walnut husk fly. *Journal of Economic Entomology*, 34(2), 318-318. doi:10.1093/jee/34.2.318.
- Buttery, R. G., Ling, L. C., Teranishi, R., & Mon, T. R. (1983). Insect attractants: volatiles of hydrolyzed protein insect baits. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 31(4), 689-692. doi:10.1021/jf00118a003.
- Castrejón-Gómez, V. R., Aluja, M., Arzuffi, R., & Villa, P. (2004). Two low-cost food attractants for capturing *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae) in the field. *Journal of Economic Entomology*, 97(2), 310-315. doi:10.1603/0022-0493-97.2.310.
- Cha, D. H., Landolt, P. J., & Adams, T. B. (2017). Effect of chemical ratios of a microbial-based feeding attractant on trap catch of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Environmental Entomology*, 46(4), 907-915. doi:10.1093/ee/nvx079.
- Chaurasia, B., Pandey, A., Palni, L. M., Trivedi, P., Kumar, B., & Colvin, N. (2005). Diffusible and volatile compounds produced by an antagonistic *Bacillus subtilis* strain cause structural deformations in pathogenic fungi *in vitro*. *Microbiological Research*, 160(1), 75-81. doi:10.1016/j.micres.2004.09.013.
- Chitarra, G. S., Abee, T., Rombouts, F. M., Posthumus, M. A., & Dijksterhuis, J. (2004). Germination of *Penicillium paneum* conidia is regulated by 1-octen-3-ol, a volatile self-inhibitor. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(5), 2823-2829. doi:10.1128/AEM.70.5.2823-2829.2004.
- Christenson, L. D. (1963). The male annihilation technique in the control of fruit flies. En A. H. Stanley (Ed.), *New approaches to pest control and eradication* (pp. 31-35). Beltsville, EE. UU.: American Chemical Society Publications.
- Christenson, L. D., & Foote, R. H. (1960). Biology of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 5, 171-192. doi:10.1146/annurev.en.05.010160.001131.
- Clavijo McCormick, A., Unsicker, S. B., & Gershenzon, J. (2012). The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science*, 17(5), 303-310. doi:10.1016/j.tplants.2012.03.012.
- Cook, S. M., Khan, Z. R., & Pickett, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Review of Entomology*, 52, 375-400.
- Cortés-Barco, A. M., Goodwin, P. H., & Hsiang, T. (2010). Comparison of induced resistance activated by benzothiadiazole, (2R,3R)-butanediol and an isoparaffin mixture against anthracnose of *Nicotiana benthamiana*. *Plant Pathology*, 59(4), 643-653. doi:10.1111/j.1365-3059.2010.02283.x.
- Cortés-Barco, A. M., Hsiang, T., & Goodwin, P. H. (2010). Induced systemic resistance against three foliar diseases of *Agrostis stolonifera* by (2R,3R)-butanediol or an isoparaffin mixture. *Annals of Applied Biology*, 157(2), 179-189. doi:10.1111/j.1744-7348.2010.00417.x.
- Daisy, B. H., Strobel, G. A., Castillo, U., Ezra, D., Sears, J., Weaver, D. K., & Runyon, J. B. (2002). Naphthalene, an insect repellent, is produced by *Muscodor vitigenus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology*, 148(Pt 11), 3737-3741.
- Davis, T. S., & Landolt, P. J. (2013). A survey of insect assemblages responding to volatiles from a ubiquitous fungus in an agricultural landscape. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), 860-868. doi:10.1007/s10886-013-0278-z.
- Dean, R. (1941). Attraction of *Rhagoletis pomonella* adults to protein Baits. *Journal of Economic Entomology*, 34, 123-123. doi:10.1093/jee/34.1.123a.
- Dekker, T., Geier, M., & Carde, R. T. (2005). Carbon dioxide instantly sensitizes female yellow fever mosquitoes to human skin odours. *The Journal of Experimental Biology*, 208(Pt 15), 2963-2972. doi:10.1242/jeb.01736.
- Dicke, M., Van Poecke, R. M. P., & De Boer, J. G. (2003). Inducible indirect defence of plants: from mechanisms to ecological functions. *Basic and Applied Ecology*, 4(1), 27-42. doi:10.1078/1439-1791-00131.
- Dong, F., Fu, X., Watanabe, N., Su, X., & Yang, Z. (2016). Recent advances in the emission and functions of plant vegetative volatiles. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 21(2), 124. doi:10.3390/molecules21020124.
- Dowell, R. V., Siddiqui, I. A., Meyer, F., & Spaugy, E. L. (1999). Early results suggest sterile flies may protect S. California from medfly. *California Agriculture*, 53(2), 28-32. doi:10.3733/ca.v053n02p28.
- Dudareva, N., Klempien, A., Muhlemann, J. K., & Kaplan, I. (2013). Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *The New Phytologist*, 198(1), 16-32. doi:10.1111/nph.12145.
- Effmert, U., Kalderas, J., Warnke, R., & Piechulla, B. (2012). Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil. *Journal of Chemical Ecology*, 38(6), 665-703. doi:10.1007/s10886-012-0135-5.
- El-Sayed, A. M., Heppelthwaite, V. J., Manning, L. M., Gibb, A. R., & Suckling, D. M. (2005). Volatile constituents of fermented sugar baits and their attraction to lepidopteran species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(4), 953-958. doi:10.1021/jf048521j.
- Epsky, N. D., Espinoza, H. R., Kendra, P. E., Abernathy, R., Midgarden, D., & Heath, R. R. (2010). Effective sampling range of a synthetic protein-based attractant for *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 103(5), 1886-1895. doi:10.1603/EC09286.
- Epsky, N. D., Heath, R. R., Guzmán, A., & Meyer, W. L. (1995). Visual cue and chemical cue interactions

in a dry trap with food-based synthetic attractant for *Ceratitis capitata* and *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, 24(6), 1387-1395. doi:10.1093/ee/24.6.1387.

Eyer, J. R., & Medler, J. T. (1940). Attractiveness to Codling Moth of substances related to those elaborated by heterofermentative bacteria in baits. *Journal of Economic Entomology*, 33(6), 933-940. doi:10.1093/jee/33.6.933.

Eyer, J. R., Medler, J. T., & Linton, H. L. (1937). Analysis of attractant factors in fermenting baits used for Codling Moth. *Journal of Economic Entomology*, 30(5), 750-756. doi:10.1093/jee/30.5.750.

Ezquer, I., Li, J., Ovecka, M., Baroja-Fernandez, E., Munoz, F. J., Montero, M., ... Pozueta-Romero, J. (2010). Microbial volatile emissions promote accumulation of exceptionally high levels of starch in leaves in mono- and dicotyledonous plants. *Plant and Cell Physiology*, 51(10), 1674-1693. doi:10.1093/pcp/pcq126.

Farag, M. A., Zhang, H., & Ryu, C. M. (2013). Dynamic chemical communication between plants and bacteria through airborne signals: Induced resistance by bacterial volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), 1007-1018. doi:10.1007/s10886-013-0317-9.

Fernando, W. G. D., Ramarathnam, R., Krishnamoorthy, A. S., & Savchuk, S. C. (2005). Identification and use of potential bacterial organic antifungal volatiles in biocontrol. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(5), 955-964. doi:10.1016/j.soilbio.2004.10.021.

Fiddaman, P. J., & Rossall, S. (1994). Effect of substrate on the production of antifungal volatiles from *Bacillus subtilis*. *Journal of Applied Microbiology*, 76(4), 395-405. doi:10.1111/j.1365-2672.1994.tb01646.x.

Fiedler, K., Schutz, E., & Geh, S. (2001). Detection of microbial volatile organic compounds (mVOC) produced by moulds on various materials. *International Journal of Hygiene and Environmental Health*, 204(2-3), 111-121. doi:10.1078/1438-4639-00094.

Fiers, M., Lognay, G., Fauconnier, M.-L., & Jijakli, M. H. (2013). Volatile compound-mediated interactions between barley and pathogenic fungi in the soil. *PLoS One*, 8(6), e66805. doi:10.1371/journal.pone.0066805.

Foltan, P., & Puza, V. (2009). To complete their life cycle, pathogenic nematode-bacteria complexes deter scavengers from feeding on their host cadaver. *Behavioural Processes*, 80(1), 76-79. doi:10.1016/j.beproc.2008.09.012.

Frick, K. E. (1952). Determining emergence of the cherry fruit fly with ammonium carbonate bait traps. *Journal of Economic Entomology*, 45(2), 262-263. doi:10.1093/jee/45.2.262.

Frost, S. W. (1937). Tests on baits for Oriental Fruit Moths, 1936. *Journal of Economic Entomology*, 30(5), 693-695. doi:10.1093/jee/30.5.693.

Garbeva, P., Hordijk, C., Gerards, S., & De Boer, W. (2014). Volatile-mediated interactions between phylogenetically different soil bacteria. *Frontiers in Microbiology*, 5, 289. doi:10.3389/fmicb.2014.00289.

Goates, B. J., & Mercier, J. (2009). Effect of biofumigation with volatiles from *Muscodor albus* on the viability of *Tilletia spp.* teliospores. *Canadian Journal of Microbiology*, 55(2), 203-206. doi:10.1139/w08-104.

Gómez-Clemente, F. (1929). Experiencias de lucha contra la *Ceratitis capitata* con cazamoscas de vidrio. *Boletín de Patología Vegetal y Entomología Agrícola*, 4, 21-38.

Gow, P. L. (1954). Proteinaceous bait for the oriental fruit fly. *Journal of Economic Entomology*, 47(1), 153-160. doi:10.1093/jee/47.1.153.

Green, N., Beroza, M., & Hall, S. A. (1960). Recent developments in chemical attractants for insects. *Advances in Pest Control Research*, 3, 129-179.

Gutiérrez-Luna, E. M., López-Bucio, J., Altamirano-Hernández, J., Valencia-Cantero, E., De la Cruz, H. R., & Macías-Rodríguez, L. (2010). Plant growth-promoting rhizobacteria modulate root-system architecture in *Arabidopsis thaliana* through volatile organic compound emission. *Symbiosis* 51(1), 75-83. doi:10.1007/s13199-010-0066-2.

Ha, A., Larson, K., Harvey, S., Fisher, B., & Malcolm, B. (2010). *Benefit-cost analysis of options for managing Queensland fruit fly in Victoria*. Melbourne, EE. UU.: Department of Primary Industries.

Hamby, K. A., & Becher, P. G. (2016). Current knowledge of interactions between *Drosophila suzukii* and microbes, and their potential utility for pest management. *Journal of Pest Science*, 89(3), 621-630. doi:10.1007/s10340-016-0768-1.

Harman, G. E. (2011). *Trichoderma*—not just for biocontrol anymore. *Phytoparasitica*, 39(2), 103-108. doi:10.1007/s12600-011-0151-y.

Heath, R. R., Epsky, N. D., Dueben, B. D., Rizzo, J., & Jeronimo, F. (1997). Adding methyl-substituted ammonia derivatives to a food-based synthetic attractant on capture of the Mediterranean and Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 90(6), 1584-1589. doi:10.1093/jee/90.6.1584.

Heath, R. R., Epsky, N. D., Midgarden, D., & Katsoyannos, B. I. (1995). Efficacy of 1,4-diaminobutane (putrescine) in a food-based synthetic attractant for capture of Mediterranean and Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 97(3), 1126-1131. doi:10.1603/0022-0493(2004)097[1126:EODPIA]2.0.CO;2.

Hendrichs, J., & Hendrichs, M. A. (1990). Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in nature: Location and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and nonfruiting hosts and nonhosts. *Annals of the Entomological Society of America*, 83(3), 632-641. doi:10.1093/aesa/83.3.632.

Heuskin, S., Lorge, S., Godin, B., Leroy, P., Frere, I., Verheggen, F. J., ... Lognay, G. (2011). Optimisation of a semiochemical slow-release alginate formulation attractive towards *Aphidius ervi* Haliday parasitoids. *Pest Management Science*, 68(1), 127-136. doi:10.1002/ps.2234.

Hodson, A. C. (1943). Lures attractive to the apple maggot. *Journal of Economic Entomology*, 36(4), 545-548. doi:10.1093/jee/36.4.545.

Honda, H., Ishiwatari, T., & Matsumoto, Y. (1988). Fungal volatiles as oviposition attractants for the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Insect Physiology*, 34(3), 205-211. doi:10.1016/0022-1910(88)90051-0.

Huang, C. J., Tsay, J. F., Chang, S. Y., Yang, H. P., Wu, W. S., & Chen, C. Y. (2012). Dimethyl disulfide is an induced systemic resistance elicitor produced by *Bacillus cereus* C1L. *Pest Management Science*, 68(9), 1306-1310. doi:10.1002/ps.3301.

Hung, R., Lee, S., & Bennett, J. W. (2013). *Arabidopsis thaliana* as a model system for testing the effect of *Trichoderma* volatile organic compounds. *Fungal Ecology*, 6(1), 19-26. doi:10.1016/j.funeco.2012.09.005.

Hussain, A., Tian, M.-Y., He, Y.-R., Bland, J. M., & Gu, W.-X. (2010). Behavioral and electrophysiological responses of *Coptotermes formosanus* Shiraki towards entomopathogenic fungal volatiles. *Biological Control*, 55(3), 166-173. doi:10.1016/j.biocontrol.2010.08.009.

Hutchings, M. L., Alpha-Cobb, C. J., Hiller, D. A., Berro, J., & Strobel, S. A. (2017). Mycofumigation through production of the volatile DNA-methylating agent N-methyl-N-nitrosoisobutyramide by fungi in the genus *Muscodor*. *The Journal of Biological Chemistry*, 292(18), 7358-7371. doi:10.1074/jbc.M117.779009.

Insam, H., & Seewald, M. S. A. (2010). Volatile organic compounds (voc) in soils. *Biology and Fertility of Soils*, 46(3), 199-213. doi:10.1007/s00374-010-0442-3.

Isaac, J., 1905. *Report of the commissioner appointed to investigate the prevalence of Trypeta Ludens in Mexico: Districts affected by the orange worm. Nature, habits, and extension of the pest. Methods adopted for its control. Danger to be apprehended from its introduction, etc.* Sacramento, EE. UU.: WW Shannon, Superintendent State Printing.

Jaber, L. R., & Vidal, S. (2010). Fungal endophyte negative effects on herbivory are enhanced on intact plants and maintained in a subsequent generation. *Ecological Entomology*, 35(1), 25-36. doi:10.1111/j.1365-2311.2009.01152.x.

Jeanbourquin, P., & Guerin, P. M. (2007a). Chemostimuli implicated in selection of oviposition substrates by the stable fly *Stomoxys calcitrans*. *Medical and Veterinary Entomology*, 21(3), 209-216. doi:10.1111/j.1365-2915.2007.00685.x.

Jeanbourquin, P., & Guerin, P. M. (2007b). Sensory and behavioural responses of the stable fly *Stomoxys calcitrans* to rumen volatiles. *Medical and Veterinary Entomology*, 21(3), 217-224. doi:10.1111/j.1365-2915.2007.00686.x.

Jones, O. T. (1998). Practical applications of pheromones and other semiochemicals. En P. E. Howse, I. D. R. Stevens, & O. T. Jones (Eds.), *Insect pheromones and their use in pest management* (pp. 263-355). Londres, Inglaterra: Chapman & Hall.

Joo, Y., Schuman, M. C., Goldberg, J. K., Kim, S.-G., Yon, F., Brütting, C., & Baldwin, I. T. (2017). Herbivore-induced volatile blends with both “fast” and “slow” components provide robust indirect defense in nature. *Functional Ecology*, 32, 136-149. doi:10.1111/1365-2435.12947.

Kai, M., Effmert, U., Berg, G., & Piechulla, B. (2007). Volatiles of bacterial antagonists inhibit mycelial growth of the plant pathogen *Rhizoctonia solani*. *Archives of Microbiology*, 187(5), 351-360. doi:10.1007/s00203-006-0199-0.

Kai, M., Hausteine, M., Molina, F., Petri, A., Scholz, B., & Piechulla, B. (2009). Bacterial volatiles and their action potential. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 81(6), 1001-1012. doi:10.1007/s00253-008-1760-3.

Kanchiswamy, C. N., Malnoy, M., & Maffei, M. E. (2015a). Bioprospecting bacterial and fungal volatiles for sustainable agriculture. *Trends in Plant Science*, 20(4), 206-211. doi:10.1016/j.tplants.2015.01.004.

Kanchiswamy, C. N., Malnoy, M., & Maffei, M. E. (2015b). Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity. *Frontiers in Plant Science*, 6, 151. doi:10.3389/fpls.2015.00151.

Keiser, I., Jacobson, M., Nakagawa, S., Miyashita, D. H., & Harris, E. J. (1976). Mediterranean Fruit Fly: Attraction of females to acetic acid and acetic anhydride, to two chemical intermediates in the manufacture of Cue-lure and to decaying Hawaiian tephritids. *Journal of Economic Entomology*, 69(4), 517-520. doi:10.1093/jee/69.4.517.

Kessler, A., & Baldwin, I. T. (2001). Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291(5511), 2141-2144. doi:10.1126/science.291.5511.2141.

Kishimoto, K., Matsui, K., Ozawa, R., & Takabayashi, J. (2007). Volatile 1-octen-3-ol induces a defensive response in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of General Plant Pathology*, 73(1), 35-37. doi:10.1007/s10327-006-0314-8.

Kleiber, J. R., Unelius, C. R., Lee, J. C., Suckling, D. M., Qian, M. C., & Bruck, D. J. (2014). Attractiveness of

fermentation and related products to Spotted Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Environmental Entomology*, 43(2), 439-447. doi:10.1603/EN13224.

Korpi, A., Jarnberg, J., & Pasanen, A. L. (2009). Microbial volatile organic compounds. *Critical Reviews in Toxicology*, 39(2), 139-193. doi:10.1080/10408440802291497.

Krcmar, S., Mikuska, A., & Merdic, E. (2006). Response of Tabanidae (Diptera) to different natural attractants. *Journal of Vector Ecology*, 31(2), 262-265.

Lacey, L. A., Horton, D. R., Jones, D. C., Headrick, H. L., & Neven, L. G. (2009). Efficacy of the biofumigant fungus *Muscodor albus* (Ascomycota: Xylariales) for control of Codling Moth (Lepidoptera: Tortricidae) in simulated storage conditions. *Journal of Economic Entomology*, 102(1), 43-49. doi:10.1603/029.102.0107.

Lacey, L. A., & Neven, L. G. (2006). The potential of the fungus, *Muscodor albus*, as a microbial control agent of potato tuber moth (Lepidoptera: Gelechiidae) in stored potatoes. *Journal of Invertebrate Pathology*, 91(3), 195-198. doi:10.1016/j.jip.2006.01.002.

Lebreton, S., Borrero-Echeverry, F., Gonzalez, F., Solum, M., Wallin, E.A., Hedenström, E., ... Witzgall, P. (2017). A *Drosophila* female pheromone elicits species-specific long-range attraction via an olfactory channel with dual specificity for sex and food. *BMC Biology*, 15, 88. doi:10.1186/s12915-017-0427-x.

Lee, J. C., Burrack, H. J., Barrantes, L. D., Beers, E. H., Dreves, A. J., Hamby, K. A., ... Bruck, D. J. (2012). Evaluation of monitoring traps for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in North America. *Journal of Economic Entomology*, 105(4), 1350-1357. doi:10.1603/EC12132.

Lee, S. O., Kim, H. Y., Choi, G. J., Lee, H. B., Jang, K. S., Choi, Y. H., & Kim, J. C. (2009). Mycofumigation with *Oxyporus latemarginatus* EF069 for control of postharvest apple decay and *Rhizoctonia* root rot on moth orchid. *Journal of Applied Microbiology*, 106(4), 1213-1219. doi:10.1111/j.1365-2672.2008.04087.x.

Lemfack, M. C., Nickel, J., Dunkel, M., Preissner, R., & Piechulla, B. (2014). mVOC: a database of microbial volatiles. *Nucleic Acids Research*, 42(Database issue), D744-748. doi:10.1093/nar/gkt1250.

Li, Q., Ning, P., Zheng, L., Huang, J., Li, G., & Hsiang, T. (2012). Effects of volatile substances of *Streptomyces globisporus* JK-1 on control of *Botrytis cinerea* on tomato fruit. *Biological Control*, 61(2), 113-120. doi:10.1016/j.biocontrol.2011.10.014.

Liu, W.-w., Mu, W., Zhu, B.-y., Du, Y.-c., & Liu, F. (2008). Antagonistic activities of volatiles from four strains of *Bacillus spp.* and *Paenibacillus spp.* against soil-borne plant pathogens. *Agricultural Sciences in China*, 7(9), 1104-1114. doi:10.1016/s1671-2927(08)60153-4.

Liu, X.-M., & Zhang, H. (2015). The effects of bacterial volatile emissions on plant abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 6, 774. doi:10.3389/fpls.2015.00774.

Madubunyi, L. C., Hassanali, A., Ouma, W., Nyarango, D., & Kabii, J. (1996). Chemoecological role of mammalian urine in host location by tsetse, *Glossina* spp. (Diptera: Glossinidae). *Journal of Chemical Ecology*, 22(6), 1187-1199. doi:10.1007/bf02027954.

Majeed, S., Hill, S. R., Birgersson, G., & Ignell, R. (2016). Detection and perception of generic host volatiles by mosquitoes modulate host preference: context dependence of (R)-1-octen-3-ol. *Royal Society Open Science*, 3(11), 160467. doi:10.1098/rsos.160467.

Mangan, R. L., & Thomas, D. B. (2014). Comparison of torula yeast and various grape juice products as attractants for mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 107(2), 591-600. doi:10.1603/EC12376.

Martínez, G. S., & López, F. H. (2010). *Manual técnico del trapeo preventivo contra moscas exóticas de la fruta*. Recuperado de http://www.programamoscamed.mx/EIS/biblioteca/libros/manualp/Manual%20Operativo%20Trampeo%20Moscas%20Exoticas_2010_%20.pdf.

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

Mazor, M., Gothilf, S., & Galun, R. (1987). The role of ammonia in the attraction of females of the Mediterranean fruit fly to protein hydrolysate baits. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 43(1), 25-29. doi:10.1111/j.1570-7458.1987.tb02198.x.

McPhail, M. (1939). Protein lures for fruit flies. *Journal of Economic Entomology*, 32(6), 758-761. doi:10.1093/jee/32.6.758.

Meats, A., Clift, A., & Perepelicia, N. (2002). Performance of permanent and supplementary traps for Mediterranean and Queensland fruit flies in South Australia 1975-2001: Comparison of male lure and food lure traps. *General and Applied Entomology*, 31, 53.

Meats, A. W., Clift, A. D., & Robson, M. K. (2003). Incipient founder populations of mediterranean and queensland fruit flies in Australia: the relation of trap catch to infestation radius and models for quarantine radius. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 43(4), 397-406. doi:10.1071/EA02070.

Méndez-Vilas, A. (2013). *Microbial pathogens and strategies for combating them: Science, technology and education*. Badajoz, España: Formatex Research Center.

Mercier, J., & Jiménez, J. I. (2004). Control of fungal decay of apples and peaches by the biofumigant fungus *Muscodor albus*. *Postharvest Biology and Technology*, 31(1), 1-8. doi:10.1016/j.postharvbio.2003.08.004.

Minerdi, D., Bossi, S., Maffei, M. E., Gullino, M. L., & Garibaldi, A. (2011). *Fusarium oxysporum* and its bacterial consortium promote lettuce growth and expansin A5 gene expression through microbial volatile organic compound (mVOC) emission. *FEMS Microbiology Ecology*, 76(2), 342-351. doi:10.1111/j.1574-6941.2011.01051.x.

Mitchell, A. M., Strobel, G. A., Moore, E., Robison, R., & Sears, J. (2010). Volatile antimicrobials from *Muscodor crispans*, a novel endophytic fungus. *Microbiology*, 156(Pt. 1), 270-277. doi:10.1099/mic.0.032540-0.

Miyagawa, H., Inoue, M., Yamanaka, H., Tsurushima, T., & Ueno, T. (2000). Chemistry of spore germination self-inhibitors from the plant pathogenic fungus *Colletotrichum fragariae*. In D. R. Baker, & N. Ken Umetzu (Eds.), *Agrochemical discovery: Insect, weed, and fungal control* (pp. 62-71). Washington, EE. UU.: American Chemical Society.

Mukabana, W. R., Mweresa, C. K., Otieno, B., Omusula, P., Smallegange, R. C., Van Loon, J. J. A., & Takken, W. (2012). A novel synthetic odorant blend for trapping of malaria and other African mosquito species. *Journal of Chemical Ecology*, 38(3), 235-244. doi:10.1007/s10886-012-0088-8.

Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación/International Atomic Energy Agency (FAO/IAEA). (2009). *Development of bait stations for fruit fly suppression in support of SIT* (Reporte IAEA-314. D4 08CT11588, Report and recommendations of a consultants group meeting, Mazatlan, Mexico, 30 October-1 November 2008). Recuperado de <http://www.naweb.iaea.org/nafa/ipc/public/ipc-bait-stations-january-2010.pdf>.

Park, Y. S., Dutta, S., Ann, M., Raaijmakers, J. M., & Park, K. (2015). Promotion of plant growth by *Pseudomonas fluorescens* strain SS101 via novel volatile organic compounds. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 461(2), 361-365. doi:10.1016/j.bbrc.2015.04.039.

Peterson, A. (1925). A bait which attracts the Oriental Peach Moth (*Laspeyresia molesta* Busck). *Journal of Economic Entomology*, 18(1), 181-190. doi:10.1093/jee/18.1.181.

Pickett, J. A., & Khan, Z. R. (2016). Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture: successes and challenges. *The New Phytologist*, 212(4), 856-870. doi:10.1111/nph.14274.

Pinto, M. C., Campbell-Lendrum, D. H., Lozovei, A. L., Teodoro, U., & Davies, C. R. (2001). Phlebotomine sandfly responses to carbon dioxide and human odour in the field. *Medical and Veterinary Entomology*, 15(2), 132-139. doi:10.1046/j.1365-2915.2001.00294.x.

Piñero, J., Aluja, M., Vázquez, A., Equihua, M., & Varón, J. (2003). Human urine and chicken feces as fruit fly (Diptera: Tephritidae) attractants for resource-poor fruit growers. *Journal of Economical Entomology*, 96(2), 334-340. doi:10.1603/0022-0493-96.2.334.

Piñero, J. C., Enkerlin, W., & Epsky, N. D. (2014). Recent developments and applications of bait stations for integrated pest management of Tephritid Fruit Flies. En T. Shelly, N. Epsky, E. B. Jang, J. Reyes-Flores, & R. Vargas (Eds.), *Trapping and the detection, control, and regulation of Tephritid Fruit Flies: Lures, area-wide programs, and trade implications* (pp. 457-492). Dordrecht, Holanda: Springer.

Planes, S. (1959). Estado actual de los medios de lucha contra la mosca de los frutos, *Ceratitis capitata*, y mosca del olivo, *Dacus oleae*. *Boletín de Patología Vegetal y Entomología Agrícola*, 24, 51-66.

Prokopy, R. J. (1975). Apple maggot control by sticky red spheres. *Journal of Economic Entomology*, 68(2), 197-198. doi:10.1093/jee/68.2.197.

Quesada, R., Triana, E., Vargas, G., Douglass, J. K., Seid, M. A., Niven, J. E., ... Wcislo, W. T. (2011). The allometry of CNS size and consequences of miniaturization in orb-weaving and cleptoparasitic spiders. *Arthropod Structure & Development*, 40(6), 521-529. doi:10.1016/j.asd.2011.07.002.

Quilici, S., Franck, A., Duyck, P. F., Rousse, P., Ryckewaert, P., & Simiand, C. (2007). *Development of improved attractants and their integration into fruit fly SIT management programmes: final report for the period 2001-2005*. Recuperado de https://www-pub.iaea.org/MTCD/publications/PDF/te_1574_web.pdf.

Raz, D. (1997). The phenology of the fig fly and its control. *Acta horticultrae*, 480, 207-208. doi:10.17660/ActaHortic.1998.480.35.

Robacker, D. C., García, J. A., & Bartelt, R. J. (2000). Volatiles from duck feces attractive to Mexican fruit fly. *Journal of Chemical Ecology*, 26(8), 1849-1867. doi:10.1023/a:1005544723521.

Robacker, D. C., & Warfield, W. C. (1993). Attraction of both sexes of Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens*, to a mixture of ammonia, methylamine, and putrescine. *Journal of Chemical Ecology*, 19(12), 2999-3016. doi:10.1007/bf00980598.

Romoli, R., Papaleo, M. C., De Pascale, D., Tutino, M. L., Michaud, L., LoGiudice, A., ... Bartolucci, G. (2013). GC-MS volatolomic approach to study the antimicrobial activity of the antarctic bacterium *Pseudoalteromonas sp.* TB41. *Metabolomics*, 10(1), 42-51. doi:10.1007/s11306-013-0549-2.

Ros, J. P., Escobar, I., García Tapia, F. J., & Aranda, G. (1999). Pilot experiment to control Medfly, *Ceratitis capitata*

(Wied.) (Diptera: Tephritidae) using mass trapping technique in a custard apple (*Annona cherimola* Mill.) orchard. *Fifth International Symposium on Fruit Flies of Economi Importance* (pp. 639-643). Penang, Malaysia: Penerbit Universiti Sains Malaysia.

Roy, A., Singh, S. K., Bajpai, J., & Bajpai, A. K. (2014). Controlled pesticide release from biodegradable polymers. *Central European Journal of Chemistry*, 12(4), 453-469. doi:10.2478/s11532-013-0405-2.

Rudrappa, T., Biedrzycki, M. L., Kunjeti, S. G., Donofrio, N. M., Czymbek, K. J., Paré, P. W., & Bais, H. P. (2010). The rhizobacterial elicitor acetoin induces systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Communicative and Integrative Biology*, 3(2), 130-138. doi:10.4161/cib.3.2.10584.

Ryan, R. P., & Dow, J. M. (2008). Diffusible signals and interspecies communication in bacteria. *Microbiology*, 154 (Pt 7), 1845-1858. doi:10.1099/mic.0.2008/017871-0.

Schalchli, H., Tortella, G. R., Rubilar, O., Parra, L., Hormazabal, E., & Quiroz, A. (2016). Fungal volatiles: An environmentally friendly tool to control pathogenic microorganisms in plants. *Critical Reviews in Biotechnology*, 36(1), 144-152. doi:10.3109/07388551.2014.946466.

Schofield, S., & Brady, J. (1997). Effects of carbon dioxide, acetone and 1-octen-3-ol on the flight responses of the stable fly, *Stomoxys calcitrans*, in a wind tunnel. *Physiological Entomology*, 22(4), 380-386.

Schulz, S., Dickschat, J. S., Kunze, B., Wagner-Dobler, I., Diestel, R., & Sasse, F. (2010). Biological activity of volatiles from marine and terrestrial bacteria. *Marine Drugs*, 8(12), 2976-2987. doi:10.3390/md8122976.

Schunemann, M. A. (1984). *Programa Mosca del Mediterráneo*. Recuperado de http://www.programamoscamed.mx/EIS/biblioteca/libros/libros/P.M.M%20_1984.pdf.

Shelly, T., Nishimoto, J., & Kurashima, R. (2012). Trap capture of three economically important fruit fly species (Diptera: Tephritidae): evaluation of a solid formulation containing multiple male lures in a Hawaiian coffee field. *Journal of Economic Entomology*, 105(4), 1186-1193. doi:10.1603/EC11371.

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

Song, G. C., & Ryu, C.-M. (2013). Two volatile organic compounds trigger plant self-defense against a bacterial pathogen and a sucking insect in cucumber under open field conditions. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5), 9803-9819. doi:10.3390/ijms14059803.

Spinelli, F., Cellini, A., Marchetti, L., Nagesh, K. M., & Piovene, C. (2011). Emission and function of volatile organic compounds in response to abiotic stress. En A. Shanker, & B. Venkateswarlu (Eds.), *Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations* (pp. 367-394). Rijeka, Croatia: InTech.

Splivallo, R., Fischer, U., Göbel, C., Feussner, I., & Karlovsky, P. (2009). Truffles regulate plant root morphogenesis via the production of auxin and ethylene. *Plant Physiology*, 150, 2018-2029. doi:10.1104/pp.109.141325.

Starr, D. F., & Shaw, J. G. (1944). Pyridine as an attractant for the Mexican fruitfly. *Journal of Economic Entomology*, 37(6), 760-763. doi:10.1093/jee/37.6.760.

Stensmyr, M. C., Dweck, H. K., Farhan, A., Ibba, I., Strutz, A., Mukunda, L., ... Bill, S. (2012). A conserved dedicated olfactory circuit for detecting harmful microbes in *Drosophila*. *Cell*, 151(6), 1345-1357. doi:10.1016/j.cell.2012.09.046.

Strobel, G. (2006). *Muscodor albus* and its biological promise. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 33(7), 514. doi:10.1007/s10295-006-0090-7.

Tahir, H. A. S., Gu, Q., Wu, H., Raza, W., Hanif, A., Wu, L., ... Gao, X. (2017). Plant growth promotion by volatile organic compounds produced by *Bacillus subtilis* SYST2. *Frontiers in Microbiology*, 8, 171. doi:10.3389/fmicb.2017.00171.

Tangtrakulwanich, K., Albuquerque, T., Brewer, G. J., Baxendale, F. P., Zurek, L., Miller, ... Zhu, J. J. (2015). Behavioural responses of stable flies to cattle manure slurry associated odourants. *Medical and Veterinary Entomology*, 29(1), 82-87. doi:10.1111/mve.12103.

Trombetta, D., Castelli, F., Sarpietro, M. G., Venuti, V., Cristani, M., Daniele, C., ... Bisignano, G. (2005). Mechanisms of antibacterial action of three monoterpenes. *Antimicrobial Agents Chemotherapy*, 49(6), 2474-2478. doi:10.1128/AAC.49.6.2474-2478.2005.

Vargas, R. I., Mau, R. L., & Jang, E. B. (2007). The Hawaii fruit fly area-wide pest management program: Accomplishments and future directions. *Proceedings of Hawaiian Entomological Society*, 39, 99-104.

Vargas, R. I., Souder, S. K., MacKey, B., Cook, P., Morse, J. G., & Stark, J. D. (2012). Field trials of solid triple lure (Trimedlure, methyl eugenol, raspberry ketone, and DDVP) dispensers for detection and male annihilation of *Ceratitis capitata*, *Bactrocera dorsalis*, and *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 105(5), 1557-1565. doi:10.1603/EC12122.

Vargas, R. I., Stark, J. D., Kido, M. H., Ketter, H. M., & Whitehand, L. C. (2000). Methyl eugenol and cue-lure traps for suppression of male oriental fruit flies and melon flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii: effects of lure mixtures and weathering. *Journal of Economic Entomology*, 93(1), 81-87. doi:10.1603/0022-0493-93.1.81.

Wan, M., Li, G., Zhang, J., Jiang, D., & Huang, H.-C. (2008). Effect of volatile substances of *Streptomyces platensis* F-1 on control of plant fungal diseases. *Biological Control*, 46(3), 552-559. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.05.015.

Wheatley, R. E. (2002). The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81(1-4), 357-364. doi:10.1023/A:1020592802234.

Xiao, Y., Wang, Q., Erb, M., Turlings, T. C. J., Ge, L., Hu, L., ... Lou, Y. (2012). Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field. *Ecology Letters*, 15(10), 1130-1139. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01835.x.

Yanagawa, A., Fujiwara-Tsujii, N., Akino, T., Yoshimura, T., Yanagawa, T., & Shimizu, S. (2011). Musty odor of entomopathogens enhances disease-prevention behaviors in the termite *Coptotermes formosanus*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 108(1), 1-6. doi:10.1016/j.jip.2011.06.001.

Yee, W. L., Lacey, L. A., & Bishop, B. J. B. (2009). Pupal mortality and adult emergence of western cherry fruit fly (Diptera: Tephritidae) exposed to the fungus *Muscodor albus* (Xylariales: Xylariaceae). *Journal of Economic Entomology*, 102(6), 2041-2047. doi:10.1603/029.102.0604.

Yetter, W. P., & Steiner, L. F. (1931). A preliminary report on large-scale bait trapping of the oriental fruit moth in Indiana and Georgia. *Journal of Economic Entomology*, 24(1), 1181-1197. doi:10.1093/jee/24.6.1181.

Zhang, A., Linn, J. C., Wright, S., Prokopy, R., Reissig, W., & Roelofs, W. (1999). Identification of a new blend of apple volatiles attractive to the Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Chemical Ecology*, 25(6), 1221-1232. doi:10.1023/a:1020910305873.