

Tema 3. Ecología química de la interacción insecto-planta en el control de plagas

Contenido

Interacciones multitróficas entre los insectos y las plantas. Gremios

Semioquímicos. Conceptos y tipos

Comunicación química entre insectos

Feromonas

Interacciones herbívoro-herbívoro

Interacciones herbívoro-carnívoro

Interacciones carnívoro-carnívoro

Las defensas de las plantas

Defensas químicas de las plantas

Metabolismo secundario. Un breve resumen

Terpenoides

Compuestos nitrogenados

Compuestos fenólicos

Defensas indirectas de las plantas

Comunicación planta-planta. Sensibilización

Respuestas de la planta a la oviposición

Respuestas de la planta a la herbivoría

Mecanismos de resistencia a los sistemas de defensa de las plantas

Aplicación de la ecología química al control de plagas

Interacciones multitróficas entre los insectos y las plantas.

Gremios

Las interacciones entre los insectos y las plantas han llamado el interés de científicos de diferentes disciplinas desde hace más de un siglo. Los insectos son el grupo de seres vivos con el mayor número de especies en el planeta. Y casi la mitad de esas especies se alimentan de plantas. Esto significa que la mayoría de interacciones entre especies en el mundo se dan entre insectos y plantas, poniendo de manifiesto la importancia de su estudio.

La Entomología agrícola se ha encargado tradicionalmente de su estudio, pero el problema es que a menudo los insectos plaga se han estudiado independientemente de las plantas, o de sus interacciones con otros insectos plaga. Eso es algo que está cambiando, y cada vez más se tiene en cuenta el papel que las plantas (el cultivo, las malas hierbas o cultivos adyacentes) tienen en una determinada plaga. De forma similar, el control biológico ha estudiado durante décadas las interacciones de los insectos plaga con sus enemigos naturales, pero sólo recientemente se ha incluido el papel de la planta en esas interacciones.

En las interacciones insecto-planta podemos distinguir varios niveles tróficos. Las plantas constituyen el primer nivel trófico, mientras que los insectos herbívoros que consumen esas plantas pertenecen al segundo nivel trófico. El tercero está constituido por aquellos insectos carnívoros que se alimentan de insectos herbívoros, es decir los **enemigos naturales** de las plagas. El cuarto nivel trófico y los niveles superiores son los insectos carnívoros que se alimentan de otros carnívoros con los que no comparten recurso trófico, por ejemplo los **hiperparasitoides**.

Los insectos que se alimentan de una única especie de planta se denominan monófagos. Los que se alimentan de varias especies de plantas pertenecientes a la misma familia se denominan oligófagos, mientras que los que se alimentan de especies vegetales de diferentes especies se denominan polífagos. Es importante saber a qué tipo de especie nos enfrentamos cuando abordamos el control de una plaga, ya que su comportamiento e incluso la respuesta a los tratamientos que hagamos puede ser la contraria a la esperada. A aquel grupo de insectos con un modo de alimentación similar le denominamos **gremio**. El manejo del concepto de gremio es importante porque independientemente del grupo taxonómico al que pertenezcan, las plantas tendrán una respuesta más similar a los insectos de un mismo gremio que a los de un mismo grupo taxonómico. Los principales gremios de insectos en función de sus hábitos de alimentación son:

- a) Masticadores
- b) Chupadores
- c) Endófagos (minadores y formadores de agallas)

- d) Radicícolas
- e) Insectos que se alimentan del contenido celular

La mayoría de la información disponible sobre interacciones insecto-planta viene de especies individuales. Sin embargo, en una misma planta puede haber distintas especies de herbívoros a la vez o, lo que es muy frecuente, verse atacada por múltiples especies plaga en diferentes momentos de su vida. Las interacciones entre dichos grupos de insectos ocurren principalmente mediante cambios en la planta que comparten. La interacción más común es la competencia, ya que los dos buscan el mismo alimento, pero no siempre es tan simple y la facilitación también se ha visto que resulta muy común. Para posibilitar dichas interacciones las fitohormonas (hormonas vegetales) juegan un papel esencial.

Particularmente, **ácido salicílico** y **ácido jasmónico** representan dos de las rutas defensivas de las plantas mejor estudiadas y con un papel relevante en la interacción insecto-planta, como veremos más adelante. Así, por ejemplo, la ruta del ácido jasmónico suele activarse en el caso de insectos masticadores y los que se alimentan del contenido celular, mientras que la del ácido salicílico se activa en el caso de insectos chupadores. Es interesante constatar que el ácido salicílico actúa en la mayoría de los casos estudiados como un regulador negativo del ácido jasmónico, de manera que la aparición de ácido salicílico disminuye o bloquea la capacidad de síntesis de ácido jasmónico.

El tercer nivel trófico es un nivel clave en el control biológico de plagas, ya que lo constituyen los **enemigos naturales** de los insectos herbívoros. Estos insectos son capaces de localizar sus presas mediante “pistas” químicas emitidas por ellas pero también por la producción de sustancias volátiles por la planta en respuesta al herbívoro y que veremos más adelante que constituyen las defensas indirectas de las plantas.

El cuarto nivel trófico es, probablemente, el más difícil de manejar hoy día. Se trata de insectos carnívoros que se alimentan de otros insectos carnívoros (p.ej., los enemigos naturales). Son los **hiperparasitoides**. Lamentablemente tenemos todavía muy poca información sobre estos insectos, tanto desde el punto de vista fundamental como aplicado, aunque parece que también son capaces de “reconocer” compuestos

volátiles producidos por la planta para localizar a sus presas. Este es un nivel muy relevante ya que su presencia puede reducir sustancialmente la población de enemigos naturales y, por tanto, la eficacia del control biológico.

Semioquímicos. Conceptos y tipos

El “lenguaje” de la comunicación química entre especies y entre individuos dentro de la misma especie lo constituye un conjunto de moléculas orgánicas sintetizadas por un “emisor” y capaces de ser interpretadas por un “receptor”. Estas moléculas se denominan en conjunto **semioquímicos** o **infoquímicos**. Cuando los semioquímicos sirven como medio de comunicación entre individuos *de la misma especie*, se denominan **feromonas**. Cuando los semioquímicos sirven de vehículo para la interacción entre especies diferentes, entonces los denominamos **aleloquímicos**.

Los aleloquímicos, a su vez, se clasifican en función de si el organismo que se ve beneficiado por dicha sustancia es el receptor o emisor:

- **Alomonas:** provocan respuestas favorables al emisor pero no al receptor. Son típicamente las sustancias defensivas de las plantas.
- **Kairomonas:** desencadenan respuestas favorables al receptor pero no al emisor. Muchas de estas sustancias desempeñan funciones de reconocimiento, tanto de la planta huésped por parte de las plagas como por parte de los enemigos naturales para localizar a sus presas.
- **Sinomonas:** desencadenan respuestas favorables tanto al emisor como al receptor. Se corresponden con las sustancias que posibilitan las relaciones de simbiosis.

Comunicación química entre insectos

En general, los insectos presentan una alta sensibilidad a los semioquímicos, lo que significa que pueden reaccionar y modificar su comportamiento ante la presencia de unas pocas moléculas del compuesto en cuestión. La percepción química en los insectos se produce

fundamentalmente por órganos especializados denominados **sensilas** localizados en las antenas.

Feromonas

Son compuestos semioquímicos que actúan a nivel intraespecífico. Se distinguen:

- a) feromonas primarias: inducen un cambio fisiológico permanente y generalmente irreversible para el individuo que las percibe. Ejemplo de este tipo de feromonas es la feromona mandibular de las abejas reina. Esta feromona inhibe la cría de una nueva reina en el panal, regula la actividad ovárica de las obreras, actúa como atrayente sexual de zánganos y permite la identificación de la reina por parte del resto de la colonia.
- b) feromonas de liberación. Sirven para la comunicación instantánea e inducen un cambio en el comportamiento del individuo. Se distinguen:
 - Sexuales: tienen como función permitir o facilitar la localización y la cópula entre dos individuos fértiles de distinto sexo.
 - De agregación: congregan los individuos de la misma especie.
 - De alarma: comunica un peligro o la necesidad de un ataque en especies coloniales.
 - De rastreo: se depositan en una superficie por un individuo para permitir que otros individuos del mismo grupo o colonia sigan el camino recorrido.
 - Espaciadoras o dispersoras: evitan la competencia intraespecífica en situaciones de escasez de recursos.
 - De inducción o invitación: revelan la abundancia de recursos alimenticios o de zonas favorables para la oviposición a otros individuos de la especie.
 - De marcaje: Sirven para indicar que algún otro individuo o el propio emisor ya ha estado en un lugar con anterioridad.
 - Territoriales: definen posesión o función de zonas del espacio.
 - Superficiales: sirven para el reconocimiento intraespecífico

- Funerarias: indican la muerte de un congénere.

Interacciones herbívoro-herbívoro

La comunicación química directa entre insectos herbívoros está todavía poco documentada. Prácticamente no existen evidencias de semioquímicos liberados por un herbívoro que produzcan respuestas significativas en otros herbívoros. Generalmente la comunicación sucede de manera indirecta, a través de la percepción por uno de los herbívoros de los compuestos volátiles inducidos en la planta por la acción del otro herbívoro.

Interacciones herbívoro-carnívoro

De este tipo de interacciones hay gran cantidad de estudios y evidencias. Es bien conocido que muchos depredadores detectan feromonas de alarma de insectos gregarios y las emplean como medio de localización del alimento para ellos mismos o sus crías. También ha situaciones opuestas en las que la feromona de la presa actúa como repelente de ciertos carnívoros. Por su parte, ciertos insectos pueden liberar distintos tipos de sustancias defensivas frente a los carnívoros como es el caso de numerosas especies de hemípteros pentatómidos, que liberan sustancias repelentes o irritantes antes del ataque de un depredador.

Interacciones carnívoro-carnívoro

Es equivalente al tipo de interacción indicada en el apartado anterior. Muchos insectos con carácter depredador producen sustancias repelentes o irritantes que advierten a sus potenciales depredadores sobre su toxicidad o su baja palatabilidad.

Las defensas de las plantas

Las defensas de las plantas ante el ataque de un herbívoro, sea cual sea el gremio al que pertenezca, pueden ser **constitutivas**, si están presentes en todo momento del desarrollo de la planta independientemente de que exista un ataque por herbívoros, o **inducibles**, si se activan en respuesta a la actividad del herbívoro. En ambos casos, además, podemos hablar de defensas **directas** e **indirectas**. Las defensas directas actúan sobre el

agresor, mientras que las indirectas lo que buscan es atraer enemigos naturales del herbívoro que está atacando la planta.

a) Barreras físicas:

- **cutícula.** Evita la pérdida de agua por la planta pero también es una defensa constitutiva. Básicamente está formada por **cutina**, un material hidrofóbico sobre el que se suele depositar también **ceras**, que generan una superficie resbaladiza sobre las hojas que impide que muchos insectos puedan fijarse a ellas.
- **Tricomas:** son adaptaciones epidérmicas en forma de pelos que cubren la superficie de la hoja y generan una barrera que dificulta o impide el tránsito de los insectos por ella. También existen tricomas glandulares que incluyen sustancias químicas de carácter repelente o irritante. Aunque correspondería a un tipo de defensa constitutivo, algunos experimentos demuestran la capacidad de las plantas por aumentar el número de tricomas de las hojas en respuesta al ataque de una plaga.
- Canales secretores: fundamentalmente de resinas y látex y que se liberan tras la producción de heridas. El contenido de estos canales puede disuadir a los insectos de continuar alimentándose en la planta o, incluso, causarles la muerte.
- Resistencia o dureza foliar: deposiciones de polímeros (celulosa, lignina) que ocurren en las paredes celulares y que aumentan su resistencia a la penetración por herbívoros.

b) Defensas químicas. A pesar de las barreras físicas que presenta la planta, muchos insectos han desarrollado estrategias para superarlas. Por esta razón, existe en las plantas un segundo nivel de defensas formadas por moléculas químicas que ejercen también un papel defensivo frente a la herbivoría. Estas defensas se incluyen dentro de lo que se denomina **metabolismo secundario** de las plantas. Este nivel se consideran defensas directas y pueden ser constitutivas y también inducibles.

- c) Defensas indirectas: De forma complementaria, las plantas han desplegado otro arsenal defensivo que consiste en estrategias para atraer y alojar a los enemigos naturales de los herbívoros:
- Refugios (espinas huecas, **domatia**, etc.)
 - Producción de fuentes complementarias de alimento (néctar extrafloral, cuerpos alimenticios, etc.)
 - Emisión de compuestos volátiles

Defensas químicas de las plantas

Se ha estimado que las plantas tienen la capacidad de producir alrededor de 100.000 compuestos orgánicos distintos que no están implicados en la obtención directa de energía en las células ni en los procesos metabólicos primarios, razón por la cual a esos compuestos se les denomina genéricamente **metabolitos secundarios**, y las rutas en las que están implicadas **metabolismo secundario**. Una pequeña parte de estos compuestos se ha aprovechado por el ser humano como aromatizantes, colorantes o saborizantes para la alimentación, otros se emplean en medicina o bien en la industria cosmética, entre otros usos. Para la planta, sin embargo, la única función claramente establecida para algunos de estos metabolitos secundarios es la interacción con su entorno biótico (y también abiótico) en procesos de polinización y, sobre todo, en la defensa.

Los compuestos defensivos de las plantas pueden ser tóxicos, e interrumpir por lo tanto procesos metabólicos en los herbívoros hasta causarles la muerte incluso, o bien tener un efecto disuasorio para detener o disminuir la actividad de alimentación del herbívoro.

Muchos de los compuestos que estudiaremos a continuación y que se les ha atribuido un papel defensivo en plantas pueden ejercerlo de manera constitutiva pero también responder a la actividad del herbívoro para inducir su síntesis.

Metabolismo secundario. Un breve resumen

La mayoría de los metabolitos secundarios de las plantas se pueden clasificar en tres grandes grupos:

- a) **Terpenoides** o **terpenos**: formados por unidades de cinco átomos de carbono (**isopreno**) sintetizados por la ruta del ácido mevalónico (en el citosol) o por la de 1-desoxi-D-xilulosa-5-fosfato (en los plastos).
- b) **Compuestos nitrogenados**: Compuestos que se sintetizan a partir de aminoácidos y contienen uno o varios átomos de nitrógeno como constituyentes de heterociclos. Incluyen: **glucósidos cianogénicos, glucosinolatos y alcaloides**.
- c) **Compuestos fenólicos**: Compuestos que se sintetizan a partir de los aminoácidos fenilalanina y tirosina a través de la ruta del ácido sikimico. Contienen un anillo aromático con uno o más grupos hidroxilo (fenol) y un número determinado de otros constituyentes. Por esta razón también se les conoce como **fenilpropanoides**.

Terpenoides

Es, sin duda, el grupo de metabolitos secundarios más amplio de los que se conocen. Se han descrito en torno a 40000 compuestos distintos que pertenecen a este grupo de sustancias y se estima que aproximadamente unos 1000 nuevos terpenoides se describen cada año. No sólo son numerosos sino extremadamente variables en estructura, con cientos de esqueletos carbonados distintos y una enorme variedad de grupos funcionales distintos. A pesar de esta gran diversidad, los terpenoides (también se denominan terpenos o isoprenoides) se clasifican en función de las unidades de isopreno (5 átomos de carbono) que contienen:

- a) Hemiterpenos (5 átomos de carbono, 1 unidad de isopreno)
- b) Monoterpenos (10 átomos de carbono, 2 unidades de isopreno)
- c) Sesquiterpenos (15 átomos de carbono, 3 unidades de isopreno)
- d) Diterpenos (20 átomos de carbono, 4 unidades de isopreno)
- e) Triterpenos (30 átomos de carbono, 6 unidades de isopreno)
- f) Tetraterpenos (40 átomos de carbono, 8 unidades de isopreno)
- g) Politerpenos (> 40 átomos de carbono)

Algunos de estos compuestos, fundamentalmente los homoterpenos y sesquiterpenos son compuestos volátiles y son los componentes principales de aromas y aceites esenciales de las plantas. Además en

algunos casos se les ha atribuido un papel defensivo. Por ejemplo, uno de los ejemplos mejor conocidos es el **poligodial**, un sesquiterpeno procedente de *Polygonum hydropiper* que es uno de los compuestos con un carácter disuasorio para los insectos más potentes que se conocen. Este compuesto actúa directamente sobre los receptores gustativos de los insectos inhibiendo completamente su actividad de alimentación. Muchos otros sesquiterpenos se ha visto que sirven como toxinas, disuasorios de la alimentación o de la oviposición contra herbívoros. Ejemplos clásicos, también, son las **piretrinas**, ésteres de monoterpenos que funcionan como venenos para el sistema nervioso de los insectos o el **attractilósido**, un diterpeno que inhibe la traslocación de ADP/ATP en la mitocondria.

Compuestos nitrogenados

Alcaloides

Las funciones ecológicas que se conocen de los alcaloides están todas relacionadas con la defensa de la planta, ya que resultan compuestos tóxicos para animales, tanto vertebrados como artrópodos. Pueden afectar a numerosos enzimas, inhibir la síntesis de ADN y su reparación o generar efectos sobre el sistema nervioso. Se pueden localizar en cualquier parte de la planta aunque suelen aparecer en mayor concentración en raíces y en flores. Algunas familias de plantas ricas en alcaloides son Solanáceas, Papaveráceas, Apocináceas y Ranunculáceas. Algunos ejemplos de alcaloides importantes son: colchicina, nicotina o cafeína.

Glucósidos cianogénicos

Son compuestos formados por la unión de ácido cianhídrico y un azúcar. Como tales resultan inocuos, y así se sintetizan y acumulan en las vacuolas de las células vegetales. Cuando son atacadas por un herbívoro y las células se rompen, el compuesto se hidroliza liberando el ácido cianhídrico que afectará directamente al herbívoro.

Glucosinolatos

Aparecen principalmente en Brassicáceas, Caparidáceas y Tropeoláceas y contienen átomos de azufre, además de nitrógeno. Como en el caso

anterior se almacenan en las células vegetales en estado inactivo y son hidrolizados por el enzima **mirosinasa** para generar **isotiocianatos** (aceite de mostaza) y **nitrilos**, entre otros compuestos. Estos últimos resultan tóxicos para muchas larvas y adultos de los insectos.

Compuestos fenólicos

Constituyen el segundo grupo de metabolitos secundarios más grande que se conoce y que está implicado en la defensa de la planta.

Estructuralmente van desde los fenoles más simples con 6-7 átomos de carbono, como el **catecol** o el **ácido salicílico**, hasta moléculas con 15 átomos de carbono como los **flavonoides**, pasando por moléculas de 9 átomos de carbono como las **cumarinas**. Además, muchos de estos fenoles más simples pueden ser polimerizados a fenoles de alto peso molecular, como es el caso de **ligninas** y **taninos**. La lignina, como ya se ha indicado, forma parte de las paredes celulares secundarias y les confiere rigidez y resistencia química, actuando por tanto como una importante barrera física. Los taninos son responsables del sabor amargo de muchos frutos tienen una función disuasoria frente a muchos herbívoros por su fuerte poder astringente y su capacidad para inactivar los enzimas del tracto digestivo de los insectos. Las cumarinas son también potentes repelentes de herbívoros así como antimicrobianos. Un derivado también de los flavonoides, los **estilbenos**, tienen efectos antifúngicos y tóxicos para muchos insectos y nematodos. Ejemplos de estos compuestos son el **resveratrol** o la **viniferina**, ambos abundantes en uva.

Defensas indirectas de las plantas

Además de las defensas directas que acabamos de repasar, las plantas han desarrollado una línea de defensa indirecta que básicamente tiene como objetivo atraer y mantener en sus proximidades a los enemigos naturales de los herbívoros, es decir, depredadores y parasitoides.

Esta función de que sean los enemigos naturales los que libren a las plantas de la amenaza del herbívoro la pueden cumplir de varias maneras, pero básicamente mediante la atracción de a los enemigos naturales mediante compuestos químicos volátiles emitidos en respuesta a la actividad del herbívoro.

Estos compuestos volátiles son en realidad mezclas muy heterogéneas de sustancias en las que pueden participar decenas de compuestos distintos, entre terpenoides, derivados de ácidos grasos, fenilpropanoides o bencenoides. Además, pueden ser emitidos en el lugar donde ha ocurrido el daño o de manera sistémica por partes no dañadas de la planta afectada. Existe, además, un interesante patrón temporal en la aparición de estas mezclas de compuestos (que se denominan en la bibliografía científica como **HIPV**, siglas correspondientes a: **Herbivore-Induced Plant Volatiles**). Hay productos que se liberan casi inmediatamente después del daño, que se denominan compuestos volátiles de hojas verdes (**GLV**, **Green Leaf Volatiles**) y son principalmente hexenal, hexenol, acetato de hexenilo y sus distintos isómeros. Otras sustancias químicamente más complejas se detectan típicamente 24 horas o más después de la interacción con el herbívoro. Es el caso del **ácido salicílico** o del **ácido jasmónico**, que constituyen los compuestos que señalizan las reacciones de defensa en la planta, así como monoterpenos del tipo **limoneno** o sesquiterpenos como **farneseno**.

La mezcla completa de HIPV emitida por una planta depende de la propia especie de planta emisora y también del tipo y actividad del herbívoro. Sólo parecen conservarse entre las distintas especies vegetales los compuestos que conforman los GLV.

Estas mezclas de compuestos han demostrado tener un profundo impacto en el ecosistema en donde se producen. Numerosos artrópodos carnívoros, desde ácaros a insectos de al menos cinco órdenes distintos (Himenópteros, Neurópteros, Dípteros, Coleópteros y Heterópteros) se ha demostrado que son atraídos por los HIPV y de esta manera reducen la presión de herbivoría a que están sometidas las plantas alimentándose de los fitófagos. Esto completa el **sistema tritrófico** planta-fitófago-enemigo natural que constituye uno de los pilares básicos del control biológico de plagas.

Como ejemplo de sistema tritrófico explicaremos lo que ocurre con las plagas del maíz. Cuando orugas de *Spodoptera exigua* o *Spodoptera frugiperda* se alimenta de plantas de maíz, se induce la liberación de compuestos volátiles terpenoides que atraen al menos a dos tipos de

parasitoides: *Cotesia marginiventris* y *Microplitis croceipes*. Precisamente este sistema biológico fue el que permitió identificar la presencia de un compuesto en la saliva de los herbívoros, la **volicitina** (N-(17-hidroxi-17-nor-7,8-epoxilinoil)-L-glutamina), que en cantidades tan bajas como 30-40 picomoles por planta era capaz de inducir la producción de compuestos volátiles. Este descubrimiento no sólo tuvo un gran valor científico sino que también abrió otra puerta para las posibilidades de control biológico y es el trabajo con **inductores** (*elicitors*) de las respuestas defensivas de las plantas.

Los sistemas tritróficos también se establecen a niveles subterráneos. Las raíces de las plantas atacadas por herbívoros también son capaces de “reclutar” enemigos naturales mediante la liberación, entre otros, del sesquiterpeno **β -cariofileno**, capaz de atraer a nematodos entomopatógenos.

Comunicación planta-planta. Sensibilización

Como hemos visto, los sistemas tritróficos (multitróficos, en general) se cohesionan gracias a la existencia de un lenguaje químico que emplea fundamentalmente la planta, pero también los propios fitófagos, y que son interpretados por los organismos de niveles tróficos superiores. En este lenguaje, también se “alertar” a plantas vecina aún no infestadas y generar en ellas una respuesta sistémica de defensa. Es un fenómeno que se conoce como sensibilización (*priming*). El interés práctico de este fenómeno es enorme ya que las plantas “sensibilizadas” están mejor protegidas en ambientes con alta presión de herbivoría sin que por ello tengan que sufrir un coste energético adicional como es el que supone mantener todas sus defensas activas.

Respuestas de la planta a la oviposición

La deposición de huevos por los insectos herbívoros sobre una planta genera efectos directos sobre la misma: se ha comprobado que puede reducir la actividad fotosintética tanto localmente (en las hojas donde se han depositado) como sistémicamente (en hojas adyacentes). También se ve afectado el metabolismo secundario con la emisión de compuestos volátiles distintos y que son capaces de atraer a parasitoides o

depredadores. Los cambios fundamentales que se dan en la producción de compuestos volátiles por las hojas afectan a GLV y a terpenoides. De hecho, la inhibición de la biosíntesis de terpenoides en hojas que han sido utilizadas para la oviposición ya no atraen a parasitoides. El efecto de atracción de la oviposición sobre enemigos naturales se ha comprobado tanto en plantas forestales, sobre todo en pino o en olmos, pero también en plantas hortícolas como *Phaseolus vulgaris* (judía), *Vicia faba* (haba) y *Brassica oleracea* (col), en los dos primeros casos tras la oviposición de *Nezara viridula* y en el último por *Murgantia histrionica*.

En todos los casos estudiados la emisión de compuestos volátiles atractivos para parasitoides no se produce de manera permanente, sino que tiene lugar durante un periodo de tiempo concreto (variable, pero entre 3 y 5 días) desde la oviposición. De esta manera, si se supera dicho tiempo el sistema ya no resulta atractivo para el parasitoide.

Los responsables de disparar esta respuesta en las hojas de las plantas huésped son moléculas presentes en los huevos o en las secreciones que se generan al ovipositar.

Respuestas de la planta a la herbivoría

Además de la oviposición, la principal actividad de los insectos es la alimentación. Ya hablamos al principio del tema de la existencia de distintos gremios de insectos que mostraban distintos hábitos de alimentación. A nivel de su interacción química, se conoce bastante más sobre lo que ocurre entre plantas e insectos masticadores (por ejemplo, las larvas de lepidópteros) que sobre las respuestas a insectos chupadores (salvo en el caso del ácaro *Tetranychus urticae* y del trips *Frankliniella occidentalis*, ambos con un hábito de alimentación picador-chupador).

Utilizando una planta modelo como es *Medicago truncatula*, se han realizado experimentos con dos tipos de insectos: *Spodoptera littoralis* (masticador) y *Tetranychus urticae* (picador-chupador), analizando y comparando el perfil de compuestos volátiles emitido por la planta en respuesta a cada uno de ellos. Los resultados obtenidos indicaron que en general se generaron menos compuestos cuando la planta estaba infectada por la araña roja (*T. urticae*), siendo especialmente remarcable

la ausencia total de homoterpenos, así como de alcanos y alquenos. Además, las cantidades relativas de algunos de los sesquiterpenos producidos también diferían, particularmente en el caso de (+)-ciclosativeno, α -ilangeno y α -copaeno. En general, también, la diversidad de estos sesquiterpenos en el caso de la infección por araña roja fue más baja, mientras que otros compuestos de este grupo, como β -himachaleno o γ -humuleno se encontraron exclusivamente después del ataque por araña roja.

Estos resultados, y algunos otros de carácter similar encontrados en maíz y otras pocas especies, apuntan a la idea de que la multiplicidad de respuestas generadas en la planta como consecuencia del hábito de alimentación particular de cada insecto puede reflejar diferentes estrategias de búsqueda que los enemigos naturales pueden emplear. Cabría esperar que los enemigos naturales de insectos picadores o perforadores en general usaran como pistas químicas algunos compuestos altamente volátiles que se forman específicamente como consecuencia de este hábito de alimentación, mientras que los enemigos de algunos áfidos deben recurrir a otras pistas ya que la planta les “suministra” muy escasa información volátil.

Mecanismos de resistencia a los sistemas de defensa de las plantas

El elenco de defensas de que disponen las plantas y que hemos repasado en este tema podría generar la idea de que las convierte en inexpugnables para los herbívoros. Sin embargo, esto no es así. La **coevolución fitoquímica** plantea que tanto las plantas como los herbívoros generan fuerzas selectivas que guía la evolución de las defensas vegetales pero también la de las contradefensas de los herbívoros que les permiten resistir o manipular dichas defensas.

Los insectos van a poder evitar o suprimir las defensas vegetales.

En algunos casos, la estrategia del herbívoro consiste en evitar directamente las defensas colocadas por la planta. Así, algunos chinches como *Pameridea roridulae* se han adaptado a caminar sobre la superficie pegajosa de la planta carnívora *Roridula gorgonias*. En otros casos, el

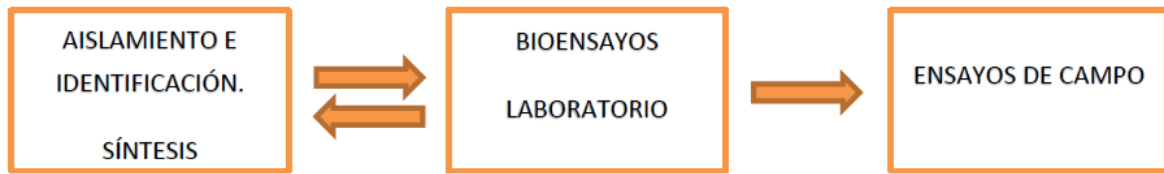
herbívoro ha “aprendido” a seleccionar zonas de tejido de la hoja con menores niveles de glucosinolatos. También, retirar pelos de la superficie de la hoja, cortar venas foliares o canales de látex, así como aislar la zona en la que se está alimentando minando el tejido alrededor para evitar la llegada de moléculas defensivas son estrategias descritas en distintos tipos de insectos. La formación de agallas también se puede interpretar en muchos casos como una contradefensa del insecto frente a la planta. Con esta alteración del desarrollo de los tejidos vegetales, los insectos consiguen que esa zona se convierta en un sumidero metabólico de productos fotosintetizados y poder así nutrirse sin ser atacados por las defensas de la planta.

En otros casos la estrategia consiste en suprimir las defensas. Aunque en estos casos aún queda mucho por investigar, el mecanismo parece ser que pasa por interferir en la señalización hormonal propia de la planta mediante compuestos que van en la saliva u otro tipo de secreciones del insecto. Así se ha visto, por ejemplo, que los huevos de *Pieris brassicae* producen una sustancia no proteica que provoca la acumulación de ácido salicílico alrededor del lugar donde está ocurriendo la oviposición. Con esta estrategia el insecto consigue “simular” una defensa propia de la planta para reducir la activación de las defensas inducidas por ácido jasmónico (recordemos que ambos compuestos funcionan como antagonistas en muchos casos) y así no ser atacado por dichas defensas. En otros casos la saliva del insecto contiene enzimas que inactivan algunos metabolitos secundarios de defensa, como la nicotina; o bien su tracto digestivo contiene proteasas que eliminan las defensas antinutritivas de las plantas o los glucosinolatos.

Aplicación de la ecología química al control de plagas

Como ya hemos visto, la ecología química es la disciplina científica que estudia la comunicación entre individuos de un ecosistema mediada por sustancias químicas. Esta comunicación está en la base de las interacciones que se establecen entre los distintos niveles tróficos y, por lo tanto, conocer su fundamento, los elementos que intervienen y saber manejarlos convenientemente nos ofrece unas enormes posibilidades de éxito en cualquier proyecto de control biológico o integrado de plagas.

En esencia el esquema general de trabajo en ecología química es el siguiente:



Como hemos visto a lo largo de esta asignatura, los compuestos de mayor interés y funcionalidad en interacciones insecto-planta y en sistemas tritróficos planta-insecto-enemigo natural son semioquímicos volátiles, es decir que tienen la suficiente volatilidad como para estar en fase gaseosa y viajar por el aire.

Lo primero que debemos hacer a la hora de caracterizar el sistema al que nos enfrentemos es ser capaces de analizar la emisión de compuestos volátiles por parte de la planta y del conjunto planta-herbívoro. Aunque hay otras opciones, lo más frecuente es hacer esto mediante la captura de los componentes del aire en un material poroso adsorbente (Tenax, Twister, etc.), su posterior desorción por temperatura y análisis por **cromatografía de gases-espectrometría de masas**.

Esto nos permite tener idea de los compuestos que se han producido como consecuencia de las diferentes interacciones existentes en nuestro sistema. El siguiente nivel es comprobar de esos compuestos (que pueden ser varias decenas) cuáles pueden tener un papel relevante en aspectos como la identificación de la planta huésped por parte del herbívoro o la localización del herbívoro por parte del enemigo natural. Para esto hemos de recurrir a un sistema de **electroantenografía (EAG)**, al cual se acopla la antena del insecto que estamos estudiando. Cuando introducimos en el equipo un determinado compuesto el electroantenógrafo registra la actividad eléctrica de la antena y, por tanto, podemos saber si es “sensible” o no a dicho compuesto.

Ahora bien, establecer si un determinado compuesto, o una mezcla de ellos, producen la excitación de las neuronas olfativas de la antena no nos indica inequívocamente que ese compuesto resulte “atractivo” desde el punto de vista del comportamiento para el insecto. Es necesario combinar todos estos trabajos con análisis del comportamiento, lo cual se realiza

con equipos denominados **olfatómetros**. En ellos, se incluye uno o varios ejemplares en una cámara en la que confluyen dos corrientes de aire. Una de ellas proviene de un recipiente que incluye el semioquímico a ensayar y otra similar por la que circulará generalmente aire limpio y se usará de control (esta configuración correspondería a un olfatómetro de doble elección, pero también existen diseños para ofrecer al insecto una elección múltiple). Si el insecto se siente atraído por la sustancia avanzará por el sistema hasta alcanzar el brazo que es fuente del semioquímico en cuestión.