



El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano



Federación Nacional de
Cafeteros de Colombia

80 años de Ciencia
para la Caficultura colombiana



El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano



80 años de Ciencia
para la Caficultura
colombiana



Federación Nacional de
Cafeteros de Colombia

Comité Nacional

Ministro de Hacienda y Crédito Público
Alberto Carrasquilla Barrera

Ministro de Agricultura y Desarrollo Rural
Rodolfo Enrique Zea Navarro

Ministro de Comercio, Industria y Turismo
José Manuel Restrepo Abondano

Director del Departamento Nacional de Planeación
Luis Alberto Rodríguez Ospino

Representante del Gobierno en Asuntos Cafeteros
Nicolás Pérez Marulanda

Período 1° enero/2019 - diciembre 31/2022

José Eliecer Sierra (Antioquia)
José Alirio Barreto (Boyacá)
Eugenio Vélez Uribe (Caldas)
Danilo Reinando Vivas (Cauca)
Juan Camilo Villazón (Cesar-Guajira)
Javier Bohórquez Bohórquez (Cundinamarca)
Ruber Bustos Ramírez (Huila)
Javier Mauricio Tovar (Magdalena)
Jesús Armando Benavides (Nariño)
Armando Amaya Álvarez (Norte de Santander)
Carlos Alberto Cardona (Quindío)
Luis Miguel Ramírez (Risaralda)
Héctor Santos Galvis (Santander)
Olivo Rodríguez Díaz (Tolima)
Camilo Restrepo Osorio (Valle)

Gerente General
Roberto Vélez Vallejo

Gerente Administrativo y Financiero
Juan Camilo Becerra Botero

Gerente Comercial
Juan Camilo Ramos

Gerente Técnico
Hernando Duque Orrego

Director Investigación Científica y Tecnológica
Álvaro León Gaitán Bustamante

Comité Editorial Cenicafé

Pablo Benavides M.
Ph.D. Ing. Agrónomo. Entomología, Cenicafé

Luis Fernando Salazar G.
Ph.D. Ing. Agrónomo. Suelos, Cenicafé

Carmenza Esther Góngora B.
Ph.D. Microbióloga. Entomología, Cenicafé

José Ricardo Acuña Z.
Ph.D. Biólogo. Fisiología Vegetal, Cenicafé

Diana María Molina Vinasco
Ph.D. Bacterióloga. Mejoramiento Genético, Cenicafé

Secretaría Técnica Comité Editorial, revisión de textos y corrección de estilo

Sandra Milena Marín L.
Ing. Agrónoma, Esp. M.Sc.

Editores

Pablo Benavides Machado
Carmenza Góngora Botero

Diseño

Carmenza Bacca R.

Diagramación

Óscar Jaime Loaiza E.

Fotografías

Rocío Espinosa
Luis Miguel Constantino
Archivo Cenicafé

Impresión

Empresa

© FNC - Cenicafé - FoNC
2020

ISBN 978-958-8490-42-7
ISBN 978-958-8490-43-4 (En línea)
DOI 10.38141/cenbook-0001

Los trabajos suscritos por el personal técnico del Centro Nacional de Investigaciones de Café son parte de las investigaciones realizadas por la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Sin embargo, tanto en este caso como en el de personas no pertenecientes a este Centro, las ideas emitidas por los autores son de su exclusiva responsabilidad y no expresan necesariamente las opiniones de la Entidad.





Como citar:
Benavides Machado, P., & Góngora, C. E. (Eds.). (2020). *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano*. Cenicafé. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0001>

Índice

- 6** **Presentación**
- 10** **El control natural de insectos en el ecosistema cafetero colombiano**
Introducción
- 18** **Control natural factores abióticos**
El clima cafetero
Los factores abióticos y los insectos
Temperatura
Humedad relativa
Fotoperíodo
El efecto del dióxido de carbono (CO₂) y el ozono (O₃) en las interacciones plantas-herbívoros-enemigos naturales.
La zonificación ecológica de los insectos basada en la interacción con factores climáticos
Consideraciones finales
Literatura citada
- 36** **Control natural factores bióticos**
Factores dependientes de la densidad poblacional
Control natural con parasitoides
Tipos de parasitismo
Control natural con depredadores
Control biológico por conservación
Enemigos naturales de algunos artrópodos fitófagos del cultivo del café en Colombia
Literatura citada
- 68** **Control biológico de las plagas de café en Colombia**
Definición y métodos de control biológico en el cultivo del café
Control biológico en la caficultura colombiana
Interacción broca del café y *B. bassiana*
Eficacia de *B. bassiana* en el control de la broca del café
Interacción otras plagas del café y *B. bassiana*
Uso de entomopatógenos y el cepario de Cenicafe
Uso de parasitoides y depredadores en la caficultura colombiana
Cómo mejorar los controladores y el control biológico
Nuevas técnicas de aplicación de entomopatógenos
Consideraciones finales
Literatura citada
- 106** **Ecología química de interacciones entre plantas, insectos y controladores naturales de plagas herbívoras**
Señales químicas utilizadas por los enemigos naturales para la localización de sus insectos huésped
Efecto de la composición química de las plantas en los controladores biológicos de insectos herbívoros
Efecto de insectos parasitados en las respuestas inmunes de las plantas
Uso de la ecología química para incrementar el control natural de insectos plaga en agroecosistemas
Efecto de factores abióticos en las señales químicas que median interacciones tritróficas
Ecología química de plagas de café y sus enemigos naturales
Consideraciones finales
Literatura citada



142 **Respuestas moleculares de insectos a factores bióticos y abióticos**

Respuestas moleculares en insectos frente a factores abióticos: estrés térmico
Respuestas frente a factores bióticos
Consideraciones finales
Literatura citada

158 **Efecto de los agroquímicos en el control natural**

Impacto de los plaguicidas sobre el control natural
Estrategias para disminuir el riesgo de los insecticidas sobre los agentes de control natural
Selectividad en el manejo de los pesticidas
Literatura citada

186 **Servicios ecosistémicos del control natural en el cultivo del café: Estructura y composición de los agroecosistemas cafeteros**

Procesos ecológicos y servicios ecosistémicos en el cultivo del café
Polinización: participación de los depredadores y parasitoides
Relación costo-beneficio de los servicios ecosistémicos en café
Literatura citada

204 **El uso de controladores naturales en estrategias de manejo integrado de plagas a gran escala**

Definición de manejo integrado de plagas a gran escala
Requerimientos para establecer una estrategia de control en grandes áreas
Diseño para el control de la broca del café en Colombia mediante el establecimiento de una estrategia de control a gran escala, con énfasis en enemigos naturales
Ejemplos actuales de AW-IPM
Consideraciones finales
Literatura citada



Presentación



En la era antropozoica ocurrieron las glaciaciones, con fríos extremos, y el posterior incremento de la temperatura, que permitió el desarrollo de la vegetación. Desde los años 25.000 a.C. se vienen desarrollando, paralelo a la evolución del hombre, interacciones entre las plantas, los insectos, las aves, los mamíferos, los microorganismos y el clima, en dinámicas y procesos progresivos, que han permitido la extinción de algunas especies y la aparición de otro tanto.

El uso del café como bebida data del siglo IX d.C., momento a partir del cual salió de su centro de origen, Etiopía en África, para ser cultivado en India, Indonesia y, finalmente, en América y las islas del Caribe. A Colombia llegó a inicios del siglo XVIII. Por su parte, el control natural de insectos herbívoros que se alimentan del café en Colombia también ha sido documentado antes del siglo XIX. Albeiro Valencia, historiador caldense, en su seminario científico de febrero de 2020 en Cenicafé, narra sobre la colonización antioqueña y la importancia de establecer los pueblos en el filo de las montañas, con el fin de que el viento desplazara los zancudos y los mosquitos de las cabeceras; en consecuencia, las partes altas de las montañas ofrecían climas menos cálidos y propicios para la reproducción y desarrollo de estas especies de insectos. Una vez establecidos los cultivos de café, comenzaron a aparecer problemas de insectos de la familia Melolonthidae que se alimentaban de las raíces de las plantas recién sembradas, esta plaga, conocida como chisas o mojoy, fue controlada por los primeros caficultores liberando gallinas durante la preparación del suelo y la siembra de los colinos. Estas aves de corral aceleraron el control natural complementando su alimentación con las larvas del suelo. Adicionalmente, los colonizadores y pobladores mantuvieron las plantaciones de arboloco, *Smallanthus pyramidalis*, dado que su floración abundante proveía de alimento a las abejas de la tribu Melliponini productoras de miel. Los anteriores son ejemplos de la forma como el control natural de los insectos definió de cierta forma los lugares de habitación de los colonizadores, aportando en el manejo de las plagas en los cultivos y proveyendo alimentos.

Este libro enriquece el conocimiento actual del control natural en el cultivo del café en Colombia,

donde existe baja dependencia del uso de insecticidas para mantener las poblaciones de las plagas inducidas, en cantidades que no causen daños económicos. El minador de las hojas del café, por ejemplo, está bajo total control natural en Colombia.

Sobre el futuro y usos del control natural existe aún mucho por explorar. Se espera aumentar el registro de especies de enemigos naturales de artrópodos que se alimentan esporádicamente de plantas de café como respuesta a la ampliación de frontera agrícola, a la recuperación de hábitats naturales, a las respuestas a extremos climáticos y a las actividades antrópicas que afectan los sistemas de producción de café en Colombia.

Con respecto a los microorganismos que afectan insectos, en algunas ocasiones, los hongos patógenos de plagas de plantas no han alcanzado las expectativas de control esperadas debido a su tardanza en la mortalidad, fallas en la identificación de cepas virulentas, bajas dosis e inconsistencias en los resultados comparados con los insecticidas químicos. Estos fracasos pueden ser agravados por el incompleto entendimiento de los factores biológicos y genéticos que hacen efectivo a un hongo. Por ejemplo, la falta de eficacia puede ser una característica seleccionada por la naturaleza, ya que balances evolutivos pueden haberse desarrollado entre los microorganismos y sus hospedantes, de tal forma que la muerte rápida de los insectos, aun a dosis altas, no es una característica que favorezca la adaptación del patógeno. En este caso, el efectivo biocontrol, desde el punto de vista de costos en el control de plagas agrícolas, requerirá modificación de características en los hongos. Varias de estas propiedades en los entomopatógenos incluyen rango de hospedantes, capacidad productiva, estabilidad, virulencia y competencia saprofitica, los cuales pueden ser incrementados a través del uso de diferentes tecnologías. Las aplicaciones de estos métodos podrían ser una realidad, pero le corresponde al país definir las políticas, ya sea lideradas por el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) o el Ministerio del Medio Ambiente.

En todo caso, el uso de cepas modificadas altamente virulentas no serán una panacea por sí solas, sino que deberán ser integradas a otras estrategias que permitan un mejor control. Existe una tecnología nueva para edición de genes CRISPR-Cas, la cual tiene menos barreras para su adopción y aceptación debido a su alta precisión. Adicionalmente, las tecnologías CRISPR/Cas9 y CRISPR/dCAS9 tienen el potencial de ser técnicamente menos difícil al ser comparadas con otras estrategias desarrolladas anteriormente, lo que incrementaría las probabilidades de uso de organismos mejorados. Ya se está proponiendo realizar CRISPR/Cas9 para modificar el genoma de insectos que alteren la regulación de genes que beneficien el manejo de las plagas. Acoplar esta alternativa de insectos modificados podría contribuir a remplazar una población natural de insectos plagas por otra menos agresiva, de tal forma que exista control autocida. La aceptación social de los organismos modificados es un tema que deberá ser discutido, dependerá de las propiedades del organismo que se desarrolle y requerirá de tecnologías de mitigación para bloquear el flujo de genes. Si la expresión de transgénesis permite a un hongo disminuir rápidamente a una población plaga de insectos, entonces la tecnología podría ser más aceptable por las personas cuya forma de sustento se ve amenazada por la plaga.

El incremento de la patogenicidad y la virulencia de un entomopatógeno tendrá implicaciones en el costo del biopesticida. Una rápida mortalidad de los insectos proveería un mejor control y una disminución en la dosis efectiva significa que un control equivalente puede alcanzarse usando menor cantidad de producto. La persistencia efectiva del biopesticida también se incrementaría, ya que con esto existiría una mayor probabilidad que un insecto pueda ponerse en contacto con suficientes esporas o unidades infectivas para que causen mortalidad en corto tiempo. La vida media útil de un entomopatógeno y su resistencia a condiciones ambientales va a depender de la forma en que las casas comerciales manejen las formulaciones, aspecto fundamental para mantener la buena calidad de los productos biológicos.



En el caso de la broca del café, los resultados obtenidos con herramientas moleculares han llevado a entender mejor las interacciones entre la broca y las distintas cepas de *Beauveria bassiana*; se ha demostrado que existen diferencias en virulencia y que el uso de mezclas de cepas y la combinación de *B. bassiana* y *Metarhizium anisopliae* pueden crear sinergismos que hacen más efectivo el control de los insectos. Adicionalmente, los hongos entomopatógenos pueden combinarse con otras estrategias de control para potencializar las interacciones. Es así como productos botánicos mezclados con *B. bassiana* demostraron efectos aditivos en el control de la broca del café (patente de invención WO2014111764A1). Los compuestos botánicos despertaron interés debido a que en la década de 1990 se demostró su actividad insecticida de contacto y acción repelente sobre un amplio rango de insectos. La combinación de *B. bassiana* Bb9119 a concentraciones de 4×10^{10} esporas/ L y extractos botánicos al 3% han sido eficaces en el control de la broca del café. Esta acción combinada contribuye en incrementar y acelerar la mortalidad del insecto, de tal manera que un producto conteniendo los dos será una herramienta más efectiva de control; la mortalidad se acelera y en solo 48 horas se evidencia efecto del hongo, adicionalmente, la eficacia aumenta y a los 5 días puede observarse la totalidad de los insectos muertos. La sinergia observada podría deberse a que los extractos botánicos tendrían la habilidad de interactuar con la cutícula de los insectos permitiendo que el hongo penetre de una manera más rápida, y es debido a esto que la mortalidad se alcanza en menor tiempo.

En el caso de los biocontroladores parasitoides de la broca del café introducidos desde África su centro de origen, algunas especies lograron adaptarse a las condiciones climáticas de la zona cafetera colombiana, tal es el caso de la avispa de Uganda *Prorops nasuta*, la cual por más de 20 años ha estado actuando como controlador natural. Sin embargo, la estrategia del futuro consistirá en la producción masiva de la avispa de Togo *Phymatichus coffea*, la avispa de Costa de Marfil *Cephalonomia stephanoderis* y *P. nasuta* para ser liberados en

el campo, en estrategias de control en grandes áreas, lo cual difiere con las acciones del pasado, donde se esperaba el establecimiento de las tres especies para que actuaran como control natural biótico, en una intención de construcción del balance del ecosistema.

Por el lado de los insectos depredadores de plagas, se espera que en un futuro se usen con un enfoque de control biológico por aumentación o conservación. Sin embargo, dadas las características biológicas de estas especies, es probable que estos insectos deban ser reintroducidos en áreas donde el control químico o las prácticas intensivas de cultivo los haya disminuido a niveles de extinción funcional.

La combinación de diferentes estrategias biológicas abre nuevas posibilidades de control. En el caso del control agroecológico, los trabajos recientes usando olfatometría han permitido la identificación de plantas diferentes al café que emiten volátiles y atraen a la broca como tabaco y lantana, o plantas como crotalaria, que la repelen; igualmente se ha corroborado que la mezcla de alcoholes (metanol:etanol) es un potente atrayente del insecto. Usando las plantas o los volátiles podría dirigirse el movimiento de la broca dentro del cafetal, de tal manera que pueda repelerse de los frutos verdes y por otro lado agregar el insecto en focos artificiales, de una manera eficiente, así las aplicaciones de insecticidas biológicos podrían complementar la estrategia de control.

Finalmente, el entendimiento de la comunicación que existe entre los organismos y factores que se asocian con las plagas del café, así como el conocimiento de los genes que se expresan en los enemigos naturales como respuesta a altas temperaturas o radiación, también abrirá opciones de estrategias novedosas de control. El desarrollo de insecticidas de alta especificidad a especies de insectos plagas protegerán a los enemigos naturales, lo cual se convertiría en un servicio ecosistémico permanente.

Pablo Benavides Machado
Carmenza Góngora Botero
Noviembre de 2020





El control natural de insectos en el ecosistema cafetero colombiano

Introducción

Pablo Benavides Machado*

*Investigador Científico III, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0003-2227-4232>

Como citar:

Benavides Machado, P. (2020). El control natural en el ecosistema cafetero colombiano. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 10-17). Cenicafé.
https://doi.org/10.38141/10791/0001_1

Históricamente, la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, a través del Centro Nacional de Investigaciones de Café - Cenicafé, ha concentrado sus esfuerzos en profundizar sobre el conocimiento de los artrópodos nativos plagas potenciales del café y la identificación de sus enemigos naturales de control, con el objetivo de evitar las intervenciones químicas para mantener los insectos plaga por debajo del nivel de daño económico, como estrategia única de manejo, de tal manera que se permita la acción del control natural por factores bióticos y abióticos. La mayoría de las plagas potenciales del café en Colombia se encuentran bajo control natural (Constantino et al., 2013), por lo tanto, se puede considerar la caficultura colombiana, no solo como uno de los cultivos agrícolas más extensos del país, sino como aquel que requiere menos pesticidas en su proceso productivo.

Paul DeBach (1964) define el control natural como la acción de factores bióticos y abióticos ambientales que mantienen una población de una plaga dentro de ciertos límites a través del tiempo, mientras que la densidad del insecto variaría con el cambio, eliminación o agregación de los componentes reguladores. Todos los organismos están bajo cierto grado de control natural, el cual fomenta al máximo la acción de los enemigos naturales que normalmente afectan una plaga (Bustillo, 2008).

Los factores bióticos y abióticos que regulan las poblaciones de los artrópodos plagas potenciales del café varían en el ecosistema cafetero colombiano; también son conocidos como factores dependientes o independientes de la densidad (Constantino, 2008) y es un modelo complejo que relaciona el sistema productivo, la altitud, la agronomía, la posición geográfica y su efecto en la biodiversidad.

La localización geográfica de la caficultura de Colombia y el manejo agronómico influyen en la diversidad de biocontroladores naturales de las plagas del café. Los reportes históricos de insectos que se alimentan de café enumeran alrededor de 136 especies para Colombia (Constantino et al., 2013); sin embargo, los

mayores problemas de plagas que afectan la producción y calidad del café son: la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae); el minador de las hojas del café *Leucoptera coffeellum* (Guérin-Méneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae); la araña roja *Oligonychus yothersi* (McGregor) (Acari: Tetranychidae); la chinche de la chamusquina del café *Monalonion velezangeli* Carvalho & Costa (Hemiptera: Miridae); las cochinillas de las raíces del café de las especies *Puto barberi* (Cockerell) (Hemiptera: Putoidae), *Dysmicoccus texensis* (Tinsley), *Neochavesia caldasiae* Balachowsky, y *Pseudococcus jackbeardsleyi* Gimpel & Miller (Hemiptera: Pseudococcidae) (Benavides et al., 2013). Excepto por la broca, que fue introducida a las Américas y el Caribe desde África, los artrópodos que pueden afectar el café en Colombia son nativos, por esto, las probabilidades de encontrar agentes de control natural para estas especies son altas.

El sistema productivo y la altitud impactan las variables del clima que regulan las poblaciones de las plagas, las cuales limitan la producción y calidad del café. Con respecto al sistema productivo de café, los estudios realizados en Cenicafé (Cenicafé, 2012) demuestran que las poblaciones de la broca *H. hampei* alcanzan a duplicarse en cafetales a la sombra cuando se compara con aquellas alcanzadas en cultivos a plena exposición solar, durante los años El Niño, donde la temperatura aumenta por encima de un grado centígrado con respecto a los años Neutro (Constantino, 2010). De manera contraria, cuando se presenta un evento La Niña, las poblaciones de la plaga en los cafetales al sol son mayores que en aquellos con sombrío, siendo mínimas las cantidades de broca en este último. A pesar de lo anterior, las poblaciones del insecto en el campo son significativamente mayores cuando la temperatura aumenta. En cafetales al sol, los límites superiores e inferiores de la infestación en el campo presentan un rango menor que aquellos observados en los cafetales a la sombra. En conclusión, en cafetales a la sombra, a extremos climáticos, extremos poblacionales de la broca del café. En la práctica, controlar este insecto en sistemas agroforestales durante un evento El Niño es un reto considerable que

requiere especial diligencia en la aplicación de las estrategias de control.

La altitud afecta la temperatura, existiendo una relación inversa entre ellas. Las investigaciones conducidas en Cenicafé demuestran el efecto que tiene esta variable de clima con el desarrollo de las plagas y la aparición de daños en la caficultura colombiana. Los cafetales localizados en altitudes bajas, donde la temperatura media anual supera los 21°C, son más vulnerables al ataque de la broca, dado que se acorta el ciclo de vida del insecto, se asegura la reproducción y la fecundidad, y se aumenta la tasa de desarrollo (Giraldo et al., 2018), como consecuencia, los niveles de infestación son mayores en estas localidades (Cenicafé, 2011). Esta situación se agrava por la presencia de los eventos climáticos relacionados con El Niño, por lo que se ha calculado que, en condiciones Neutras, alrededor de 70.000 hectáreas de café son vulnerables a los efectos de la broca, mientras que con la llegada de El Niño, el área afectada supera las 400.000 hectáreas (Ramírez et al., 2014). Situaciones similares se presentan con las plagas potenciales del café tales como la araña roja *O. yothersi* y el minador de las hojas del café *L. coffeella*; sin embargo, estos artrópodos tienen buen control natural influenciado por factores bióticos.

A pesar de que la broca del café es un insecto introducido a Colombia en el año 1988 (Bustillo et al., 1998), las investigaciones recientes han permitido identificar enemigos naturales nativos (Constantino et al., 2013; Gaitán et al., 2002; Vera et al., 2008). A partir de estos hallazgos se han seleccionado hongos entomopatógenos como *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* y se cuenta con un cepario de hongos biocontroladores de las plagas del café en Colombia (Cenicafé, 2018), depredadores tales como *Cathartus quadricollis* (Guérin-Méneville) y *Ahasverus advena* (Waltl) (Coleoptera: Silvanidae) (Laiton et al., 2018) y *Solenopsis picea* (Hymenoptera: Formicidae) (Cenicafé, 2017). Estos organismos son candidatos para ser usados en estrategias de control biológico por aumentación o por conservación. Los



resultados demuestran que existe una gran biodiversidad de enemigos naturales en Colombia, que oferta controladores bióticos y contribuyen a la economía agrícola mediante procesos de adaptación ecológica.

El caso del uso de *Beauveria* para el control de la broca ha sido interesante, debido a que se identificaron las cepas patogénicas y más virulentas, se produjeron artesanalmente, se dieron a las casas comerciales y se usan en aspersiones inundativas, como parte de la estrategia de manejo integrado de la broca en Colombia (Góngora et al., 2009).

Con el fin de avanzar en el conocimiento sobre el minador de las hojas del café en Colombia, se realizó un estudio para diagnosticar la situación de la plaga y sus enemigos naturales en Antioquia, región de mayor producción histórica en Colombia. Para esto se realizaron cuatro muestreos aleatorios en más de 1.200 fincas (David-Rueda et al., 2016), las cuales representaron la caficultura del departamento. Se evidenció en esta investigación que el minador está bajo control natural, con porcentajes de la plaga inferiores a 3% y parasitismos naturales que oscilaron entre 58% y 89%. Se identificaron siete especies de parasitoides de la familia Eulophidae, siendo *Closterocerus coffeellum* Ihering (Hymenoptera: Eulophidae) la responsable de más del 80% del parasitismo natural. Estos resultados soportan la necesidad de evitar los insecticidas químicos para el control de esta plaga en Colombia, dado que se agravarían los problemas y comenzaría una dependencia innecesaria al uso de pesticidas químicos. Se recomienda así, realizar limpieza de los platos de los árboles de café jóvenes, de menos de dos años, al momento del inicio de los períodos secos, el establecimiento de un manejo integrado de arvenses en las calles del cafetal y la eliminación de los insecticidas de síntesis química (Benavides et al., 2013). Con esta recomendación se asegura la presencia suficiente de flores en el cafetal que atraen y alimentan los eulófidos controladores naturales, se garantiza la sobrevivencia de los mismos y se mantienen los niveles de parasitismo de las larvas de minador (Figura 1).

La chinche de la chamusquina del café, una plaga inducida en café que ataca principalmente cultivos de cacao, guayaba y aguacate, posee un número importante de enemigos naturales, entre los cuales se describen varias especies de chinches asesinas de la familia Reduviidae (Giraldo et al., 2011), un género de entomopatógeno de reciente descripción, *Clonostachys* sp. (Ramírez et al., 2008) y una cepa específica de *B. bassiana* (Cenicafé, 2017). Los resultados actuales del éxito de estos organismos en el control de *Monalonion* en el campo sugieren su uso en estrategias de control biológico por aumentación y por conservación. Un valor agregado de la generación de este conocimiento radica en el hecho de que los caficultores del departamento de Huila presionan para que se use el control biológico y natural. En el futuro cercano se estarían suministrando organismos para la recuperación de los enemigos naturales nativos como una forma de recuperación ecológica de ambientes modificados.

Tanto la arañita roja como la gran mayoría de las plagas del café son presa de varios depredadores identificados en los cafetales colombianos (Gil et al., 2014; Giraldo et al., 2011). El reto que persiste con el uso de los depredadores es que, por ser generalistas y no depender exclusivamente de los artrópodos plagas para asegurar su sobrevivencia, podrían desplazar otras especies de insectos no blanco o causar desequilibrios ecológicos en los sistemas de producción cafetero. Su introducción en estrategias de aumentación está en discusión, pero su utilidad en la restauración de ambientes modificados es una mejor alternativa al uso de pesticidas químicos.

El hallazgo de parasitoides de las cochinillas de las raíces del café (Cenicafé, 2014), y la relación que existe entre la plaga con hormigas y hongos simbiotes (Villegas & Benavides, 2011) evidencian la existencia de interacciones entre: 1. la planta de café, 2. el suelo donde crecen las raíces, 3. la cochinilla de las raíces, 4. las hormigas que transportan y acompañan a las cochinillas, 5. los hongos endosimbiotes que protegen a las especies de los géneros *Dysmicoccus* y *Pseudococcus*, 6. las avispas parasitoides de la familia Encyrtidae, y 7. el

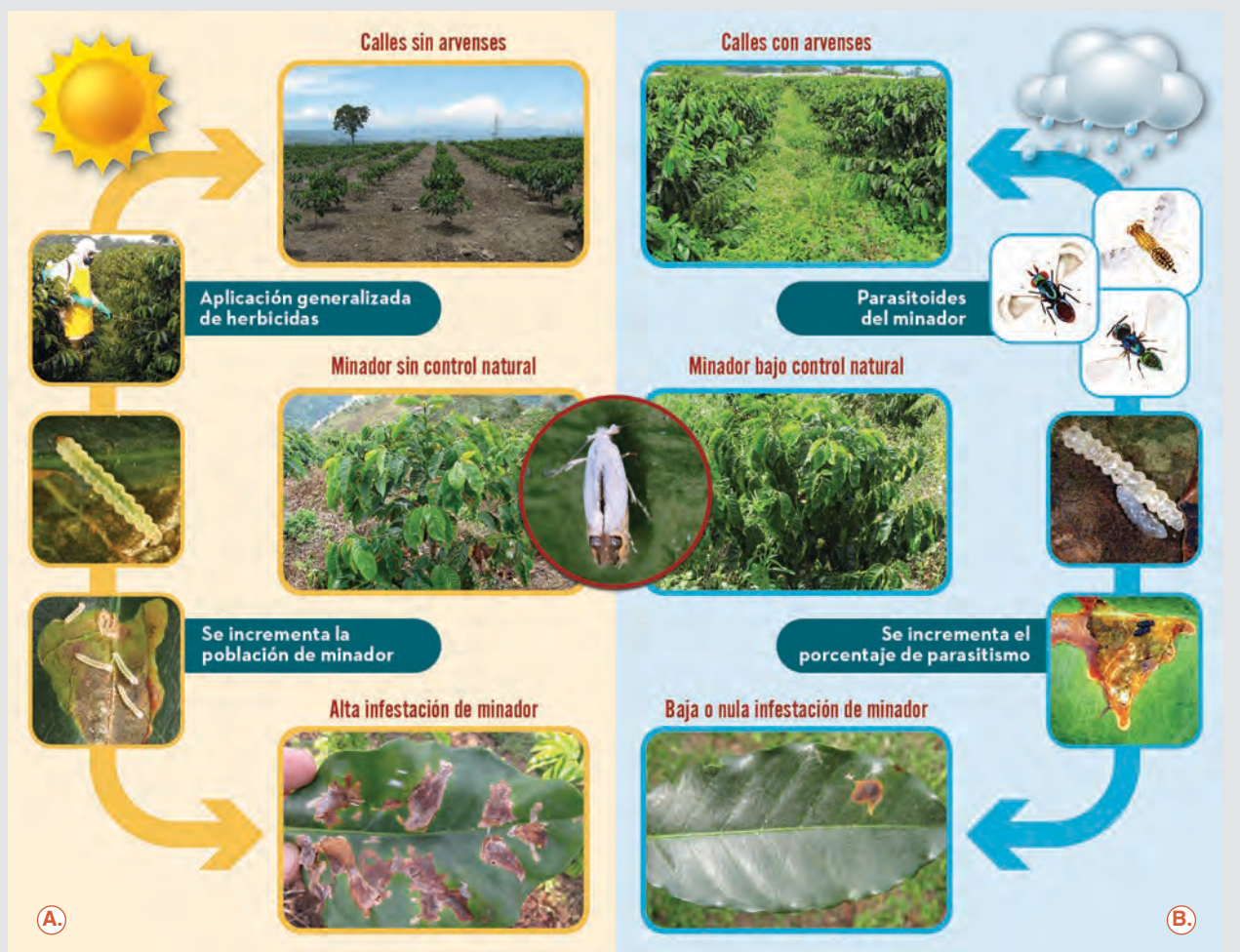


Figura 1. Esquema de factores que **A.** favorece la presencia y ataque del minador de las hojas del café y **B.** benefician la presencia y acción de los enemigos del minador y permiten el control natural.

clima (Figura 2). Dadas las características de la plaga de atacar raíces y encontrarse en el suelo, se tiene la hipótesis de que los enemigos naturales deben perseguir señales químicas provenientes de alguno de los organismos que conforman este sistema. Esta relación muestra un esquema que explica la complejidad de las relaciones ecológicas que acompañan los ecosistemas cafeteros. El estudio de cada organismo, de manera individual, difícilmente conllevaría a hallar las soluciones que requiere la caficultura para enfrentar esta plaga.

En la última década, la Disciplina de Entomología de Cenicafe ha participado en la descripción

de tres insectos plagas, nuevas especies para la ciencia, se aumentó la lista de especies asociadas a la rizosfera del café a 23 y se emitieron recomendaciones para 25 especies de insectos. De no ser por el control natural, estas especies de insectos pudieron haberse convertido en plagas de importancia económica. En la mayoría de los casos donde estos insectos realizaron daños en café se habían aplicado insecticidas piretroides de manera generalizada, eliminando la fauna benéfica de las plagas secundarias; se había eliminado la cobertura del suelo, alejando de la plantación a los enemigos naturales de las plagas potenciales; o se habían eliminado bosques o matorrales cercanos, que

obligaron a los insectos a emigrar hacia áreas y cultivos aledaños. El manejo de estos problemas esporádicos requiere de recomendaciones que protejan la fauna benéfica y restauren el equilibrio en el ecosistema. No se recomienda usar insecticidas de amplio espectro para atender ninguno de estos problemas inducidos y transitorios.

Los registros recientes de enemigos naturales que controlan insectos plagas potenciales en café y cultivos asociados son la muestra de que la biodiversidad en los ecosistemas cafeteros provee un servicio ecosistémico importante. La identificación de especies de parasitoides de *Anastrepha fraterculus*, insecto abundante en las cerezas de café que no causan daños económicos al cultivo (Cenicafé, 2011; Giraldo et al., 2015), son un ejemplo de que la caficultura provee de enemigos naturales a esta especie, plaga limitante de los cultivos de frutas de la región cafetera colombiana. El valor económico de este aporte es difícil de medir. Los listados recientes de enemigos naturales en la caficultura colombiana superan las 40 especies (Constantino et al., 2013). El reto actual es aumentar el conocimiento sobre estos insectos enemigos naturales para poder valorarlos y usarlos en estrategias novedosas de control, eficaces y más limpias.

Son ejemplos de control natural, la acción que ejercen las hormigas *Crematogaster* spp., *Leptothorax* spp., *Pheidole* spp., *Pseudomyrmex* spp. y *Solenopsis*, como depredadores de larvas del pasador de las ramas del café, *Xylosandrus morigerus*. El control del gusano trozador y descortezador del tallo de café *Spodoptera frugiperda* por las avispas parasitoides de huevos *Telenomus remus* y *Trichogramma atopovirilia*, y los parasitoides de larvas *Chelonus insularis*, *Archytas* sp., *Voria* sp. y *Winthemia* sp. Las avispas del género *Conura* sp. parasitando las larvas de gusano gelatina *Paracranga argentea*. El parasitismo de la polilla de los racimos de café *Pococera hermasalis* por parasitoides de la familia Braconidae y depredadores Pentatomidae. El control natural de la cochinilla harinosa de las ramas del cafeto *Planococcus citri* por los coccinélidos *Cryptolaemus montrouzieri*, *Harmonia axyridis*, *Tenuisvalae*



Figura 2. Interacción de factores involucrados en los ataques de las cochinillas de las raíces del café y su posible relación con la ecología química.

notata y *Diomus* sp.; así como parasitoides de la familia Encyrtidae (Constantino et al., 2013).

Por lo anterior, se requiere mantener esfuerzos de investigación en la biología básica de los insectos herbívoros del café y la búsqueda de los enemigos naturales que los controlan. Las alternativas químicas deben continuar siendo las últimas a considerar en un programa de manejo integrado, recayendo la responsabilidad actual en propender por la producción estable y creciente de bienes agrícolas, procurando la sostenibilidad del medio ambiente, evitando los efectos nocivos en la flora y fauna, asegurando el bienestar de los agricultores y cuidando de la salud humana.

Literatura citada

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

Bustillo-Parley, A. E. (2008). Cómo implementar un programa de manejo integrado de plagas. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 94-109). Cenicafé.

Bustillo-Parley, A. E., Cardenas, R., Villalba, D. A., Benavides Machado, P., Orozco, J., & Posada, F. J. (1998). *Manejo integrado de la broca del café: Hypothenemus hampei (Ferrari) en Colombia*. Cenicafé. <http://hdl.handle.net/10778/848>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2011). Informe anual Cenicafé 2011. https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe_anual_completo.pdf

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2012). Informe anual Cenicafé 2012. https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe_2012.pdf

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2014). Informe anual Cenicafé 2014. <https://www.cenicafe.org/es/publications/informeAnualCenicafe2014.pdf>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2017). Informe anual Cenicafé 2017. <https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe2017.pdf>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2018). Informe anual Cenicafé 2018. <https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe2018.pdf>

Constantino, L. M. (2008). El control natural de los insectos. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 110-113). Cenicafé.

Constantino, L. M. (2010). La broca del café... un insecto que se desarrolla de acuerdo con la temperatura y la altitud. *Brocarta*, 39, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc039.pdf>

Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., Martínez, H., Giraldo-Jaramillo, M., & Villegas G., C. (2013). Otros habitantes naturales del cafetal. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 261-306). Cenicafé.

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

DeBach, P. (1964). *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Reinhold Publishing Corporation.



Gaitán, A., Valderrama, A. M., Saldarriaga, G., Vélez, P., & Bustillo-Parley, A. E. (2002). Genetic variability of *Beauveria bassiana* associated with the Coffee Berry Borer *Hypothenemus hampei* and other insects. *Mycological Research*, 106(11), 1307-1314. <https://doi.org/10.1017/S0953756202006676>

Gil-Palacio, Z., Constantino, L. M., Martínez, H., & Benavides Machado, P. (2013). Aprenda a manejar la arañita roja del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 436, 1–8. <http://hdl.handle.net/10778/473>

Giraldo-Jaramillo, M., Benavides Machado, P., Rendón, J. R., Montoya, D. F., Farfán-Valencia, F., & Trejos Pinzón, J. F. (2015). Las moscas de las frutas de la zona central cafetera de Colombia y su clave ilustrada. *Revista Cenicafé*, 66(2), 58-72. <http://hdl.handle.net/10778/655>

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

Giraldo Jaramillo, M., García, A., & Parra, J. R. (2018). Biology, thermal requirements, and estimation of the number of generations of *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Curculionidae) in the State of São Paulo, Brazil. *Journal of Economic Entomology*, 111(5), 2192-2200. <https://doi.org/10.1093/jeetoy162>

Góngora, C. E., Marín-Marín, P., & Benavides Machado, P. (2009). Claves para el éxito del hongo *Beauveria bassiana* como controlador biológico de la broca del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 384, 1–8. <http://hdl.handle.net/10778/346>

Laiton, L. A., Constantino, L. M., & Benavides Machado, P. (2018). Capacidad depredadora de *Cathartus quadricollis* y *Ahasverus advena* (Coleoptera: Silvanidae) sobre *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae) en laboratorio. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(2), 200-205. <https://doi.org/10.25100/socolen.v44i2.7319>

Como citar:

Benavides Machado, P. (2020). El control natural en el ecosistema cafetero colombiano. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 10–17). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_1





Control natural factores abióticos

Marisol Giraldo Jaramillo*

*Investigador Científico I, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0003-0473-9403>

Como citar:

Giraldo-Jaramillo, M. (2020). Control natural factores abióticos. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 18-35). Genicafé.
https://doi.org/10.38141/10791/0001_2



El control biológico natural según Huffaker & Messenger (1964) y Douth & De Bach (1964), se refiere al mantenimiento de la densidad poblacional de un organismo dentro de ciertos límites por un período de tiempo, debido a la acción de factores bióticos y abióticos, llamado coloquialmente “el balance de la naturaleza”.

Los cambios climáticos siempre se han presentado en la evolución del planeta; se tiene evidencia que, durante los 20 mil años posteriores a la última glaciación, la temperatura de la Tierra se elevó alrededor de 8°C, presentándose alteraciones en la vegetación y en la composición faunística de los ecosistemas alrededor del mundo, lo cual se constató por el examen de registros polínicos (Begon et al., 2007).

En los ecosistemas, las interacciones tri-tróficas: plantas - insecto herbívoro - enemigo natural (depredadores, parasitoides y patógenos), resultan de un largo proceso de co-evolución específico para un determinado ambiente en condiciones relativamente estables de clima (Hance et al., 2007). Estas interacciones tri-tróficas son afectadas por los cambios climáticos de diferentes maneras, por ejemplo, las alteraciones en la temperatura influyen en la biología de cada especie que compone la interacción, provocando una desestabilización en sus dinámicas poblacionales, que puede conducir a la extinción de una parte del sistema (Van der Putten et al., 2004). Un parasitismo exitoso depende de la capacidad de un adulto parasitoide de localizar a su hospedante y de la habilidad de su descendencia para evadir o superar su respuesta inmune. Alteraciones ambientales pueden modificar esta relación entre el parasitoide y su hospedante (Hance et al., 2007).

Como ejemplo de la influencia del medio ambiente, las condiciones necesarias para la obtención de un sistema estable en el control natural hospedante-parasitoide, requiere que la duración del desarrollo del parasitoide sea de 0,5 a 1,5 veces la de su hospedante y que el tiempo del estado inmaduro de ambos (hospedante y sus parasitoides) sea

más largo que la del adulto (Godfray, 1994); una alteración en estas relaciones debida a cambios en el medio ambiente afectará la dinámica (Hance et al., 2007). Además, debe tenerse en cuenta el efecto de estas variaciones abióticas sobre las plantas, ya que pueden modificar la sincronía con los insectos (Tylianakis et al., 2008).

El clima cafetero

Los cultivos comerciales de café en el mundo están localizados entre los 20° de latitud Norte y 26° de latitud Sur. La temperatura óptima para el café arábica *Coffea arabica* está entre 18 y 22°C, las temperaturas medias inferiores a 12°C y superiores a 24°C son inadecuadas para su crecimiento y productividad y sus requerimientos hídricos oscilan entre 755 mm a 1.520 mm por año (Jaramillo & Ramírez, 2013).

La región cafetera colombiana está localizada entre 1 y 11° de latitud Norte y con zonas de altitud entre los 1.000 y 2.000 metros sobre el nivel del mar, las cuales presentan características de relieve que generan interacciones entre la topografía y los elementos meteorológicos y, por ende, presentan diferenciaciones locales de clima. En términos generales, la caficultura colombiana se ubica en un rango de temperatura de 17 a 23°C (Chaves & Jaramillo, 1998). El gradiente latitudinal no afecta significativamente la temperatura, debido a que por cada 1.000 km de arco latitudinal hay un 1°C de diferencia, caso diferente a lo presentado con la altitud, donde por cada 100 metros de elevación la temperatura disminuye 0,61°C (Jaramillo, 2018). Este último factor es el responsable que en Colombia se presente diversidad climática, siendo importante resaltar que los tipos de cordones montañosos en función de la orientación y la altitud, generan patrones climáticos diferentes por regiones (Jaramillo & Ramírez, 2013).

Colombia esta influenciada por los eventos de calentamiento y enfriamiento del océano Pacífico ecuatorial conocidos como El Niño y La Niña. En la región Andina colombiana,

El Niño genera disminución de la lluvia en promedio de 20%, aumento en las horas de brillo solar e incremento en la temperatura del aire (IDEAM, 2005; Poveda et al., 2000). Por el contrario, el evento La Niña, presenta excesos de lluvia con incrementos entre 20% a 40% con relación a la media histórica (IDEAM, 2005), descenso en el brillo solar entre 4,2% a 16,3% y reducción en la temperatura. Por ejemplo, en cafetales localizados en una altitud de 1.200 m la temperatura media sería de 22,63°C para un evento El Niño y de 21,42°C en La Niña (Jaramillo & Ramírez, 2013). En cuanto al tercer evento, la fase Neutra, la temperatura se encuentra dentro de la media histórica registrada.

En el presente capítulo se abordarán los posibles efectos de los factores climáticos sobre el desarrollo y aptitud biológica de los artrópodos, con énfasis en organismos presentes en los cafetales.

Los factores abióticos y los insectos

Los insectos son influenciados por la variación de los factores climáticos debido a que sus funciones básicas de desarrollo, locomoción, comportamiento y alimentación, están ligadas a estos, especialmente a la temperatura, la cual ocasiona impactos en su aptitud biológica (Inward et al., 2012; Romo & Tylianakis, 2013).

Los análisis de los efectos climáticos en las poblaciones de insectos plagas y sus enemigos naturales son fundamentales para los programas de gestión del riesgo en el sector productivo cafetero, ya que suministran información que permite tanto el fortalecimiento de las plataformas de información al productor y al Servicio de Extensión, como la generación de alertas tempranas que orientan sobre toma de decisión del cultivo, incluido el control de plagas. La previsión de la distribución potencial de las plagas representa un instrumento importante para determinar los efectos de la variación climática en los agro-ecosistemas.

Potencialmente, los cambios climáticos pueden afectar varios aspectos de la biología



y ecología de los artrópodos; por consiguiente, estas posibles respuestas incluyen variaciones en los patrones fenológicos, alteraciones en la selección del hábitat y expansión geográfica del área de ocurrencia de los insectos (Hughes, 2000; Menéndez, 2007). Es importante resaltar que el desarrollo de una plaga con relación a un factor no es suficiente para obtener la previsión de su ocurrencia, dado que se excluyen otras interacciones como son los enemigos naturales, los simbioses de insectos, la planta y el suelo.

Temperatura

En general, las condiciones térmicas en las regiones cafeteras de Colombia son poco variables, por estar localizadas en la zona tropical. Las diferencias más importantes están dadas en función de la altitud (Jaramillo, 2018). En condiciones climáticas como El Niño y La Niña, se pueden generar diferencias térmicas de hasta 1,21°C con relación a las medias históricas, lo que afecta la dinámica de las plagas y sus enemigos naturales en el cultivo del café.

Las temperaturas medias del aire aptas para el cultivo de café *C. arabica*, se encuentran entre 18 y 22°C, mientras que, para el café robusta, *C. canephora*, se encuentran entre 22° y 26°C. Cuando las temperaturas son superiores a 23°C y ocurre un período seco en la época de floración de *C. arabica*, esto ocasiona aborto floral y formación de flores “estrella”, lo cual conlleva una disminución de la producción. Las temperaturas medias inferiores a 18°C, en cambio promueven el crecimiento vegetativo (exuberancia de la planta), inhibición de la diferenciación floral y, como consecuencia, baja productividad (Jaramillo, 2018).

Así como el cultivo del café es influenciado por la temperatura, los insectos son organismos de tipo ectotérmicos, es decir, regulan su temperatura interna a partir de la temperatura ambiental. Por ello, la fisiología y aptitud biológica de los insectos está influenciada por el microclima que experimentan durante su desarrollo, siendo sensibles a los cambios térmicos. De acuerdo con Angilletta Jr. (2009), los insectos pueden exhibir plasticidad en

las respuestas fisiológicas a los cambios de temperatura, lo que se traduce en alteraciones en las tasas vitales como reproducción, locomoción y alimentación, determinando así la dinámica de la población.

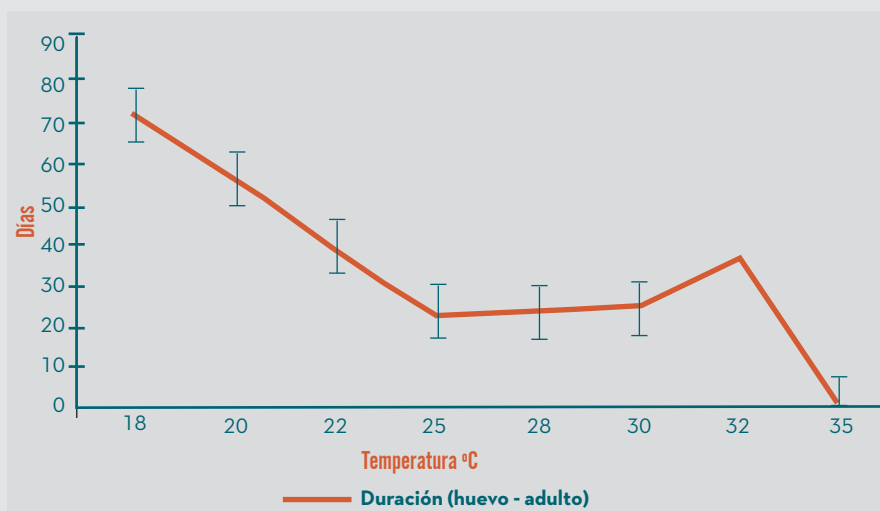
La principal plaga del café a nivel mundial es la broca *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae), debido a los daños que ocasiona representados en pérdida de producción, calidad y peso en la almendra de café (Benavides et al., 2013). Diversos trabajos han sido desarrollados para determinar el ciclo de vida de *H. hampei* en diversas condiciones térmicas, concluyendo que el desarrollo de los estados inmaduros y la sobrevivencia de los adultos dependen principalmente de la temperatura y la disponibilidad de alimento (Figura 3). Los resultados revelan que este insecto puede acortar la duración de su ciclo por cada grado de incremento, pero a partir de una temperatura de 30°C, se ha observado una disminución en las tasas de sobrevivencia, fecundidad y un incremento en la duración del ciclo (Giraldo-Jaramillo et al., 2018).

Los incrementos térmicos observados durante un fenómeno de El Niño explican el aumento de las infestaciones de la plaga en el campo como resultado de una mayor velocidad de desarrollo y mayor número de generaciones de broca cuando se compara con una época Neutra o un evento La Niña. Es de esperar que los enemigos naturales de esta plaga también incrementen sus poblaciones con el aumento de la temperatura. Esta situación fue observada en Colombia, ya que en función de la temperatura en los diferentes eventos climáticos, los porcentajes de infestación de broca pueden incrementarse hasta un 60% durante un año El Niño, entre rangos altitudinales de 1.280 y 1.700 m (Figura 4) (Constantino, 2010).

Para hacer frente a la problemática de la broca del café en Colombia, entre los años 1989-1990, se introdujeron de África dos especies de avispas ectoparasitoides: *Cephalonomia stephanoderis* Betrem conocida como avispa de Costa de Marfil y *Prorops nasuta* Waterson,

Figura 3.

Duración media del ciclo de *Hypothenemus hampei* (Huevo-adulto) (\pm DE) en ocho temperaturas constantes en dieta artificial. HR 65% \pm 10% RH y 24 horas de escotofase. Fuente: Giraldo-Jaramillo et al. (2018).



avispa de Uganda (Hymenoptera: Bethyridae) (Bustillo et al., 1998); posteriormente, en el año 1995, se incluyó la especie endoparásitoide *Phymasticus coffea* La Salle (Hymenoptera: Eulophidae), avispa de Togo (Baker, 1999), para hacer parte del programa de manejo integrado de broca del café (MIB).

Entre los años de 1991 a 2000, fueron realizadas liberaciones de 1.845 millones *C. stephanoderis* y 516 millones de *P. nasuta*, en 17 departamentos cafeteros (ICA, 1999; Cenicafé, 2004); después de 16 años, Maldonado & Benavides (2008) determinaron el establecimiento de estos parasitoides, encontrando que *P. nasuta* fue registrada en el 65% de las fincas muestreadas, en un rango altitudinal de 1.150 a 1.840 m, mostrando que esta avispa presentó una capacidad de adaptación a las condiciones del ecosistema cafetero colombiano, y que en la actualidad está ejerciendo control natural en las poblaciones de broca del café. La especie *P. coffea* fue liberada con buenos resultados de parasitismo, pero después de ocho años de su liberación no fueron encontrados individuos en el campo (Cenicafé, 2006).

Diferentes autores han encontrado que la temperatura influye en el desarrollo de estos parasitoides (Benassi, 2007; Infante, Barrera et al., 1992). En el caso de *P. nasuta* las mayores

tasas de sobrevivencia se presentan entre 17 y 23°C, mientras que para *C. stephanoderis* estas se dan entre 25 y 29°C. Debido a que la caficultura colombiana se encuentra distribuida entre 17-23°C (Chaves y Jaramillo, 1998), la información del componente térmico puede explicar el motivo por el cual la especie *P. nasuta* mostró mayor adaptación a las condiciones colombianas, a pesar de que fue liberado solo un tercio del total de individuos con relación a *C. stephanoderis*.

Otra plaga de importancia en la caficultura es *Leucoptera coffeella* (Guérin-Mèneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae), el minador de las hojas del café, en este insecto el desarrollo desde huevo hasta adulto está influenciado por la variedad de café, las condiciones de temperatura, humedad relativa y precipitación (Gallo et al., 2002; Giraldo, 2016; Parra, 1985; Pereira et al., 2007).

Giraldo-Jaramillo (2016) encontró que la temperatura afecta la fecundidad de *L. coffeella* y que el insecto tiene su mejor aptitud biológica en la franja térmica de 25 a 28°C, por presentar allí menor duración del ciclo biológico, mayor sobrevivencia y número medio de huevos por hembra. En lugares donde se presentan temperaturas inferiores a 20°C y superiores a 30°C, los insectos se ven afectados de manera negativa.

Las temperaturas más elevadas también pueden permitir un aumento en el número de generaciones por año en especies multivoltinas (como broca y minador del café). Ziter et al. (2012) encontraron que 13 plagas de importancia en Estados Unidos presentaron incrementos en el número de generaciones al año, al verse expuestas a temperaturas más elevadas.

Así como las variaciones en la temperatura afectan los insectos plaga, estas también pueden impactar la eficacia de los enemigos naturales, debido al efecto directo que tiene sobre la sobrevivencia, desarrollo, reproducción y dispersión. Temperaturas extremas pueden reducir la sobrevivencia y la fecundidad de los insectos, lo cual puede impactar de forma negativa a los enemigos naturales (Hance et al., 2007). El éxito de los enemigos naturales con las variaciones de temperatura dependerá de la resistencia relativa a las temperaturas extremas (Thomson et al., 2010) y de las adaptaciones biológicas que generen para sobrevivir. Ejemplos de ello se han presentado en la familia de insectos parasitoides Braconidae, en la que la especie *Trioxys utilis* (Hymenoptera: Braconidae) muestra una adaptación en sus capullos, tornándose blancos durante condiciones de tiempo cálido y castaño oscuro durante condiciones frías (Hance et al., 2007), permitiendo que estos parasitoides aumenten sus posibilidades de sobrevivencia.

Humedad relativa

El agua atmosférica se presenta en sus tres estados naturales: sólido, líquido y gaseoso. Este último estado es llamado humedad y puede expresarse en diferentes formas. Una de las más empleadas es la humedad relativa, teniendo un papel significativo en la producción de café a través de los efectos en el potencial hídrico y la evapotranspiración (Jaramillo, 2018). Este factor a su vez, juega un papel importante en la aptitud biológica de los insectos, debido a que condiciones de baja o alta humedad relativa pueden ser perjudiciales para la reproducción y el desarrollo de algunas especies (Bale et al., 2002; Hughes, 2000;

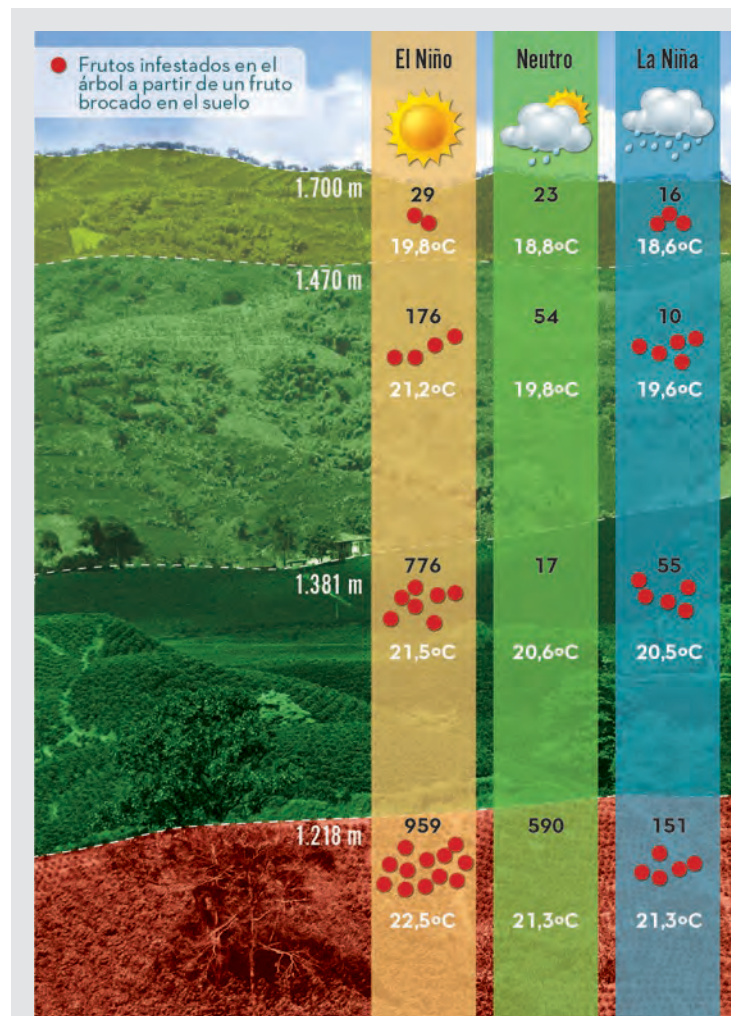


Figura 4.

Dinámica de la broca del café *Hypothenemus hampei* en función de eventos climáticos El Niño y La Niña en cuatro altitudes para Colombia. Fuente: Constantino (2010).

Parra, 1985). Las humedades relativas bajas pueden generar muerte por pérdida de agua en los insectos, mientras que, en ambientes con humedades elevadas, proliferan los agentes contaminantes tipo microorganismos.

Además, Baker et al. (1994) encontraron que la humedad relativa del aire juega un papel importante en la sobrevivencia de los adultos y estados inmaduros de la broca del café, debido a que con humedades inferiores al 50% se aumenta la mortalidad y disminuye la emergencia de las hembras, mientras que

con humedades altas estas abandonan los frutos. Giraldo-Jaramillo (2018) encontró que la duración de los estados inmaduros de la broca no era afectada por la humedad relativa, pero que humedades inferiores a 30% o superiores a 90% impactaban negativamente la sobrevivencia de estos.

Diversos trabajos han sido desarrollados para conocer el impacto de sistemas de producción de café al sol y a la sombra, ya que la presencia de árboles en los cultivos de café afecta variables abióticas como la temperatura y la humedad relativa. De acuerdo con Beer et al. (1998) y Jaramillo (2018), cultivos con sombra pueden disminuir la temperatura alrededor de 4 a 5°C e incrementar la humedad del microambiente. Este efecto de cultivos de café bajo sombra y el daño generado por broca del café es controversial y aún no está claro; estudios conducidos por Wrigley (1988), Larsen & Philpott (2010) y Cenicafé (2012) reportan incrementos en los niveles de infestación en cultivos con sombra comparados con cultivos a plena exposición solar, y otros como Jaramillo et al. (2013), Mariño et al. (2016) y Atallah et al. (2018) reportan mayor infestación en cultivos a plena exposición solar; mientras que Soto-Pinto et al. (2000) no encontraron diferencia entre los dos sistemas de cultivo.

Para *L. coffeella*, otra plaga de la caficultura, Parra (1985) determinó que una humedad

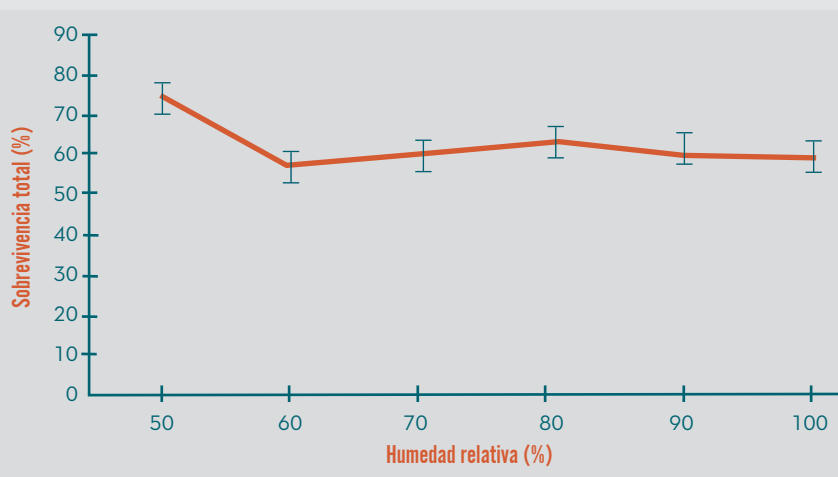
relativa del 50% es favorable para el desarrollo de la especie (Figura 5); adicionalmente, en condiciones de campo en Brasil, las mayores infestaciones ocurren en épocas secas y en las partes de las plantas que mayor exposición solar tienen.

De acuerdo con Pereira et al. (2007), en la estación lluviosa se generan las mayores mortalidades del minador, sugiriéndose que las condiciones climáticas, los enemigos naturales y la disponibilidad de alimento son los principales determinantes de la disminución poblacional de esta plaga. Dentro de las recomendaciones dadas para mitigar el ataque de *L. coffeella* está el fomento de la fauna benéfica con el mantenimiento de arvenses (Bustillo, 2008); hasta la fecha se han reportado siete especies de parasitoides atacando a este insecto (David-Rueda et al., 2016). La presencia de estas plantas acompañantes, aparte de fomentar la biodiversidad, ayuda a aumentar y mantener la humedad dentro del cultivo, razón por la cual contribuyen a conservar las poblaciones del insecto por debajo del nivel de daño económico.

Un ejemplo del impacto en las interacciones planta-herbívoro-enemigo natural cuando las condiciones de humedad del suelo varían, se da en el cultivo de la yuca *Manihot esculenta* Crantz. El parasitismo de cochinillas

Figura 5.

Sobrevivencia media total (huevo-adulto) (\pm E.E.) de *Leucoptera coffeella* en diferentes humedades relativas. Temperatura 27°C y fotoperíodo de 14 horas. Adaptado de Parra (1985).



Phenacoccus herreni (Cox y Williams) (Hemiptera: Pseudococcidae) se reduce bajo condiciones de estrés hídrico, porque las cochinillas presentan un incremento en el porcentaje de encapsulación del 30% a 50% haciendo más difícil el proceso de parasitación y las tres especies de parasitoides asociadas *Apoanagyrus diversicornis* Howard, *Aenasius vexans* Kerrich y *Acerophagus coccois* Smith (Hymenoptera: Encyrtidae) disminuyen su tamaño en los adultos de la siguiente generación haciéndolos menos eficientes (Calatayud et al., 2003).

La radiación solar

La radiación solar es uno de los principales elementos que determina el microclima de un cultivo y está compuesta por ondas electromagnéticas de diferentes longitudes. El crecimiento de las plantas está influenciado por la radiación, involucrada en procesos bioquímicos y fisiológicos como floración, germinación y fotosíntesis (Jaramillo, 2018).

Colombia recibe abundante radiación solar todo el año, al encontrarse cerca de la zona ecuatorial. En el país, la radiación solar astronómica media está entre 35,7 y 36,1 MJ m⁻² al día, para las latitudes entre 12° y 0° Norte, respectivamente (Jaramillo, 2018).

En el caso de los insectos, la radiación solar afecta diferentes aspectos biológicos como la visión, adaptaciones morfológicas para coloración y locomoción (Klowden, 2007).

Uno de los tipos de radiación estudiados por su efecto en los insectos es la radiación ultravioleta (UV), ya que esta puede modificar la orientación hacia hospedantes potenciales, la actividad de vuelo, el comportamiento de alimentación y la interacción entre sexos (Johansen et al., 2011; Raviv & Antignus, 2004). Este tipo de radiación está compuesta por varios tipos de rayos ultravioleta, entre ellos UV-A (onda larga) y UV-B (onda media).

En plagas o artrópoda biocontroladora natural en café, a la fecha no existen trabajos

que incluyan la evaluación de este factor, para otro tipo de organismos biocontroladores como el hongo *B. bassiana*, reportado controlando naturalmente a *H. hampei* (Góngora, 2008), Inglis et al. (1995), mencionan que la radiación UV-B tiene un efecto perjudicial en el hongo, ya que la viabilidad de las esporas se ve afectada por esta radiación.

Para otros insectos como los áfidos (Hemiptera: Aphididae), que se encuentran en entornos con deficiencia de UV, se reportan reducciones en su actividad de vuelo y su capacidad de dispersarse (Dáder et al., 2015; Diaz & Fereres, 2007), así como disminución de la fecundidad y la densidad de la población (Antignus et al., 1996; Legarrea et al., 2012; Paul et al., 2012). En mosca blanca *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), estudios han reportado que dependiendo del tipo de radiación UV se estimula la migración (Dáder et al., 2015).

En la actualidad, se han desarrollado trabajos para comprender los efectos de UV-B sobre el crecimiento y la química de las plantas (características nutricionales relevantes para los insectos); sin embargo, la comprensión de los efectos de la fracción UV-A y UV-B en plantas y su efecto sobre los insectos ha sido limitada. Sakai & Osakabe (2010) concluyeron que el ácaro *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) aprovecha los recursos de UV-A para evitar la radiación ambiental UV-B que es nociva para él. De igual forma, en otro ácaro de importancia agrícola, *Panonychus citri* McGregor (Acari: Tetranychidae), algunos estudios sugieren que los huevos son tolerantes a la radiación UV-B y por ello las hembras ovipositan con éxito en la parte de las hojas expuestas a UV-B (Fukaya et al., 2013).

Trabajos sobre el efecto de la radiación en enemigos naturales han sido realizados en la especie de avispa parasitoides *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) y para la mosca depredadora de áfidos, *Sphaerophoria rueppellii* (Diptera: Syrphidae). Se ha demostrado que tienen buen desempeño en ambientes modificados con filtros UV, es por



ello que las barreras ópticas que modifiquen la radiación UV son una estrategia utilizada en los programas de manejo integrado de plagas (Chyzik et al., 2003; Dáder et al., 2015; Doukas & Payne, 2007; Doukas & Payne, 2007a).

Existen publicaciones sobre interacciones de polinizadores de plantas con la radiación UV. Uno de los trabajos realizados demostró que las flores ante radiación UV-B complementaria, podían incrementar el tamaño de sus nectarios y la cantidad de néctar, haciendo que la visitas de los polinizadores fueran más largas y generando como resultado menores tasas de aborto floral (Dyer & Chittka, 2004; Stephanou et al., 2000).

Es posible que el ataque de algunos artrópodos plaga en la caficultura tengan relación con incrementos en la radiación, como es el caso de la arañita roja del café *Oligonychus yothersi* (Acari: Tetranychidae). Los incrementos poblacionales de esta plaga están relacionados con épocas de sequía, alta temperatura y radiación solar. Sin embargo, aún se desconoce el posible efecto que tiene la radiación sobre la biología y comportamiento de la plaga. Orozco et al. (1990) encontraron que altas temperaturas favorecen la fecundidad y desarrollo de este ácaro, de igual manera se desconoce el efecto de la temperatura en los controladores biológicos reportados para esta plaga. Es posible que la dinámica de los depredadores se vea impactada de forma negativa por la radiación ya que su capacidad neta de incremento poblacional no es tan elevada cuando se compararon con la de *O. yothersi*.

Los depredadores naturales que han sido reportados en los cafetales de Colombia para *O. yothersi* en su mayoría pertenecen a la familia Coccinellidae (Coleoptera) (Gil et al., 2014); autores como Agee et al. (1990) y Lin & Wu, (1992), reportan que especies depredadoras pertenecientes a esta familia presentan fotoreceptores para tres longitudes de onda: UV, verde y otra entre UV y verde. Storch (1976) reporta que la percepción visual es importante en algunas especies del género *Coccinella* en el proceso

de búsqueda de presas. Es posible que esto contribuya a que en los momentos de ataque de arañita roja se observen altas poblaciones de diferentes géneros de Coccinellidae (Gil et al., 2014).

Fotoperíodo

El desarrollo de los organismos está influenciado por los períodos de luminosidad (fotofase) y períodos de oscuridad (escotofase), este fenómeno se conoce como fotoperíodo natural. En Colombia se presentan todo el año días cortos (13,5 horas de brillo solar astronómico) con menos de 13 horas de duración (Jaramillo, 2018).

El fotoperíodo en los insectos puede generar cambios en el comportamiento, locomoción, alimentación, emergencia de adultos, cópula y oviposición (Parra et al., 1983). Algunos estudios demostraron que las tasas de crecimiento de algunos insectos en estado inmaduro, pueden ser afectados cuando son expuestos a diferentes duraciones del día (Beck, 1980).

No existen trabajos adelantados con plagas o enemigos naturales en el cultivo del café en este componente abiótico; sin embargo, Giraldo-Jaramillo & Guanilo (2006) evaluaron el efecto del fotoperíodo en la duración y viabilidad de las larvas de *Anticarsia gemmatalis* Hueb. (1818) (Lepidoptera: Noctuidae), una de las principales plagas de soya y algodón (Gallo et al., 2002), encontrando que el fotoperíodo afecta la viabilidad de este insecto; en condiciones de luz total (24 horas) y oscuridad total (24 horas), la viabilidad se ve reducida significativamente cuando es comparada con otros regímenes de fotoperíodo (Tabla 1).

En general, los límites apropiados para los insectos de la zona tropical se encuentran entre 12 -14 horas de luz (Beck, 1980). Dado que la duración de los días en Colombia es menor a 13 horas, este factor no representa una limitante para las plagas y enemigos naturales que se encuentran en el ecosistema cafetero colombiano.



Tabla 1.

Duración media y viabilidad larval de *Anticarsia gemmatalis* criada en dieta artificial, sobre diferentes fotoperíodos. Temperatura de 25±1°C y humedad relativa de 60%±10%.

Fotoperíodo (horas)		n	Duración fase larval (días)			Viabilidad larval (%)
Luz	Oscuro		Media ± I.C	Mín.	Máx.	
0	24	59	11,00±0,6 a*	15	20	47,0a
12	12	57	8,47±0,5 a	14	20	76,7b
14	10	64	12,00±0,4 a	13	17	80,0b
24	0	67	8,77±0,5 a	13	20	46,7a

Medias seguidas por la misma letra en las columnas no son significativamente diferentes (Tukey, P<0,05*). El número de repeticiones es dado por el valor de n.

El efecto del dióxido de carbono (CO₂) y el ozono (O₃) en las interacciones plantas-herbívoros-enemigos naturales

En escenarios de cambio climático, la productividad de las plantas puede verse afectada; autores como Thomson et al. (2010) mencionan que altos niveles de CO₂ generalmente pueden incrementar la productividad de las plantas, pero estas concentraciones elevadas junto con la disminución de O₃ (ozono), pueden alterar las características nutricionales y los mecanismos de defensa de las plantas, impactando los ecosistemas y los diferentes niveles tróficos, incluyendo los insectos herbívoros y sus enemigos naturales (Percy et al., 2002).

La información existente con relación a los efectos de estos cambios en las concentraciones de gases atmosféricos es controversial, ya que es un hecho que pueden modificar la aptitud biológica y la sincronía de los depredadores y los parasitoides (Thomson et al., 2010; Wang et al., 2008), y sugieren que los enemigos naturales son más abundantes y eficaces en niveles elevados de CO₂.

Un ejemplo en el impacto de las relaciones tritróficas es el reportado con los áfidos *Chaitophorus stevensis* (Hemiptera: Aphididae), los cuales cuando se encuentran en ambientes

enriquecidos con CO₂ muestran una disminución en la capacidad de respuesta a la feromona de fuga que estos insectos emiten al ser atacados, esta situación podría alterar las interacciones presa-predador en ambientes futuros de cambio climático (Mondor et al., 2004). Vuorinen et al. (2004) encontraron que ante niveles elevados de CO₂ el repollo *Brassica oleracea*, altera la producción de compuestos volátiles de defensa cuando es atacada por *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), trayendo como consecuencia que el enemigo natural de esa plaga *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) presente menos eficiencia en la búsqueda del hospedante. Gao et al. (2008) encontraron que *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) puede tornarse una plaga clave en elevadas concentraciones de CO₂ debido a la desincronización en los tiempos de desarrollo con relación a su depredador *Propylaea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae).

La zonificación ecológica de los insectos basada en la interacción con factores climáticos

La previsión de la distribución potencial de plagas y enemigos naturales representa un instrumento importante para determinar los efectos de la variación climática en agro ecosistemas, dado que las posibles respuestas de los insectos involucran cambios de los patrones fenológicos, selección del hábitat y expansión geográfica (Hughes, 2000; Menéndez, 2007).



Los modelos existentes para prever la ocurrencia de los insectos son generalmente desarrollados a partir de las exigencias térmicas que el organismo requiere para completar su desarrollo. En la mayoría de los estudios de zonificación, la temperatura es el principal factor involucrado (Hamada et al., 2005; Parra, 1985). Los sistemas de modelos son aplicados en programas de manejo de plagas para dar información sobre las épocas adecuadas de muestreo e implementación de estrategias de control, basándose en la comprensión de la dinámica de los insectos plagas y sus enemigos naturales (Davis et al., 1996; Hamada et al., 2005; Parra, 1985).

Para plagas de la caficultura, Jaramillo et al. (2009), con el uso de las exigencias térmicas, elaboraron un modelo de previsión del impacto de *H. hampei* en regiones productoras de café en África (países como Tanzania, Kenia y Etiopía) y en América del Sur (Colombia, municipio de Chinchiná, Caldas) bajo diferentes escenarios de cambio climático. Más adelante, Giraldo-Jaramillo et al. (2018) realizaron el cálculo del número potencial de generaciones en el estado de São Paulo, Brasil. Para Colombia, Ramírez et al. (2014) publicaron recomendaciones para la reducción del impacto del evento climático El Niño en caficultura colombiana, donde mostraron el efecto que el incremento térmico tiene sobre las áreas vulnerables al ataque de broca del café; para el año 2018 se elaboró un mapa de vulnerabilidad de broca del café para Colombia (Figura 6), el cual permitió en función del componente térmico presentar las áreas con vulnerabilidad muy alta (>21°C), alta (20-21°C), media (19-20°C) y baja (<18°C) y su posible número de generaciones (FNC, 2018).

Para el minador de las hojas del café *L. coffeella*, plaga de importancia en la caficultura de Brasil, se realizó la zonificación del Estado de São Paulo por Parra (1985) y Giraldo-Jaramillo (2016). Adicionalmente, Ghini et al. (2008) realizaron un análisis de riesgo para determinar el impacto de diferentes escenarios climáticos futuros para la distribución espacial del minador de las hojas del café en Brasil.

Actualmente no existen modelos que muestren las interacciones espacio-temporales entre plagas y enemigos naturales.

Consideraciones finales

El efecto del clima sobre las redes tritróficas no debe ser abordado por módulos, a la fecha se están desarrollando investigaciones que permitan una mejor integración de los efectos de cada uno de estos componentes.

Para poder explicar los cambios ecológicos dados como respuesta a las variaciones climáticas, es necesario monitorear en plazos largos los insectos plaga y sus enemigos naturales, elaborar modelos geográficos más detallados donde se estudien dichos cambios climáticos a nivel local e incorporar más componentes al sistema que permitan ayudar en el análisis (Stireman et al., 2005).

Comprender los efectos de la variabilidad climática sobre el control de las plagas se tornará en un futuro un escenario complejo, en especial cuando los cultivos comiencen a establecerse en áreas nuevas, y esto conlleve al desplazamiento de las plagas y las enfermedades, trayendo lo que se denomina un efecto de fuga temporal de los enemigos naturales, mientras estos últimos se adaptan nuevamente al entorno. Infortunadamente, no se cuenta con suficiente información que permita comprender los diferentes componentes de las redes tritróficas (planta-herbívoro-enemigo natural) y los factores abióticos.

Los niveles tróficos superiores o enemigos naturales especialistas son muchas veces afectados en una gran proporción por los cambios, tales como alteraciones climáticas, ocurrencia de especies invasoras o modificaciones del hábitat (Voigt et al., 2007). Sin embargo, los efectos de estos cambios sobre depredadores y parasitoides son variables, ya que de acuerdo con Rand & Tscharrntke (2007) los organismos de tipo especialistas pueden ser los más impactados de forma negativa por generación de asincronías fenológicas, lo que podría favorecer a los herbívoros.



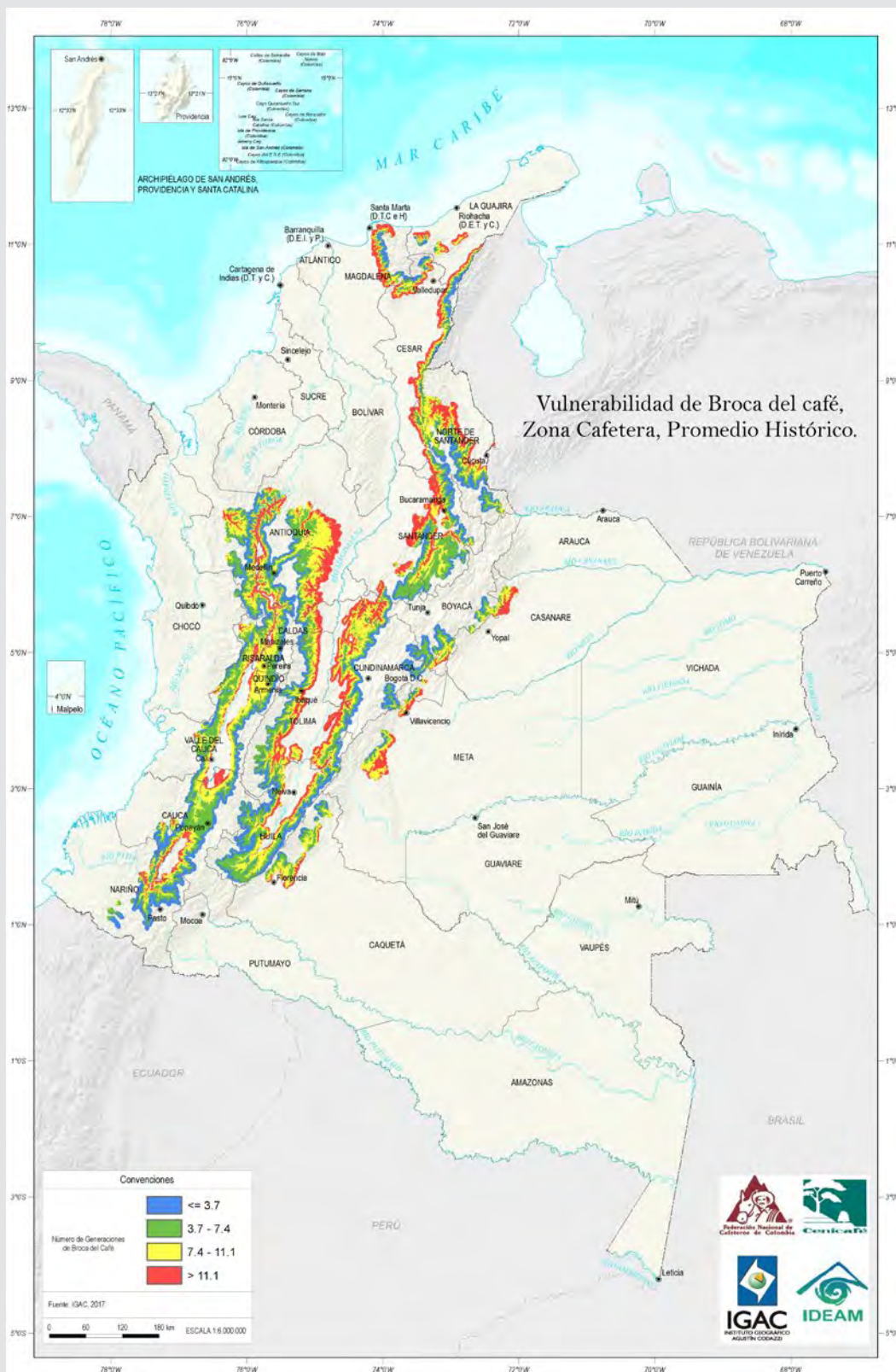


Figura 6. Mapa de Colombia con vulnerabilidad a broca del café. Fuente: (Federación Nacional de Cafeteros de Colombia [FNC], 2018).



Literatura citada

Agee, H. R., Mitchell, E. R., & Flanders, R. V. (1990). Spectral Sensitivity of the Compound Eye of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83(4), 817-819. <https://doi.org/10.1093/aesa/83.4.817>

Angilletta Jr., M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*, USA: Oxford University Press.

Antignus, Y., Mor, N., Ben Joseph, R., Lapidot, M., & Cohen, S. (1996). Ultraviolet-Absorbing Plastic Sheets Protect Crops from Insect Pests and from Virus Diseases Vectored by Insects. *Environmental Entomology*, 25(5), 919-924. <https://doi.org/10.1093/ee/25.5.919>

Atallah, S. S., Gómez, M. I., & Jaramillo, J. (2018). A Bioeconomic Model of Ecosystem Services Provision: Coffee Berry Borer and Shade-grown Coffee in Colombia. *Ecological Economics*, 144, 129-138. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2017.08.002>

Baker, P. S., Rivas, A., Balbuena, R., Ley, C., & Barrera, J. F. (1994). Abiotic mortality factors of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 71(3), 201-209. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1994.tb01787.x>

Baker, Peter S. (1999). *La broca del café en Colombia; Informe final del proyecto MIP para el café DFID-Cenicafé-CABI Bioscience*.Cenicafé-CABI.

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>

Beck, S. D. (1980). *Insect Photoperiodism* (2nd Edition). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-120-84380-0.X5001-7>

Beer, J., Muschler, R., Kass, D., & Somarriba, E. (1997). Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38(1-3), 139-164. <https://doi.org/10.1023/A:1005956528316>

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (2007). *Ecología de Individuos a Ecosistemas*. Sao Paulo, Brasil: Artmed Editorial.

Benassi, V. L. R. M. (2007). *Biología em diferentes temperaturas e ocorrência de Prorops nasuta Wat. e Cephalomia stephanoderis Betr. (Hymenoptera: Bethlyidae) parasitando Hypothenemus Hampei (Ferr.) (Coleoptera: Scolytidae)* [Tesis de Doctorado], Universidad Estadual Paulista. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/102308>

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

Bustillo-Parley, A. E., Cardenas, R., Villalba, D. A., Benavides Machado, P., Orozco, J., & Posada, F. J. (1998). *Manejo integrado de la broca del café: Hypothenemus hampei (Ferrari) en Colombia*. Cenicafé. <http://hdl.handle.net/10778/848>



Bustillo-Parley, A. E. (2008). El minador de la hoja del café, *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae). En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 360-363). Cenicafé.

Calatayud, P.-A., Polanía, M. A., Seligmann, C. D., & Bellotti, A. C. (2002). Influence of water-stressed cassava on *Phenacoccus herreni* and three associated parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(2), 163-175. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00936.x>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2004). Informe anual Cenicafé 2004.

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2006). Informe anual Cenicafé 2006.

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2012). Informe anual Cenicafé 2012. https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe_2012.pdf

Chaves-Córdoba, B., & Jaramillo-Robledo, A. (1998). Regionalización de la temperatura del aire en Colombia. *Revista Cenicafé*, 49(3), 224-230. <http://hdl.handle.net/10778/860>

Chyzik, R., Dobrinin, S., & Antignus, Y. (2003). Effect of a UV-deficient environment on the biology and flight activity of *Myzus persicae* and its hymenopterous parasite *Aphidius matricariae*. *Phytoparasitica*, 31(5), 467-477. <https://doi.org/10.1007/BF02979740>

Constantino, L. M. (2010). La broca del café... un insecto que se desarrolla de acuerdo con la temperatura y la altitud. *Brocarta*, 39, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc039.pdf>

Dáder, B., Plaza, M., Fereres, A., & Moreno, A. (2015). Flight behaviour of vegetable pests and their natural enemies under different ultraviolet-blocking enclosures. *Annals of Applied Biology*, 167(1), 116-126. <https://doi.org/10.1111/aab.12213>

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

Davis, P. M., Brenes, N., & Allee, L. L. (1996). Temperature Dependent Models To Predict Regional Differences in Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) Phenology. *Environmental Entomology*, 25(4), 767-775. <https://doi.org/10.1093/ee/25.4.767>

Diaz, B., & Fereres, A. (2007). Ultraviolet-blocking materials as a physical barrier to control insect pests and pathogens in protected crops. *Pest Technology*, 1(2), 85-95.

Doukas, D., & Payne, C. C. (2007). The use of ultraviolet-blocking films in insect pest management in the UK; effects on naturally occurring arthropod pest and natural enemy populations in a protected cucumber crop. *Annals of Applied Biology*, 151(2), 221-231. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00169.x>

Doukas, D., & Payne, C. C. (2007). Effects of UV-Blocking Films on the dispersal behavior of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Economic Entomology*, 100(1), 110-116. <https://doi.org/10.1093/jee/100.1.110>

Doutt, R. L., & De Bach, P. (1964). Some biological control concepts and questions. En P. De Bach (Ed.), *Biological control of insect pests and weeds*. (pp. 844). London, Chapman & Hall Ltd. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19640501191>

Dyer, A. G., & Chittka, L. (2004). Bumblebee search time without ultraviolet light. *Journal of Experimental Biology*, 207(10), 1683-1688. <https://doi.org/10.1242/jeb.00941>



Federación Nacional de Cafeteros de Colombia & Instituto Geográfico Agustín Codazzi. (2017). *Atlas cafetero de Colombia*. Imprenta Nacional de Colombia.

Fukaya, M., Uesugi, R., Ohashi, H., Sakai, Y., Sudo, M., Kasai, A., Kishimoto, H., & Osakabe, M. (2013). Tolerance to Solar Ultraviolet-B Radiation in the Citrus Red Mite, An Upper Surface User of Host Plant Leaves. *Photochemistry and Photobiology*, 89(2), 424-431. <https://doi.org/10.1111/php.12001>

Gallo, D., Nakano, O., Silveira Neto, S., Carvalho, R. P. L., Baptista, G. C., Bertolillo Filho, E., Parra, J. R. P., Zucchi, R. A., Alves, S. B., Vendramim, J. D., Marchini, L. C., Lopes, J. R. S., & Omoto, C. (2002). *Entomologia Agrícola*. FEALQ

Gao, F., Zhu, S.-R., Sun, Y.-C., Du, L., Parajulee, M., Kang, L., & Ge, F. (2008). Interactive Effects of Elevated CO₂ and Cotton Cultivar on Tri-Trophic Interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Propylaea japonica*. *Environmental Entomology*, 37(1), 29-37. <https://doi.org/10.1093/ee/37.1.29>

Ghini, R., Hamada, E., Pedro Júnior, M. J., Marengo, J. A., & Gonçalves, R. R. do V. (2008). Risk analysis of climate change on coffee nematodes and leaf miner in Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43(2), 187-194. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2008000200005>

Gil-Palacio, Z., Constantino, L. M., Martínez, H., & Benavides Machado, P. (2013). Aprenda a manejar la arañita roja del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 436, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/473>

Giraldo-Jaramillo, M. (2016). *Zoneamento de Hypothenemus hampei (Ferrari, 1867) e Leucoptera coffeella (Guérin-Mèneville, 1842), pragas do café no Brasil e na Colômbia, com base nas exigências térmicas* [Tesis de Doctorado]. Universidade Estadual Paulista. <http://doi.org/10.11606/T.11.2016.tde-30112016-173124>

Giraldo-Jaramillo, M. (2018). Efecto de la humedad relativa sobre la duración y sobrevivencia de *Hypothenemus hampei* en dieta artificial Cenibroca. *Revista Cenicafé*, 69(1), 32-39. <http://hdl.handle.net/10778/1090>

Giraldo Jaramillo, M., García, A., & Parra, J. R. (2018). Biology, thermal requirements, and estimation of the number of generations of *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Curculionidae) in the State of São Paulo, Brazil. *Journal of Economic Entomology*, 111(5), 2192-2200. <https://doi.org/10.1093/jee/toy162>

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

Góngora, C. E. (2008). Los hongos entomopatógenos en el control de insectos. In A. E. Bustillo Parley. (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 133-149). Cenicafé.

Hamada, E., Morandi, M. A., Tabasco, F. J., Pereira, D. A., & Evangelista, S. R. (2005). *Estimativa de áreas favoráveis à ocorrência da Diaphorina citri (vetor do greening asiático) no Estado de São Paulo*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária Embrapa. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/127583/1/2005RA-110.pdf>

Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., & Boivin, G. (2007). Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 107-126. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091333>

Huffaker, C. B., & Messenger, P. S. (1964). The concept and significance of natural control. En P. DeBach (Ed.), *Biological control of insect pests and weeds* (pp. 74-117). Reinhold Publ. Co.

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent?. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56-61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)

Infante, F., Luis, J. H., Barrera, J. F., Gómez, J., & Castillo, A. (1992). Thermal constants for preimaginal development of the parasitoid *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyilidae). *The Canadian Entomologist*, 124(5), 935-941. <https://doi.org/10.4039/Ent124935-5>



Inglis, G. D., Goettel, M. S., & Johnson, D. L. (1995). Influence of Ultraviolet Light Protectants on Persistence of the Entomopathogenic Fungus, *Beauveria bassiana*. *Biological Control*, 5(4), 581-590. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1069>

Instituto Colombiano Agropecuario - ICA. (1999). *Protección sanitaria del cultivo del café* Convenio ICA-FNC [Informe 1998]. ICA.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2005). *Atlas climatológico de Colombia*. IDEAM.

Inward, D. J. G., Wainhouse, D., & Peace, A. (2012). The effect of temperature on the development and life cycle regulation of the pine weevil *Hyllobius abietis* and the potential impacts of climate change. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(4), 348-357. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00575.x>

Jaramillo, A. (2018). *El Clima de la Caficultura en Colombia*. Cenicafé. <https://www.cenicafe.org/es/publications/libroClima.pdf>

Jaramillo, Á., & Ramírez, V. H. (2013). Gestión del riesgo agroclimático: fuentes de amenaza climática para el café en Colombia. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 1, pp. 73-90). Cenicafé.

Jaramillo, J., Chabi-Olaye, A., Kamonjo, C., Jaramillo, A., Vega, F. E., Poehling, H.-M., & Borgemeister, C. (2009). Thermal Tolerance of the Coffee Berry Borer *Hypothenemus hampei*: Predictions of Climate Change Impact on a Tropical Insect Pest. *PLOS ONE*, 4(8), e6487. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006487>

Jaramillo, J., Setamou, M., Muchugu, E., Chabi-Olaye, A., Jaramillo, A., Mukabana, J., Maina, J., Gathara, S., & Borgemeister, C. (2013). Climate Change or Urbanization? Impacts on a Traditional Coffee Production System in East Africa over the Last 80 Years. *PLOS ONE*, 8(1), e51815. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051815>

Johansen, N. S., Vänninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I., & Shipp, L. (2011). In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. *Annals of Applied Biology*, 159(1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00483.x>

Klowden, M. (2007). *Physiological Systems in Insects* (2nd Edition). Academic Press.

Larsen, A., & Philpott, S. M. (2010). Twig-Nesting Ants: The Hidden Predators of the Coffee Berry Borer in Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 42(3), 342-347. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00603.x>

Legarrea, S., Betancourt, M., Plaza, M., Fraile, A., García-Arenal, F., & Fereres, A. (2012). Dynamics of nonpersistent aphid-borne viruses in lettuce crops covered with UV-absorbing nets. *Virus Research*, 165(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2011.12.012>

Lin, J. T., & Wu, C. Y. (1992). A comparative study on the color vision of four coleopteran insects. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, 31(2), 81-88.

Maldonado, C. E., & Benavides Machado, P. (2007). Evaluación del establecimiento de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*, controladores de *Hypothenemus hampei*, en Colombia. *Revista Cenicafé*, 58(4), 333-339. <http://hdl.handle.net/10778/145>

Mariño, Y. A., Pérez, M.-E., Gallardo, F., Trifilio, M., Cruz, M., & Bayman, P. (2016). Sun vs. Shade affects infestation, total population and sex ratio of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in Puerto Rico. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 258-266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.031>

Menéndez, R. (2007). How are insects responding to global warming?. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 150(2), 355-365.



Mondor, E. B., Tremblay, M. N., Awmack, C. S., & Lindroth, R. L. (2004). Divergent pheromone-mediated insect behaviour under global atmospheric change. *Global Change Biology*, 10(10), 1820-1824. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00838.x>

Orozco-Hoyos, J., Duque-Echeverry, C., & Mesa-Cobo, N., (1990). Efecto de la temperatura sobre la tabla de vida de *Oligonychus yothersi* en *Coffea arabica*. *Revista Cenicalfé*, 41(1), 5-18. <http://hdl.handle.net/10778/938>

Parra, J. R. (1985). Biología comparada de *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Ménéville, 1842) (Lepidoptera, Lyonetiidae) visando ao seu zoneamento ecológico no estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia*, 29(1), 45-76.

Parra, J. R. P., Melo, A. B. P., Magalhães, B. P., Neto, S. S., & Botelho, P. S. M. (1983). Efeito do fotoperíodo no ciclo biológico de *Diatraea saccharalis*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 18(5), 463-472. <https://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/view/15266>

Paul, N. D., Moore, J. P., McPherson, M., Lambourne, C., Croft, P., Heaton, J. C., & Wargent, J. J. (2012). Ecological responses to UV radiation: Interactions between the biological effects of UV on plants and on associated organisms. *Physiologia Plantarum*, 145(4), 565-581. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01553.x>

Percy, K. E., Awmack, C. S., Lindroth, R. L., Kubiske, M. E., Kopper, B. J., Isebrands, J. G., Pregitzer, K. S., Hendrey, G. R., Dickson, R. E., Zak, D. R., Oksanen, E., Sober, J., Harrington, R., & Karnosky, D. F. (2002). Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃. *Nature*, 420(6914), 403-407. <https://doi.org/10.1038/nature01028>

Pereira, E.J.G., Picanço, M. C., Bacci, L., Crespo, A. L. B., & Guedes, R. N. C. (2007). Seasonal mortality factors of the coffee leafminer, *Leucoptera coffeella*. *Bulletin of Entomological Research*, 97(4), 421-432. <https://doi.org/10.1017/S0007485307005202>

Poveda, G., Jaramillo-Robledo, Á., & Mantilla, R. (2000). Influencia del evento cálido del pacífico en la humedad del suelo y el índice normalizado de vegetación en Colombia. *Revista Cenicalfé*, 51(4), 263-271. <http://hdl.handle.net/10778/1007>

Ramírez-Builes, V. H., Gaitán, A. L., Benavides Machado, P., Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Sadeghian, S., & González-Osorio, H. (2014). Recomendaciones para la reducción del riesgo en la caficultura de Colombia ante un evento climático de El Niño. *Avances Técnicos Cenicalfé*, 445, 1-12. <http://hdl.handle.net/10778/475>

Rand, T. A., & Tscharrntke, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 116(8), 1353-1362. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15871.x>

Raviv, M., & Antignus, Y. (2004). UV radiation effects on pathogens and insect pests of greenhouse-grown crops. *Photochemistry and Photobiology*, 79(3), 219-226. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2004.tb00388.x>

Romo, C. M., & Tylianakis, J. M. (2013). Elevated temperature and drought interact to reduce parasitoid effectiveness in suppressing hosts. *PloS One*, 8(3), e58136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058136>

Sakai, Y., & Osakabe, M. (2010). Spectrum-specific Damage and Solar Ultraviolet Radiation Avoidance in the Two-spotted Spider Mite. *Photochemistry and Photobiology*, 86(4), 925-932. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2010.00739.x>

Soto-Pinto, L., Perfecto, I., Castillo-Hernández, J., & Caballero-Nieto, J. (2000). Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 80(1), 61-69. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00134-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00134-1)

Stephanou, M., Petropoulou, Y., Georgiou, O., & Manetas, Y. (2000). Enhanced UV-B radiation, flower attributes and pollinator behaviour in *Cistus creticus*: A Mediterranean field study. *Plant Ecology*, 147(2), 165-171. <https://doi.org/10.1023/A:1009802401955>



Stireman, J. O., Dyer, L. A., Janzen, D. H., Singer, M. S., Lill, J. T., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Gentry, G. L., Hallwachs, W., Coley, P. D., Barone, J. A., Greeney, H. F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H. C., & Diniz, I. R. (2005). Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(48), 17384-17387. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508839102>

Storch, R. H. (1976). Prey detection by fourth stage *Coccinella transversoguttata* larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *Animal Behaviour*, 24(3), 690-693. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80082-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80082-6)

Thomson, L. J., Macfadyen, S., & Hoffmann, A. A. (2010). Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological Control*, 52(3), 296-306. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.01.022>

Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12), 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>

Van der Putten, W. H., de Ruiter, P. C., Martijn Bezemer, T., Harvey, J. A., Wassen, M., & Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology*, 5(6), 487-494. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.09.003>

Voigt, W., Perner, J., & Jones, T. H. (2007). Using functional groups to investigate community response to environmental changes: Two grassland case studies. *Global Change Biology*, 13(8), 1710-1721. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01398.x>

Vuorinen, T., Nerg, A.-M., Ibrahim, M. A., Reddy, G. V. P., & Holopainen, J. K. (2004). Emission of *Plutella xylostella*-Induced Compounds from Cabbages Grown at Elevated CO₂ and Orientation Behavior of the Natural Enemies. *Plant Physiology*, 135(4), 1984-1992. <https://doi.org/10.1104/pp.104.047084>

Wang, X.-Y., Yang, Z.-Q., Wu, H., & Gould, J. R. (2008). Effects of host size on the sex ratio, clutch size, and size of adult *Spathius agrili*, an ectoparasitoid of emerald ash borer. *Biological Control*, 44(1), 7-12. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.011>

Wrigley, G. (1988). *Coffee*. Longman Scientific and Technical.

Ziter, C., Robinson, E. A., & Newman, J. A. (2012). Climate change and voltinism in Californian insect pest species: Sensitivity to location, scenario and climate model choice. *Global Change Biology*, 18(9), 2771-2780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02748.x>

Como citar:

Giraldo-Jaramillo, M. (2020). Control natural factores abióticos. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 18–35). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_2





Control natural factores bióticos

Luis Miguel Constantino*

*Investigador Científico II, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0001-8117-5803>

Como citar:

Constantino, L. M. (2020). El control biológico natural. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (36-67). Cenicafé.
https://doi.org/10.38141/10791/0001_3



Tradicionalmente el control biológico natural se ha definido como la acción de parasitoides, depredadores y patógenos de forma espontánea, en el mantenimiento de la densidad de un organismo a un nivel bajo, como consecuencia de la acción de factores tanto bióticos (enemigos naturales) como abióticos (factores climáticos), sin la intervención del hombre (De Bach, 1964). Sin embargo, es importante diferenciarlo del control biológico, que es la manipulación de enemigos naturales por el hombre para mantener las poblaciones de plagas a niveles más bajos de los que se producirían en ausencia de ellos (Van den Bosch & Messenger, 1973).

El agroecosistema cafetero de Colombia se caracteriza por presentar alta diversidad de fauna y flora, al estar ubicado en la franja ecuatorial de la región neotropical en el Norte de Suramérica, dividido por tres cordilleras y cadenas montañosas de la región Andina, y en un rango altitudinal amplio, apto para el cultivo de café, que va desde los 1.000 hasta los 2.200 metros de altitud. Debido a la estrecha relación que existe entre las plantas y los insectos, el alto porcentaje de endemismo de plantas en los Andes tropicales (aproximadamente la mitad de las especies) sugiere un nivel alto de diversidad y endemismo de insectos (Myers et al., 2000; Larsen et al., 2012).

Estos insectos fitófagos, en su mayoría, interactúan con las plantas hospedantes que les sirven de alimento, refugio y sitio de reproducción. A su vez, estos insectos actúan en la cadena trófica de los seres vivos como fuente de alimento, ya sea en forma de presas o como huésped para los enemigos naturales (depredadores y parasitoides) que los mantienen bajo control. Es decir, cada planta y animal en el agroecosistema cafetero tienen una función ecológica específica y juegan un papel importante en el sostenimiento de la biodiversidad y en el mantenimiento del equilibrio ecológico natural. En los ecosistemas, las poblaciones tienen límites para su crecimiento, es decir, no pueden crecer infinitamente ya que al final

se alcanza el máximo tamaño poblacional que impone el medio ambiente y la disponibilidad de recursos alimenticios; es por eso que los factores que regulan el crecimiento poblacional se dividen en dos grupos: los que dependen de la densidad de población y los que son independientes de ella. Este capítulo se enfocará en los factores dependientes de la densidad poblacional.

Factores dependientes de la densidad poblacional

Los factores dependientes de la densidad son de origen biótico, generados por los organismos vivos y producen efectos inversamente proporcionales al tamaño de la población. Estos aumentan en efectividad conforme aumenta la población, es decir, controlan el crecimiento de la población. Por ejemplo, el caso de los parasitoides, depredadores y enfermedades que regulan la población de un insecto plaga en un agroecosistema.

En el agroecosistema cafetero estos eventos de control natural de plagas ocurren de forma espontánea y están influenciados por la disponibilidad de recursos alimenticios, las condiciones climáticas y las prácticas de manejo agronómico, que pueden favorecer el incremento o decrecimiento de las poblaciones de insectos en un momento dado. Por ejemplo, las prácticas agronómicas inadecuadas (uso excesivo y generalizado de plaguicidas) generan desequilibrios ecológicos al eliminar la fauna benéfica y favorecen el resurgimiento de plagas secundarias a niveles poblacionales altos.

Control natural con parasitoides

La mayoría de los insectos que parasitan a otros insectos se les conoce como parasitoides. A diferencia de los parásitos verdaderos, los parasitoides matan a sus hospedantes al final del ciclo, cuando completan su desarrollo en

un solo huésped (Waage & Greathead, 1986; Godfray, 1994). Son parásitos solamente en su estado inmaduro (larval) y llevan una vida libre en su estado adulto. Usualmente consumen todo o casi todo el cuerpo de su huésped y luego empupan, ya sea al interior o al exterior del mismo. La mayoría de los parasitoides pertenecen a los órdenes Hymenoptera y Diptera, y unos pocos son Coleoptera. Veintiséis familias de parasitoides reportados por Clausen (1962) y Greathead (1986) son usados frecuentemente en control biológico y pertenecen a las familias Trichogrammatidae, Eulophidae, Chalcididae, Scelionidae, Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae, Aphelinidae (Hymenoptera), y Tachinidae (Diptera).

Categorías de los parasitoides

Los parasitoides pueden categorizarse como **ectoparasitoides**, los cuales se alimentan externamente de sus huéspedes, y como **endoparasitoides**, que se alimentan internamente. Dependiendo de la forma de parasitar pueden clasificarse como **koinobiontes** o **idiobiontes**, dependiendo del lugar donde se desarrollen: dentro del huésped vivo, en huéspedes muertos o paralizados (Gauld & Bolton, 1996). En el caso de los parasitoides koinobiontes, al momento de realizarse la oviposición, la hembra del parasitoide no mata al insecto hospedante y en muchos casos no lo paraliza, este sigue alimentándose y desarrollándose. Para lograr completar su desarrollo, los koinobiontes evitan alimentarse de los órganos vitales del huésped para no matarlo. La larva del parasitoide, una vez completa su desarrollo, le causa la muerte al hospedante cuando emerge o lo consume totalmente.

En el caso de los parasitoides idiobiontes, estos inyectan sustancias que paralizan o matan a su hospedante al realizar la oviposición. El objetivo es detener su desarrollo y permitir que la larva del parasitoide pueda alimentarse de él hasta completar su desarrollo.

Los endoparasitoides idiobiontes pueden parasitar huevos, larvas, pupas y adultos de varias



clases de insectos. Por ejemplo, las especies de *Trichogramma* (Trichogrammatidae), *Telenomus* (Scelionidae) y *Ooencyrtus* (Encyrtidae) se especializan en parasitar huevos de lepidópteros y hemípteros principalmente, con rangos de hospedantes más amplios que los parasitoides de larvas, por lo que son utilizados en programas de control biológico de insectos plagas en cultivos agrícolas. En el caso de algunas avispas que parasitan larvas de lepidópteros, las hembras inyectan con el huevo un polidnavirus (Polydnviridae) simbiote (icnovirus) presente en la familia Ichneumonidae y (bracovirus) en avispas Braconidae; una vez insertados los huevos en la larva del lepidóptero, el virus infecta las células del insecto huésped. La principal función de los polidnavirus es suprimir el sistema inmune del hospedante, por consecuencia, las células de defensa (o hemocitos) no pueden encapsular los huevos o larvas del parasitoide (Rodríguez & Beckage, 2006).

Una vez completado el ciclo de desarrollo de los estados inmaduros, el parasitoide adulto emerge de la pupa y se inicia así la próxima generación, buscando activamente nuevos huéspedes en los cuales ovipositar. La mayoría de los parasitoides adultos requieren de alimento suplementario como miel, polen o néctar (Bacca et al., 2012). Muchos se alimentan de los fluidos del cuerpo de sus huéspedes y otros requieren sólo agua en estado adulto (De Bach & Rosen, 1991; Van Driesche et al., 2007; Bacca et al., 2012).

Los parasitoides pueden tener una generación (univoltinos) o dos o más (multivoltinos) por cada uno de los huéspedes. El ciclo de vida de los parasitoides es usualmente corto, desde diez días hasta cuatro semanas. El patrón de maduración de los huevos durante la vida de un parasitoide afecta la manera potencial en que el parasitoide puede ser usado en control biológico. Por ejemplo, las especies **proovigénicas** ya emergen con el suministro de huevos para toda su vida, permitiendo puestas masivas y un ataque rápido a múltiples hospedantes, factor muy requerido para su empleo en control biológico. Por el contrario, los huevos de las especies **sinovigénicas** se desarrollan gradualmente

durante la vida de la hembra (Van Driesche et al., 2007; Van Driesche & Bellows Jr, 1996). Estas condiciones son importantes a la hora de seleccionar un buen candidato para un programa de control biológico.

Localización del hospedante y oviposición

Un parasitoide recién emergido puede encontrarse lejos de su hospedante potencial y debe tener una buena y eficiente capacidad de búsqueda de su huésped. El parasitoide responde a diversos estímulos del hábitat y del hospedante para la aceptación del mismo. Para la localización del hábitat, el parasitoide responde a diversos factores ambientales como humedad, temperatura, sombrero, tipo de vegetación y sustancias químicas (semioquímicos), asociados a las plantas de las que se alimenta el huésped. Una vez localizado el hábitat, el parasitoide detecta a sus hospedantes mediante señales visuales, físicas o químicas presentes (Gauld & Bolton, 1996).

Los semioquímicos o kairomonas son sustancias químicas percibidas por los parasitoides desde largas distancias o por contacto directo para poder ubicar a su huésped. Generalmente se encuentran en los excrementos, saliva, cutícula y huevos del huésped. El parasitoide una vez percibe estas señales se posa sobre la planta donde se encuentra su hospedante y utiliza los sensores del olfato ubicados en sus antenas, para rastrearlo en la planta, moviendo y barriendo las antenas de lado a lado sobre el follaje hasta tocar y encontrarlo a él o a sus rastros (Vinson, 1975, Vinson, 1981). Igualmente, utilizan ciertos estímulos físicos y sensoriales para la localización del huésped como la visión, el sonido y las vibraciones y movimientos que hacen las larvas del hospedante, ya sea dentro de las ramas o tallos si se tratan de larvas de barrenadores, o por el movimiento, vibración o sonidos que hacen las larvas sobre el follaje cuando están masticando (Gauld & Bolton, 1996).

Tipos de parasitismo

Existen varios tipos de parasitismo de acuerdo con las características de desarrollo sobre el huésped, que se describen a continuación (Figura 7).

Parasitismo solitario y gregario

Según el número de parasitoides por huésped, estos pueden clasificarse en solitarios, si un solo parasitoide se alimenta de un solo estado, o gregarios si son varios parasitoides los que se alimentan y completan su desarrollo del huésped. Un buen ejemplo de parasitismo gregario es el del parasitoide *Cotesia congregata* de la familia Braconidae, que parasita al gusano cachón del tabaco *Manduca sexta* (Figuras 7 B y 7 C).

A diferencia de los parasitoides solitarios que utilizan todo el huésped para completar su desarrollo, los parasitoides gregarios normalmente atacan hospedantes grandes para sostener el desarrollo de varias larvas del parasitoide. Generalmente, los adultos de los parasitoides gregarios son pequeños, mientras que los solitarios son grandes. El parasitismo gregario es el resultado de oviposiciones múltiples, depositados por la hembra sobre un solo huésped (Askew & Shaw, 1986).

Parasitismo poliembriónico

El huevo depositado en el huésped se divide asexualmente produciendo multitud de nuevos individuos, un proceso conocido como poliembriónia, condición en la que dos o más embriones se desarrollan de un solo huevo fertilizado (Segoli et al., 2010).

Un buen ejemplo de esto es la avispa *Copidosoma truncatellum* de la familia Encyrtidae, un parasitoide específico del gusano falso medidor *Chrysodeixis includens* y *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) sobre los cuales la avispa parasitoide coloca un solo huevo en el cuerpo de la larva del huésped, del cual se originan hasta 2.500 individuos,

todos clones genéticamente idénticos a su madre (Figura 7 E).

Multiparasitismo

Es la presencia de dos o más individuos de diferentes especies de parasitoides en un mismo huésped. En este caso la larva de la especie más desarrollada o de mayor tamaño elimina las larvas de la especie menor, para evitar competencia por espacio y alimento en el huésped. Para evitar competencia, la mayoría de parasitoides marcan con señales odoríferas su huésped para evitar que otras avispas de su misma especie o especies diferentes ovipositen sobre su presa (Gauld & Bolton, 1996).

Superparasitismo

Las hembras de la misma especie de parasitoide ponen más de un huevo en el mismo hospedante. Este es un caso muy frecuente en varios géneros de la familia Pteromalidae, Braconidae, Encyrtidae, Eulophidae y Trichogrammatidae, y corresponde a especies pequeñas de parasitoides en presas grandes o medianas, que permiten el sostenimiento y desarrollo de multitud de parasitoides. Un ejemplo en café es la avispa *Phymastichus coffea*, endoparasitoide primario de adultos de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Jaramillo et al., 2006).

Hiperparasitismo

Ocurre cuando un parasitoide parasita a otro parasitoide. Los hiperparasitoides también se conocen como parasitoides secundarios. Hay casos de parasitoides terciarios. Hace parte de la cadena trófica de los seres vivos, en las que cada especie tiene uno o varios enemigos naturales específicos. Estos se pueden dividir en:

- ♦ *Hiperparasitoides facultativos*: la hembra oviposita antes de que llegue el parasitoide primario y espera a que este sea parasitado para atacar su hospedante parasitoide.
- ♦ *Hiperparasitoides obligados*: los hiperparasitoides sólo pueden desarrollarse



como parasitoides de parasitoides, y deben encontrar un hospedante previamente parasitado, como el caso de la avispa *Aphanogmus dictynna* (Hymenoptera: Ceraphronidae) parasitoides primario de la avispa *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae) que parasita a la broca del café (Buffington, & Polaszek, 2009).

Control natural con depredadores

Los depredadores son especies que consumen y matan directamente a su presa alimentándose de todos los estados de desarrollo (huevos, larvas, pupas y adultos) de un gran número de individuos y especies, es decir, los depredadores son especies generalistas (Altieri & Nicholls, 1999). Esto es una desventaja frente a los parasitoides, al no ser específicos, porque pueden atacar también especies benéficas, como por ejemplo el caso de las avispas de la familia Vespidae que depredan larvas del minador de la hoja del cafeto *Leucoptera coffeella* que están parasitadas por avispas Eulophidae. En este caso el depredador consume y mata las larvas del minador y las larvas de los parasitoides que se encuentran en el interior o exterior de las larvas parasitadas del minador (Figura 9). Otro ejemplo es el del coccinélido *Cycloneda sanguinea* y el áfido *Myzus persicae*, que pueden estar parasitados por la avispa *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae).

Una de las características de los depredadores es que generalmente son de mayor tamaño al de sus presas y se alimentan de muchos insectos individuales. Las hembras, por lo general colocan los huevos cerca del alimento, nunca sobre este. Los insectos depredadores pueden ser masticadores o chupadores. Es el caso de los depredadores provistos de mandíbulas que matan a sus presas atrapándolas con sus mandíbulas y las mastican para consumirlas. Algunos ejemplos son las

hormigas cazadoras (Hymenoptera: Formicidae), algunos coleópteros depredadores (Coleoptera) de las familias Carabidae, Silvanidae, Coccinellidae, Cleridae, los insectos mantis religiosa (Mantodea), avispas de la familia Vespidae (Hymenoptera), las tijeretas Dermaptera (Forficulidae), los mantispidos (Neuroptera: Mantispidae) y las chrisopas *Chrysoperla* sp. (Neuroptera: Chrysoperlidae) (Clausen, 1962; Nicholls, 2008). En estos últimos, las larvas tiene un par de mandíbulas grandes en forma de pinza con las que sujetan a sus presas y le inyectan enzimas dentro del cuerpo para disolver sus órganos internos, con el fin de poder absorber el contenido del cuerpo de su presa; mientras que los adultos se alimentan de néctar, polen y sustancias azucaradas en las plantas. Otros insectos depredadores, carecen de mandíbulas y tienen estiletes que utilizan para chupar el contenido interno (hemolinfa) de sus presas, como el caso de las chinches (Hemiptera) pertenecientes a las familias Reduviidae, Anthocoridae y Pentatomidae (Figuras 7, 8 y 10). Algunas familias de moscas (Diptera) de la familia Asilidae, los adultos capturan sus presas en el vuelo y en las moscas de la familia Syrphidae, las larvas se alimentan de insectos de cuerpo blando como pulgones, escamas, cochinillas, ácaros, thrips y huevos y ninfas de mosca blanca. Finalmente, las arañas (Araneae) y los ácaros depredadores de la familia Phytoseidae succionan la hemolinfa de su presas con los cheliceros. Muchos de estos ácaros depredadores se refugian en las domacias que presentan las hojas de café en el envés a lo largo de la nervadura central. Las domacias son orificios naturales que sirven de refugio a los ácaros depredadores (Gil et al., 2013).

Finalmente, los insectos depredadores pueden clasificarse en **polífagos**, cuando se alimentan de especies pertenecientes a diversas familias y especies de plagas, en **oligófagos** cuando se alimentan de presas que pertenecen a varios géneros y especies de una misma familia, y en **monófagos** cuando se alimentan de especies específicas de un solo género.





Figura 7.

Diferentes tipos de parasitoides y depredadores de insectos plaga. **A.** *Gryon variicornis* (Platygastridae: Scelioninae) endoparasitoide idiobionte de huevos de *Leptoglossus zonatus*. **B-C.** *Cotesia congregata* (Braconidae) endoparasitoide koinobionte gregario en larva de *Manduca sexta*. **D.** *Pimpla* sp. (Ichneumonidae) parasitoide solitario de pupas de *Chrysomima semilutearia*. **E.** Parasitismo poliembriónico de *Copidosoma truncatellum* (Encyrtidae) sobre larva de *Chrysodeixis includens*. **F.** *Euthyrhynchus floridanus* (Pentatomidae) depredando una ninfa de cigarrita del café *Aethalion reticulatum*. **G.** larva de Syrphidae depredando ninfas de pulgón negro *Toxoptera aurantii*. **H.** Larva de *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) depredando *Aphis nerii*. **I.** Momias de pulgón amarillo *Aphis nerii* parasitadas por *Lysiphlebus testaceipes* (Braconidae).

Control biológico por conservación

Mantenimiento de la fauna benéfica en el cafetal

El control biológico por conservación se basa en la modificación del medio ambiente o de las prácticas agronómicas existentes en un cultivo para proteger y aumentar los enemigos naturales específicos u otros organismos con la finalidad de reducir el efecto de las plagas (De Bach, 1964). El control biológico por conservación se diferencia de otras estrategias de control biológico dado que no se realizan liberaciones de enemigos naturales, sino que busca establecer, mediante la aplicación de determinados métodos, un entorno ambiental en el que se desarrolle el cultivo (Altieri & Nicholls, 1999; Paredes et al., 2013). La aplicación de estos métodos no ejerce por sí misma el control biológico de las plagas, sino que promueve la abundancia y diversidad de los enemigos naturales ya presentes en el agro ecosistema. El mejor ejemplo del beneficio del control biológico por conservación en los cafetales colombianos son los lotes infestados con minador de la hoja del café *L. coffeella*; se ha podido demostrar que los lotes de café en levante, de menos de 18 meses, en épocas secas son atacados por el minador cuando las arvenses nobles fueron eliminadas por completo, mediante el uso de herbicidas aplicados de forma generalizada. Esta práctica de eliminar por completo las arvenses nobles que producen flores que proporcionan néctar y refugio a la fauna benéfica, ocasiona que los parasitoides y depredadores del minador desaparezcan del cafetal al no tener los adultos otra opción de alimento para subsistir, ocasionando la migración de la fauna benéfica fuera del lote. Al no tener el minador sus enemigos naturales presentes, las poblaciones de minador se incrementan considerablemente. Sin embargo, cuando se hace una desyerba manual en el plato del árbol y se dejan coberturas nobles en las calles del cafetal, el equilibrio ecológico

se restablece y las poblaciones de minador se disminuyen logrando mantener las poblaciones de la plaga bajo control natural (David-Rueda et al., 2016).

Entre las prácticas de control biológico por conservación que pueden implementarse en Colombia dentro del manejo integrado de la broca, el minador, la arañita roja, la chinche de la chamusquina del café y las cochinillas de la raíz, se encuentra el mantenimiento de nichos ecológicos adecuados para los enemigos naturales como las franjas de vegetación de arvenses nobles en las calles y bordes del cafetal que provean de néctar y refugio a los adultos de los parasitoides y depredadores. Igualmente, el permitir vegetación arbórea en la periferia de los cultivos o sombrío estratificado que sirva como sitios de anidamiento y refugio de las hormigas en localidades con sistemas agroforestales. En cultivos a libre exposición, el uso de sustratos para anidación de las hormigas (ramas secas, ramas de bambú, canutos de guadua) para que puedan establecerse y formar colonias, logrando que permanezcan en los lotes de café.

Enemigos naturales de algunos artrópodos fitófagos del cultivo del café en Colombia

Parasitoides y depredadores de la broca del café

Hypothenemus hampei (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

La broca del café es el principal problema entomológico para la caficultura en Colombia. Uno de los componentes del manejo integrado de esta plaga es el control biológico mediante el uso de parasitoides de origen africano, de



los cuales tres especies se introdujeron, criaron y liberaron en Colombia, con el objetivo de establecerlas en los cafetales para regular las poblaciones de la broca. Estas especies fueron la avispa de Uganda, *P. nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae), en el año 1989-1990, la avispa de Costa de Marfil, *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae), en 1989-1990, y la avispa de Togo, *P. coffea* (Hymenoptera: Eulophidae) en 1995 (Figura 8). De las tres especies se liberaron un total de 2.300 millones de adultos en cafetales de 17 departamentos del país (Benavides, 2008; Bacca, 2011; Maldonado & Benavides, 2011) de las cuales *P. nasuta* se encuentra establecida en el país con niveles de parasitismo entre 1,5% y 50,0% (Maldonado & Benavides, 2008). Hoy en día, existen laboratorios comerciales que mantienen estas tres especies de parasitoides para el control de la broca del café, las cuales están disponibles para los caficultores. En África central, su región de origen, la broca del café cuenta con varios enemigos naturales que regulan sus poblaciones como los parasitoides ya mencionados, la avispa *Heterospilus coffeicola* (Hymenoptera: Braconidae) y el depredador *Karnyothrips flavipes* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) (Bustillo et al., 2002; Benavides, 2008; Jaramillo, 2008; Vega et al., 2009). En América hay reportes de los parasitoides *C. hyalinipennis* (Hymenoptera: Bethyridae) en México (Pérez-Lachaud & Hardy, 1999) y *Cryptoxilos* sp. (Hymenoptera: Braconidae) en Colombia (Bustillo et al., 2002), pero este último no ha vuelto a ser reportado atacando la broca del café.

La broca del café se reproduce en los frutos que quedan después de las cosechas, siendo estos los focos para infestaciones futuras. En Colombia se han reportado depredadores nativos atacando estados inmaduros y adultos de broca dentro de los frutos de café que se quedan después de las cosechas (Vera et al., 2007; Benavides, Vera, & Gil, 2008; Cenicafé, 2013). Los insectos parasitoides y algunos depredadores que se han encontrado dentro de los frutos brocados de café, tienen la habilidad de penetrar por el orificio de entrada que hace la broca en el fruto y buscar a través de las galerías y túneles los estados inmaduros y adultos para parasitarlos o depredarlos.

Actualmente, las especies más importantes depredando broca pertenecen a las familias Formicidae (Hymenoptera), Anthocoridae (Hemiptera) y Silvanidae (Coleoptera) (Figura 8). Diez especies de hormigas en los géneros *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Pheidole*, *Wasmannia*, *Brachymyrmex*, *Pseudomyrmex*, *Mycocepurus*, *Dorymyrmex* y *Prenolepis* se han observado dentro de frutos brocados y en los orificios de entrada, depredando estados inmaduros de broca (Bustillo et al., 2002; Gallego & Armbrrecht, 2005; Vélez et al., 2006; Philpott & Armbrrecht, 2006; Vera et al., 2007; Benavides et al., 2008); durante el secado de café pergamino se tienen registradas a *Pheidole*, *Solenopsis* y *Dorymyrmex* depredando adultos de broca (Vélez et al., 2006).

Recientemente, Constantino et al. (2017) evaluaron la capacidad depredadora de tres especies de hormigas en el campo en cultivos de café a libre exposición solar, utilizando café pergamino seco brocado, con diez unidades experimentales por especie, las cuales consistieron en una malla conteniendo diez granos de café brocado, con 20 días de infestación, amarrados en árboles de café con presencia de nidos activos de hormigas. Por cada unidad experimental se tuvo un testigo absoluto con exclusión de hormigas. Se evaluó el número de estados de broca vivos, 24 horas después de montados los tratamientos. Los resultados mostraron que *Solenopsis picea* fue la especie que depredó mayor cantidad de estados de broca, disminuyendo hasta 84,5% de los estados biológicos respecto al testigo, seguida de *Tapinoma melanocephalum* y *Crematogaster crinosa* con 48,4% y 40,7%, respectivamente. El promedio de adultos de *S. picea* hallados dentro de los granos brocados fue de $25,9 \pm 14,2$ y $3,0 \pm 0,6$ de *T. melanocephalum*, lo que confirma que estas especies son capaces de entrar por el orificio de entrada que hace la broca a los granos de café. Por el contrario, no se observó a *C. crinosa* dentro de los granos de café, por su mayor tamaño corporal, restringiéndose esta especie a depredar solo estados de broca que se encuentran cerca del orificio de entrada o en el canal de penetración. Estos





Figura 8.

Parasitoides y depredadores en el control de la broca del café *Hypothenemus hampei* en Colombia. **A-B.** Adulto y larva de *Cephalonomia stephanoderis*. **C-D.** Adulto y larva de *Prorops nasuta*. **E.** *Phymastichus coffea* parasitando un adulto de broca. **F-G.** Brocas parasitadas por *Phymastichus coffea* con orificio circular de salida del parasitoide. **H-I.** Adulto y larva de broca depredada por *Ahasverus advena*. **J.** *Ahasverus advena* consumiendo larva de broca. **K.** *Cathartus quadricollis* depredando larva de broca. **L.** *Xylocoris* sp. depredando una larva de broca del café. **M-N.** *Solenopsis picea* depredando larvas de broca en grano y fruto de café. **O.** *Crematogaster crinosa* depredando larva de broca. **P.** *Lycoriella* sp. ovipositando sobre fruto brocado.

resultados muestran que *S. picea* tendría potencial como estrategia de control biológico por conservación en un programa de manejo integrado de la broca del café (Figura 8).

En los frutos sobremaduros y secos brocados del árbol y del suelo, que se quedan después de las cosechas, se han hallado hasta el momento un total de 38 especies de insectos depredadores, parasitoides y competidores de la broca del café, incluyendo dos especies de hongos entomopatógenos, *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae*. Dos especies de coleópteros de la familia Silvanidae, antes Cucujidae, se han registrado dentro de las galerías y túneles en granos infestados de broca, siendo *Cathartus quadricollis* y *Monanus* sp. las dos especies identificadas (Bustillo et al., 2002; Vera et al., 2007; Cenicafé, 2013). Ambas especies fueron evaluadas por Vera et al. (2007), con pruebas de predación directa, ofreciéndoles estados inmaduros de broca en cajas de Petri, logrando porcentajes de depredación de broca mayores al 60% a partir de adultos de *C. quadricollis* y *Monanus* sp. obtenidos de campo. Recientemente Cenicafé (2013) reportó a *Ahasverus advena*, *Europs* (Coleoptera: Silvanidae) y *Xylocoris* sp. (Hemiptera: Anthocoridae), depredando estados biológicos de broca en Colombia, las cuales no se tenían reportadas en el país atacando broca del café. La proporción porcentual de adultos de *C. quadricollis* hallados dentro de las galerías en frutos brocados de café en el campo fue de 17% en el árbol y de 13% en el suelo, en localidades por debajo de 1.300 m de altitud. *A. advena* se encontró en el 15% de los frutos secos del árbol y en 10% en los frutos del suelo. *Xylocoris* sp (Hemiptera: Anthocoridae) se observó principalmente en el interior de frutos secos brocados del árbol en un 15% en cultivos de café a libre exposición, en lotes donde no se habían aplicado insecticidas de síntesis química. A partir de estas observaciones, Cenicafé (2013) estableció crías en el laboratorio de dos especies de coleópteros de la familia Silvanidae, *C. quadricollis* y *A. advena* en diferentes sustratos y dietas para evaluarlos en el laboratorio y en el campo (Figura 8). Sobre este material de cría, Laiton et al. (2018)

evaluaron la capacidad depredadora de *C. quadricollis* y *A. advena* sobre la broca del café en condiciones de laboratorio en Cenicafé utilizando café pergamino seco brocado, de 21 días de infestación, conteniendo en promedio ocho estados de broca por grano. Los resultados mostraron que los adultos de *A. advena* disminuyeron significativamente la broca dentro de las almendras, presentando valores hasta de 63,2% menores con respecto al testigo y las larvas mostraron una disminución de hasta el 42,3%. La capacidad depredadora de esta especie fue mayor cuando se utilizaron tres y cinco depredadores por grano brocado. De igual forma, los adultos de *C. quadricollis* disminuyeron la broca hasta un 46,2% utilizando tres depredadores por grano y las larvas hasta un 69% utilizando cinco depredadores por grano (Figura 8). Follett et al. (2016) en Hawái evaluaron la capacidad depredadora de adultos de *C. quadricollis* con pruebas de predación directa sobre estados biológicos de broca, donde se expusieron 20 estados de broca por cada tres depredadores adultos, obteniendo 77,5% de depredación en huevos, 55,0% en larvas, 53,0% en pupas y 15,5% en adultos.

Dentro del orden Hemiptera, familia Anthocoridae, Bustillo et al. (2002) encontraron ninfas y adultos de un género no identificado y dos especies pertenecientes a los géneros *Calliodes* y *Scoloposcelis* en los orificios de entrada y las galerías que construye la broca alimentándose de los estados inmaduros de esta. Vera et al. (2007) reportaron una especie del género *Xylocoris* sp. depredando estados inmaduros de broca. En la literatura se reporta a *Xylocoris flavipes* como un depredador generalista de plagas de granos almacenados entre las que se encuentran el gorgojo dentado de los granos *Oryzaephilus surinamensis*, la polilla india de la harina *Plodia interpunctella*, el gorgojo castaño de la harina *Tribolium castaneum* y la carcoma del tabaco *Lasioderma serricorne* (Le Cato & Davis, 1973). Recientemente, Cenicafé (2013) encontró otra especie de *Xylocoris* sp. en frutos de café brocados depredando larvas de broca y estudió su ciclo de vida utilizando granos brocados infestados con estados

inmaduros de broca. Las ninfas de *Xylocoris* sp. fueron capaces de penetrar por los orificios de entrada de la broca en busca de presas. En pruebas de laboratorio, ofreciéndoles estados biológicos de broca a los adultos de *Xylocoris*, se observó mayor preferencia hacia las larvas, obteniendo porcentajes de depredación de hasta el 65%.

Los adultos de *Xylocoris* tienen un palpo labial largo compuesto de dos estiletes; se observó que los adultos de estos chinches depredadores una vez ubican a su presa, le insertan el estilete y le inyectan una enzima que paraliza al insecto en corto tiempo (Figura 8). Esta enzima digestiva licua el contenido interno del cuerpo de su presa, para poder succionar toda la hemolinfa de la presa. Las larvas de broca inyectadas y paralizadas adquieren una consistencia flácida y blanda al tacto, en menos de 12 horas. El punto de inserción del estilete sobre la presa se necrosa y se forma un hematoma en el cuerpo de la larva. Cuando la larva de la broca está completamente licuada en su interior, adquiere una coloración amarillenta y se revienta al tacto.

Con respecto a nematodos entomopatógenos, en Colombia se han evaluado varias especies contra la broca del café pertenecientes a los géneros *Steinernema* y *Heterorhabditis* de la familia Mermithidae. Todas las especies de nematodos entomopatógenos guardan una asociación simbiótica con varias especies de bacterias de los géneros *Xenorhabdus* spp. y *Photorhabdus* spp. involucradas en la patogénesis hacia larvas y adultos de broca, ya que estos nematodos son capaces de penetrar por los orificios de entrada que hace la broca en los frutos de café y parasitarla (López, 2008).

En los frutos de café brocados del árbol se han encontrado otros insectos que compiten con la broca del café por espacio y alimento, a estos se les denomina competidores y aunque no matan al hospedante, sí logran desplazar a la broca fuera del fruto de café. Un buen ejemplo de este caso es el de la mosca negra *Lycoriella* sp. (Diptera: Sciaridae) en el cual la mosca oviposita sobre frutos de café brocados. En

estos frutos la mosca introduce su ovipositor en el orificio de entrada que hace la broca del café, colocando de dos a tres huevos por fruto. Una vez los huevos eclosionan, las larvas de *Lycoriella* penetran por las galerías de la broca y empiezan a alimentarse de los detritos y ripio que producen los adultos y larvas de la broca en la almendra de café. Las larvas de *Lycoriella* aceleran el proceso de descomposición de la almendra y la pulpa de café, ocasionando mortalidad de los estados inmaduros de la broca y el desplazamiento de los adultos fuera del fruto (Figura 8).

Parasitoides y depredadores del minador de la hoja del café *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetidae)

El minador de las hojas del café es una especie estacional, que prevalece en períodos secos. La larva se alimenta exclusivamente de plantas de café (monófaga) y ocasiona el daño cuando consume la epidermis de la hoja, penetrando el mesófilo del tejido donde forma galerías irregulares. Estas lesiones se necrosan y se secan tornándose de color marrón. En la mayoría de los países cafeteros el control de *L. coffeella* ha estado fundamentado en el uso de insecticidas químicos, sin tener en cuenta el impacto ambiental y el efecto sobre la fauna benéfica asociada al cultivo, causando problemas de contaminación del agro ecosistema y la muerte de sus enemigos naturales (Fragoso et al., 2002; Carvalho et al., 2004). Adicionalmente, el uso de insecticidas organofosforados para el control de minador en países como Brasil, ha llevado a la aparición de insectos resistentes (Fragoso et al., 2003).

L. coffeella tiene reportadas 55 especies de enemigos naturales primarios en la región Neotropical, 43 de los cuales son parasitoides (Lomeli-Flores, 2007). El control biológico natural se presenta en Colombia, por más de 12 especies de avispas parasitoides de la familia Eulophidae que parasitan las larvas del minador, y por más de cinco especies de avispas depredadoras de la familia Vespidae (Constantino et al., 2011; David-Rueda et al., 2016).



Los parasitoides de las larvas del minador presentes en Colombia pertenecen a diferentes especies de avispas de la familia Eulophidae, que se distinguen por presentar coloraciones con visos verdes o azules metalizados en todo el cuerpo (Figura 9). Los parasitoides usan estímulos químicos, olfativos, visuales y vibraciones, como señales para la búsqueda del huésped. Una vez la avispa se posa sobre las hojas y detecta la larva del minador, introduce su ovipositor en forma de aguja que perfora la epidermis de la hoja hasta alcanzar la larva para introducirle un huevo. Del huevo eclosiona una larva que, dependiendo de la especie, puede ser de tipo endoparasitoide o ectoparasitoide (Figura 9). Los parasitoides empupan dentro de la mina y se reconocen por el tono negro brillante y la forma de pupa de tipo exarata que muestran las partes del futuro adulto (Figura 9). Al cabo de unos 15 días después de haber completado su ciclo, las avispas emergen perforando orificios circulares pequeños en la superficie de la mina con sus mandíbulas. La mayoría de las especies de parasitoides emergen de las larvas de minador, solo una especie de *Horismenus* se observó emergiendo de las pupas de minador.

Las especies reportadas en Colombia de la familia Eulophidae parasitando larvas de minador son: *Achrysocharoides* sp., *Cirrospilus* sp., *Closterocerus coffeellae*, *C. lividus*, *Eulophus* sp., *Horismenus cupreus*, *Horismenus* sp. nov., *Proacrias coffeae*, *Pnigalio sarasolai*, *Tetrastichus* sp., *Zagrammosoma multilineatum* y *Apleurotropis* sp., y de la familia Braconidae *Allobracon primus* (Braconidae).

De acuerdo a Lomeli-Flores (2007) otras especies de la familia Eulophidae de Centro América y Suramérica no reportadas en Colombia son: *Chrysocharis milleri* (México), *Chrysonotomyia* sp. (México), *Cirrospilus variegates* (Nicaragua), *Closterocerus cinctipennis* (Cuba, Puerto Rico), *C. flavicinctus* (Brasil), *C. leucopus* (Perú), *Derostenus* sp. (Puerto Rico), *Elachertus* sp. (Brasil, México, Puerto Rico), *Euderus lividus* (Puerto Rico), *Eulophus cemistomatis* (Brasil), *Horismenus aeneicollis* (Brasil), *Microlycus* sp. (Perú),

Miotropis sp. (México), *Neochrysocharis arata* (Perú), *N. formosa* (Puerto Rico), *Pediobius* sp. (Perú), *Platocharis coffeae* (Puerto Rico), *Pnigalio elongatus*, (México), *Zagrammosoma lineaticeps* (México) y *Z. seini* (Puerto Rico).

De la familia Braconidae se tienen reportados a *Apanteles* sp. (Guatemala), *Bracon* sp. (Guatemala), *Mirax insularis*, *M. striata* (Brasil), *Orgilus niger*, *O. punctatus* (Brasil), *Stiropius letifer* y *S. reticulatus* (Brasil).

En cuanto a hormigas (Hymenoptera: Formicidae), Lomeli-Flores (2007) reporta cinco especies de los géneros *Creumatogaster*, *Azteca*, *Camponotus* y *Cephalotes* que depredan huevos, cinco especies de los géneros *Camponotus* y *Pseudomyrmex* que depredan larvas y nueve especies de los géneros *Azteca*, *Camponotus*, *Leptothorax*, *Monomyrmex*, *Pseudomyrmex* y *Solenopsis* que depredan pupas.

Parasitoides y depredadores del saltamontes enmascarado del café *Poecilocloeus coffeaphilus* (Orthoptera: Acrididae: Proctolabinae)

Poecilocloeus coffeaphilus es una especie de saltamontes endémico de zonas boscosas en los municipios de Concordia, Salgar y Betulia, en el Suroeste del departamento de Antioquia, en el flanco Oriental de la cordillera Occidental de Colombia, en un rango altitudinal de 1.600 a 1.800 m. El movimiento de los saltamontes ocurre entre los bosques circundantes y el cultivo de café. Es de hábitos polívoros y se alimenta de un amplio número de plantas, entre las que se destacan especies forestales como el cascarillo *Ladenbergia oblongifolia* de la familia Rubiaceae. Igualmente ataca cultivos como el plátano, cítricos, guamo, guanábana y café. La infestación en los cafetales se presenta de forma agregada cuando aparecen las ninfas con la llegada de las primeras lluvias de marzo, principalmente en cafetales cercanos a bosques (Figura 9). Los saltamontes atacan en cientos de individuos que van colonizando





Figura 9.

Enemigos naturales del minador de la hoja del cafeto *Leucoptera coffeella*. **A.** *Closterocerus coffellae*. **B.** *Closterocerus lividus*. **C.** *Zagrammosoma multilineatum*. **D.** *Closterocerus coffellae* parasitando una mina de *Leucoptera coffeella* en café. **E.** Pupas de *Closterocerus coffellae*. **F.** Larva de minador parasitada por un endoparasitoide. **G.** Ectoparasitoide sobre larva de minador. **H.** *Omicron* sp. (Vespidae) abriendo una mina para depredar larvas de *Leucoptera coffeella*. **I-J.** Adulto y ninfas del saltamontes *Poecilocloeus coffeaphilus*. **K.** *Poecilocloeus coffeaphilus* parasitado por nematodos del género *Mermis* sp. (Mermithidae). **L.** Ninfa de *Poecilocloeus* parasitada por el hongo *Metarhizium acridum*. **M.** Ninfa de *Poecilocloeus* parasitada por el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*.

los árboles, con poblaciones de hasta 30-60 ninfas y 15-20 adultos por árbol, ocasionando la defoliación parcial o total de los árboles afectados (Constantino et al., 2018). Igualmente los adultos consumen la pulpa de los frutos dejando los granos expuestos, causando la caída de estos y afectando el desarrollo de los frutos de café.

En Antioquia se han hallado varios enemigos naturales del saltamontes enmascarado del café, siendo el principal el nematodo *Mermis* sp. (Mermithidae), que parasita al insecto (Figura 9). Estos nematodos requieren dos años para desarrollar cada generación; con las lluvias, las hembras apareadas salen del suelo y ovipositan en la vegetación. Los saltamontes consumen la vegetación contaminada con los huevos y en su tubo digestivo eclosionan los nematodos, quienes permanecen en los saltamontes de 4 a 10 semanas, y al madurar, la larva sale del hospedante matándolo y, posteriormente cae al suelo donde entran en diapausa hasta el año siguiente para parasitar una nueva generación de saltamontes.

Entre los principales depredadores se hallaron ninfas y adultos de tres especies de mantis: mantis hoja *Acanthops centralis* (Mantodea: Acanthopidae), *Acontista cordillerae* y *Acontista multicolor* (Mantodea: Acanthopidae) (Figura 9). Estos se observaron depredando ninfas de *P. coffeaphilus*. En cuanto a chinches asesinas, la principal especie hallada fue *Zelus vespiformis* (Hemiptera: Reduviidae).

Con respecto a hongos entomopatógenos, se halló en el campo una cepa de *B. bassiana* (Hypocreales: Clavicipitaceae). Esta cepa fue recolectada, aislada y depositada en el cepario de hongos entomopatógenos de Cenicafé. En pruebas de laboratorio se evaluó un aislamiento del hongo *Metarhizium acridum*, específico para saltamontes, logrando mortalidades del 100%, al cabo de cinco días de asperjados los saltamontes, a una concentración de 1×10^7 conidias/mL (Constantino et al., 2018) (Figura 9).

Debido a la riqueza de enemigos naturales que presenta esta especie de saltamontes en la región, su manejo debe enfocarse

al uso de insecticidas biológicos en una aproximación agroecológica, para no afectar la fauna benéfica y evitar que las poblaciones se incrementen por desequilibrios producto de la aplicación generalizada de insecticidas químicos de amplio espectro.

Parasitoides y depredadores de la mosca blanca lanuda *Aleurothrixus floccosus* (Hemiptera: Aleyrodidae)

A. floccosus es una especie que prevalece en períodos secos. Durante las lluvias las poblaciones disminuyen, ya que los adultos son insectos frágiles y son lavados de la vegetación. Es plaga importante de los cítricos, pero también se ha reportado en cultivos como el aguacate y el café. Su presencia en cultivos de café es ocasional y los ataques siempre han estado relacionados con la aplicación de insecticidas de amplio espectro de acción, tipo piretroides, para el control de otras plagas en cultivos asociados como el aguacate, lulo y granadilla. Los adultos son insectos voladores, tienen el cuerpo y las alas membranosas recubiertas de cera blanca. Miden 1,5 mm y se parecen a polillas diminutas. Los adultos se alimentan de la savia en el envés de las hojas tiernas. Los puntos de alimentación que hacen las ninfas y adultos causan manchas cloróticas en las hojas. Debido a su comportamiento alimenticio de succionar la savia y las características de su aparato digestivo, son insectos que en el estado de ninfas excretan importantes volúmenes de mielecilla que expulsan por el ano, el cual se deposita sobre las hojas del cafeto, lo cual favorece el desarrollo del hongo *Capnodium* sp., que causa la fumagina, la cual se observa sobre las hojas como una cubierta negra. Esto ocasiona una reducción en la capacidad fotosintética, producto del crecimiento del hongo, la mielecilla y abundante lanosidad.

En Colombia, *A. floccosus* posee una cantidad de enemigos naturales tales como avispidas parasitoides de la familia Aphelinidae: *Encarsia citrella*, *E. aleurothrix*, *E. luteola*, *E. basicinta*, una de la familia Signiphoridae:

Signiphora aleyrodis y una especie de la familia Platygasteridae: *Amitus spiniferus*. Igualmente, los huevos y ninfas de la mosca blanca lanuda son depredados por los coccinélidos *Azya orbigera*, *C. sanguinea*, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) y por larvas de crisopa *Chrysoperla* sp. (Neuroptera: Chrysoperlidae) (Figura 10). Los hongos entomopatógenos *Aschersonia aleyrodis* y *Lecanicillium lecanii* son importantes controladores naturales de las poblaciones de mosca blanca lanuda. Debido a que *A. floccosus* presenta varios enemigos naturales que regulan naturalmente las poblaciones de mosca blanca, se recomienda la aplicación de un producto biológico selectivo a la fauna benéfica como el hongo entomopatógeno *L. lecanii*, que es específico para mosca blanca, en una concentración de 1×10^9 conidias/L de agua en el envés de las hojas afectadas con presencia de adultos y ninfas.

Parasitoides de la cochinilla de la raíz *Puto barberi* (Hemiptera: Coccoidea: Putoidea)

Puto barberi es la especie de cochinilla más abundante en los cafetales de Colombia. Presente en la raíz principal en plantas en almácigo y levante. Son insectos de hábito chupador y se alimentan de la savia de las raíces. Son pequeñas, de forma ovalada o redondeada, generalmente cubiertas por una capa cerosa blanca en la superficie dorsal y su cuerpo es de consistencia blanda y tamaño de 3 a 10 mm. Presenta setas cerosas caudales largas en la periferia. Las cochinillas presentan una relación mutualista (trofobiosis) con varias especies de hormigas, en la cual ambas se benefician. En este caso las hormigas se alimentan de la excreción azucarada o miel de rocío producida por las cochinillas y en contraprestación las cochinillas son protegidas por las hormigas del ataque de parasitoides y depredadores. Adicionalmente les ayudan a dispersarse. Es la especie más común en café y ataca en forma aleatoria. Se encuentra asociada en las raíces de muchas arvenses como escoba dura *Sida rhombifolia* (Malvaceae), papunga

Bidens pilosa (Asteraceae) y venadillo *Erigeron bonariensis* (Asteraceae).

Entre los enemigos naturales más importantes reportados en Colombia están dos especies de avispas de la familia Encyrtidae pertenecientes a los géneros *Aenasius* sp. y *Hambletonia* sp. (Gil et al., 2016). Todas las especies del género *Aenasius* y *Hambletonia* son endoparasitoides solitarios de insectos de la familia Pseudococcidae (Noyes, 1995). Los estados adultos de estas dos especies de parasitoides se alimentan del néctar de las flores y secreciones azucaradas de algunas arvenses, por consiguiente el manejo selectivo de arvenses nobles en las calles del cafetal y los bordes del cultivo son importantes para mantener coberturas de plantas nectaríferas y melíferas que sirven de albergue y sustrato alimenticio a la fauna benéfica (Benavides et al., 2013).

Parasitoides y depredadores de la araña roja del café *Oligonychus yothersi* (Acari: Tetranychidae)

Oligonychus yothersi es un ácaro de hábitos polípagos. Las ninfas y adultos chupan el contenido de la savia de las células de las hojas desecándolas y causando manchas en los sitios de alimentación, que se manifiestan luego en una coloración bronceada característica en la haz de las hojas afectadas (Cenicafé, 2011).

La araña roja del café es una especie estacional que se presenta en períodos prolongados de sequía y altas temperaturas. Cuando las épocas de lluvias llegan se reducen las poblaciones. Generalmente, las infestaciones comienzan en lotes de café cercanos a carreteras o caminos destapados, ocasionando que el polvo se deposite sobre las hojas. Igualmente se tiene documentado el efecto de la deposición de ceniza volcánica sobre el follaje de café, la cual tiene una acción favorable para ciertas plagas como la araña roja *O. yothersi* (Gil et al., 2013), mientras que para otros insectos, depredadores y parasitoides, la ceniza ejerce un control





Figura 10.

Parasitoides de pupas de la mosca blanca lanuda *Aleurothrix floccosus*. **A.** *Amitus spiniferus* (Platygastridae) **B.** *Encarsia hispida* (Aphelinidae) **C.** *Signiphora aleyrodis* (Signiphoridae). **D.** Larva de *Chrysoperla* sp. depredando ninfas de mosca blanca. **E.** larva de *Ocyrtamus giganteus* (Syrphidae). **F-G.** *Aprostocetus* sp (Eulophidae) parasitoides de la escama verde. **H.** Larva de *Stethorus* sp. depredando araña roja *Oligonychus yothersi*. **I.** *Socius* sp. (Reduviidae) depredador generalista. **J.** *Azya orbigerana* (Coccinellidae) depredando escama verde *Coccus viridis*. **K.** *Cycloneda sanguinea*. **L.** *Harmonia axyridis*. **M-O.** Larvas de *Chrysoperla* depredadores de araña roja

físico al actuar como abrasivo, eliminando la fauna benéfica. En el caso de la araña roja, el hábito de producir un tejido sedoso sobre la haz de las hojas, las partículas de polvo y ceniza que quedan atrapadas en la cubierta de seda, le ofrecen protección y refugio contra los depredadores.

En Colombia, las poblaciones de araña roja son reguladas naturalmente por varias especies de depredadores, siendo *Stethorus* sp. (Coleoptera: Coccinellidae) el enemigo natural más abundante. Este coleóptero negro y de tamaño pequeño, de 1,0 a 1,3 mm de longitud, se observa consumiendo todos los estados biológicos (huevos, larvas, ninfas y adultos) de *O. yothersi*, y es frecuente encontrar en una hoja de café hasta cinco estados entre larvas y adultos de este depredador (Figura 10).

En los cafetales también se han registrado otras especies de depredadores generalistas de araña roja de la familia Coccinellidae como *A. orbigera*, *C. sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Scymnus* sp., *Psyllobora confluens* y *Brachiacantha bistrifulata* (Coleoptera: Coccinellidae). El ácaro depredador *Phytoseiulus* sp. (Acari: Phytoseiidae) también se observó depredando todos los estados de araña roja. Este ácaro de color amarillo translúcido se refugia en las domacias de las hojas de café, que son cavidades que se encuentran a lo largo de la nervadura central en el envés de las hojas. Igualmente las larvas y adultos de *Chrysoperla* sp. (Neuroptera: Chrysopidae) (Figura 10) se observaron ejerciendo control natural sobre las poblaciones de este ácaro y otros insectos depredadores de la familia Staphylinidae (*Oligota* sp.) y varias especies de Diptera (Syrphidae) (Gil et al., 2013).

Parasitoides y depredadores del gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)

Es una especie de lepidóptero de amplia distribución en Suramérica y Centroamérica, donde se tiene reportada como una plaga de diversos cultivos, por sus hábitos

polípagos y voracidad. *S. frugiperda* tiene más de 62 especies de plantas hospedantes, principalmente gramíneas y cultivos como maíz, arroz, sorgo, trigo, avena, caña de azúcar, maní, ajonjolí, café, soya, tabaco, alfalfa, papa, berenjena y plantas hortícolas. Las larvas actúan como “trozadores” o “tierreros” en los cultivos; durante el día permanecen ocultas bajo el suelo, enroscados en forma de “C”, cerca de las plantas que atacan, y durante la noche trozan las plántulas. En almácigos de café las larvas trozan las plántulas cerca al cuello de la raíz y consumen las hojas cotiledonales. En resiembras de café pueden observarse árboles descortezados, parcial o totalmente, más arriba del cuello de la raíz. El descortezado total que se asemeja a un anillado, ocasiona la interrupción del flujo de savia y la planta se marchita.

Para no afectar la fauna benéfica, el mejor método de control del gusano trozador es mediante el uso de cebos tóxicos preparados a base de afrecho o salvado de trigo impregnado con melaza y un insecticida de contacto. Estos cebos se preparan mezclando 1 L de un insecticida químico con 4 L de agua, 1 L de melaza y 15 kg de salvado. Igualmente, el uso de la bacteria *Bacillus thuringiensis*, aplicado en el cuello de la raíz y el tallo, son una opción de control biológico eficaz. Entre los enemigos naturales hallados en Colombia se encuentran:

Parasitoides de huevos: *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae), *Trichogramma atopovirilia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), *Chelonus insularis* (Hymenoptera: Braconidae), Parasitoides de larvas: *Euplectrus plathypenae* (Hymenoptera: Eulophidae), *Cotesia marginiventris*, *Meteorus laphygmae* (Hymenoptera: Braconidae), *Eiphosoma vitticole* (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Sarcophaga* sp., *Sarcodexia sternodontis* (Diptera: Sarcophagidae), *Archytas analis*, *Archytas marmoratus*, *Gonia crassicornis*, *Lespesia* sp., *Voria* sp., *Winthemia quadripustulata* sp. (Diptera: Tachinidae) y parasitoides de adultos: *Noctuidonema guyanense* (Nematoda: Acugutturidae) (Figura 11) (Cave, 1993; CABI, 2018).



Parasitoides y depredadores del gusano trozador de los almácigos de café *Spodoptera latifascia* (Lepidoptera: Noctuidae)

En la zona cafetera se le conoce con el nombre vulgar de gusano tierrero o trozador del café, que aplica generalmente para la especie *Spodoptera frugiperda*, con la cual se le suele confundir; sin embargo, el reporte de *Spodoptera latifascia* atacando café es un nuevo registro de hospedante. El patrón de manchas negras dorsales en forma de media luna que presenta la larva es un carácter diagnóstico de la especie (Figura 11). *S. latifascia* presenta una distribución amplia desde Norte América hasta Suramérica, en un rango altitudinal entre 1.000 a 2.000 m. *S. latifascia* es una especie de hábitos polípagos, que se alimenta de una gran variedad de plantas de diferentes familias, entre las que se reportan el tomate *Lycopersicon esculentum*, papa *Solanum tuberosum* (Solanaceae), lechuga común *Lactuca sativa* (Asteraceae), maíz *Zea mays* (Poaceae), algodón *Gossypium hirsutum* (Malvaceae) (Pogue, 2002), pimentón *Capsicum annuum* (Solanaceae), cebolla *Allium cepa* (Amaryllidaceae), cítricos *Citrus* sp., (Rutaceae), acelga *Beta vulgaris* var. *cicla*, (Amaranthaceae), girasol *Helianthus annuus* (Asteraceae), alfalfa *Medicago sativa* (Fabaceae) (Robinson et al., 2010), apio *Apium graveolens* (Apiaceae), berenjena *Solanum melongena* (Solanaceae). También ha sido reportada en plantas ornamentales como el *Plumbago* y *Schefflera* (Robinson et al., 2010). En café *Coffea arabica* (Rubiaceae) es un nuevo registro. Los adultos son de hábitos nocturnos, las hembras ovipositan en el envés de las hojas, en grupos de 200-300 huevos de forma gregaria. Es una especie estacional, que aparece con la llegada de las lluvias de abril y octubre en la zona central cafetera. Las larvas actúan como trozadores, permanecen ocultas en la base de los tallos de las plantas huésped y salen en la noche para alimentarse y trozar las plantas.

El daño ocasionado por las larvas de *S. latifascia* en follaje de café se manifiesta por cortes irregulares que hacen las larvas con sus mandíbulas, desde el margen de las hojas hacia el centro de la nervadura central. En plantas completamente defoliadas solo se observó la nervadura central intacta sin la lámina foliar. Se han registrado algunas plantas con el cogollo apical del tallo central trozado; este corte causa retraso en el desarrollo de las plantas afectadas. *S. latifascia* no causa anillamiento o descortezamiento de tallos, ya que no se han encontrado plantas con estos síntomas en lotes afectados con esta especie de gusano tierrero. En Sevilla, Valle, en un lote de café en levante de 5.340 plantas, el porcentaje de daño de *S. latifascia* fue del 75,4%, a partir del número de plantas revisadas que presentaron daño fresco en el follaje (Constantino & Benavides, 2015).

Enemigos naturales que controlan las poblaciones de *S. latifascia*:

- ◆ Parasitoides de huevos: *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae); *T. remus* (Hymenoptera: Scelionidae).
- ◆ Parasitoides de huevos y larvas: *C. insularis*, *Chelonus curvimaculatus* (Hymenoptera: Braconidae).
- ◆ Parasitoides de larvas: *Sarcodexia sternodontis*, *Sarcophaga* sp. (Diptera: Sarcophagidae); *Winthemia rufiventris*, *W. rufopicta*, *Archytas incertus*, *Gonia* sp., *Voria ruralis* (Diptera: Tachinidae); *E. comstockii*, *E. platyhipenae* (Hymenoptera: Eulophidae); *Apanteles marginiventris* sp., *Meteorus laphygmae* (Hymenoptera: Braconidae); *Eiphosoma vitticolle* (Hymenoptera: Ichneumonidae); *Microcharops* sp. (Hymenoptera: Chalcidae).
- ◆ Parasitoides de larvas y pupas: *Archytas marmoratus* (Diptera: Tachinidae).
- ◆ Parasitoides de pupas: *Brachymeria ovata* (Hymenoptera: Chalcidae).



- ♦ Depredadores de huevos y larvas: *C. sanguinea*, *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae); *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthracoridae); *Podisus maculiventris*, *P. connexivus* (Hemiptera: Pentatomidae); *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae); *Polistes erythrocephalus*, *Polybia* sp., *Parachartergus apicalis* (Hymenoptera: Vespidae).
- ♦ Entomopatógenos: virus: *Baculovirus spodoptera* (Caudovirales: Baculoviridae); bacterias: *B. thuringiensis* (Bacillales: Bacillaceae); hongos: *B. bassiana* (Hypocreales: Cordycipitaceae); *M. anisopliae* (Hypocreales: Clavicipitaceae); nematodos: *Steinernema feltiae*, *S. carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae) (Van Lenteren & Bueno, 2003; Holloway et al., 1987; King & Saunders, 1984; Pogue, 2002).

Parasitoides y depredadores de la polilla de cuatro ventanas *Rotschildia orizaba cauca* (Lepidoptera: Saturnidae)

Rotschildia orizaba (Westwood, 1853) es una polilla nocturna grande y vistosa, con una envergadura alar de 12 cm. Se distribuye desde México hasta Bolivia. Está representada por seis subespecies, de las cuales *R. orizaba cauca* Rothschild, 1907, está restringida en las cordilleras Central y Occidental de Colombia, en los departamentos de Antioquia, Caldas, Risaralda, Quindío, Valle y Cauca y *R. orizaba equatorialis* Rothschild, 1907, en el Sur de Colombia (Nariño) y Ecuador.

R. orizaba es una especie de hábitos polípagos. Sus plantas hospedantes incluyen árboles y arbustos como el estoraque *Liquidambar* sp. (Altingiaceae), ligustro *Ligustrum* sp. (Oleaceae), ciruela *Prunus* sp. (Rosaceae), jobo *Spondias mombin* (Anacardiaceae), cítricos *Citrus* sp. (Rutaceae), pomarrosa *Eugenia jambos* (Myrtaceae), cámbulo rojo *Erythrina americana* (Fabaceae) y en café *Coffea arabica* (Rubiaceae)

(Quezada & Rodríguez, 1989; Cárdenas & Posada, 2001). En café se considera una especie ocasional, que aparece debido a desequilibrios causados por la aplicación de plaguicidas que eliminan sus enemigos naturales. Los adultos son de hábitos nocturnos, se observan los vuelos al inicio del período de lluvias. El daño lo ocasiona la larva sobre el follaje. Cuando las poblaciones son altas pueden defoliar completamente un árbol de café.

R. orizaba presenta buen control natural por diferentes especies de avispas y moscas parasitoides (Figura 11). En la etapa de huevo se han registrado especies de avispas del género *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), *Anastatus* (Hymenoptera: Eulophidae) y *Telenomus* (Hymenoptera: Scelionidae). Del estado de pupa *Brachymeria*, *Conura* (Hymenoptera: Chalcidae) y *Belvosia* (Diptera: Tachinidae) (Quezada & Rodríguez, 1989; Cárdenas & Posada, 2001). En el campo se observó al parasitoide de larvas y pupas *Brachymeria* sp. sobre una larva de *Eacles imperialis* que había sido infectada con *B. thuringiensis*. En este caso se corrobora el efecto inocuo que tiene *B. thuringiensis* en la fauna benéfica, ya que es específico para larvas de lepidópteros. Las especies de parasitoides más importantes de *R. orizaba* son *Belvosia nigrifrons* y *Lespesia* sp. (Diptera: Tachinidae). De acuerdo con Quezada & Rodríguez (1989), las poblaciones de *R. orizaba* se encuentran en equilibrio cuando existe un 70% de parasitismo, que unido con otros factores de mortalidad, solo permiten la emergencia de un 10% de las mariposas de sus capullos.

Con respecto a entomopatógenos, las larvas de *Rotschildia* en el campo son susceptibles a la bacteria *B. thuringiensis* (Bt). En septiembre de 2013, en un lote de café afectado por *R. orizaba* en una finca cafetera de Armenia, Quindío, se confirmó el efecto patogénico de la bacteria Bt sobre las larvas de *Rotschildia*, después de asperjado el bioinsecticida sobre las larvas. Este insecticida microbio está elaborado a base de una cepa patogénica (L-BT/K) de la bacteria *B. thuringiensis* var. *Kurstaki*, serotipos 3a y 3b, específico para el control de larvas de lepidópteros.



Figura 11.

A. Larva de *Rothschildia oryzaba* en café. **B.** *Trichogramma* sp. parasitando huevos de *Rothschildia oryzaba*. **C.** *Lysiphlebus testaceipes* (Braconidae) parasitando *Aphis nerii*. **D.** *Lespesia* sp. (Tachinidae) parasitoide de larvas y pupas de *Rothschildia oryzaba*. **E.** Larvas de ectoparasitoide gregario *Euplectrus plathypenae* (Eulophidae) sobre larva de *Spodoptera frugiperda*. **F-G.** *Cotesia marginiventris* (Braconidae) parasitoide de larvas de *Spodoptera frugiperda*. **H.** larva de Sphingidae parasitada por *Cotesia glomerata* (Braconidae). **I.** Larva de *Spodoptera latifascia* parasitada por *Winthemia rufiventris* (Tachinidae) con posturas sobre el dorso detrás de la cabeza. **J.** *Doryctobracon* (Braconidae) parasitando larvas de mosca de la fruta *Anastrepha fraterculus* en fruto de café.

Los efectos de control de larvas de *R. orizaba* que se observaron en los cafetales fueron la disminución del daño fresco, del número promedio de larvas por árbol, deformación y cambio de color de las larvas de un tono verde a negro y pérdida de movilidad. Igualmente, se observaron larvas muertas con consistencia flácida, secas y adheridas de las patas anales que se encontraban descolgadas de las ramas de los árboles de café.

El *Bt* además presenta un control selectivo, que permite la recuperación de la fauna benéfica, la cual ejerce su acción complementaria sobre poblaciones remanentes de la plaga, logrando un verdadero programa de control integrado eficiente y económico.

Parasitoides y depredadores del gusano biringo *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae)

Agrotis ipsilon es una especie de distribución cosmopolita y particularmente en la región Andina en Suramérica, donde es considerada plaga de varios cultivos (Quimbayo et al., 2010). Tiene un amplio número de plantas hospedantes, tanto cultivadas como silvestres.

En Colombia los cultivos más afectados son maíz, sorgo, arroz, algodón, frijol, tabaco, ajonjolí, maní, papa, tomate, cebolla, repollo, zanahoria, girasol, soya, fresa y varias plantas ornamentales y malezas, principalmente gramíneas, bledo *Amaranthus dubius* y paico *Chenopodium anthelminticum* (Vélez, 1997). Tienen mayor preferencia por las arvenses y los cultivos son atacados cuando éstas han sido consumidas o eliminadas con herbicidas.

El principal daño en café se presenta en siembras nuevas de menos de ocho meses de edad, en lotes donde antes hubo cultivos de maíz o pastos de forraje para ganado. El daño lo ocasiona la larva con sus mandíbulas cuando muerde y roe los tallos de café, causando un anillado parcial o total de la corteza, el cual puede darse en el cuello de la raíz principal a unos 5 cm de profundidad,

cuando las larvas están pequeñas y hasta 8 cm por encima del cuello de la raíz, cuando la larva está en quinto estadio de desarrollo. El anillado es de forma irregular y con los bordes de las lesiones roídos, lesiones que pueden confundirse con el anillado causado por babosas, pero en estas el anillado es parejo con cortes regulares. También se asemejan al daño causado por el gusano trozador y descortezador del tallo de café *S. frugiperda*, pero en esta especie los bordes de los cortes sobre la corteza del tallo son de forma aserrada (Constantino et al., 2013). Cuando el anillado de la corteza del tallo es total, se interrumpe el flujo de savia y la planta afectada se marchita. *A. ipsilon* presenta muchos enemigos naturales específicos, que se usan para el control de sus poblaciones. Entre los más importantes están los parasitoides de huevos como *T. pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) y *Telenomus* sp. (Scelionidae). Las larvas son parasitadas por moscas de la familia Tachinidae tales como *Linnaemya compta*, *Gonia lineata*, *Eucelatoria heliothis* y *Architas cirphis*; así como por las avispas *C. marginiventris*, *Apanteles* sp., *Meteorus* sp. (Hymenoptera: Braconidae), *Ophion flavidus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) y *Spilochalcis femorata* (Hymenoptera: Chalcidae). En cuanto a depredadores, las larvas son depredadas por avispas del género *Polistes* sp. (Hymenoptera: Vespidae) y chinches de los géneros *Zelus* sp. (Hemiptera: Reduviidae) y *Podisus* sp. (Hemiptera: Pentatomidae) (Vélez, 1997; Coto & Saunders, 2004). El uso de formulaciones comerciales de la bacteria *B. thuringiensis*, aplicado en horas de la tarde, es efectivo para el control de larvas, ya que este agente entomopatógeno es específico para larvas de lepidópteros.

Parasitoides y depredadores del falso gusano biringo *Feltia subterranea* (Lepidoptera: Noctuidae)

Feltia subterranea se distribuye desde el Sur de Estados Unidos, todo Centro América y Suramérica donde es considerada plaga de varios cultivos (Quimbayo et al., 2010; Coto &



Saunders, 2004). Tiene un amplio número de plantas hospedantes, tanto cultivadas como silvestres (cacao, café, caña de azúcar, maíz, pastos).

La apariencia de las larvas es similar a la de *Agrotis ipsilon*, pero de textura robusta y piel corácea, gris oscuro y cabeza negra. Las larvas se alimentan de noche, en el día permanecen enterradas en el suelo hasta una profundidad de 20 cm, o debajo de materia orgánica en descomposición o residuos de cosecha. Las larvas salen en la noche y se alimentan de follaje en plántulas en levante cuando están pequeñas. Las larvas grandes trozan los tallos cerca de la superficie del suelo. En plántulas de café en levante, de menos de ocho meses, anillan los tallos causando el marchitamiento de las plántulas. Se enrollan cuando las molestan. Pueden subsistir hasta un mes en residuos de cosechas y socas de maíz.

Los principales enemigos de *Feltia subterranea* reportados son:

- ◆ Parasitoides de larvas: *Apanteles griffini*, *C. insularis*, *Meteorus laeentrus*, *Meteorus laphygmae*, *Microgaster feltiae* (Hymenoptera: Braconidae), *Lespesia archippivora* (Riley), *Arcoglossa vetula* Rinhard, *Linnaemya comta* (Fallen), *Linnaemya* sp., *Zenilla blanda* (Diptera: Tachinidae).
- ◆ Parasitoides de larvas y pupas: *Eniscopilus* sp., *Ichneumon* sp., *Netelia semirufa* (Hymenoptera: Ichneumonidae) (Coto & Saunders, 2004).

- ◆ Depredadores de larvas: *Podisus* sp. (Hemiptera: Pentatomidae); *Polistes erythrocephalus*, *Polybia* sp, *Parachartergus apicalis* (Hymenoptera: Vespidae) (Figura 11).

Parasitoides y depredadores del falso medidor *Chrysodeixis includens* (Lepidoptera: Noctuidae)

Incluido anteriormente en el género *Pseudoplusia* y luego transferido al género *Chrysodeixis*. El falso medidor es una especie ampliamente distribuida desde el Sur de Estados Unidos, todo Centro América y Suramérica. La larva se alimenta del follaje de varios cultivos como girasol *Helianthus annuus* L., soya *Glycine max* (L.), alfalfa *Medicago sativa* L., algodón *Gossypium hirsutum* L., frijol *Phaseolus vulgaris* L., linaza *Linum usitatissimum* L., tabaco *Nicotiana tabacum* L. y café *Coffea arabica* (Artigas, 1994). Las larvas se alimentan sobre el follaje de café, causando perforaciones pequeñas y luego en la medida que las larvas crecen dejan solo la nervadura central. El principal parasitoide primario es *C. truncatellum* (Hymenoptera: Encyrtidae) (Cárdenas & Posada, 2001). Esta especie de parasitoide presenta parasitismo poliembriónico, condición en la que el huevo depositado en el huésped se divide asexualmente produciendo multitud de nuevos individuos (Figura 7).

En la Tabla 2 se presenta el listado de algunos enemigos naturales de plagas del cultivo de café en Colombia.

Tabla 2. Especies de enemigos naturales de artrópodos fitófagos del cultivo del café en Colombia. Convenciones: (H: huevos, N: ninfas, L: larvas, P: pupas, A: adultos).

Plaga huésped principal/potencial	Enemigo natural	Orden/Familia	Hábitos
Broca del café <i>Hypothenemus hampei</i>	<i>Phymastichus coffea</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide A
	<i>Prorops nasuta</i>	Hymenoptera: Bethyidae	Ectoparasitoide L
	<i>Cephalonomia stephanoderis</i>	Hymenoptera: Bethyidae	Ectoparasitoide L
	<i>Cryptoxilos</i> sp.	Hymenoptera: Braconidae	Endoparasitoide L
	<i>Cathartus quadricollis</i>	Coleoptera: Silvanidae	Depredador H, L, P, A
	<i>Ahasverus advena</i>	Coleoptera: Silvanidae	Depredador H,L,P,A
	<i>Monanus</i> sp.	Coleoptera: Silvanidae	Depredador H,L,P
	<i>Europs</i> sp.	Coleoptera: Silvanidae	Depredador H,L,P
	<i>Xylocoris</i> sp.	Hemiptera: Anthocoridae	Depredador H,L,P
	<i>Calliodes</i> sp.	Hemiptera: Anthocoridae	Depredador H,L,P
	<i>Scoloposcelis</i> sp.	Hemiptera: Anthocoridae	Depredador H,L,P
	<i>Solenopsis picea</i>	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P
	<i>Crematogaster crinosa</i>	Hymenoptera: Formicidae	Depredador L,A
	<i>Cremaogaster curvispinosa</i>	Hymenoptera: Formicidae	Depredador L,A
	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P
	<i>Pheidole</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador A
	<i>Brachymyrmex</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador L,A
	<i>Pseudomyrmex</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P,A
	<i>Mycocepurus</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P,A
	<i>Dorymyrmex</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P,A
	<i>Prenolepis</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P,A
	<i>Wasmannia</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador H,L,P
	<i>Azteca</i> sp.	Hymenoptera: Formicidae	Depredador A
	<i>Steinernema colombiense</i>	Nematoda: Steinernematidae	Parasitos L,P,A
	<i>Steinernema feltiae</i>	Nematoda: Steinernematidae	Parasitos L,P,A
	<i>Steinernema carpocapsae</i>	Nematoda: Steinernematidae	Parasitos L,P,A
	<i>Heterorhabditis bacteriophora</i>	Nematoda: Steinernematidae	Parasitos L,P,A
	<i>Beauveria bassiana</i>	Hypocreales: Cordycipitaceae	Entomopatógeno L,P,A
	<i>Metarhizium anisopliae</i>	Hypocreales: Clavicipitaceae	Entomopatógeno L,P,A
	<i>Fusarium oxysporum</i>	Hypocreales: Nectriaceae	Entomopatógeno A
<i>Paecilomyces lilacinus</i>	Hypocreales: Ophiocordycipitaceae	Entomopatógeno A	
<i>Hirsutella eleutheratorum</i>	Hypocreales: Ophiocordycipitaceae	Entomopatógeno A	

Continúa...



...continuación

Plaga huésped principal/potencial	Enemigo natural	Orden/Familia	Hábitos
Minador de la hoja del café <i>Leucoptera coffeella</i>	<i>Closterocerus coffeellae</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide L
	<i>Closterocerus lividus</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide L
	<i>Zagrammosoma multilineatum</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Ectoparasitoide L
	<i>Phygadeuonidae sarasolai</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Ectoparasitoide L
	<i>Horismenus cupreus</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Ectoparasitoide L,P
	<i>Horismenus sp. nov.</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Ectoparasitoide L,P
	<i>Proacrias coffeae</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Hiperparasitoide L
	<i>Apleurotropis sp.</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Ectoparasitoide L
	<i>Chrysocharis livida</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide L
	<i>Achrysocharoides sp.</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide L
	<i>Allobracon primus</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide L
	<i>Polistes versicolor</i>	Hymenoptera: Vespidae	Depredador L
	<i>Polistes carnifex</i>	Hymenoptera: Vespidae	Depredador L
	<i>Polistes erythrocephalus</i>	Hymenoptera: Vespidae	Depredador L
	<i>Polybia sp.</i>	Hymenoptera: Vespidae	Depredador L
<i>Omicron sp.</i>	Hymenoptera: Vespidae	Depredador L	
Cochinilla de las ramas <i>Planococcus citri</i>	<i>Stethorus sp.</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Cycloneda sanguinea</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Harmonia axyridis</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Psyllobora confluens</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Azya orbiger</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Brachiacantha bistrifurcata</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Scymnus hamatus</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Oligota centralis</i>	Coleoptera: Staphylinidae	Depredador H,N,L,A
	<i>Phytoseiulus sp.</i>	Acari: Phytoseiidae	Depredador N,L,A
	<i>Chrysoperla sp.</i>	Neuroptera: Chrysopidae	Depredador H,L,N,A
<i>Ocyptamus giganteus</i>	Diptera: Syrphidae	Depredador H, L, N	
Cochinilla de la raíz <i>Puto barberi</i>	<i>Leptomastix dactylopii</i>	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,A
	<i>Harmonia axyridis</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,A
	<i>Tenuisvalvae notata</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,A
	<i>Diomus sp.</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,A

Continúa...



...continuación

Plaga huésped principal/potencial	Enemigo natural	Orden/Familia	Hábitos
Escama verde del café <i>Coccus viridis</i>	<i>Aenasius cer. a bolowi</i>	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Hambletonia</i> sp.	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Metaphycus helvolus</i>	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N
	<i>Metaphycus stanleyi</i>	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N
	<i>Anicetus annulatus</i>	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N
	<i>Coccophagus rusti</i>	Hymenoptera: Aphelinidae	Endoparasitoide N
	<i>Marietta caridei</i>	Hymenoptera: Aphelinidae	Endoparasitoide N
	<i>Aprostocetus</i> sp.	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide N
	<i>Signiphora bifasciata</i>	Hymenoptera: Signiphoridae	Hiperparasitoide
	<i>Lecanicillium lecanii</i>	Hypocreales: Clavicipitaceae	Entomopatógeno N,A
	<i>Aschersonia aleyrodis</i>	Hypocreales: Clavicipitaceae	Entomopatógeno N,A
	<i>Azya orbigera</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,A
<i>Ocyptamus giganteus</i>	Diptera: Syrphidae	Depredador H, N, P, A	
Escama circular <i>Saissetia coffeae</i>	<i>Scutellista cyanea</i>	Hymenoptera: Pteromalidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Lecaniobius</i> sp.	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Azya orbigera</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,A
Escama articulada <i>Selenaspidius articulatus</i>	<i>Aspidiotiphagus citrinus</i>	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Aphytis</i> sp.	Hymenoptera: Eulophidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Encarsia citrina</i>	Hymenoptera: Aphelinidae	Endoparasitoide N,A
Cochinilla cerosa <i>Ceroplastes</i> sp.	<i>Scutellista cyanea</i>	Hymenoptera: Pteromalidae	Endoparasitoide N,A
	<i>Aschersonia aleyrodis</i>	Hypocreales: Clavicipitaceae	Entomopatógeno N,A
Mosca blanca lanuda <i>Aleurothrixus floccosus</i>	<i>Coccidencyrtus</i> sp.	Hymenoptera: Encyrtidae	Endoparasitoide N,P
	<i>Signiphora aleyrodis</i>	Hymenoptera: Signiphoridae	Endoparasitoide N,P
	<i>Signiphora townsendi</i>	Hymenoptera: Signiphoridae	Endoparasitoide N,P
	<i>Eretmocerus</i> sp.	Hymenoptera: Aphelinidae	Endoparasitoide N,P
	<i>Encarsia quaintancei</i>	Hymenoptera: Aphelinidae	Endoparasitoide N,P
	<i>Encarsia hispida</i>	Hymenoptera: Aphelinidae	Endoparasitoide N,P
	<i>Amitus spiniferus</i>	Hymenoptera: Platygastridae	Endoparasitoide N,P
	<i>Delphastus pusillus</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,P
	<i>Azya orbigera</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador H,N,P
<i>Chrysoperla</i> sp.	Neuroptera: Chrysopidae	Depredador H,N,P	
Pulgón verde <i>Myzus persicae</i>	<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	Hymenoptera: Braconidae	Endoparasitoide N
	<i>Cycloneda sanguinea</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Azya orbigera</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Harmonia axyridis</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Chrysoperla</i> sp.	Neuroptera: Chrysopidae	Depredador N, A
	<i>Orius tristicolor</i>	Hemiptera: Anthocoridae	Depredador N, A
	<i>Allograpta argentipila</i>	Diptera: Syrphidae	Depredador N, A

Continúa...



...continuación

Plaga huésped principal/potencial	Enemigo natural	Orden/Familia	Hábitos
Pulgón del algodón <i>Aphis gossypii</i>	<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	Hymenoptera: Braconidae	Endoparasitoide N
	<i>Cycloneda sanguinea</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Harmonia axyridis</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Chrysoperla sp.</i>	Neuroptera: Chrysopidae	Depredador N, A
	<i>Allograpta sp.</i>	Diptera: Syrphidae	Depredador N, A
	<i>Baccha bonleyi</i>	Diptera: Syrphidae	Depredador N, A
Pulgón negro de los cítricos <i>Toxoptera aurantii</i>	<i>Aphidius sp.</i>	Hymenoptera: Braconidae	Endoparasitoide N
	<i>Cycloneda sanguinea</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Harmonia axyridis</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Depredador N, A
	<i>Chrysoperla sp.</i>	Neuroptera: Chrysopidae	Depredador N, A
Mosca de la fruta <i>Anastrepha fraterculus</i>	<i>Doryctobracon crawfordi</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L
	<i>Opius anastrephae</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L
	<i>Utetes anastrephae</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L
	<i>Odontosema anastrephae</i>	Hym: Figitidae	Endoparasitoide L
Mosca de la fruta <i>Anastrepha striata</i>	<i>Utetes anastrephae</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L
Mosca del Mediterráneo <i>Ceratitis capitata</i>	<i>Microcrasis sp.</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L
	<i>Doryctobracon areolatus</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L
Mosca azul de la fruta <i>Neosilba sp.</i>	<i>Doryctobracon areolatus</i>	Hym: Braconidae	Endoparasitoide L

Literatura citada

Altieri, M. A., & Nicholls, C. I. (1999). Chapter 39 - Classical biological control in Latin America. past, present, and future. In T.S. Bellows & T.W. Fisher (Eds.), *Handbook of Biological Control*. (pp. 975- 991). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012257305-7/50086-2>

Artigas, J. N. 1994. *Entomología Económica. Insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario (nativos, introducidos y susceptibles de ser introducidos)*. Ediciones Universidad de Concepción.

Askew, R.R., & Shaw, M.R. (1986). Parasitoid communities: their size, structure and development. In J. Waage, & D. Greathead (Eds.), *Insect Parasitoids* (pp. 225-264). Academic Press.



Bacca, R. T. (2011). Conozca las avispidas que hace mas de 15 años se encuentran en sus cafetales atacando la broca. *Brocarta*, 41, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc041.pdf>

Bacca, T., López, J. C., & Benavides Machado, P. (2012). Evaluación de suplementos alimenticios en adultos del parasitoides *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyilidae). *Boletín Científico Centro de Museos de Historia Natural*, 16(1), 89-98.

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

Bellows, T. S. (1993). Introduction of natural enemies for suppression of arthropod pests. In R. Lumsden & J. Vaughn (Eds.), *Pest Management: Biologically Based Technologies* (pp. 82-89). American Chemical Society.

Benavides Machado, P. (2008). Los parasitoides en programas de control biológico. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 114-125). Cenicafé.

Benavides Machado, P., Vera, L. Y.; Gil-Palacio, Z. 2008. Depredadores en el control biológico. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 126-132). Cenicafé.

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

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

Buffington, M. L., & Polaszek, A. (2009). Recent occurrence of *Aphanogmus dictynna* (Waterston) (Hymenoptera: Ceraphronidae) in Kenya - an important hyperparasitoid of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae). *Zootaxa*, 2214, 62-68. <https://www.biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.2214.1.4/0>

Bustillo-Parley, A. E., Cardenas, R., Villalba, D. A., Benavides Machado, P., Orozco, J., & Posada, F. J. (1998). *Manejo integrado de la broca del café: Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia. Cenicafé. <http://hdl.handle.net/10778/848>

Bustillo-Parley, A. E., Cárdenas, R., & Posada, F.J. (2002). Natural enemies and competitors of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) in Colombia. *Neotropical Entomology*, 31(4), 635-639. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000400018>

CABI. (2018). *Invasive Species Compendium: Spodoptera frugiperda* (Fall Armyworm) [Data set]. Retrieved May 24, 2019, from <https://www.cabi.org/isc/datasheet/29810>

Cárdenas, R., & Posada, F.J. 2001. *Los insectos y otros habitantes de cafetales y platanales*. Cenicafé.

Carvalho, G. A., Miranda, J. C., Vilela, F. Z., Moura, A. P., & Moraes, J. C. (2004). Impacto de inseticidas sobre vespas depredadoras e parasitoides e sua eficiência no controle de *Leucoptera coffeella* (Guérin-Mèneville & Perrottet, 1842) (Lepidoptera: Lyonetiidae). *Arquivos do Instituto Biológico*, 71(1), 63-70. <http://www.sbicafe.ufv.br/handle/123456789/1435>

Cave, R. (1993). Parasitoides larvales y rurales de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en Centro America con una clave para las especies encontradas en Honduras. *Ceiba*, 34(1), 33-56.



Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2013). Informe anual Cenicafé 2013. https://www.cenicafe.org/es/publications/InformeAnual_2013.pdf

Clausen, C. P. (1962). *Entomophagous Insects*. McGraw-Hill Co.

Constantino, L. M., Flórez, J. C., Benavides Machado, P., & Bacca, T. (2011). Minador de las hojas del café: Una plaga potencial por efectos del cambio climático. *Avances Técnicos Cenicafé*, 409, 1–12. <http://hdl.handle.net/10778/330>

Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., Martínez, H., Giraldo-Jaramillo, M., & Villegas G., C. (2013). Otros habitantes naturales del cafetal. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 261-306). Cenicafé.

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2011). Informe anual Cenicafé 2011. https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe_anual_completo.pdf

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2014). Informe anual Cenicafé 2014. <https://www.cenicafe.org/es/publications/informeAnualCenicafe2014.pdf>

Constantino, L.M., & Benavides Machado, P. (2017). *Diagnóstico del daño por gusano trozador Spodoptera latifascia (Lepidoptera: Noctuidae) en cultivos de café en levante en el Municipio de Sevilla, Valle* [Informe Técnico - Disciplina de Entomología]. Cenicafé.

Constantino, L.M., Benavides Machado, P., Escobar, S., & Ambrecht, I. (2017). *Capacidad depredadora de hormigas sobre Hypothenemus hampei (Coleoptera: Curculionidae) en condiciones de campo* [Resumen de Congreso 44]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Constantino, L.M., Cadena, O., Cardona, J.M., Benavides Machado, P., Góngora, C. E. (2018). A new Colombian pest species of the genus *Poecilocloeus* Bruner (Orthoptera: Acrididae: Proctolabinae) on coffee, with a key to the Neotropical species. *Insecta Mundi*, 621, 1–25. <https://journals.flvc.org/mundi/article/view/0621>

Coto, D., Saunders, J. L. 2004. *Insectos plaga de cultivos perennes con énfasis en frutales en América Central*. Turrialba, C.A. CATIE. <http://hdl.handle.net/11554/2549>

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

DeBach, P. (1964). *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Reinhold Publishing Corporation.

DeBach, P., & Rosen, D. (1991). *Biological Control by Natural Enemies* (2nd ed.). Cambridge University Press.

Follett, P. A., Kawabata, A., Nelson, R., Asmus, G., Burt, J., Goschke, K., Ewing, C., Gaertner, J., Brill, E., & Geib, S. (2016). Predation by flat bark beetles (Coleoptera: Silvanidae and Laemophloeidae) on coffee berry borer (Coleoptera: Curculionidae) in Hawaii coffee. *Biological Control*, 101, 152-158. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.07.002>

Fragoso, D. B., Guedes, R. N. C., Picanço, M. C., & Zambolim, L. (2002). Insecticide use and organophosphate resistance in the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae). *Bulletin of Entomological Research*, 92(3), 203-212. <https://doi.org/10.1079/BER2002156>

Fragoso, D. B., Guedes, R. N. C., & Ladeira, J. A. (2003). Selection in the evolution of resistance to organophosphates in *Leucoptera coffeella* (Guérin-Mèneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae). *Neotropical Entomology*, 32(2), 329-334. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2003000200020>



Gallego, M. C., & Armbrrecht, I. (2005). Depredación por hormigas sobre la broca del café *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytinae) en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. *Revista Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, 76, 32-40. <http://www.sidalc.net/repdoc/A1859E/A1859E.PDF>

Gauld, I., & Bolton, B. (1996). The Biology of the Hymenoptera. In I. Gauld & B. Bolton (Eds.), *The Hymenoptera* (pp. 8-39). Oxford University Press.

Gil-Palacio, Z., Constantino, L. M., Martínez, H., & Benavides Machado, P. (2013). Aprenda a manejar la arañita roja del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 436, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/473>

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

Giraldo-Jaramillo, M., Galindo-Leva, L.A., Benavides Machado, P. (2011). La arañita roja del café. Biología y hábitos. *Avances Técnicos Cenicafé*, 445, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/395>

Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press.

Greathead, D. J. (1986). Parasitoids in classical biological control. In J. Waage & D. Greathead. (Eds.), *Insect Parasitoids* (pp. 289-318). Academic Press.

Holloway, J. D., Bradley, J. D. & Carter, D. J. (1987). *CIE Guides to Insects of Importance to Man. I. Lepidoptera*. CAB International Institute of Entomology.

Jaramillo, J. (2008). *Biology, ecology and biological control of the coffee berry borer, Hypothenemus hampei (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)*. [Tesis de Doctorado]. Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover.

Jaramillo, J., Borgemeister, C., & Setamou, M. (2006). Field superparasitism by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of adult coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 119(3), 231-237. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00413.x>

King, A. B. S., Saunders, J.L. (1984). *The invertebrate pests of annual food crops in Central America: a guide to their recognition and control*. Overseas Development Administration.

Laiton, L. A., Constantino, L. M., & Benavides Machado, P. (2018). Capacidad depredadora de *Cathartus quadricollis* y *Ahasverus advena* (Coleoptera: Silvanidae) sobre *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae) en laboratorio. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(2), 200-205. <https://doi.org/10.25100/socolen.v44i2.7319>

Larsen, T., Escobar, F., & Armbrrecht, I. (2012). Insectos de los Andes tropicales: Patrones de Diversidad, Procesos y Cambio Global. En S. Herzog., R. Martínez., P. Jorgensen & H. Tiessen (Eds.), *Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales* (pp. 265-286). Instituto Interamericano para la investigación del Cambio Global (IAI); Sao José dos Campo; Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE). <http://www.iai.int/es/post/detail/cambio-climatico-y-biodiversidad-en-los-andes-tropicales>

Le cato, G. L., & Davis, R. (1973). Preferences of the predator *Xylocoris flavipes* (Hemiptera: Anthocoridae) for species and instars of stored-product insects. *Florida Entomologist*, 56(1), 57-59. <https://journals.flvc.org/flaent/article/view/56764>

Lomeli-Flores, R. (2007). *Natural enemies and mortality factors of the coffee leafminer Leucoptera coffeella (Guérin-Ménéville) (Lepidoptera: Lyonetiidae) in Chiapas, Mexico*. [Tesis de Doctorado], Texas A&M University. <http://hdl.handle.net/1969.1/ETD-TAMU-2073>

López-Núñez, J.C. (2008). Nematodos para el control de insectos plagas. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 150-183). Cenicafé.



Maldonado, C. E., & Benavides Machado, P. (2011). Diferenciación genética y biológica del parasitoides de la broca del café, *Prorops nasuta*, en Colombia. *Revista Cenicafé*, 62(2), 41-57. <http://hdl.handle.net/10778/481>

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

Nicholls, C. I. (2008). *Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico*. Editorial Universidad de Antioquia.

Noyes, J.S. (1995). Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea); the genus *Aenasius* Walker, parasitoids of mealybugs. *Bulletin of the Natural History Museum* 64(2), 117-163.

Núñez B., L., Gómez S., R., Guarín, G., & León, G. (2004). Moscas de las frutas (Diptera: Tephritidae) y parasitoides asociados con *Psidium guajava* y *Coffea arabica* en tres municipios de la Provincia de Vélez (Santander, Colombia). Parte 1. Índices de infestación y daño por moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae). *Revista Ciencia & Tecnología Agropecuaria Corpoica* 5(1), 5-12. https://doi.org/10.21930/rcta.vol5_num1_art:16

Paredes, D., Campos, M., & Cayuela, L. (2013). El control biológico de plagas de artrópodos por conservación: Técnicas y estado del arte. *Revista Ecosistemas*, 22(1), 56-61. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/766>

Pérez-Lachaud, G., & Hardy, I. C. W. (1999). Reproductive Biology of *Cephalonomia hyalinipennis* (Hymenoptera: Bethyilidae), a Native Parasitoid of the Coffee Berry Borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae), in Chiapas, Mexico. *Biological Control*, 14(3), 152-158. <https://doi.org/10.1006/bcon.1998.0685>

Philpott, S. M., & Armbrrecht, I. (2006). Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31(4), 369-377. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00793.x>

Pogue, M. G. (2002). *A world revision of the genus Spodoptera Guenee (Lepidoptera: Noctuidae)*. [Memorias de Congreso 43]. American Entomological Society.

Quezada, J. R., Rodríguez, A. (1989). Brote de larvas de *Rotschildia orizaba* (Lepidoptera: Saturniidae) en café, una experiencia en manejo integrado de plagas. *Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica)*, 12, 21-32. <http://hdl.handle.net/11554/5840>

Quimbayo, N., Serna, F., Olivares, T., Angulo, A. (2010). Nóctuidos (Lepidoptera) en cultivos de flores colombianas. *Revista Colombiana de Entomología*, 36(1), 38-46. <http://www.scielo.org.co/pdf/rcen/v36n1/v36n1a08.pdf>

Robinson, G.S., Ackery, P.R., Kitching, I.J., Beccaloni, G.W., Hernández, L.M. (2010). *HOSTS - A Database of the World's Lepidopteran Hostplants* [Database record]. Natural History Museum. <http://www.nhm.ac.uk/hosts>

Rodríguez-Pérez, M.A., Beckage, N.E. (2006). Estrategias co-evolutivas de la interacción entre parasitoides y polidnavirus. *Revista Latinoamericana de Microbiología*, 48(1): 31-43.

Segoli, M., Harari, A.R., Rosenheim, J.A., Bouskila, A., & Keasar, T. (2010). The evolution of polyembryony in parasitoid wasps. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(9), 1807-1819. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02049.x>

Smith, S. M. (1996). Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology*, 41, 375-406. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.002111>



Souza, S. A. S., Resende, A. L. S., Strikis, P. C., Costa, J. R., Ricci, M. S. F., & Aguiar-Menezes, E. L. (2005). Infestação natural de moscas frugívoras (Diptera: Tephritoidea) em café arábica, sob cultivo orgânico arborizado e a pleno sol, em Valença, RJ. *Neotropical Entomology*, 34(4), 639-648. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000400015>

Van den Bosch, R., & Messenger, P.S. (1973). *Biological Control*. Intertext Educational Publisher.

Van den Bosch, R., & Messenger, P. S., & Gutiérrez, A. P. (1982). *An introduction to biological control*. Plenum Press.

Van Driesche, R.G., Hoddle, M.S., & Center, T.D. (2007). *Control de plagas y malezas por enemigos naturales*. USDA; US Forest Service; USDA Forest Health Technology Enterprise Team.

Van Driesche, R., & Bellows, T. S. (1996). *Biological Control*. Chapman and Hall.

Van Lenteren, J.C., Bueno, V.H. 2003. Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl*, 48(2), 123–139.

Vinson, S.B. 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In P.W. Price (Ed.), *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites* (pp. 14-48). Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8732-3>

Vinson, S.B. 1981. Habitat location. In D.A. Nordlund, R.L. Jones, & W.J. Lewis (Eds.), *Semiochemicals: Their Role in Pest Control* (pp.51-77). Wiley & Sons.

Vera-Montoya, L., Gil-Palacio, Z., & Benavides Machado, P. (2007). Identificación de enemigos naturales de *Hypothenemus hampei* en la zona cafetera central colombiana. *Revista Cenicafé*, 58(3), 185-195. <http://hdl.handle.net/10778/144>

Vega, F. E., Infante, F., Castillo, A., & Jaramillo, J. (2009). The coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae): a short review, with recent findings and future research directions. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 2, 129-147.

Vélez, R. (1997). *Agrotis ipsilon*. En *Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado* (pp. 220-225). Editorial Universidad de Antioquia.

Vélez-Hoyos, M., Bustillo, A. E., & Posada, F. J. (2006). Depredación de *Hypothenemus hampei* por hormigas, durante el secado solar del café. *Revista Cenicafé*, 57(3), 198-207. <http://hdl.handle.net/10778/138>

Waage, J. K., & Greathead, D. (1986). *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.

Como citar:

Constantino, L. M. (2020). El control biológico natural. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (36–67). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_3



Control biológico de las plagas de café en Colombia

Carmenza E. Góngora Botero *

Laura A. Laiton Jiménez **

*Investigador Científico III, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0002-3633-1077>

**Asistente de Investigación, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0002-3536-0386>

Como citar:

Góngora, C. E., & Laiton-Jiménez, L. A. (2020). Control biológico en las plagas de café de Colombia. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 68-105). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_4

Definición y métodos de control biológico en el cultivo del café

El control biológico es el uso de “enemigos naturales” tales como: poblaciones de patógenos, parasitoides, predadores, antagonistas o competidores con el propósito de suprimir una plaga de insectos, disminuyendo su abundancia y el daño que causa al cultivo agrícola que se quiera proteger.

Los métodos de control biológico involucran el uso de enemigos naturales para disminuir los niveles de las poblaciones de las plagas de insectos, entre los que se encuentran (Van Driesche & Bellows Jr, 1996):

- ♦ Conservación
- ♦ Introducción de nuevas especies de enemigos naturales
- ♦ Aumentación.

Conservación

Está relacionada directamente con la actividad humana y busca identificar y rectificar influencias negativas que supriman los enemigos naturales, y aumenten los hábitats apropiados para su desarrollo. Se presume que las especies de enemigos naturales coexisten con la plaga y tienen el potencial, si se les da la oportunidad, de suprimirla. Esta presunción es posiblemente verdadera para algunas plagas, específicamente para las endémicas, pero no para aquellas introducidas en donde en el hábitat no se han encontrado y coevolucionado sus enemigos naturales.

En el caso de algunas plagas del café de Colombia, el control biológico por conservación es una estrategia que ha permitido la regulación del minador de la hoja

del café *Leucoptera coffeella*. La hembra de este insecto puede depositar 70 huevos en las hojas del café, la larva emerge por la parte inferior del huevo y consumen la epidermis de la hoja penetrando el mesófilo del tejido. Cuando completa su desarrollo, la larva rompe la epidermis de la hoja haciendo un corte en forma de media luna. Se considera una de las principales plagas del cultivo del café *Coffea arabica* en la región neotropical, ocasionando pérdidas en rendimiento hasta del 80%, en países como Brasil. Sin embargo, en Colombia los ataques han sido esporádicos y las investigaciones realizadas en Cenicafé han permitido identificar siete especies de parasitoides que controlan este insecto: *Closterocerus coffeellae*, *Closterocerus lividus*, *Zagrammosoma multilineatum*, *Pnigalio sarasolai*, *Horismenus* sp., *Horismenus* n. sp., y *Apleurotropis* n. (David- Rueda et al., 2016).

Los resultados mostraron promedios de infestación del minador inferiores al 2% y promedios de parasitismo que oscilaron entre 58% y 89%. El controlador natural más abundante fue *C. coffeellae*. Se recomienda el manejo de esta plaga, a partir de una estrategia de control biológico por conservación (David-Rueda et al., 2016).

Introducción de nuevas especies de enemigos naturales

En muchos cultivos agrícolas las plagas no nativas o introducidas son un problema, para este tipo de plagas el control natural por conservación no es una opción, debido a que los enemigos naturales están ausentes. En estos casos la introducción de enemigos naturales provenientes de los lugares nativos de la plaga es una necesidad y es una medida que históricamente ha mostrado ser efectiva. La identificación de estos enemigos naturales en los lugares nativos de la plaga se da por observación, luego los especímenes son generalmente recolectados y enviados al país o lugar donde la plaga fue introducida para ser sometidos a apropiadas cuarentenas; estos enemigos son liberados para que cumplan su función.

En el caso de la broca del café, entre los años de 1989 y 1990, se introdujeron al país los parasitoides betílidos *Prorops nasuta* y *Cephalonomia stephanoderis* que parasitan larvas de la broca, al igual que *Phymastichus coffea*, en 1995, que parasita adultos de la broca. Estos tres parasitoides fueron importados de África a Colombia para el control de la broca (Benavides, 2008), dando inicio a su cría masiva y liberación en cafetales afectados; hasta el año 2000 hubo producción y liberación masiva de estos parasitoides. Se liberaron en Colombia alrededor de 2.000 millones de individuos de *C. stephanoderis* (Betrem) y cerca de 500 millones de *P. nasuta* (Waterston); después de 15 años, se recolectaron muestras de café infestado con broca, la que a su vez estaba parasitada con *P. nasuta*, en siete departamentos de Colombia, demostrándose que esta especie logró adaptarse a las condiciones del ecosistema cafetero colombiano, estableciéndose y contribuyendo al control natural de poblaciones de broca en el campo (Maldonado & Benavides, 2008).

Las introducciones de especies de enemigos naturales tienen ventajas sobre otros tipos de control natural, ya que estos se mantienen y son menos costosos a largo plazo. A medida que los nuevos enemigos naturales son obtenidos, nuevas medidas de conservación son necesarias para que las especies introducidas se adapten y perduren en el medio ambiente y sean efectivas. Este tipo de introducciones requiere conocimiento acerca de la etología tanto de la plaga como del biocontrolador y de los ecosistemas donde se introducen.

Adicionalmente, se han identificado fuerzas negativas que afectan algunas clases de enemigos naturales como son el polvo y cenizas en las hojas (Flaherty & Huffaker, 1970), elementos altamente abrasivos y desecantes; las zonas cafeteras de muchos países productores de café, especialmente en Centro y Suramérica, incluyendo Colombia, corresponden a zonas con volcanes activos y es interesante destacar

que las grandes epidemias de araña roja en la zona cafetera colombiana (Gil et al., 2015) al igual que en Costa Rica (Wille & Fuentes, 1975) estuvieron asociadas a la emisión de cenizas volcánicas que pudieron disminuir las poblaciones de biocontroladores.

Aumentación

Cuando los enemigos naturales no están presentes en el ambiente (por ejemplo, en el caso de invernaderos) o su número es tan reducido que no son suficientes para realizar un control efectivo de la plaga, se requiere de una estrategia conocida como “aumentación”. Las introducciones pueden darse de dos maneras: liberaciones inoculativas o liberaciones inundativas, también conocidas como liberaciones en masa.

En las liberaciones inoculativas, en las etapas iniciales del cultivo se libera un número reducido de enemigos naturales, con la intención de que se reproduzcan y las progenies lleven a cabo el control de las plagas, por largos períodos de tiempo, a medida que crece el cultivo. Las liberaciones en masa se producen cuando la reproducción de los enemigos naturales es insuficiente para que se realice el control de la plaga y, por lo tanto, es necesario liberar una alta cantidad del enemigo natural en esa primera generación.

En el caso del control de la broca del café con el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*, para que el control del insecto sea eficiente y la población de broca se mantenga por debajo del nivel de daño económico al cultivo, se requiere de liberaciones masivas a concentraciones de 2×10^{10} esporas/L y aplicaciones de 50 cm³/árbol asperjados a las ramas (Góngora, 2011; Góngora et al., 2009) asegurando la aspersion de un hongo de excelente calidad.

Generalmente, el método de liberación en masa se usa para el control de plagas no endémicas o foráneas, y los principales inconvenientes radican en los costos, la calidad y la efectividad del organismo que

se está aplicando. Los costos de producir los biocontroladores van a limitar su uso y la producción va a depender del valor del cultivo, de tal manera que el biocontrolador debe competir económicamente con otros métodos de control. Para que el controlador sea eficiente se requiere de altos estándares de calidad en el proceso de producción de los biocontroladores.

Control biológico en la caficultura colombiana

Colombia es un país que se caracteriza por su tremenda diversidad biológica, incluyendo biocontroladores y entomopatógenos. Bustillo (2002) realizó una recopilación de las especies de hongos registradas atacando insectos y ácaros en diversos cultivos agrícolas de importancia comercial (yuca, pastos, arroz, maíz, cítricos, frutales, algodón, caña de azúcar, morera, palma africana, algodón, plátano, palma de aceite, tabaco, hortalizas, cacao, frijol, haba, arveja, maní, trigo, soya, ajonjolí, ornamentales, tomate, zanahoria, ciprés, pino y flores) en diferentes localidades de Colombia.

Esta recopilación resume los hallazgos de varios autores entre 1972 y 1995, y registros encontrados en publicaciones del Instituto Colombiano Agropecuario ICA. El autor reporta la especie *B. bassiana* y *Metarhizium anisopliae* (Figura 12), como las más frecuentes, las cuales se encuentran atacando 38 y 25 diferentes especies de insectos, respectivamente; le sigue *Nomuraea rileyi* encontrada en 19 especies, *Entomophthora* spp. que ataca 17 especies, y *Aschersonia aleyrodís* y *Verticillium* hoy *Lecanicillium lecani* atacando 13 especies de insectos. En menor número se encontraron *Paecilomyces* spp., *Myiophagus* sp., *Cordiceps* sp., *Hirsutella thompsonii*, *Isaria* sp. y *Symmetatium*. Adicionalmente, atacando unas pocas especies se registraron *Conidiobolus coronatus*, *Sporotrichum*, *Erynia*, *Sporodiniella*, *Podonectria*, *Cladosporium*, *Fusarium* y *Aspergillus*.



Figura 12.

Hongos entomopatógenos
A. *Beauveria bassiana* y
B. *Metarhizium anisopliae*
 creciendo en medio de cultivo
 PDA. **C.** Broca del café
 infectada con *M. anisopliae*.

El Manual Cafetero del año 2013 (Constantino et al., 2013) también recopila la información del gran número de parasitoides y depredadores encontrados en el cultivo del café. En donde se reportan al menos 30 depredadores y parasitoides. Estos hallazgos demuestran la amplia diversidad y recursos biológicos que se encuentran en el país. El hecho de contar con tres cadenas montañosas, selva y llanos, un rango amplio de microclimas, con alta humedad relativa y condiciones de temperaturas óptimas para el crecimiento de artrópodos y microorganismos, son características que permiten el desarrollo de esta gran diversidad de biocontroladores.

En la caficultura colombiana existen varios insectos que se consideran plagas, debido a que causan daño económico sobre el cultivo, siendo hoy en día las de mayor importancia la

broca del café y las cochinillas de las raíces. Sin embargo, es mayor el número de otros insectos que pudiéndose alimentar en los cafetales y depositar sus huevos, como es el caso del minador de la hoja del café, no ocasionan un daño económico sobre el cultivo y en parte esto se debe a la cantidad de entomopatógenos, depredadores y parasitoides que existen para su control natural en el ecosistema.

Interacción broca del café y *B. bassiana*

En Colombia la principal plaga del café *C. arabica* es la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytinae), que

fue encontrada atacando frutos en el año 1988, en el departamento de Nariño, y su llegada obligó a Cenicafé a realizar una búsqueda intensiva de controladores naturales de la plaga tanto dentro como fuera del país.

Debido a que en el país la mayoría de los caficultores viven en su finca y su experiencia y tradición en el uso intensivo de insecticidas químicos es reducida; adicionalmente, considerando que las poblaciones de otras plagas potenciales del café y otros cultivos presentes en las fincas no requieren control dada la alta riqueza y abundancia de enemigos naturales, que también pueden ser insectos, y que mantienen el equilibrio biológico en los ecosistemas cafeteros, era una prioridad usar controladores naturales como una alternativa ambientalmente responsable y amigable para el control de la broca.

El primer controlador natural que se encontró atacando la broca del café fue el hongo entomopatógeno *B. bassiana* (Balsamo) Vuillemin (Posada & Bustillo, 1994), hoy en día clasificado como *B. bassiana* (Hypocreales: Clavicipitaceae) (Imoulan et al., 2017). Los hongos patógenos de insectos, o entomopatógenos, penetran, invaden y se multiplican dentro de los insectos. En general, no requieren ser ingeridos por el insecto para causar la enfermedad, ya que pueden penetrar a través de su cutícula. Su crecimiento y desarrollo está limitado principalmente por condiciones medioambientales adversas, especialmente la radiación solar, la baja humedad y las altas temperaturas.

Las unidades de reproducción de estos hongos se conocen como conidias, que usualmente son las que infectan a los insectos. El proceso de infección puede dividirse en tres etapas: 1. Adhesión de las conidias a la cutícula del insecto, y germinación; 2. Penetración de la cutícula del insecto; 3. Desarrollo del hongo en el interior del insecto, que generalmente termina en la muerte de este (Tanada & Kaya, 1993).

El hongo *B. bassiana* es usado para el control de un gran número de insectos plaga y es la

especie de entomopatógeno comercialmente más utilizada alrededor del mundo (Alves et al., 2002). Las formulaciones consisten en una combinación de ingredientes, de tal forma que las conidias se mantienen estables, efectivas y fáciles de aplicar. La mayoría de las formulaciones de hongos entomopatógenos se producen con materiales inertes como polvos y microtalcos, que deben ser resuspendidos en agua con coadyuvantes, como aceites emulsionables.

El primer reporte de *B. bassiana* infectando naturalmente a la broca del café bajo condiciones de campo fue registrado en 1990, en el departamento de Nariño, donde se recolectaron frutos brocados y brocas adultas muertas que presentaban signos del hongo sobre los insectos: momificación y cubrimiento por el micelio blanco algodonoso y la aparición del mismo en la corona del fruto. La identificación de las cepas de *B. bassiana* encontradas se realizó por medio de claves taxonómicas basadas en características del cultivo, morfología y corroboración de los centros de referencia especializados, dando como resultado la identificación de las cepas de *B. bassiana*: Cenicafé 069 y Cenicafé 001 (Vélez & Benavides, 1990).

Con base en aislamientos de hongos obtenidos de brocas desde 1990, se iniciaron entre los años 1995 y 2000 en Colombia, una producción artesanal del hongo por parte de los caficultores y aplicaciones en gran parte de la zona cafetera colombiana (Bustillo, 2007; Góngora et al., 2009). La producción consistió en el crecimiento del hongo en sustrato de arroz usando botellas de vidrio. Después de observar la producción de conidias en las botellas, el hongo era asperjado. La cuantificación de la cantidad de conidias que se producía por botella y el cálculo de las dosis junto con el control de las condiciones asépticas y la contaminación causada por otros hongos era muy complicado. Sin embargo, fue en parte debido a este programa de producción artesanal y aplicaciones, en una época en las que no se producían cepas comerciales, que hoy en día en todos los experimentos realizados en Cenicafé para evaluar la eficacia



y mortalidad causada por *B. bassiana*, los controles de los experimentos en los que no se realizan aplicaciones del hongo muestran un control natural cercano al 10%. Por lo tanto, si el hongo no estuviera ejerciendo este efecto sobre las poblaciones de la plaga, las pérdidas ocasionadas en la caficultura colombiana serían mayores (Góngora et al., 2009).

Las aplicaciones de hongo en el campo para el control de brocas sobre frutos en ramas han demostrado que puede inducirse la infección por *B. bassiana* y que los porcentajes de mortalidad aumentan a medida que se eleva el número de aplicaciones (Bustillo et al., 1991).

En todas las evaluaciones que se han realizado, bajo condiciones de campo y con formulaciones de *B. bassiana* (Bb-9205) del

cepario de Cenicafé, se ha establecido el hongo sobre la broca, pero se ha comprobado que sólo es eficaz cuando las conidias entran en contacto con el adulto al tratar de penetrar en la cereza del café. Si el insecto ya penetró al fruto es difícil que el hongo lo pueda infectar (Bustillo, 2002).

Hoy en día *B. bassiana* se considera un controlador natural de la broca, ya que se encuentra infectando al insecto en condiciones naturales, prácticamente en todos los países donde se ha establecido (Figura 13). El hongo hace parte de la estrategia de manejo integrado de esta plaga y se recomienda su uso por parte de Cenicafé y la FNC; sin embargo, no todas las cepas son iguales, mostrando diferencias a nivel molecular, al igual que su patogenicidad y virulencia sobre la broca del café.



Figura 13.

A. *Beauveria bassiana* atacando la broca en un fruto de café en el campo y **B.-C.** broca del café infectada con el hongo *B. bassiana*.

Eficacia de *B. bassiana* en el control de la broca del café

Para que el hongo cause alta mortalidad y disminuya el daño económico que ocasiona la broca del café sobre el cultivo, se requiere de aplicaciones inundativas o en masa, en las que ha sido posible, con cepas altamente virulentas, causar mortalidades hasta de 70%, similares a las ocasionadas por los insecticidas químicos (Cárdenas et al., 2007). Sin embargo, para que este tipo de control se presente existen un mínimo de consideraciones a tener en cuenta:

1. Las cepas que se usen para controlar la broca deben ser patogénicas, es decir, deben causar enfermedad, y altamente virulentas, lo que se refiere al grado de patogenicidad, es decir, la cuantificación de la patogenicidad (Shapiro-Ilan et al., 2005). No todas las cepas son patogénicas ni causan la misma virulencia sobre el insecto plaga, la virulencia se refiere al porcentaje de mortalidad que causa el hongo sobre el insecto.

A nivel de las interacciones existe cierta especificidad entre el entomopatógeno y el insecto atacado, donde no todos serán infectados en el cafetal luego de una aspersión con el hongo. Se conocen varios mecanismos que previenen adhesión y germinación de las conidias a la cutícula de los insectos y existen barreras químicas intrínsecas en el exoesqueleto; un ejemplo interesante son los chinches Pentatómidos, que tienen la habilidad de secretar volátiles a partir de sus glándulas metatorácicas, en *Euschistus heros* los compuestos volátiles tipo 4-Oxo-(E)-2-hexenal y E)-2-Hexenal tienen propiedades fungistáticas tanto en *M. anisopliae* (Borges & Aldrich, 1992) como en *B. bassiana* (Lopes et al., 2015) e inhiben la germinación de esporas.

El grado de especificidad entre el hongo y el insecto está determinado en parte por las

características de la cutícula del insecto y sus interacciones con el tubo germinativo y el apresorio que forma el hongo entomopatógeno en el proceso de penetración (Butt et al., 2016). Las fuerzas de adhesión entre las conidias y el insecto van a depender de la naturaleza hidrofílica de la cutícula y las barreras químicas pueden hacer más fuertes o débiles las interacciones. Existen al menos dos proteínas tipo Adhesinas (MAD1 y MAD 2) que facilitan la adhesión del hongo (Wang & St. Leger, 2007a), pero también se reportan tres tipos diferentes de hidrofobinas (Hyd) (Zhang et al., 2011).

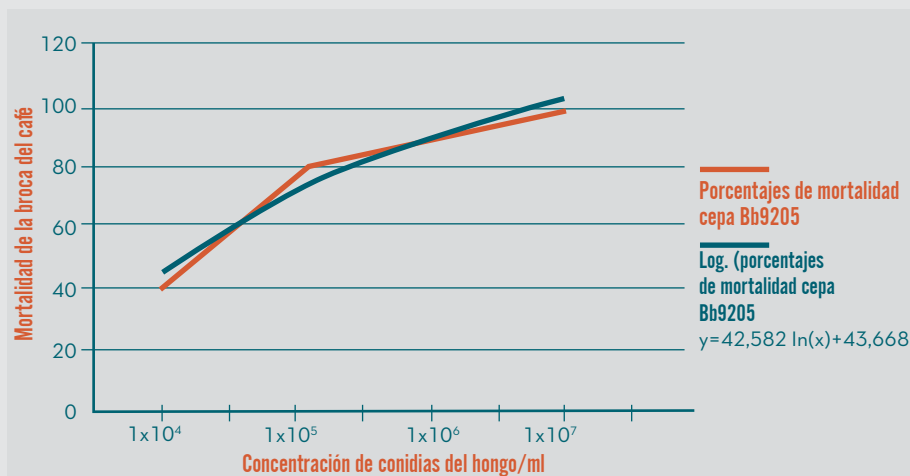
Teóricamente una sola conidia de estos hongos entomopatógenos podría ser capaz de causar la enfermedad del insecto, pero tomaría un largo tiempo ocasionar la muerte. Es debido a esto que en ensayos de inmersión de brocas del café adultas en soluciones de conidias se identifican como cepas altamente patogénicas aquellas que causan una mortalidad de 100% sobre la broca, cuando se evalúan a concentraciones de 1×10^7 conidias/mL. La Figura 14, muestra el comportamiento de una cepa con alta virulencia y la mortalidad que causa sobre la broca dependiendo de la concentración de conidias que se evalúan. A su vez las cepas de patogenicidad media o baja requieren una mayor cantidad de conidias para alcanzar la misma mortalidad.

Cuando se evaluaron en el campo las concentraciones de conidias identificadas en laboratorio y, considerando que, en un árbol de café, en una rama con frutos, para obtener un buen cubrimiento debe asperjarse 1 cm^3 de solución, se propuso usar 2×10^7 conidias/cm³, la mortalidad de 100% en el laboratorio se lograba con 1×10^7 conidias/mL. De tal manera que se propuso asperjar 50 cm^3 de la solución de 2×10^7 conidias/cm³ por árbol de café, en árboles con edades entre dos a cuatro años, lo que corresponde a asperjar 1×10^9 conidias/árbol. Para asperjar esta cantidad de conidias por árbol se requiere preparar soluciones de 2×10^{10} conidias/L de agua, siendo esta, la concentración mínima recomendada en el campo y es por esto que las aspersiones del hongo se consideran inundativas.



Figura 14.

Porcentaje de mortalidad de la broca en pruebas de inmersión y su relación con la concentración de conidias de una cepa con alta patogenicidad. La ecuación Y permite determinar la mortalidad dependiendo de la concentración de conidias.



2. Los productos formulados para el control de la broca a base de hongo deben tener una concentración mínima de conidias por gramo de 1×10^9 a partir de cuantificaciones de Unidades Formadoras de Colonia (UFC). De tal manera que, para preparar soluciones de 2×10^{10} conidias/L de agua, se requerirían: al menos 2 g, si el producto tiene 1×10^{10} conidias/g, y 20 g de producto si tiene 1×10^9 conidias/g. Entre mayor concentración de conidias tenga el producto, menor cantidad se requerirá para obtener la concentración en el campo (Góngora, 2011; Góngora et al., 2009) y mayor cantidad de hectáreas podrían cubrirse.
3. Adicionalmente, para que el entomopatógeno *B. bassiana* que se emplee en el control de la broca del café sea eficaz, además de la concentración apropiada, debe cumplir con ciertos estándares de calidad (ICA, 2004; Vélez et al., 1997). Debe tener una pureza de al menos 95% y una germinación mayor al 90% al cabo de 24 horas. La pureza se refiere a la calidad de las formulaciones de hongos con respecto a presencia de otros microorganismos; se espera que en las formulaciones no existan bacterias ni otro tipo de hongos, lo que implicaría problemas de contaminación de las formulaciones. Estos contaminantes pueden interferir con la germinación de las conidias del hongo,

al ser antagonistas, causando inhibición del crecimiento.

La rápida germinación de las conidias es otro atributo de las cepas virulentas, ya que facilita la infección cuando las condiciones climáticas son favorables, inicialmente las conidias comenzarán el proceso de germinación en presencia de agua (alta humedad). Si las conidias germinan uniformemente y en altos porcentajes, se producirán múltiples sitios de penetración en la cutícula de los insectos y esto le permitirá al patógeno colonizar rápidamente el insecto sobreponiéndose a sus defensas y previniendo a su vez la infección con otros saprófitos oportunistas (Altre & Vandenberg, 2001).

En el proceso de germinación generalmente se produce un apresorio y este genera un punto de penetración que fija el hongo a la cutícula del insecto, causando una presión sobre esta, presión = fuerza x área, la fuerza generada es relativamente alta ya que el área es relativamente pequeña (Butt et al., 1995). Esto ocasiona distorsión de la cutícula en el sitio de penetración, sugiriendo que una considerable fuerza está siendo aplicada durante la infección. Sin embargo, la presión debe presentarse en diferentes puntos de la cutícula para que sea efectiva y cause los rompimientos de esta. Debido a esto se requieren varias esporas, todas germinando al mismo tiempo para hacer así

el trabajo que se desea. Adicionalmente, lípidos en el hongo son transportados al apresorio y son convertidos en glicerol, que incrementa la presión hidrostática favoreciendo la penetración mecánica (Wang & St. Leger, 2007a). Además de la presión física, los hongos cuentan con múltiples copias de genes que se activan durante el proceso de infección y que corresponden a enzimas que degradan la cutícula, es así como se reportan Kinasas proteicas (PKA), además de grupos de enzimas hidrolíticas extracelulares tipo: lipasas, proteasas, quitinasas, fosfolipasa C y catalasas (Schrank & Vainstein, 2010).

Una vez el hongo penetra la barrera de la cutícula e invade la hemolinfa cambia su estructura, formando blastosporas de pared celular delgada o cuerpos hifales similares a la estructura de una levadura. Las blastosporas se reproducen e invaden el hemocil del insecto y son las que se encargan de atacar el sistema de defensas celular y humoral del insecto, hemocitos y proteínas del sistema inmune (Apholipopherinas, Serpinas, entre otros) (Butt et al., 2016).

Bajo condiciones ambientales favorables: humedad relativa (HR) alta > 90% y temperaturas óptimas de 20 a 30°C, el hongo crece fuera del cadáver del insecto, forma los conidióforos y posteriormente presenta la esporulación (Goettel et al., 2005).

Otros puntos clave que favorecen la eficacia de *B. bassiana* para el control de la broca son:

- a. La preparación del hongo en el campo debe seguir las recomendaciones consignadas en las etiquetas del producto, las cuales fueron aprobadas por el ICA e indican el modo de preparación y la necesidad de usar un aceite agrícola.
- b. La aplicación del hongo debe realizarse en el momento oportuno, cuando los frutos de la cosecha principal se encuentren en el período crítico para ser atacado por la broca (120 días después de la floración principal), que la infestación supere el umbral de acción del 2% y la broca esté volando, es decir, el

50% de los adultos estén en posiciones de penetración a los frutos.

- c. Para hacer la aspersión se requiere una calibración apropiada de los equipos de aspersión, que permita un buen cubrimiento de conidias sobre los frutos a proteger. Se requiere revisar la fecha de vencimiento del producto, mantenerlo en un lugar fresco y garantizar condiciones de humedad en el ambiente durante las aspersiones, de tal manera que no se expongan las conidias a la radiación directa del sol.

Adicionalmente a *B. bassiana*, existen otros hongos que infectan la broca como es el caso de *M. anisopliae*. Milner & Lutton (1976) reportan que este hongo está mejor adaptado a condiciones del suelo que *B. bassiana*, empleándose ampliamente en el control de plagas a nivel de la rizosfera, mientras que *B. bassiana* está más asociada a plagas de la parte aérea de las plantas. Por lo tanto, a nivel de control de poblaciones de la broca en frutos del suelo, resulta lógico pensar que *M. anisopliae* podría ser un buen controlador.

Bustillo et al. (1999) y Bernal et al. (1999) realizaron evaluaciones del efecto de aspersiones de *B. bassiana* cepa Bb-9205 y *M. anisopliae* Ma-9236 al suelo sobre la broca que emerge de frutos caídos. Estos trabajos fueron ampliados por los desarrollados por Vera et al., (2011) en los que se evaluó la importancia de las aspersiones de hongos sobre frutos infestados con brocas en el suelo.

Interacción otras plagas del café y *B. bassiana*

Monalonion sp. y los entomopatógenos

Monalonion velezangeli es una plaga polífaga, se encontró en café en 1998 en el Huila y su presencia se ha ido expandiendo a las regiones



cafeteras de Cauca, Nariño y Valle del Cauca, en altitudes superiores a 1.500 m, zonas con baja luminosidad (inferior a 1.400 horas/año) y temperatura promedio inferior a 20° C (Ramírez et al., 2008). Las ninfas y adultos del insecto en el cultivo del café atacan los brotes nuevos succionando la savia. El disturbio induce a la planta a una producción continua de follaje, pero con escasa formación de frutos. Un control inadecuado con el uso generalizado de piretroides y organofosforados causa aumento de las poblaciones del insecto, por lo que se hace necesario un manejo integrado de la plaga con énfasis en control con entomopatógenos. En el cepario de Cenicafé existen cepas patógenas de Monalonion.

En lotes afectados por la chinche fueron encontrados enemigos nativos, entre los cuales se evidenció la presencia del hongo *Clonostachys* sp. atacando un adulto. Las pruebas de laboratorio indican que *Clonostachys* sp. es un patógeno del insecto. Adicionalmente, se encontraron cepas de *B. bassiana* aisladas del insecto en 1990.

Con el propósito de encontrar un biocontrolador de este insecto, se realizó la siembra de *Clonostachys* reactivado a partir del cepario y de las cepas de *Beauveria*. Se sembraron en el medio PDA y después de 15 días se cuantificó la cantidad de conidias que produjeron. Se encontró que, en general, la cepa de *Clonostachys* presenta pobre esporulación en caja de Petri con medio PDA, debido a que se encontraron producciones de 2×10^7 conidias/mL vs 1×10^8 conidias/mL producido por *B. bassiana*. En sustrato de arroz en bolsa la producción de *Clonostachys* es de tan solo $1,3 \times 10^7$ conidias/g, mientras que en Bb9011 es de 6×10^9 conidias/g (Gongora et al., 2020).

El uso de un entomopatógeno está limitado por la cantidad de conidias viables que pueda producir, en el caso de *Clonostachys* sp. la baja producción de conidias en condiciones controladas no permite su uso en aspersiones en el campo. Debido a esto, se realizaron siembras en medio PDA del hongo *B. bassiana* Bb 9010 y Bb 9011 aislados previamente de Monalonion en los años 90. Se recolectaron

insectos de *M. dissimulatum* de cacao y se determinó en el laboratorio por inmersión la virulencia de las cepas a una concentración de 1×10^7 conidias/mL, manteniendo los insectos en cacao. Se observó mayor virulencia de la cepa Bb 9011 (63% de mortalidad). Una vez se logró el crecimiento y mantenimiento del *M. velezungeli* usando la planta *Cissus verticillata* (Vitaceae), se sumergieron 50 insectos durante 30 s, en 100 mL de la solución de Bb9011, a una concentración de 1×10^7 conidias/mL, y como control otros 50 insectos se sumergieron en agua. Posteriormente, los insectos se individualizaron y cinco de estos se colocaron en una caja de que contenía tallos y hojas de las plantas. Se mantuvieron nueve cajas con cinco insectos por tratamiento en condiciones controladas a 23°C y 80% de humedad relativa y se revisaron diariamente durante ocho días, contabilizando el número de individuos muertos y el número de ninfas que pasaron a adultos. Se encontró que el hongo causó una mortalidad de 84% sobre la población del insecto (Figura 3.4). Por último, en jaulas se infestaron plantas de *C. verticillata* con ninfas y adultos de *M. velezungeli*, las plantas infestadas fueron asperjadas con los tratamientos. La unidad experimental fue la planta infestada con seis insectos dentro de la jaula y se evaluó el efecto de la aplicación del hongo a una concentración de 4×10^{10} conidias/mL sobre las plantas infestadas. El tratamiento contó con diez repeticiones y como control se utilizaron diez plantas infestadas asperjadas con agua. El ANOVA simple mostró diferencias entre los tratamientos, donde la mortalidad promedio de los insectos en el testigo fue de 10% y en el tratamiento con el hongo fue de 84%. El siguiente paso será evaluar el control del insecto en el campo (Gongora et al., 2020).

Cochinillas y *Metarhizium* sp.

Las cochinillas de las raíces del café son consideradas una plaga endémica; son habitantes naturales que siempre han estado en poblaciones constantes, alimentándose de varias especies de plantas; sin embargo, cuando son dispersadas y se presentan condiciones favorables de clima y suelo, podrían convertirse en plagas del café y afectar





Figura 15.
Individuos de *Monalonion velezeangeli*
infectados con *B. bassiana*. **A.** Ninfa; **B.**
Adulto.

la producción. Se localizan en las raíces de los árboles de café, tanto en plantas de almácigos como en plantaciones establecidas. Siendo *Puto barberi* la especie más abundante (Gil Palacio et al., 2015).

Existen en la naturaleza hongos entomopatógenos controladores de plagas de las raíces. Es así como *Metarhizium robertsii* J.F. Bisch., Rehner & Humber (Clavicipitaceae) se reporta como un patógeno que muestra un amplio rango de acción afectando y controlando una gran variedad de insectos (Lomer et al., 2001; Milner, 1997). Además, *M. robertsii* es la única especie de *Metarhizium* que se ha encontrado asociada con raíces en el campo, no sólo es rizosfera competente sino también muestra una beneficiosa asociación como endófitos en las raíces de la planta, que da lugar a proliferación de pelos radiculares (Sasan & Bidochka, 2012).

Considerando el problema causado por las cochinillas de las raíces en café y la interacción que *M. robertsii* puede desarrollar con las raíces del café, defendiendo la planta contra esta plaga, en Cenicafé se han venido ejecutando experimentos con el objetivo de proponer una estrategia para su control

basada en el uso de entomopatógenos y específicamente de *M. robertsii*.

Inicialmente, se evaluó en el laboratorio la mortalidad causada por *M. anisopliae* y *M. robertsii* en pruebas de inmersión sobre *P. barberi*, a una concentración de 1×10^7 conidias/mL con 12 insectos mantenidos en trozos de *Talinum paniculatum* y cuatro repeticiones. Al cabo de 12 días se observaron mortalidades entre 75% y 85% sin diferencias estadísticas entre los dos hongos. Luego, plantas de almácigo de café con cuatro a seis meses de edad fueron infestadas con cinco hembras oviplenas de *P. barberi*. A los 60 días de reproducción de la cochinilla, se evaluó el efecto de tres tratamientos: *M. anisopliae*, *M. robertsii* y agua. Para esto, se recolectaron conidias de los hongos producidos en arroz y de cada cepa se preparó una solución de 2×10^{10} esporas/L. Cada tratamiento fue aplicado en drench sobre 50 plantas, con una descarga de 50 cm³/bolsa. Luego de 20 días se examinaron las raíces de cada planta y se determinó la presencia de la plaga y el número de cochinillas por planta. Los resultados mostraron que en las plantas tratadas con agua el porcentaje de infestación fue de 100% y en promedio se encontraron 25 cochinillas

por planta. Los tratamientos con aplicación de *Metarhizium* difirieron del testigo en una prueba *t* al 5%. La aplicación de *M. anisopliae* disminuyó en 10% la infestación de la cochinilla y redujo la población en 55%. La aplicación de *M. robertsii* disminuyó la infestación en 40%, y la población del insecto disminuyó en 86%. *M. robertsii* se convierte en un buen candidato para ser evaluado en almácigos comerciales (Góngora & Gil, 2017).

Uso de entomopatógenos y el cepario de Cenicafé

Cenicafé posee actualmente un cepario o colección de microorganismos entomopatógenos y algunos hongos representativos de la zona cafetera colombiana (Góngora & Benavides, 2014), como patógenos y hongos aislados del suelo. La gran mayoría de estas cepas han sido aisladas por el personal de Cenicafé en la zona cafetera, a partir de insectos infectados por estos entomopatógenos.

El cepario se inició sus labores en 1990, con aislamientos del hongo *B. bassiana* (Balsamo) Vuillemin, a partir de brocas recolectadas en frutos brocados, en el municipio de Ancuya, Nariño (Posada, 1997). La historia del cepario original fue descrita por Posada (1997). Desde 1990 hasta el día de hoy, las cepas están codificadas con la primera letra del género y la especie del microorganismo seguido del año de recolección y el número de aislamiento del año de recolección. Por ejemplo, la cepa Bb9001, corresponde al género *Beauveria* especie *B. bassiana* recolectada en el año 1990, primer aislamiento de ese año.

El objetivo del mantenimiento del cepario es clasificar y preservar microorganismos asociados a insectos plagas y enfermedades del café y otros cultivos de la zona cafetera, además de microorganismos asociados a fertilización del suelo, con el propósito de

utilizarlos en estudios de control biológico, fertilización y desarrollo comercial.

La preservación de los entomopatógenos se realiza al almacenar las conidias de los hongos en los siguientes métodos:

- ♦ Método aceite mineral: Las conidias del hongo a preservar se siembran en 2 mL de medio PDA más extracto de levadura al 0,1%, inclinado, contenidos en tubos Pírex de 12 mL. Luego de observar crecimiento y esporulación de los hongos, a los tubos se les adiciona 2 mL de aceite mineral (Sigma M8410), el cual recubre completamente el hongo y los tubos se almacenan a temperatura ambiente (23°C) (Figura 3.5).
- ♦ Método de nitrógeno líquido: Las conidias se disponen en glicerol al 20% estéril, en tubos de crio preservación de 2 mL, los cuales posteriormente se congelan en nitrógeno líquido y se almacenan en tanques.
- ♦ Glicerol al 20% y -20°C. Las conidias se disponen en glicerol al 20% estéril, en tubos de crio preservación de 2 mL y se almacenan en congelación a -20°C.

Para evaluar la preservación, los tubos provenientes de nevera (-20°C) y el tanque de nitrógeno líquido se dejan descongelar, manteniéndolos en hielo y luego se siembran en medio de cultivo sólido (SDA con ácido láctico al 0,2%) en cajas de Petri, las siembras se realizan con 20 uL de la cepa preservada o con dos asadas. La solución se distribuye sobre el medio y las cepas se incuban por 15 días, a 26°C en oscuridad, o hasta observar un crecimiento micelial que abarque más del 50% de la caja de Petri. Luego, se evalúa el porcentaje de germinación de las conidias de los hongos.

Cuando las cepas presentan porcentajes de germinación superiores al 70% las conidias se almacenan nuevamente en glicerol a -20°C, nitrógeno líquido y en PDA más aceite mineral. Por cada cepa, en cada medio se almacenan dos tubos. En el caso de que los porcentajes de germinación sean menores al 70% se realiza una nueva siembra de la cepa a partir de

estas conidias y nuevamente se dejan incubar durante 15 días, repitiendo los recuentos de germinación, que en estos casos deberían ser de 70% para proceder a almacenarlas.

Con respecto a los entomopatógenos, el cepario cuenta con 147 aislamientos de *B. bassiana* recolectados en Colombia y otros países, a partir de broca y otros insectos. Además, cuenta con al menos 40 cepas de *Metarhizium* que en su mayoría corresponde a *M. anisopliae* (Tabla 3). Estas cepas se vienen evaluando desde hace varios años por sus características de virulencia y más de la mitad han presentado actividad infecciosa contra la broca del café (Góngora et al., 2009). El cepario es una fuente de biocontroladores de diferentes plagas del café y se ha recurrido a esta para el control de la broca y otras plagas del café.

De acuerdo con el Decreto 1375 de 2013 es una obligación registrar las Colecciones Biológicas con un Registro Único de Colecciones (RUC) ante el Von Humboldt. Este registro tiene como objetivo identificar y visibilizar las colecciones existentes debido a que se consideran un invaluable patrimonio, así como para reconocer y posicionar la valiosa información que aporta a la gestión integral y servicios ecosistémicos. Por tal motivo esta colección se encuentra registrada. Sin embargo, el decreto limita las colecciones a actividades con fines científicos, orientadas de manera exclusiva a generar conocimiento e información científica básica, con el fin de descubrir y explicar fenómenos y procesos naturales, sin que incluyan actividades de prospección biológica, aplicación industrial o aprovechamiento comercial.

Es necesario contar con políticas claras que incentiven el uso de las colecciones de microorganismos, el control biológico y la bioprospección. Se requiere que no existan contradicciones en estas políticas e incentivar la investigación, reconocer la inversión y proveer diferentes formas de proteger los recursos biológicos (derechos de propiedad intelectual, regalías por bioprospección), sin que sea necesaria la prohibición de su uso. Las cepas almacenadas en esta colección deberían poder

Tabla 3. Estado actual de las cepas más representativas del cepario de Cenicafé².

Género	Aislamientos preservados 2017
<i>Beauveria bassiana</i>	147
<i>Beauveria brogniartii</i>	1
<i>Metarhizium anisopliae</i>	40
<i>Metarhizium acridium</i>	1
<i>M. robertsii</i>	1
<i>Verticillium (= Pochonia)</i>	5
<i>Lecanicillium</i>	6
<i>Trichoderma</i>	7
<i>Paecilomyces</i>	20
<i>Clonostachys</i>	1
<i>Phoma</i>	1
<i>Colletotrichum</i>	26
Hongos solubilizadores de fosfatos	64
Varios	8
Total	328

² Góngora, C. (2017). Informe anual de actividades, Disciplina de Entomología, Cenicafé.

ser usadas por los caficultores para el control de las plagas del café en Colombia.

Uso de parasitoides y depredadores en la caficultura colombiana

Las poblaciones de insectos, desde el punto de vista de la colonización de hábitats, están divididas en dos grandes grupos: 1. Poblaciones de insectos estrategas-R, los cuales son buenos colonizadores, con alto potencial reproductivo, se dispersan fácilmente y son adaptables e invasores; 2. Poblaciones de insectos estrategas-K, los cuales son buenos competidores, tienen alta supervivencia y baja tasa de reproducción y baja mortalidad por lo que se consideran estables. La mayoría de las plagas fitófagas de los cultivos agrícolas son estrategas-R. Los enemigos naturales, por ejemplo, los parasitoides y depredadores son principalmente estrategas-K (Nicholls, 2008).



A su vez, los insectos **depredadores** son aquellos que capturan y se alimentan de animales vivos, usualmente de otros insectos (Romoser & Stoffolano, 1998); estos se utilizan dentro de programas de control biológico para regular las poblaciones de plagas herbívoras. Los depredadores forman un grupo diverso con miembros pertenecientes a más de 16 órdenes y aproximadamente 200 familias. Se estima que hay más de 200.000 especies de artrópodos depredadores en el mundo (Sweetman, 1958). Aunque la mayoría de insectos depredadores son generalistas, existen especialistas que consumen una variedad de presas limitada, pertenecientes a una misma familia de insectos. Los insectos depredadores se caracterizan por ser generalmente más grandes que sus presas y tanto los estados inmaduros como los adultos matan y consumen más de una presa para garantizar su desarrollo; sin embargo, algunos resultan más eficaces que otros al momento de controlar plagas agrícolas. El hecho de requerir más de una presa para desarrollarse, incrementa el riesgo de mortalidad del depredador en los diferentes estados inmaduros. El efecto biocontrolador de los depredadores se fundamenta en el hecho de que, tanto los estadios inmaduros como adultos del depredador, requieren consumir más de una presa para cumplir con sus funciones vitales, en el caso de las larvas o ninfas para completar su ciclo de vida, mientras que el adulto lo utiliza para funciones reproductivas. Caso contrario ocurre con los **parasitoides**, donde la relación parasitoide - huésped es por lo menos 1:1; es decir, por cada huésped parasitado se asegura el alimento al inmaduro y la formación de mínimo un adulto (Hassel, 1980). Entre los factores que influyen en la frecuencia de consumo y el éxito de un depredador se encuentran la abundancia de la presa, la preferencia por esta y la competencia con otros depredadores (Denoth et al., 2002).

Broca del café. Dentro de los frutos de café brocados se han encontrado insectos parasitoides y algunos depredadores que tienen la habilidad de penetrar por el orificio de entrada que hace la broca en el fruto y buscar

sus presas: huevos, larvas y adultos de broca a través de las galerías y túneles.

Laiton et al. (2018) hicieron una revisión de los parasitoides y depredadores que regulan las poblaciones de broca. En África Central, región de origen de la broca se reportan: los parasitoides *P. nasuta*, *C. stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae) y *P. coffea* (Hymenoptera: Eulophidae), mencionados previamente. Además de *Heterospilus coffeicola* (Hymenoptera: Braconidae) y el depredador *Karnyothrips flavipes* (Thysanoptera: Phaelothripidae). En el continente americano se han encontrado reportes de los parasitoides *Cephalonomia hyalinipennis* (Hymenoptera: Bethyridae) en México y *Cryptoxilos* sp. (Hymenoptera: Braconidae) en Colombia. Entre los depredadores se tienen reportados en Colombia varios insectos que atacan los estados inmaduros y adultos en los frutos del árbol y del suelo. Las especies más importantes reportadas pertenecen a las familias Formicidae (Hymenoptera), Anthocoridae (Hemiptera) y Silvanidae (Coleoptera). En el grupo de los coleópteros, dos especies nativas de Silvanidae, se han registrado dentro de las galerías y túneles en granos infestados de broca (Bustillo et al., 2002; Vera et al., 2008) como *Cathartus quadricollis* Guerin-Meneville (Reiche, 1854) y *Monanus* sp. En condiciones de laboratorio, adultos de ambas especies, recolectados en el campo, alcanzaron porcentajes de depredación de larvas y huevos de broca mayores al 60% (Vera et al., 2008).

En 2013, Constantino reportó a *Ahasverus advena* (Waltl, 1832) y *Europs* sp., otras dos especies de Silvanidae, como depredadores de estados biológicos de broca en Colombia (Cenicafé, 2013). Las especies de Silvanidae se caracterizan por ser depredadores de ácaros y pequeños insectos, así como por ubicarse frecuentemente en lugares escondidos. Esta es probablemente la razón por la que se encuentran estas especies dentro de los frutos de café, aprovechando el orificio realizado durante la entrada de la broca, con el fin de buscar refugio y estados inmaduros de la broca como fuente de alimentación (Vera et al., 2008).



En pruebas de palatabilidad realizadas en Cenicafé con diferentes dietas, se estudió el comportamiento de alimentación y biología de *C. quadricollis* y *A. advena*, y se concluyó que estas especies no consumen ni se reproducen en almendra molida de café (Cenicafé, 2013). Esto confirma que su presencia en las galerías de la broca del café está relacionada con eventos de depredación de estados inmaduros de broca y no representan riesgos como potencial plaga del café. Recientemente, Follett et al. (2016) evaluaron la capacidad depredadora de adultos de *C. quadricollis* obteniendo 77,5% de depredación en huevos, 55% en larvas, 53% en pupas y 15,5% en adultos. Laiton et al. (2018) evaluaron la depredación de *C. quadricollis* y *A. advena* sobre la broca, en condiciones de laboratorio en Cenicafé utilizando granos de café brocados.

Encontraron que tanto los adultos como las larvas de *A. advena* disminuyen significativamente la broca entre 63,2% y 42,3% con respecto al testigo, siendo mayor la capacidad depredadora cuando se cuenta con tres individuos por grano brocado. Igualmente, *C. quadricollis* disminuyó la broca hasta 46,2% y 69,0% cuando se liberaron tres adultos y cinco larvas por grano, respectivamente. Estos resultados abren una nueva posibilidad en el manejo integrado de la broca, por lo que los autores plantean evaluar en el campo, en bioensayos de exclusión, la capacidad de estos depredadores para bajar poblaciones de broca. La variable de interés deberá ser la infestación ocasionada por la broca en los frutos de café de las cosechas principales, posterior a la liberación de los depredadores una vez finalice la cosecha inmediatamente anterior.

Otros controladores que han sido evaluados son los nematodos de las familias Steirnermatidae y Heterorhabditidae para el control de los individuos presentes en frutos caídos al suelo (Lara et al., 2004). Al ser mezclado *Steirnermatia colombiense* con hongos entomopatógenos como *M. anisopliae* y *B. bassiana*, estos podrían ser capaces de transportar conidias al interior del fruto y disminuir la población potencial de broca con capacidad de infestar frutos sanos (Lara et al., 2004).

Chinche de la chamusquina *Monalonion velezangeli*

Con respecto a la chinche de la chamusquina del café, en Colombia se han observado en el campo algunos enemigos naturales de ninfas y adultos de *M. velezangeli*, como arañas depredadoras, y con mayor frecuencia, insectos de la familia Reduviidae (Hemiptera) (Giraldo-Jaramillo et al., 2011). Estas chinches son de hábitos polípagos, se alimentan de una amplia variedad de insectos de los órdenes Coleoptera, Lepidoptera y Diptera (Insuasty et al., 2007).

Dentro de los géneros de la familia Reduviidae (Hemiptera) reportados como depredadores de *M. velezangeli* se encuentran *Zelus Fabricius*, 1803, *Arilus Hahn*, 1831 y *Repiptia Stål*, 1859 (Giraldo-Jaramillo et al., 2011). *Zelus vespiformis* Hart, 1987 (Hemiptera: Reduviidae) es una especie Neotropical distribuida desde Centro América al Norte de Suramérica. Las especies de *Arilus*, al igual que *Z. vespiformis*, habitan en Centro América y el Norte de Suramérica (Maldonado, 1990; Zhang et al., 2016); siendo el depredador *Z. vespiformis* uno de los más comunes dentro de cafetales del Valle del Cauca y Huila. En Cenicafé se logró estandarizar un método de cría a base de *Galleria mellonella* y una solución de miel al 30% diseñado por Gil (Cenicafé, 2016).

Un estudio exploratorio realizado por Laiton (Cenicafé, 2017) permitió realizar una identificación de enemigos naturales de Reduviidae por medio de un muestreo por observación en el campo, en lotes de café ubicados entre 1.200 y 2.000 m de altitud en los municipios de La Plata, La Argentina, Palestina, Acevedo y Pital del departamento del Huila. Los esfuerzos de muestreo fueron dirigidos a las zonas afectadas por la chinche de la chamusquina y durante la exploración se recolectaron 29 posturas, 216 ninfas y 14 adultos de Reduviidae: entre ellos los géneros *Ricolla*, *Arilus*, *Castolus* y tres especies de *Zelus* (Figura 16). El 85% de los individuos se recolectaron en altitudes superiores a los 1.750 m y tan solo el 15% entre los 1.200 y



los 1.700 m (Figura 17). Los individuos del género *Zelus* se encontraron sobre árboles del género *Citrus* (Rutaceae: Sapindales) y sobre café, mientras que *Arilus*, *Castolus* y *Ricolla* se recolectaron solo sobre árboles de café. Los individuos recolectados fueron llevados a Cenicafé donde se establecieron colonias, con el fin de realizar estudios descriptivos: biología y respuesta funcional, que permitan definir la estrategia de control biológico más adecuada para el control de la chinche de la chamusquina.

Cómo mejorar los controladores y el control biológico

Con el fin de obtener una mayor eficacia de los hongos biocontroladores se ha profundizado en el conocimiento de los mecanismos genéticos que dan a estos hongos sus características de patogenicidad y virulencia. Adicionalmente, se han evaluado las concentraciones y dosis apropiadas de aplicación en el campo, así como el uso de mezclas de cepas y combinación de extractos botánicos. En el caso de los depredadores se hace necesario hacer una selección de estos basados en estudios de biología y ecología, para entender su comportamiento y posibilidades de uso.

Uso de mezclas de cepas de entomopatógenos

Las mezclas de cepas de entomopatógenos no solo incrementan el espectro de acción, sino que también aseguran su eficacia bajo diferentes condiciones ambientales (Góngora, 2008). Inglis et al. (1997) determinaron que una mezcla de *B. bassiana*, por su resistencia a bajas temperaturas, y *M. anisopliae* por su resistencia a altas temperaturas, podría ser más efectiva para el control de saltamontes que las cepas usadas individualmente.

Cruz et al. (2006) evaluaron el efecto del uso de mezclas de cepas en la virulencia de *B. bassiana* frente a la broca del café. Las cepas se caracterizaron genéticamente. El análisis agrupó los aislamientos en tres grupos genéticos. Se realizaron pruebas de virulencia de las cepas frente a la broca en el laboratorio, empleando concentraciones de 1×10^6 conidias/mL. La virulencia obtenida para cada cepa fluctuó entre 57,5% y 89,91%. Al mezclar conidias de cepas similares genéticamente no se observaron diferencias significativas en la patogenicidad. Al mezclar cepas con virulencias superiores al 85% y diferentes genéticamente, se obtuvieron mortalidades significativamente bajas (57%), mientras que al mezclar cepas con virulencia inferior al 80% y diferentes genéticamente



Figura 16.
Arilus gallus depredador de Monalonion.

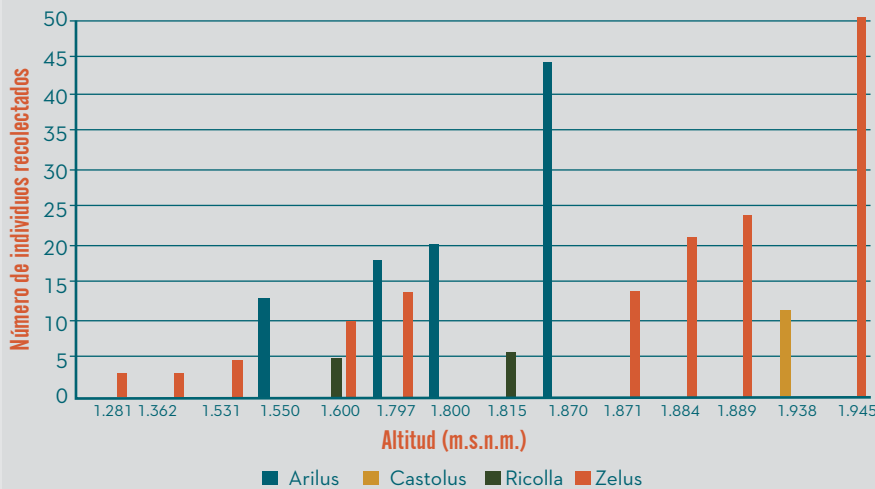


Figura 17. Relación de individuos colectados de Reduviidae por altitud en el departamento del Huila.

(Bb9001, Bb9119, Bb9024), se obtuvieron los mayores porcentajes de mortalidad (93%). Se observaron efectos tanto sinérgicos como antagónicos con respecto a la virulencia, siendo promisoría esta última combinación como alternativa para evaluar en el campo. Se confirmó mediante AFLP que las cepas pueden coinfectar el insecto. El uso de mezclas se evidenció como una alternativa en vez de la utilización de una sola cepa para el control del insecto y se abrió el espectro para el desarrollo futuro de formulaciones compuestas.

En el 2007 se evaluó la eficacia de estas mismas cepas y mezclas de cepas del hongo *B. bassiana* para el control del insecto en el campo; con este experimento se determinó nuevamente que la mezcla de cepas de baja virulencia (Bb9001, Bb9119, Bb9024), en pruebas de laboratorio, causaba una mortalidad de 100% sobre la broca del café, y en pruebas de campo, realizando infestaciones artificiales con el insecto en frutos de ramas de árboles, causaba en la broca una mortalidad de 66,6% (Cárdenas et al., 2007). Desde el punto de vista biológico, una mortalidad cercana al 70% sobre este insecto es un resultado importante que indica que es posible incrementar la eficacia del entomopatógeno.

Otro aspecto que se ha evaluado es el impacto de las brocas que emergen de los

frutos brocados caídos al suelo en las futuras infestaciones de los frutos de la parte aérea de los árboles (Constantino, 2010). Siendo los frutos dejados en el suelo la fuente de infestación de los nuevos frutos en el árbol y ya que la cantidad de brocas depende de la temperatura, altitud y los períodos climáticos (Neuro, Evento La Niña o El Niño). Debido a esto, Vera et al. (2011) evaluaron en árboles individuales en el campo cubiertos por una jaula, el efecto de las cepas de *B. bassiana* sobre 50 frutos infestados dejados en el suelo y su impacto en la infestación de los frutos de la parte aérea de la planta, en dos Estaciones Experimentales de Cenicafé (Naranjal en Caldas y Paraguacito en Quindío) de la zona cafetera colombiana. Las cepas evaluadas fueron: Bb-9205, la mezcla de cepas Cenicafé (Bb-9001, Bb-9024 y Bb-9119) y una formulación comercial (Brocaril®), asperjadas a una concentración de 1×10^9 conidias/ árbol, sobre 50 frutos infestados por plato de árbol. Al cabo de 30 días todas las cepas disminuyeron los niveles de infestación por broca en los árboles; la mezcla de cepas redujo la infestación entre un 50% y un 30% para ambas localidades. En los frutos disecados de cada árbol tratado la mortalidad estuvo por encima del 40%, comparado con un 15% de mortalidad en el control sin aplicación del hongo. Las cepas de *B. bassiana* disminuyeron entre 55% y 75% las poblaciones de insectos dentro de los nuevos

frutos infestados en la parte aérea, siendo la mezcla de cepas Cenicafé la más efectiva. Los resultados indicaron que *B. bassiana* disminuye significativamente la población de broca que emerge de frutos infestados del suelo y reduce las futuras generaciones del insecto.

Resultados similares fueron encontrados por Jaramillo et al. (2015) quienes validaron el efecto de la mezcla de cepas de *B. bassiana* y su combinación con *M. anisopliae* sobre la broca que emerge de frutos de café dejados en el suelo, se evaluó la virulencia de los hongos en el laboratorio, con los siguientes tratamientos aplicados: mezcla Cenicafé (Bb9001, Bb9024, Bb9119), *M. anisopliae* Ma9236, mezcla Cenicafé más Ma9236 y agua (testigo). Posteriormente, se establecieron tres parcelas en un cultivo comercial de café y en cada parcela se asignaron aleatoriamente los cuatro tratamientos, en grupos de 50 árboles. Cada 20 días y durante cuatro meses, se colocaron cuatro frutos brocados sobre el suelo de los árboles y luego se asperjaron con los tratamientos. Después de 18 días de cada aplicación, se evaluó la infestación y la población de brocas en los frutos infestados de los árboles. Adicionalmente, en el laboratorio, usando granos de café pergamino se determinó el efecto de las mezclas sobre la mortalidad y oviposición del insecto. En el laboratorio las cepas y las mezclas presentaron mortalidades sobre la broca entre el 91% y el 94%. En el campo, todos los tratamientos redujeron la infestación en los árboles entre el 18% y 47%, respecto al testigo, obteniendo el

máximo control con la mezcla Cenicafé con *M. anisopliae*; esta mezcla mantuvo porcentajes de broca en el lote inferiores al 6,6% y disminuyó la población en los frutos infestados en un 40%. En el laboratorio la mezcla Cenicafé afectó la capacidad de oviposición del insecto hasta en un 87%.

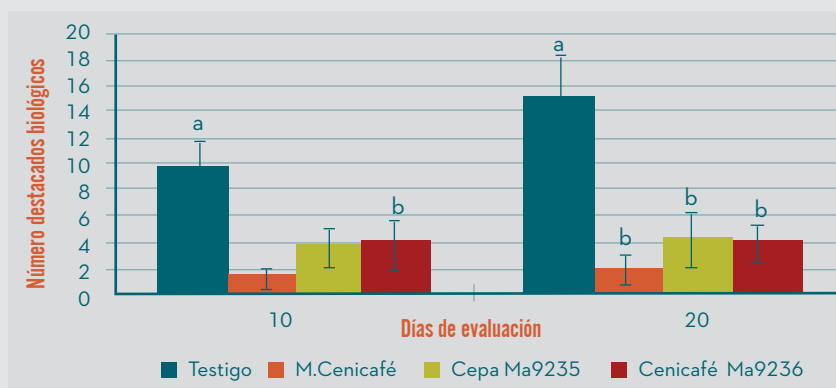
Uno de los resultados más sobresalientes de este trabajo fue que los estudios de laboratorio (Figura 18) corroboraron las observaciones de campo, con respecto a la población de broca encontrada al interior de los frutos de cada tratamiento, lo que sugiere que las aplicaciones de hongos sobre frutos infestados del suelo, además de causar mortalidad sobre las brocas que volaron en busca de nuevos granos para infestar, causan disminución de la progenie de las broca infectadas que logran colonizar un fruto sano. Estos resultados muestran la importancia de las aplicaciones de hongos entomopatógenos dirigidas a frutos de café infestados del suelo como parte de un programa de manejo integrado, que busque mantener o reducir los niveles de la plaga en el cultivo.

Ingeniería genética de hongos entomopatógenos

En el caso del mejoramiento de los entomopatógenos los objetivos se han enfocado en reducir, tanto el tiempo que tarda el hongo en causar la muerte del insecto: Tiempo Letal (TL), como en poder utilizar un menor número de conidias, disminuyendo de

Figura 18.

Número promedio de estados de broca por fruto y por tratamiento en el laboratorio. Promedios con las mismas letras no son estadísticamente diferentes según la prueba de rangos múltiples de Duncan (P=0,05). Sacado de Jaramillo et al 2015.



esta forma la concentración o dosis de hongo requerido: Dosis Letal (DL). El uso de una menor cantidad de conidias permitiría hacer un producto biológico desde el punto de vista económico más efectivo.

El mejoramiento de la virulencia se ha logrado a través del uso de modificación genética o ingeniería genética, de tal manera que el entomopatógeno pueda expresar proteínas dirigidas a afectar: la cutícula del insecto, las proteínas del insecto que afectan hormonas y su fisiología, péptidos neurotóxicos obtenidos de otros insectos predadores y otros patógenos de insectos y genes sintéticos (Lovett & Leger, 2018). El segundo aspecto en el que se ha trabajado es en lograr la resistencia de los entomopatógenos a las condiciones ambientales adversas.

Ingeniería de entomopatógenos para mejorar la virulencia

A diferencia de los virus y las bacterias, los cuales tienen que ser ingeridos para causar enfermedad, los hongos entomopatógenos actúan como insecticidas de contacto, infectando a los insectos directamente a través de la cutícula. Los candidatos más atractivos inicialmente para hacer ingeniería genética y mejorar la virulencia incluyen **enzimas degradadoras de la cutícula del insecto** (proteasas y quitinasas) y toxinas que codifican genes únicos ya que son fáciles de manipular y de ser usados para hacer transferencias genéticas. Muchas de las enzimas degradadoras de cutícula, que actúan sinérgicamente para solubilizar las cutículas, son productos de múltiples genes con distintos patrones de actividad (St. Leger et al., 1996; Bagga et al., 2004). Además, estas moléculas tienen especialización patogénica que las distingue de otras moléculas similares pero producidas por organismos saprófitos. Por ejemplo, en el caso de la proteasa tipo subtilisina Pr1 obtenida de *M. robertsii*, esta presenta fuertes uniones contra proteínas insolubles presentes en la cutícula del insecto; debido a que los grupos de su superficie

están cargados positivamente, y contribuyen a incrementar su actividad proteasa 33 veces más al ser comparada con la proteínasa K de saprófitos relacionados (St. Leger et al., 1992). La proteasa Pr1 es también resistente a inhibidores de proteinasas (serpinas) en la hemolinfa del insecto y a los sistemas de melanización rápida que simulan los mecanismos de defensa inmune del insecto (St. Leger et al., 1988).

En el primer ejemplo de un patógeno recombinante con un incremento en su virulencia, copias adicionales del gen que codifican la proteasa Pr1 fueron insertadas dentro del genoma de *M. anisopliae*, de tal forma que el gen se sobre expresaba constitutivamente (St. Leger et al., 1996). Al comienzo del experimento se esperaba que la sobre expresión de una proteasa degradadora de cutícula tuviera un efecto en la virulencia, acelerando la penetración de la cutícula del insecto; sin embargo, el efecto real de la sobre expresión fue el de causar una melanización masiva en el cuerpo del insecto y se detuvo el consumo de alimento 40 horas antes que en insectos infectados con un hongo no modificado. En contraste con las cepas no modificadas, la cepa transgénica produjo continuamente la proteasa Pr1 en el hemocele de las larvas de *Manduca sexta* luego de la penetración de la cutícula. Esto activó una enzima tipo tripsina en el insecto que está involucrada en una cascada metabólica del sistema inmune que terminó en la activación de la vía de profenoloxidación.

Los experimentos con microarreglos hoy en día, han mostrado que las cepas no transformadas de *M. anisopliae* detienen la expresión de los genes de proteasas en la hemolinfa del insecto, presumiblemente para prevenir este efecto de profenoloxidación (Wang, 2005). Un producto afortunado de esta interacción entre las proteasas del patógeno y las vías metabólicas de las fenoloxidasas del hospedante es que los insectos infectados con las cepas transgénicas y que muestran melanización extensiva, son muy pobres sustratos para el crecimiento del hongo y la esporulación. Esto reduce los procesos de transmisión y recombinación del hongo, siendo

un obstáculo menos para la obtención de permisos para realizar evaluaciones de estos organismos en el campo (Hu & Leger, 2002).

Con el objetivo de aumentar la patogenicidad de *B. bassiana*, en Cenicafé se determinó el efecto de la sobre expresión de genes involucrados en penetración de la cutícula de la broca del café. Para esto se sobre expresaron genes de proteasas tipo subtilisinas (pr1A, pr1J) y esterasa (ste1) aislados de *M. anisopliae*, en las cepas Bb 9011 y Bb9205 (Góngora, 2004). La expresión constitutiva de la proteasa en la cepa modificada Bb9205-pr1A mejoró su actividad insecticida al demostrar un incremento de mortalidad del 21,7%, y una disminución del 14,3% en el tiempo de mortalidad sobre la broca del café. En tanto, el transformante Bb9205-ste1 disminuyó en un 9,5% el tiempo de mortalidad sobre broca al compararse con Bb9205 sin transformar (Rodríguez & Góngora, 2005), esto demostró que la expresión de un gen patogénico de *Metarhizium* puede incrementar la virulencia en otra especie en este caso *B. bassiana*. De igual forma, la sobreexpresión de una esterasa de *M. robertsii*, un entomopatógeno generalista, en *M. acridium* especialista de Locus, permitió en este último expandir su rango de acción a Lepidópteros.

De igual modo, la sobre expresión de una quitinasa CHIT1 en *B. bassiana* causó reducción del tiempo de supervivencia del insecto blanco en 23% y la combinación de sobre expresión de quitinasa y proteasa en *B. bassiana* logró reducir tanto el tiempo de muerte como la dosis letal en los insectos (Fang et al., 2009).

La proteasa subtilisina Pr1 fue clonada y estudiada con base en la hipótesis de que las enzimas degradadoras de la cutícula podrían ser requeridas para penetrar las barreras del hospedante. Recientemente basados en esta misma hipótesis la clonación de genes que se pensó que estaban involucrados en la patogenicidad ha sido reemplazada por el estudio de EST (Expressed Sequences Tag por sus siglas en inglés) y microarreglos que permite a los investigadores entender como un todo, el

proceso de infección, además de permitir el estudio del patógeno durante este proceso (St. Leger, 2007). Estas técnicas permiten conocer los efectos secundarios o comportamientos de las cepas que han sido transformadas y tener un mayor rango de posibilidades de uso de la ingeniería genética, debido a que se ha ganado conocimiento con respecto a los procesos metabólicos, sus regulaciones y relaciones dentro de las células. Aunque estas técnicas aceleraron dramáticamente la obtención de información, la limitación está en convertir los patrones de expresión de genes en nuevas hipótesis, lo cual resulta en que claramente se identifique o compruebe la función de genes simples y se generen nuevas ideas para incrementar la virulencia.

En Cenicafé también se había venido trabajando en la identificación de los genes en *B. bassiana* involucrados en la virulencia del hongo frente a la broca del café. Es así como Mantilla et al. (2012) realizaron un estudio de expresión de genes en conidias y en micelios de *B. bassiana* atacando la broca, y secuenciaron dos librerías de EST. Se obtuvieron 4.186 secuencias de ADNc, y de su análisis se concluyó que la expresión de genes es diferente entre las conidias e hifas que invaden la cutícula del insecto. Esto explicaría las razones por las cuales la infección desarrollada por conidias es más eficiente que la observada por el micelio, ya que en estas se encontraron una elevada expresión de genes tales como los del tipo ciclofilina (relacionados con la formación del apresorio por parte del hongo), una serin proteasa alcalina (importante en el proceso de degradación de proteínas presentes en la cutícula), y una proteína quinasa activada por mitógenos (MAPK) (involucrada en unión y reconocimiento de la cutícula). Estos resultados tienen importantes implicaciones relacionadas con el adecuado momento de aspersión de los hongos sobre los insectos, y a la ventana de oportunidad de acción de las conidias. Para que estas sean efectivas deben germinar y penetrar prontamente al momento de entrar en contacto con la cutícula del insecto, siendo estas y no el micelio el que causa el mayor efecto sobre la broca.



La sobre expresión de algunos de estos genes ha permitido el incremento de virulencia comparado con las cepas nativas con número reducido de copias. En Cenicafé se realizó un estudio para identificar diferencias con respecto a la expresión de genes en cepas con baja virulencia (Bb 9024) versus aquellas con alta virulencia (Bb9205), en donde se encontró que la cepa Bb 9024 produce menores cantidades de esterases con respecto a la cepa más patogénica, por lo que el efecto en la cutícula del insecto es menor (Góngora et al., 2009). Adicionalmente, para determinar el efecto de una esterasa *ste1*, aislada de *M. anisopliae* en la virulencia de *B. bassiana* sobre la broca del café, se transformaron las cepas monospóricas Bb 9205 (con alta patogenicidad sobre broca) y Bb 9024 (con baja patogenicidad). Se seleccionaron los transformantes PCR positivos. Pruebas cualitativas de actividad esterolítica en el medio de cultivo tween 80 determinaron que Bb 9205 produce esterases en baja cantidad y que Bb 9024 no produce esterases detectables. Por su parte, los transformantes mostraron un incremento significativo de actividad esterolítica con respecto a los controles sin transformar. Evaluaciones de virulencia sobre la broca del café indican que en Bb9205.1.*ste1*.E62 no hay incrementos al compararla con Bb 9205 sin transformar, mientras que en Bb9024.5.*ste1*.e15 y Bb9024.5.*ste1*.e45 se observa un incremento del 50% de virulencia con respecto a Bb 9024 sin transformar. En conclusión, las esterases son un factor determinante para el incremento de la patogenicidad sobre la broca, en cepas con baja producción como la Bb9024, pero la sobre producción de esta enzima no tiene efecto patogénico en cepas de alta patogenicidad, con producciones relativamente altas y suficientes de esterasa (Góngora et al., 2006).

La generación de cepas de hongos con deleciones y silenciamiento de genes que están altamente expresados también ha permitido la identificación de diferentes proteínas: como es el caso de las adhesinas, las cuales son esenciales en la unión del

hongo a la cutícula de los insectos y también a la superficie de las plantas (Wang & St. Leger, 2007a), de la peripilina la cual regula la lipólisis, presión osmótica y la formación de estructuras de infección (Wang & St. Leger, 2007b) y de un osmo sensor, que le indica a la hifa de penetración que ha alcanzado el hemocele (Wang et al., 2008). Todos estos genes tienen un potencial, que no se había identificado anteriormente, para hacer ingeniería con respecto al rango de los insectos hospedantes, incrementando o disminuyendo este potencial e ilustra el poder del estudio de los diferentes patrones de expresión, ya que muestra estrategias en los procesos de infección que no se esperaban previamente.

Ingeniería de entomopatógenos por resistencia a condiciones ambientales

La mayoría de estudios de patógenos de insectos se han enfocado en su virulencia. Sin embargo, si se espera que un patógeno funcione como un agente de biocontrol clásico y persista en el medio ambiente, entonces los factores que lo influyen incluirán un amplio rango de condiciones climáticas (radiación solar, temperatura, disponibilidad de agua, precipitaciones y viento), condiciones edáficas (tipos de suelo) y condiciones bióticas (antagonistas) (Inglis et al., 1997; Roberts & St Leger, 2004). La resistencia con una base genética a estos parámetros podría ser una ventaja distintiva durante la infección, preparación del producto y el almacenamiento.

Los mecanismos genéticos de la resistencia a parámetros medioambientales no están bien entendidos, pero están probablemente gobernados por factores poligenéticos que pueden ser demasiado complejos para ser realmente factibles de manipulación genética. Sin embargo, se han obtenido progresos en el entendimiento de la susceptibilidad al daño por la porción solar del espectro de la luz UV-B (290-315 nm).

Adicionalmente, el proceso de infección del hongo sobre la plaga es limitado por las condiciones ambientales, como la radiación UV. La radiación UV es una de los más complejos factores ambientales, ya que daña el ADN del hongo, causando mutaciones y mortalidad en el hongo. La exposición a radiación ultravioleta en hongos resulta en la formación de dímeros ciclobutano de pirimidina (CPD) en la molécula de ADN, responsables de mutaciones, inhibición en la germinación de conidias y retardo en crecimiento. La enzima encargada de reparar estos daños es la fotoliasa. En Cenicafé, con el propósito de mejorar la resistencia a la radiación UV en *B. bassiana*, se aisló y caracterizó el gen PHR1 que codifica la CPD fotoliasa, enzima que cataliza la reparación de CPDs (Rosero & Góngora, 2007). El gen fue sobre expresado en la cepa Bb 9205. Las colonias fueron expuestas a luz UV-B, con una irradiancia de 1.200mWalt m² durante 0, 1, 2 y 3 h. Se obtuvieron cepas que mostraron mayor resistencia a luz UVB comparadas con la cepa control, y mostraron porcentajes de viabilidad entre un 25% y 35% superiores. Dos de estas cepas se evaluaron por qPCR para cuantificar la expresión relativa del gen, usando micelio inducido en UV. Al comparar la expresión de la fotoliasa, las cepas presentaron mayor expresión en todos los tratamientos evaluados con respecto a la cepa control y su virulencia contra la broca se mantuvo (Córdoba et al., 2011; Góngora et al., 2015).

Fang & St Leger (2012) realizaron estudios similares, en los que expresaron una fotoliasa aislada de *Hobacterium* altamente tolerante a UV, en *M. robertsii* y *B. bassiana*, incrementando la supervivencia de estos hongos bajo luz solar más de 30 veces y manteniendo su virulencia contra *Anopheles gambiae*.

Adicionalmente, estudios han mostrado que el grado de pigmentación de las conidias y los niveles de enzimas de reparación de ADN contribuyen a la tolerancia a la luz UV y que existe una relación entre la tolerancia y el origen geográfico de los insectos hospedantes (Brags et al., 2006).

Nuevas fuentes de genes para producir agentes biocontroladores transgénicos hipervirulentos

Con el fin de desarrollar hongos recombinantes más potentes para el control de mosquitos, se pensó en combinar la habilidad natural de *Metarhizium* para penetrar el insecto con un péptido insecticida. Las toxinas mejor estudiadas de *M. anisopliae* son las destruxinas (Pal et al., 2007). Desafortunadamente para los propósitos de ingeniería genética, las destruxinas son metabolitos secundarios codificados por genes bastante grandes (ca 20 Kb) lo cual dificulta su manipulación genética. Un problema adicional que puede aparecer por usar genes propios del patógeno y toxinas para mejorar virulencia es que los hospedantes han tenido millones de años para evolucionar resistencia así que puede ser ventajoso tomar genes de toxinas de organismos heterólogos.

Las toxinas venenosas han mostrado un alto grado de especificidad y esto les permite ser consideradas estrategias medioambientalmente benignas para el manejo de insectos (Edwards & Gatehouse, 2007). Sin embargo, ellas alcanzan sus receptores blancos únicamente cuando un escorpión pica a su presa y por sí sola no son capaces de penetrar la cutícula de los insectos. Por lo tanto, requieren un mecanismo que les permita llegar dentro del sistema circulatorio del insecto. La toxina de insecto 70 aa *Androctonus australis* (AaIT) actúa a nivel de los canales de sodio neuronales, causando efectos excitatorios pre sinápticos y contracciones musculares a concentraciones muy bajas, nanomoles (Zlotkin et al., 2000). Estas toxinas han permitido desarrollar el más importante baculovirus recombinante evaluado en pruebas de campo (Sun et al., 2002).

Los alcances a los cuales la virulencia puede ser incrementada se mostraron al usar el promotor *Mc1* para expresar AaIT en *M. anisopliae* (Wang & St Leger, 2007). El hongo modificado alcanzó la misma tasa de mortalidad en el gusano cachón, *M. sexta*, con



una dosis de 22 veces menos conidias que las cepas no transformadas, y los tiempos de supervivencia a algunas dosis se redujeron en 40%. Se obtuvieron resultados similares en mosquitos (CL50 se redujo nueve veces) y en la broca del café (LC50 se redujo 16 veces) (Wang & St Leger, 2007; Pava-Ripoll et al., 2008). A altas dosis de conidias la broca del café estaba muerta en menos de tres días y la dosis efectiva de conidias fue menos de cinco esporas. Sin embargo, las implicaciones medioambientales del uso de estas cepas debido a su especificidad y el efecto en organismos no blanco, son aun cuestionables.

Selección de insectos depredadores como controladores biológicos

Para definir una estrategia de control de plagas en el campo haciendo uso de parasitoides y depredadores como potenciales agentes de control, primero debe considerarse realizar estudios biológicos y ecológicos que permitan conocer el comportamiento del depredador a utilizar (Luck et al., 1988). Nicholls (2008) reporta una serie de atributos que son deseables en los enemigos naturales potenciales para ser incluidos dentro de programas de control biológico, entre ellos se encuentran: 1. Ser fáciles de criar en el laboratorio; 2. Alta sobrevivencia bajo condiciones de campo; 3. Alta capacidad de búsqueda para localizar el huésped o la presa; 4. Alta agregación en áreas con abundante densidad de la plaga, para disminuir su población a niveles que no causen daño; 5. Ser específicos y sincrónicos con el ciclo de vida de la plaga; 6. Capacidad para adaptarse al volumen de la plaga respondiendo rápidamente a posibles incrementos de la población bajo condiciones de estrés climático; 7. Mantenerse en el área aún después de que las poblaciones de la plaga hayan disminuido; 8. Su producción debe ser lo suficientemente económica para el agricultor. Sin embargo, estos atributos son más fácilmente alcanzados por los parasitoides que por los depredadores, debido a que los depredadores generalistas se consideran menos adecuados para el control biológico

clásico, ya que presentan una menor tasa de reproducción y con frecuencia no están sincronizados con la plaga (Hajek, 2004). A pesar de ello, estudios demuestran que en el 75% de los casos los depredadores generalistas logran reducir significativamente las poblaciones de insectos plaga (Symondson et al., 2002).

Los depredadores tienen múltiples relaciones con su ecosistema. Las variables que más influyen en las interacciones entre los depredadores generalistas y sus presas son difíciles de predecir, debido a que ambos se encuentran dentro de múltiples sistemas de especies que están bajo la influencia de constantes cambios bióticos y abióticos (Symondson et al., 2002)

Para mejorar el control biológico ejercido por depredadores generalistas deben identificarse los factores que influyen entre las interacciones positivas y negativas dentro de las comunidades naturales en las que se encuentran y, de esta forma, optimizar las sinergias benéficas que conducen al control de plagas (Hajek, 2004).

El mejoramiento de la eficiencia de los depredadores para el control biológico de plagas debe iniciar con estudios de biología descriptiva, tanto del depredador como de la especie plaga a tratar. Los parámetros poblacionales del depredador arrojados por la tabla de vida de fertilidad determinan la capacidad de incremento de la población en el ecosistema después de la liberación (Luck et al., 1988). Para hacer uso de un depredador generalista, es ideal que presente bajas tasas de reproducción, pero que, a su vez, tenga la capacidad de mantener y regular su multiplicación en el ecosistema, de tal forma que la especie no pueda reproducirse a niveles que ocasionen más daños que beneficios en el cultivo después de una liberación. Es importante recalcar que la relación de los depredadores con las plagas, es dependiente de la densidad de estas últimas, ya que por ser de tipo generalista los depredadores, ante la ausencia de organismo blanco, se alimentarán de otra fuente alimenticia, lo cual podría llegar



a generar desbalances ecológicos dentro del ecosistema y en algunos casos siendo nocivos (Kovach, 2004).

Los estudios de respuesta funcional de un depredador tienen como objetivo describir la relación entre el número de presas consumidas en función de la densidad poblacional de la presa, en un espacio e intervalo de tiempo (Solomon, 1949). La respuesta funcional es central para cualquier descripción sobre parasitismo o depredación, debido a que el número de presas consumidas determina el desarrollo, supervivencia y reproducción de los depredadores o parasitoides (Oaten & Murdoch, 1975) y a su vez, sirve para evaluar su potencialidad como agente de control biológico de la plaga (Fernández & Corley, 2003). Por lo tanto, la respuesta funcional junto con las características demográficas del depredador dadas por la tabla de vida, hacen parte de la base para definir el tipo de control biológico a implementar y con él, la cantidad y frecuencia de las liberaciones. El depredador, a diferencia del parasitoide, es un insecto generalista que puede llegar a afectar las poblaciones de organismos no blanco. En consecuencia, la cantidad de individuos liberados debe ser suficiente para permitir su establecimiento en el campo, pero sin poner en peligro la estabilidad de las especies no blanco nativas del ecosistema.

Considerando lo anterior, es indispensable identificar los riesgos asociados al uso de insectos depredadores como agentes de control biológico antes de realizar liberaciones en el campo abierto, dado que, además de desplazar especies como insectos benéficos (Hawkins & Cornell, 2008), estos podrían producir molestias a comunidades humanas por aumentos exagerados de sus poblaciones (Kovach, 2004) o alimentarse de especies botánicas de interés económico (Trochez, 1987). En la actualidad, existen unos procedimientos básicos utilizados para definir las consecuencias indirectas de una liberación, entre los que se encuentran: el seguimiento de poblaciones no blanco antes y después de la liberación, utilizando un testigo sin el agente de control (Brown, 2003); estudios de campo

confinado que incluyen los agentes de control biológico y un competidor (Schellhorn et al., 2002); pruebas de depredación intragremial en pequeñas arenas (Burgio et al., 2002); evaluaciones de establecimiento y dispersión del controlador biológico (Babendreier et al., 2005); estudios experimentales de modelación tipo Nicholson-Bailey para predecir riesgos potenciales del controlador (Lynch et al., 2002). Es de resaltar que la literatura reciente, a pesar de considerar los riesgos asociados a las liberaciones (Simberloff & Stiling, 1996), también registra experiencias de impactos positivos con el uso de depredadores nativos como controladores biológicos (Kromp, 1999; Symondson et al., 2002).

El éxito del control biológico a implementar no solo depende de las características biológicas del depredador y de la planeación inicial de la estrategia, también depende de las condiciones en las que se va a mantener el ecosistema dentro del cafetal a liberar. Un ecosistema biológicamente equilibrado es aquel en donde se encuentra diversidad de insectos benéficos y de arvenses nobles. Se ha demostrado que algunas especies de Reduviidae depredadores complementan su dieta con la ingestión de néctar de las plantas, provenientes de flores y nectarios extra florales (Narbona & Dirzo, 2010) y con la ingestión de savia, la cual extraen perforando el tejido de tallos y de hojas (Stoner et al., 1975a). Para algunas especies de Reduviidae, se sugiere que la ingestión de sustancias vegetales puede desempeñar un papel importante en la nutrición de las ninfas, las cuales pueden desarrollarse hasta la edad adulta alimentándose solo de estas (Stoner et al., 1975b), de igual forma, en las hembras estas sustancias parecen ser necesarias para sintetizar el material adhesivo que depositan en sus posturas (Choe & Rust, 2007).

Los Reduviidae se consideran depredadores poco activos, debido a que desde los primeros estadios se alimentan y desarrollan cerca de las posturas de las cuales emergen y desde allí esperan a que aparezca una presa para consumirla sin ejercer una búsqueda activa de la misma (Santos et al., 2016). A pesar de



ello, el desarrollo gregario de estas especies y su condición natural de depredadores genera una competencia por alimento que propicia el canibalismo, factor que influye en las bajas tasas de supervivencia ninfal (Grundy et al., 2000).

Los estudios que se están desarrollando en Cenicafé con insectos Reduviidae como depredadores para el control de la chinche de la chamusquina del café, han mostrado altas tasas de mortalidad de estos depredadores en sus primeros estadios ninfales bajo condiciones de laboratorio. Este comportamiento se asemeja al representado en la curva tipo IV de sobrevivencia de Rabinovich (1980), la cual se caracteriza por presentar mayor mortalidad natural de la especie en los estados inmaduros de la población. Desde la experiencia de Cenicafé, producir Reduviidae depredadores para utilizarlos en programas de control biológico ha representado un reto, debido a la alta necesidad de mano de obra y a la baja tasa de sobrevivencia ninfal.

Uno de los aspectos más importantes a considerar en la cría masiva de estos depredadores ha sido la fuente alimenticia a proporcionar. Utilizar una dieta adecuada para la cría de un depredador en condiciones de laboratorio, con alta calidad nutricional, juega un papel importante en el desarrollo morfológico y reproductivo de los individuos (Mayntz et al., 2005). Algunas dietas pueden lograr eficazmente la reproducción de los individuos, pero no necesariamente suplir todas sus necesidades nutricionales. Para evaluar la calidad de las dietas utilizadas en la producción de depredadores en masa suelen utilizarse parámetros biológicos como indicadores en la población tales como: la sobrevivencia ninfal, el tiempo de desarrollo, el tamaño de los adultos, la fecundidad, la viabilidad de los huevos, la razón sexual de la progenie y el tiempo de duplicación de la población (Cohen & Urias, 1988). Durante el proceso de cría de Reduviidae en Cenicafé, se han observado cambios en la población que podrían indicar fallas en la metodología de cría de los individuos como: deformaciones morfológicas presentes en la segunda y tercera generación, cambios en

la razón sexual, favoreciendo a los machos y mortalidad de las hembras ovíparas. Sin embargo, es importante considerar que la endogamia dentro una población criada en confinamiento también puede deteriorar la calidad de los individuos producidos (Clarke et al., 1986). Algunas observaciones hechas durante el proceso de cría de estos depredadores podrían indicar que los espacios confinados influyen en el comportamiento de cópula y reproductivo de las hembras. La saturación de hormonas en el ambiente podría explicar la alta mortalidad de hembras grávidas cuando se encuentran dentro de incubadoras con condiciones controladas; sin embargo, no existe información relacionada que valide tal hipótesis, más que los ensayos realizados en el laboratorio con hembras dentro y fuera de incubadoras.

A pesar de estas observaciones, los insectos han mostrado tener potencial como agentes de control de la chinche de la chamusquina del café (Cenicafé, 2017) y sus parámetros poblacionales los ponen como candidatos aptos para incluirlos dentro de programas de control biológico por aumentación y conservación.

Nuevas técnicas de aplicación de entomopatógenos

En general, los biopesticidas y entomopatógenos tienen algunos requerimientos para que afecten los insectos, como estar en contacto directo con la plaga, y a diferencia de los insecticidas de síntesis química, no dependen de la redistribución del producto y de la actividad translamina o sistémica. Además, pueden aplicarse con equipos diseñados para la aspersión de insecticidas de síntesis química.

En parte el éxito de un entomopatógeno va a depender de las condiciones medioambientales al momento de la aplicación, tales como: temperatura, humedad relativa, pH, la superficie en la que se aplica, al igual que la luz ultra violeta. Adicionalmente,

un buen cubrimiento del biopesticida es esencial (Matthews, 2008); a menos que se utilicen atrayentes que lleven el insecto al biocontrolador o se combinen diferentes estrategias de control (atrayentes junto con entomopatógenos).

El proceso completo desde el descubrimiento del biocontrolador hasta la comercialización de cualquier ingrediente activo, sea microbiológico o agroquímico convencional, va a depender del éxito en el proceso de aspersión del producto. La forma de aplicación de un producto biológico es, por lo tanto, un componente clave para asegurar la eficacia del control por lo que no puede ser desatendido. Adicionalmente, las aspersiones van de la mano de otros componentes especialmente, las formulaciones, selección de cepas, mejoramiento y entendimiento del organismo blanco (Chapple et al., 2000).

Las aspersiones deben asegurar que la concentración de esporas o conidias en las gotas de agua sean suficientes para lograr aplicaciones inundativas, por lo tanto, se requieren dosis relativamente altas 2 a 4×10^{10} esporas/L y en el caso de café, las cuantificaciones deben realizarse por número de árboles en la hectárea y no por hectárea ya que las densidades de siembra de los árboles de café son diferentes y pueden variar desde 2.000 hasta 10.000 árboles/ha.

Varios autores aseguran que los entomopatógenos deben aplicarse con máquinas hidráulicas, estas sirven para asperjar grandes volúmenes a baja presión, pero esto requiere mucha agua y hace ineficiente el sistema. El tamaño de gota también es importante, ya que si son muy pequeñas transportan pocas esporas (Chapple & Bateman, 1997) o se taponan fácilmente, por lo que es necesario hacer pruebas para optimizar el tamaño de gota.

Varias de las nuevas técnicas de aplicación que han sido desarrolladas para hongos entomopatógenos involucran algún tipo de estación trampa, donde la persistencia efectiva es particularmente importante. Sin embargo, en

el caso de la broca esta aproximación es algo complicada ya que el insecto estaría la mayor parte del ciclo de vida dentro del grano; sin embargo, si al momento de salir pudiera ser dirigido hacia las trampas este sería el momento para lograr que se infectara con el hongo.

Adicionalmente el uso de equipos con bajo volumen y el uso de tecnología tipo dron y aplicaciones de precisión para focos específicos de la plaga, ya sea agrupados naturalmente o dirigidos a estos, con el uso de plantas o sustancias atrayentes o repelentes, se convierten en alternativas a futuro que pueden hacer más efectivo el uso de los biocontroladores.

Consideraciones finales

Colombia es un país que se caracteriza por su alta diversidad biológica incluyendo biocontroladores. En el caso de las plagas endémicas del cultivo del café es posible su control a través del uso de biocontroladores por conservación. Sin embargo, para las plagas **no nativas o introducidas**, como la broca del café, la introducción de enemigos naturales y las aplicaciones inundativas de entomopatógenos como *B. bassiana* son estrategias que permiten reducir las poblaciones de insectos.

En el tema de la conservación, entre las influencias negativas que hacen más daño a las poblaciones de enemigos naturales están los pesticidas químicos, especialmente los de amplio espectro y efecto residual prolongado (Croft, 1990). Es por esta razón que en la caficultura colombiana estos pesticidas, especialmente los de la clase piretroides, no se han recomendado ya que las ventajas de su uso son menores que las desventajas.

El conocimiento de los enemigos naturales y sus necesidades es la mejor forma de conservarlos, es así como es indispensable crear y mantener los refugios de estos controladores, incrementar sus fuentes de alimentación que provean carbohidratos, así



como cuidar y mantener sus hábitats. En el caso de los entomopatógenos, el mantener y conservar un cepario permite tener una fuente de biocontroladores para resolver los futuros problemas de la caficultura.

El hongo *B. bassiana* es el controlador por excelencia de la broca del café, si no estuviera presente, el daño de esta plaga en la caficultura colombiana sería mayor. Conocemos cepas que son altamente específicas y virulentas, contra la broca del café. El control del insecto usando este entomopatógeno es posible realizando aspersiones inundativas (2×10^{10} conidias/L, y empleando hongos de excelente calidad y patogénicos contra el insecto.

El conocimiento de la interacción entomopatógeno-broca ha permitido el mejoramiento de la patogenicidad de las cepas a través del uso de la biología molecular y modificación de la expresión génica, se cuenta con cepas altamente selectivas y virulentas contra la broca. La combinación de diferentes cepas dentro del género *B. bassiana* y de diferentes géneros (*B. bassiana* y *Metarhizium*) ha permitido hacer más eficiente el control de las plagas del café.

El conocimiento de la interacción de los entomopatógenos con el medio ambiente y los efectos de la luz UV, temperatura y humedad relativa permiten la creación y selección de cepas mejor adaptadas al medioambiente, en este aspecto las formulaciones de los hongos

son fundamentales para lograr la mayor vida media y persistencia en el medio ambiente.

Para definir una estrategia de control de plagas en el campo, haciendo uso de parasitoides y depredadores como potenciales agentes de control, los estudios acerca de los aspectos biológicos, ecológicos y de comportamiento tanto de la plaga como del biocontrolador son fundamentales para asegurar el éxito de este último. Adicionalmente, la destrucción de refugios, lugares que brindan a los controladores resguardo y fuentes de alimentación, son prácticas negativas que deben evitarse ya que no permiten su establecimiento.

Es prioritario iniciar las evaluaciones de las sinergias de diferentes estrategias de control, combinando el uso de los entomopatógenos con extractos botánicos, entomopatógenos, depredadores y nuevos volátiles atrayentes o repelentes de las plagas del café y de sus depredadores, integrados a la agroecología, de tal manera que el control de las plagas del café sea cada vez más eficientes y amigables con el medio ambiente.

Es importante realizar evaluaciones que permitan conocer y cuantificar el riesgo ecológico de las estrategias de control biológico antes de ser implementadas, especialmente cuando se hace uso de depredadores y parasitoides como agentes de control.

Literatura citada

Altre, J. A., & Vandenberg, J. D. (2001). Penetration of Cuticle and Proliferation in Hemolymph by *Paecilomyces fumosoroseus* Isolates That Differ in Virulence against Lepidopteran Larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 78(2), 81–86. <https://doi.org/10.1006/jipa.2001.5046>

Alves, S. B., Pereira, R. M., Lopes, R., & Tamai, M. A. (2002). Use of Entomopathogenic Fungi in Latin America. In *Advances in Microbial Control of Insect Pests* (pp. 193–211). https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4437-8_11

Babendreier, D., Bigler, F., & Kuhlmann, U. (2005). Methods Used to Assess Non-target Effects of Invertebrate Biological Control Agents of Arthropod Pests. *Biocontrol*, 50, 821–870. <https://doi.org/10.1007/s10526-005-3633-3>

Bagga, S., Hu, G., Screen, S. E., & St Leger, R. J. (2004). Reconstructing the diversification of subtilisins in the pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Gene*, 324, 159–169. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2003.09.031>

Benavides Machado, P. (2008). Los parasitoides en programas de control biológico. In A. E. Bustillo Pardey (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 114–125). Cenicafé.

Bernal, M. G., Bustillo Pardey, A. E., Chaves, B. C., & Benavides Machado, P. (1999). Efecto de *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* sobre poblaciones de *Hypothenemus hampei* que emergen de frutos en el suelo. *Revista Colombiana de Entomología*, 25, 11–16.

Borges, M., & Aldrich, J. R. (1992). Instar-specific defensive secretions of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae). *Experientia*, 48(9), 893–896. <https://doi.org/10.1007/BF02118429>

Bragg, G. U. L., Rangel, D. E. N., Flint, S. D., Anderson, A. J., & Roberts, D. W. (2006). Conidial Pigmentation Is Important to Tolerance Against Solar-simulated Radiation in the Entomopathogenic Fungus *Metarhizium anisopliae*. *Photochemistry and Photobiology*, 82(2), 418–422. <https://doi.org/10.1562/2005-05-08-RA-52>

Brown, M. W. (2003). Intraguild responses of aphid predators on apple to the invasion of an exotic species, *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 48(2), 141–153. <https://doi.org/10.1023/A:1022660005948>

Burgio, G., Santi, F., & Maini, S. (2002). On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*, 24(2), 110–116. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00023-3](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00023-3)

Bustillo-Pardey, A. E., Bernal, M. G., Benavides Machado, P., & Chaves, B. (1999). Dynamics of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* Infecting *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) Populations Emerging from Fallen Coffee Berries. *Florida Entomologist*, 82(4), 491–498.

Bustillo-Pardey, A. E., Cárdenas, R., & Posada, F. J. (2002). Natural Enemies and Competitors of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) in Colombia. *Neotropical Entomology*, 31(4), 635–639. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000400018>

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



Bustillo-Pardey, A. E., Castillo, H., Villalba, D., Morales, E., & Vélez, P. (1991, June 15). *Evaluaciones de campo con el hongo Beauveria bassiana para el control de la broca del café* [Conference session]. 14th International Scientific Colloquium on Coffee, San Francisco, USA.

Bustillo-Pardey, Á. E. (2002). Los hongos entomopatógenos en el control de insectos. En *Curso Internacional Teórico –Práctico sobre entomopatógenos y parasitoides que atacan la broca del café* (pp. 1–53).

Butt, T. M., Coates, C. J., Dubovskiy, I. M., & Ratcliffe, N. A. (2016). Entomopathogenic Fungi: New Insights into Host-Pathogen Interactions. *Advances in Genetics*, 94, 307–364. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2016.01.006>

Butt, T., Ibrahim, L., Clark, S. J., & Beckett, A. (1995). The germination behaviour of *Metarhizium anisopliae* on the surface of aphid and flea beetle cuticles. *Mycological Research*, 99(8), 945–950. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80754-5](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80754-5)

Cárdenas-Ramírez, Á., Villalba-Guott, D., Bustillo Pardey, Á. E., Montoya-Restrepo, E. C., & Góngora, C. E. (2007). Eficacia de mezclas de cepas del hongo *Beauveria bassiana* en el control de la broca del café. *Revista Cenicafé*, 58(4), 293–303. <http://hdl.handle.net/10778/140>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2013). Informe anual Cenicafé 2013. https://www.cenicafe.org/es/publications/InformeAnual_2013.pdf

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2016). Informe anual Cenicafé 2016. <https://www.cenicafe.org/es/publications/InformeAnual2016.pdf>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2017). Informe anual Cenicafé 2017. <https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe2017.pdf>

Chapple, A. C., & Bateman, R. P. (1997). Application systems for microbial pesticides: Necessity not novelty. In H. F. Evans (Ed.), *Microbial insecticides: novelty or necessity?* (pp. 181–190). British Crop Protection Council.

Chapple, A. C., Downer, R. A., & Bateman, R. P. (2000). Theory and Practice of Microbial Insecticide Application. In L. A. Lacey & H. K. Kaya (Eds.), *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and evaluation of pathogens for control of insects and other invertebrate pests* (pp. 5–37). https://doi.org/10.1007/978-94-017-1547-8_2

Choe, D.-H., & Rust, M. K. (2007). Use of Plant Resin by a Bee Assassin Bug, *Apiomerus flaviventris* (Hemiptera: Reduviidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 100(2), 320–326. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[320:UOPRBA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[320:UOPRBA]2.0.CO;2)

Clarke, G. M., Brand, G. W., & Whitten, M. J. (1986). Fluctuating Asymmetry: A Technique for Measuring Developmental Stress Caused by Inbreeding. *Australian Journal of Biological Sciences*, 39(2), 145–153. <https://doi.org/10.1071/bi9860145>

Cohen, A. C., & Urias, N. M. (1988). Food utilization and egestion rates of the predator *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Heteroptera) fed artificial diets with rutin. *Journal of Entomological Science*, 23(2), 174–179. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-23.2.174>

Constantino, L. M. (2010). La broca del café... un insecto que se desarrolla de acuerdo con la temperatura y la altitud. *Brocarta*, 39, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc039.pdf>



Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., Martínez, H., Giraldo-Jaramillo, M., & Villegas G., C. (2013). Otros habitantes naturales del cafetal. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 261-306). Cenicafé.

Córdoba, L. A., Mantilla, J. G., Montoya, E. C., & Góngora Botero, C. E. (2011). *Sobreexpresión de un gen de fotoliasa de Beauveria bassiana para evaluar su resistencia bajo condiciones de laboratorio a la luz UV-B*. [Resumen de Congreso 38]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Croft, B. A. (1990). *Arthropod biological control agents and pesticides*. John Wiley and Sons Inc.

Cruz, L. P., Gaitán, A. L., & Góngora, C. E. (2006). Exploiting the genetic diversity of *Beauveria bassiana* for improving the biological control of the coffee berry borer through the use of strain mixtures. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 71(6), 918–926. <https://doi.org/10.1007/s00253-005-0218-0>

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

Denoth, M., Frid, L., & Myers, J. H. (2002). Multiple agents in biological control: improving the odds? *Biological Control*, 24(1), 20–30. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6)

Edwards, M. G., & Gatehouse, A. M. (2007). Biotechnology in crop protection: Towards sustainable insect control. In M. Vurro & J. Gressel (Eds.), *Novel biotechnologies for biocontrol agent enhancement and management* (pp. 1–23). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5799-1_1

Fang, W., Feng, J., Fan, Y., Zhang, Y., Bidochka, M., St leger, R., & Pei, Y. (2009). Expressing a fusion protein with protease and chitinase activities increases the virulence of the insect pathogen *Beauveria bassiana*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 102(2), 155–159. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.07.013>

Fang, W., & St leger, R. J. S. (2012). Enhanced UV Resistance and Improved Killing of Malaria Mosquitoes by Photolyase Transgenic Entomopathogenic Fungi. *PLoS One*, 7(8), e43069. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043069>

Fernández Arhex, V., & Corley, J. (2003). The Functional Response of Parasitoids and its Implications for Biological Control. *Biocontrol Science and Technology*, 13(4), 403–413. <https://doi.org/10.1080/0958315031000104523>

Flaherty, D. L., & Huffaker, C. B. (1970). Biological control of Pacific mites and Willamette mites in San Joaquin Valley vineyards: I. Role of *Metaseiulus occidentalis*. *Hilgardia*, 40(10), 267–308. <https://doi.org/10.3733/hilg.v40n10p267>

Follett, P. A., Kawabata, A., Nelson, R., Asmus, G., Burt, J., Goschke, K., Ewing, C., Gaertner, J., Brill, E., & Geib, S. (2016). Predation by flat bark beetles (Coleoptera: Silvanidae and Laemophloeidae) on coffee berry borer (Coleoptera: Curculionidae) in Hawaii coffee. *Biological Control*, 101, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.07.002>

Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., & Villegas-García, C. (2015). Manejo integrado de las cochinillas de las raíces del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 459, 1–8. <http://hdl.handle.net/10778/637>



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

Goettel, M. S., Eilenberg, J., Glare, T., Lawrence, I. G., Kostas, I., & Sarjeet, S. G. (2005). *Comprehensive molecular insect science*. Elsevier.

Góngora, C. E. (2011). ¿Cómo usar el hongo *Beauveria bassiana* para proteger su cosecha de café?. *Brocarta*, 42, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc042.pdf>

Góngora, C. E., & Benavides Machado, P. (2014). *Pasado presente y futuro de la colección de hongos de Cenicafé*. [Resumen de Congreso 41]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Góngora, C. E., Cano, L. M., & Ortega, M. A. (2006). *Efecto de la expresión de esterases en la patogenicidad de cepas transformadas de Beauveria bassiana infectando la broca del café*. [Resumen de Congreso 33]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Góngora, C. E., & Gil Palacio, Z. N. (2017). *Control biológico de cochinillas Puto barberi Hemiptera: Putoidea en almácigos de café con hongos entomopatógenos*. [Resumen de Congreso 44]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Góngora, C. E., Marín-Marín, P., & Benavides Machado, P. (2009). Claves para el éxito del hongo *Beauveria bassiana* como controlador biológico de la broca del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 384, 1–8. <http://hdl.handle.net/10778/346>

Góngora, C. E. (2008). Los hongos entomopatógenos en el control de insectos. In A. E. Bustillo Parley. (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 133–149). Cenicafé.

Góngora, C. E., Córdoba, L. A., & Mantilla, J. G. (2015). *Evaluación de cepas de Beauveria bassiana con tolerancia a luz UV y expresión relativa de fotoliasa*. [Resumen de Congreso 42]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Góngora, C. E. (2004). Transformación de *Beauveria bassiana* cepa Bb9112 con los genes de la proteína verde fluorescente y la proteasa pr1A de *M. anisopliae*. *Revista Colombiana Entomología*, 30, 15–21.

Hajek, A. E. (2004). *Natural enemies: an introduction to biological control*. Cambridge University Press.

Hassel, M. P. (1980). The Dynamics of Competition and Predation. *Department of Zoology and Applied Entomology. Imperial College of Science and Technology*, 72, 68.

Hawkins, B. A., & Cornell, H. V. (2008). *Theoretical approaches to biological control*. Cambridge University Press.

Hu, G., & Leger, R. J. S. (2002). Field Studies Using a Recombinant Mycoinsecticide (*Metarhizium anisopliae*) Reveal that It Is Rhizosphere Competent. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(12), 6383–6387. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.12.6383-6387.2002>

Imoulan, A., Hussain, M., Kirk, P., El Meziane, A., & Yao, Y.-J. (2017). Entomopathogenic fungus *Beauveria*: Host specificity, ecology and significance of morpho-molecular characterization in accurate taxonomic classification. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20(4), 1204–1212. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.08.015>



Inglis, G. D., Johnson, D. L., Cheng, K.-J., & Goettel, M. S. (1997). Use of Pathogen Combinations to Overcome the Constraints of Temperature on Entomopathogenic Hyphomycetes against Grasshoppers. *Biological Control*, 8(2), 143–152. <https://doi.org/10.1006/bcon.1996.0495>

Instituto Colombiano Agropecuario-ICA. (2004). Resolución 375 del 2004 por el cual se dictan las disposiciones sobre Registro y Control de los Bioinsumos y Extractos Vegetales de uso agrícola en Colombia. <https://www.ica.gov.co/normatividad/normas-ica/resoluciones-oficinas-nacionales/resoluciones-derogadas/resolucion-375-de-2004.aspx>

Insuasty Burbano, O. I., Cuadros Martínez, J., Monroy Rodríguez, R., & Bautista Díaz, J. (2007). *Manejo integrado de moscas de la fruta de la guayaba (Anastrepha spp.)* [Presentación]. Corpoica, Santander, Colombia. <http://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/2174>

Jaramillo, J. L., Montoya Restrepo, E. C., & Benavides Machado, P., Góngora, C. E. (2015). *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* para el control de broca del café en frutos del suelo. *Revista Colombiana de Entomología*, 41(1), 95–104.

Kovach, J. W. (2004). Impact of Multicolored Asian Lady Beetles as a Pest of Fruit and People. *American Entomologist*, 50(3), 159–161.

Kromp, B. (1999). Carabid Beetles in Sustainable Agriculture: a Review on Pest Control Efficacy, Cultivation Impacts and Enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1–3), 187–228. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00037-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00037-7)

Laiton, L. A., Constantino, L. M., & Benavides Machado, P. (2018). Capacidad depredadora de *Cathartus quadricollis* y *Ahasverus advena* (Coleoptera: Silvanidae) sobre *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae) en laboratorio. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(2), 200-205. <https://doi.org/10.25100/socolen.v44i2.7319>

Lara G., J. C., López N., J. C., & Bustillo-Parley, A. E. (2004). Efecto de entomonemátodos sobre poblaciones de la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae), en frutos en el suelo. *Revista Colombiana de Entomología*, 30(2), 179–185.

Leger, R. S., Joshi, L., Bidochka, M. J., & Roberts, D. W. (1996). Construction of an improved mycoinsecticide overexpressing a toxic protease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(13), 6349–6354. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.13.6349>

Lomer, C. J., Bateman, R., Johnson, D., Langewald, J., & Thomas, M. (2001). Biological Control of Locusts and Grasshoppers. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 667–702. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.667>

Lopes, R. B., Laumann, R. A., Blassioli-Moraes, M. C., Borges, M., & Faria, M. (2015). The fungistatic and fungicidal effects of volatiles from metathoracic glands of soybean-attacking stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae) on the entomopathogen *Beauveria bassiana*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 132, 77–85. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.08.011>

Lovett, B., & Leger, R. J. S. (2018). Genetically engineering better fungal biopesticides. *Pest Management Science*, 74(4), 781–789. <https://doi.org/10.1002/ps.4734>

Luck, R. F., Shepard, B. M., & Kenmore, P. E. (1988). Experimental Methods for Evaluating Arthropod Natural Enemies. *Annual Review of Entomology*, 33(1), 367–389. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.33.010188.002055>



Lynch, L. D., Ives, A. R., Waage, J. K., Hochberg, M. E., & Thomas, M. B. (2002). The Risks of Biocontrol: Transient Impacts and Minimum Nontarget Densities. *Ecological Applications*, 12(6), 1872–1882. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1872:TROBTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1872:TROBTI]2.0.CO;2)

Maldonado Capriles, J. (1990). *Systematic catalogue of the Reduviidae of the world (Insecta: Heteroptera)*. University of Puerto Rico. <https://catalog.hathitrust.org/Record/009172447>

Maldonado, C. E., & Benavides Machado, P. (2008). Evaluación del establecimiento de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*, controladores de *Hypothenemus hampei*, en Colombia. *Revista Cenicafé*, 58(4), 333–339. <http://hdl.handle.net/10778/145>

Mantilla, J. G., Galeano, N. F., Gaitan, A. L., Cristancho, M. A., Keyhani, N. O., & Góngora, C. E. (2012). Transcriptome analysis of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* grown on cuticular extracts of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*). *Microbiology*, 158(7), 1826–1842. <https://doi.org/10.1099/mic.0.051664-0>

Matthews, G. (2008). *Pesticide application methods*. John Wiley & Sons.

Mayntz, D., Raubenheimer, D., Salomon, M., Toft, S., & Simpson, S. J. (2005). Nutrient-Specific Foraging in Invertebrate Predators. *Science*, 307(5706), 111–113. <https://doi.org/10.1126/science.1105493>

Milner, R. J. (1997). Insect pathogens: How effective are they against soil insect pests. *Proceedings of the 3rd Brisbane Workshop on Soil Invertebrates*, 63, 1-67.

Milner, R. J., & Lutton, G. G. (1976). *Metarrhizium anisopliae*: survival of conidia in the soil. *Proceedings of the International Colloquium on Invertebrate Pathology*.

Narbona, E., & Dirzo, R. (2010). A reassessment of the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae): A reward for plant defenders and pollinators. *American Journal of Botany*, 97(4), 672–679. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900259>

Nicholls, C. I. (2008). Ecología de poblaciones como base teórica para el control biológico. In *Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico* (pp. 11–19). Medellín, Colombia: Editorial Universidad de Antioquia.

Oaten, A., & Murdoch, W. W. (1975). Switching, Functional Response, and Stability in Predator-Prey Systems. *The American Naturalist*, 109(967), 299–318. <https://doi.org/10.1086/282999>

Pal, S., St Leger, R. J., & Wu, L. P. (2007). Fungal Peptide Destruxin A Plays a Specific Role in Suppressing the Innate Immune Response in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Biological Chemistry*, 282(12), 8969–8977. <https://doi.org/10.1074/jbc.M605927200>

Pava-Ripoll, M., Posada, F. J., Momen, B., Wang, C., & St. Leger, R. (2008). Increased pathogenicity against coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae) by *Metarrhizium anisopliae* expressing the scorpion toxin (Aa1T) gene. *Journal of Invertebrate Pathology*, 99(2), 220–226. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.05.004>

Posada, F. (1997). Registro de hospedantes y aislamientos de *beauveria bassiana* en la colección de hongos entomopatógenos de Cenicafé. Colombia. *Manejo Integrado de Plagas*, 46, 50–64.

Posada, F. J., & Bustillo-Parley, A. E. (1994). El hongo *Beauveria bassiana* y su impacto en la caficultura Colombiana. *Agricultura Tropical*, 31(3), 97–106.



Rabinovich, J. E. (1980). *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. Compañía Editorial Continental.

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

Roberts, D. W., & St Leger, R. J. (2004). *Metarhizium* spp., cosmopolitan insect-pathogenic fungi: mycological aspects. *Advances in Applied Microbiology*, 54(1), 1–70. [https://doi.org/10.1016/S0065-2164\(04\)54001-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2164(04)54001-7)

Rodríguez, M. L., & Góngora, C. E. (2005). Transformation of *Beauveria bassiana* Bb9205 with pr1A, pr1J, and ste1 genes of *Metarhizium anisopliae* and evaluation of the pathogenicity on the coffee berry borer. *Revista Colombiana de Entomología*, 31(1), 51–58.

Romoser, W. S., & Stoffolano, J. G. (1998). *The science of entomology* (4th ed). WCB McGraw-Hill

Rosero, L. C., & Góngora, C. E. (2007). *Caracterización y aislamiento de un gen defoliadora del hongo entomopatógeno Beauveria bassiana*. [Resumen de Congreso 34]. Sociedad Colombiana de Entomología.

Santos Murgas, A., Abrego, J. C., Añino, Y., & López, O. G. (2016). Notas sobre depredación de *Apiomerus hirtipes* (Hemiptera: Reduviidae) sobre abejas de la orquídea (Apidae: Euglossinae). *Revista Científica Centros*, 5(2), 46–52.

Sasan, R. K., & Bidochka, M. J. (2012). The insect-pathogenic fungus *Metarhizium robertsii* (Clavicipitaceae) is also an endophyte that stimulates plant root development. *American Journal of Botany*, 99(1), 101–107. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100136>

Schellhorn, N. A., Kuhman, T. R., Olson, A. C., & Ives, A. R. (2002). Competition between Native and Introduced Parasitoids of Aphids: Nontarget Effects and Biological Control. *Ecology*, 83(10), 2745. <https://doi.org/10.2307/3072012>

Schrank, A., & Vainstein, M. H. (2010). *Metarhizium anisopliae* enzymes and toxins. *Toxicon*, 56(7), 1267–1274. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.03.008>

Shapiro-Ilan, D. I., Fuxa, J. R., Lacey, L. A., Onstad, D. W., & Kaya, H. K. (2005). Definitions of pathogenicity and virulence in invertebrate pathology. *Journal of Invertebrate Pathology*, 88(1), 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2004.10.003>

Simberloff, D., & Stiling, P. (1996). How Risky is Biological Control?. *Ecology*, 77(7), 1965–1974. <https://doi.org/10.2307/2265693>

Solomon, M. E. (1949). The Natural Control of Animal Populations. *The Journal of Animal Ecology*, 18(1), 1. <https://doi.org/10.2307/1578>

St. Leger, R. (2007). *Metarhizium anisopliae* as a model for studying bioinsecticidal host pathogen interactions. In M. Vurro & J. Gressel (Eds.), *Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management* (pp. 179–204). Springer Netherlands.

St. Leger, R., Cooper, R. M., & Charnley, A. K. (1988). The effect of melanization of *Manduca sexta* cuticle on growth and infection by *Metarhizium anisopliae*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 52(3), 459–470. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(88\)90059-6](https://doi.org/10.1016/0022-2011(88)90059-6)



St. Leger, R., Frank, D. C., Roberts, D. W., & Staples, R. C. (1992). Molecular cloning and regulatory analysis of the cuticle-degrading-protease structural gene from the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *European Journal of Biochemistry*, 204(3), 991–1001. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1992.tb16721.x>

St Leger, R. J., Joshi, L., Bidochka, M. J., Rizzo, N. W., & Roberts, D. W. (1996). Biochemical characterization and ultrastructural localization of two extracellular trypsins produced by *Metarhizium anisopliae* in infected insect cuticles. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(4), 1257–1264.

St. Leger, R., Joshi, L., Bidochka, M., Rizzo, N. W., & Roberts, D. W. (1996). Characterization and Ultrastructural Localization of Chitinases from *Metarhizium anisopliae*, *M. flavoviride*, and *Beauveria bassiana* during Fungal Invasion of Host (*Manduca sexta*) Cuticle. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(3), 907–912.

Stoner, A., Metcalfe, A. M., & Weeks, R. E. (1975). Plant feeding by Reduviidae, a predaceous family (Hemiptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 48(2), 185–188.

Sun, X., Chen, X., Zhang, Z., Wang, H., Bianchi, F. J. J. A., Peng, H., Vlak, J. M., & Hu, Z. (2002). Bollworm responses to release of genetically modified *Helicoverpa armigera* nucleopolyhedroviruses in cotton. *Journal of Invertebrate Pathology*, 81(2), 63–69. [https://doi.org/10.1016/S0022-2011\(02\)00144-1](https://doi.org/10.1016/S0022-2011(02)00144-1)

Sweetman, H. L. (1958). *The principles of biological control*. Wm C Brown Company Publishers.

Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D. T., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47(1), 561–594. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240>

Tanada, Y., & Kaya, H. (1993). *Insect Pathology*. Academic Press.

Trochez, A. (1987). *Manual de reconocimiento de insectos asociados en productos almacenados* Adolfo Trochez. IICA. <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/13128>

Van Driesche, R., & Bellows Jr, T. (1996). *Biological Control*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1157-7>

Vélez, P. E., Posada, F. J., Marín, P., González, M. T., Osorio, E., & Bustillo-Parley, A. E. (1997). Técnicas para el control de calidad de formulaciones de hongos entomopatógenos. *Boletín Técnico Cenicafé*, 17, 1-37. <http://hdl.handle.net/10778/709>

Vélez Arango, P. E., & Benavides Gómez, M. (1990). Registro e identificación de *Beauveria bassiana* en *Hypothenemus hampei* en Ancuya, Departamento de Nariño, Colombia. *Revista Cenicafé*, 41(2), 50-57. <http://hdl.handle.net/10778/4167>

Vera, J. T., Montoya, E. C., Benavides Machado, P., & Góngora, C. E. (2011). Evaluation of *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales) as a control of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) emerging from fallen, infested coffee berries on the ground. *Biocontrol Science and Technology*, 21(1), 1–14. <https://doi.org/10.1080/09583157.2010.517605>

Vera-Montoya, L., Gil-Palacio, Z., & Benavides Machado, P. (2007). Identificación de enemigos naturales de *Hypothenemus hampei* en la zona cafetera central colombiana. *Revista Cenicafé*, 58(3), 185-195. <http://hdl.handle.net/10778/144>



Wang, C., Duan, Z., & St. Leger, R. J. (2008). MOS1 Osmosensor of *Metarhizium anisopliae* Is Required for Adaptation to Insect Host Hemolymph. *Eukaryotic Cell*, 7(2), 302–309. <https://doi.org/10.1128/EC.00310-07>

Wang, C., Hu, G., & St. Leger, R. J. (2005). Differential gene expression by *Metarhizium anisopliae* growing in root exudate and host (*Manduca sexta*) cuticle or hemolymph reveals mechanisms of physiological adaptation. *Fungal Genetics and Biology*, 42(8), 704–718. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2005.04.006>

Wang, C., & St Leger, R. J. (2007). A scorpion neurotoxin increases the potency of a fungal insecticide. *Nature Biotechnology*, 25(12), 1455–1456. <https://doi.org/10.1038/nbt1357>

Wang, C., & St. Leger, R. J. (2007a). The MAD1 Adhesin of *Metarhizium anisopliae* Links Adhesion with Blastospore Production and Virulence to Insects, and the MAD2 Adhesin Enables Attachment to Plants. *Eukaryotic Cell*, 6(5), 808–816. <https://doi.org/10.1128/EC.00409-06>

Wang, C., & St. Leger, R. J. (2007b). The *Metarhizium anisopliae* Perilipin Homolog MPL1 Regulates Lipid Metabolism, Appressorial Turgor Pressure, and Virulence. *Journal of Biological Chemistry*, 282(29), 21110–21115. <https://doi.org/10.1074/jbc.M609592200>

Wille, A., & Fuentes, G. (1975). Efecto de la ceniza del Volcán: Irazú (Costa Rica) en algunos insectos. *Revista de Biología Tropical*, 23(2), 165–175.

Zhang, G., Hart, E. R., & Weirauch, C. (2016). A taxonomic monograph of the assassin bug genus *Zelus* Fabricius (Hemiptera: Reduviidae): 71 species based on 10,000 specimens. *Biodiversity Data Journal*, 4, e8150. <https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e8150>

Zhang, S., Xia, Y. X., Kim, B., & Keyhani, N. O. (2011). Two hydrophobins are involved in fungal spore coat rodlet layer assembly and each play distinct roles in surface interactions, development and pathogenesis in the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*. *Molecular Microbiology*, 80(3), 811–826. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2011.07613.x>

Zlotkin, E., Fishman, Y., & Elazar, M. (2000). AaIT: From neurotoxin to insecticide. *Biochimie*, 82(9), 869–881. [https://doi.org/10.1016/S0300-9084\(00\)01177-9](https://doi.org/10.1016/S0300-9084(00)01177-9)

Como Citar:

Góngora, C. E., & Laiton-Jiménez, L. A. (2020). Control biológico en las plagas de café de Colombia. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 68–104). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_4





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

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

Flor Edith Acevedo *

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

Como citar:

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



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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

Señales provenientes del hábitat del insecto huésped

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

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

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



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

Señales asociadas con el insecto huésped

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

Señales provenientes de parasitoides

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

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

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



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

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

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

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



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

Efecto de insectos parasitados en las respuestas inmunes de las plantas

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

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

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

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



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

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

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

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

Explotación de las señales provenientes del hábitat del insecto huésped

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

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

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

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

Aplicación exógena de inductores de volátiles en plantas

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

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

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



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

Uso de plantas con mayor emisión de volátiles

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

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

Inducción de priming en plantas

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

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

Implementación de sistemas agroecológicos

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

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

Estrategia de repulsión-atracción o “push-pull”

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



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

Explotación de las señales provenientes del insecto presa

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

Ecología química de plagas de café y sus enemigos naturales

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



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

La broca del café

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

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

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

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

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

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

El minador de las hojas del café

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

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

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

Escamas de las raíces del café

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

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

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

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

La chinche de la chamusquina del café

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

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

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

Arañita roja

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Consideraciones finales

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

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

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

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

Literatura citada

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

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

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

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

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

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

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

Anderson, P., & Alborn, H. (1999). Effects on oviposition behaviour and larval development of *Spodoptera littoralis* by herbivore-induced changes in cotton plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92(1), 45-51. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00523.x>

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Clavijo McCormick, A., Unsicker, S. B., & Gershenzon, J. (2012). The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science*, 17(5), 303-310. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.012>



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

Como citar:

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





Respuestas moleculares de insectos a factores bióticos y abióticos

Lucio Navarro Escalante*

* Investigador Científico I, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0001-7315-5669>

Como citar:

Navarro, L. (2020). Respuestas moleculares de insectos a factores de estrés ambientales y biológicos. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 142-157). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_6



Las poblaciones naturales de insectos se encuentran sometidas a diversos factores abióticos (temperatura y humedad) y bióticos (patógenos y enemigos naturales), que ejercen sobre ellas fuerzas que modulan su dinámica poblacional y el desarrollo de los individuos. Muchos de estos factores interactúan entre ellos de formas complejas, influenciando el crecimiento o disminución de las poblaciones dentro de un balance evolutivo y ecológico.

Estos mismos, a su vez establecen límites espaciales y temporales en la distribución biogeográfica de las poblaciones de insectos. Entre los factores abióticos, la temperatura juega el papel más importante, teniendo grandes efectos en la sobrevivencia, desarrollo, reproducción, dispersión y potencial biogeográfico de los individuos o poblaciones (García-Robledo et al., 2016; Jaworski & Hilszczański, 2013). Elementos bióticos como bacterias, hongos, virus, parásitos, depredadores, disponibilidad de fuentes de energía (alimento) y la competencia intraespecífica también son fuerzas clave que controlan el tamaño de las poblaciones al causar la muerte de una buena parte de los individuos. Adicionalmente, existen componentes genéticos y fisiológicos intrínsecos en las poblaciones naturales de insectos que controlan su reproducción en relación con la densidad.

En su conjunto, todos estos factores constituyen un mecanismo de control natural de las poblaciones de insectos que juegan un papel clave en el equilibrio natural de las especies. A pesar de ello, evolutivamente los insectos han desarrollado características para contrarrestar el efecto de estos elementos. Algunos insectos pueden tolerar cambios extremos de temperatura mediante adaptaciones fisiológicas que los protegen de los efectos nocivos del frío o calor (King & MacRae, 2015; Lee, 1991). Frente al ataque de microorganismos entomopatógenos o ciertos parasitoides, los insectos pueden generar respuestas de inmunidad que les permiten en algunos casos defenderse de

forma efectiva (Kingsolver et al., 2013; Lu & St. Leger, 2016; Nakhleh et al., 2017).

El estudio y entendimiento de los factores que controlan naturalmente a los insectos toman su mayor importancia en el desarrollo de estrategias de manejo de insectos plagas en la agricultura. Hoy día, el desarrollo de estrategias de manejo integrado de plagas (MIP) busca implementar en gran medida factores bióticos, incluyendo entomopatógenos (hongos, bacterias y virus), parasitoides y depredadores.

El uso de factores abióticos o físicos, principalmente choques térmicos (frío o calor), también son implementados en muchas ocasiones. Por ejemplo, dentro del MIP para la broca del café *Hypothenemus hampei* en Colombia se utilizan métodos de control biológico como el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana* y métodos de choque térmico como la solarización de granos de café infestados con broca en el proceso de beneficio (Bustillo et al., 1998).

La eficacia de los métodos de control biológico (entomopatógenos y parasitoides) dependen en gran medida de las complejas interacciones entre el insecto blanco y los agentes biológicos utilizados. En este capítulo se presenta una revisión sobre algunos de los mecanismos moleculares y fisiológicos que emplean los insectos para responder al estrés ocasionado por factores abióticos como la temperatura y por bióticos como los microorganismos patógenos y los parasitoides.

Las respuestas al estrés por temperatura han sido estudiadas en una amplia variedad de especies de importancia agrícola (Zhao & Jones, 2012). No obstante, el conocimiento actual de las respuestas inmunes de insectos a factores bióticos, se ha desprendido principalmente de estudios realizados en especies modelo como la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, aunque estos mecanismos son altamente conservados y pueden muchas veces extrapolarse a otras especies.

Respuestas moleculares en insectos frente a factores abióticos: estrés térmico

El estrés causado por altas y bajas temperaturas en la biología de los insectos es respondido por procesos moleculares y fisiológicos. Frente al estrés causado por cambios en la temperatura, los insectos responden mediante el incremento en la producción de proteínas de choque térmico (HSP, del inglés *Heat Shock Proteins*) y diversas enzimas antioxidantes. La sensibilidad o tolerancia al estrés térmico en muchos insectos es dependiente del estado de vida. En diversas especies, los estados inmaduros (larvas, pupas o ninfas) y adultos se enfrentan a diferentes condiciones ambientales, lo que evolutivamente conlleva a diferentes niveles de tolerancia y plasticidad de las respuestas (King & MacRae, 2015).

Proteínas de choque térmico (HSP)

Las proteínas HSP componen una superfamilia de proteínas que en su mayoría son constitutivas en células de procariontes y eucariotes, y sirven como chaperonas moleculares para el correcto ensamblaje de otras proteínas. Algunas HSP son inducidas específicamente por diferentes factores ambientales de estrés, incluyendo temperatura. Entre las diversas funciones moleculares que cumplen las HSP se incluye el plegamiento y desplegamiento, ensamble y desensamble, transporte y degradación de proteínas mal agregadas (Feder & Hofmann, 1999; Parsell & Lindquist, 1993; Sørensen et al., 2003). Su clasificación en familias se ha basado en relaciones filogenéticas y su tamaño molecular: Hsp110, Hsp100, Hsp90, Hsp70, Hsp60 y Hsp pequeñas (sHsps - small Hsps; entre los rangos de 12 a 43 kDa) (Feder & Hofmann, 1999).



Bajo estrés térmico, diversos genes para proteínas HSP son sobreexpresados en insectos, incluyendo principalmente miembros de las familias Hsp70, Hsp90 y sHsps (Figura 19). La familia Hsp70 es una de las más conservadas evolutivamente y de las que más se han estudiado. La versión en procariotas, llamada DnaK, es 60% similar a sus homólogos Hsp70 en eucariotas. Las Hsp70 funcionalmente contienen dos dominios proteicos, un dominio ATPasa y un dominio de unión a proteínas. Esta familia es codificada por dos genes, uno constitutivo (*hsc70*) y otro inducible (*hsp70*). Bajo condiciones ambientales normales, el gen *hsc70* se expresa de forma constitutiva en todas las células, mientras que el *hsp70* se expresa a muy bajos niveles o no se expresa (Bettencourt et al., 2008; Prentice et al., 2004). Bajo condiciones de estrés, los niveles de expresión del *hsc70* se mantienen constantes, mientras que el *hsp70* es altamente inducido y sobre-expresado (Bettencourt et al., 2008). Aunque ambas proteínas Hsp70 funcionan como chaperonas, el *hsc70* está principalmente involucrado en

procesos fisiológicos del desarrollo y sólo en pocos ejemplos se ha encontrado en respuesta a estrés (Knigge et al., 2014; Sonoda et al., 2006). Por ejemplo, en la polilla *Plutella xylostella* ambos genes (*hsc70* y *hsp70*) fueron inducidos en el insecto, bajo condiciones de estrés térmico (Sonoda et al., 2006).

Es conocido en insectos que la expresión de genes Hsp70 confieren tolerancia al calor y proveen una protección al daño ejercido por el estrés térmico. En diferentes especies, las proteínas Hsp70 aumentan su abundancia en células de insectos sometidos a altas o bajas temperaturas, sea como respuestas a condiciones extremas de cortos (horas o días) o largos períodos de tiempo (meses o estaciones). La inducción o sobreexpresión de genes *hsp70* como respuesta a choques de calor o frío ha sido encontrada en algunas especies de diferentes órdenes como el gorgojo del arroz *Lissorhoptrus oryzophilus* (Coleoptera) (Yuan et al., 2014), el saltahoja del té *Empoasca onukii* (Hemiptera) (Qiao et al., 2015), *Xestia c-nigrum* (Lepidoptera)

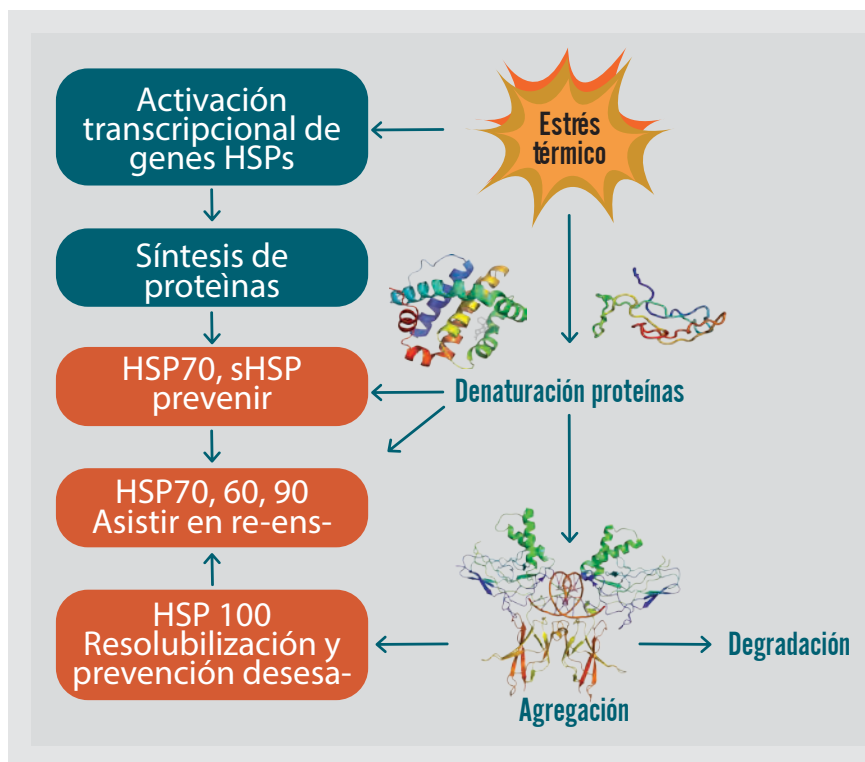


Figura 19.

Respuestas basadas en el aumento de proteínas de choque térmico (HSP) frente al estrés térmico en insectos. Los efectos letales del estrés térmico causados por la denaturación, agregación y degradación de proteínas son contrarrestados por la activación de diversas familias de genes HSP.

(Wang et al., 2015) y la mosca del trigo *Sitodiplosis mosellana* (Diptera) (Cheng et al., 2016). A partir de estas investigaciones es claro observar que los genes Hsp70 son sobreexpresados con mayor intensidad en condiciones de estrés por altas temperaturas en comparación con bajas temperaturas.

La familia Hsp90 es también altamente conservada y abundante y se encuentra involucrada en diversos procesos fisiológicos como control del ciclo celular, sobrevivencia celular y señales hormonales (Buchner & Li, 2013; Jackson, 2013). Funcionalmente están conformadas por tres dominios proteicos: un dominio N-terminal de unión a ATP, una región media y un dominio C-terminal involucrado en homodimerización. Las proteínas Hsp90 pueden representar entre 1% y 2% del total de proteínas en células en condiciones normales. Bajo condiciones de estrés térmico, las Hsp90 son inducidas a niveles que alcanzan hasta dos veces la cantidad presente en condiciones normales (Whitesell & Lindquist, 2005). La sobreexpresión de genes Hsp90 como respuesta a estrés por altas temperaturas ha sido registrada en varias especies de insectos. Por ejemplo, en *L. oryzaophilus* (Coleoptera), dos genes Hsp90 (*LoHsp90b* y *LoHsp90c*) fueron sobreexpresados en condiciones de estrés térmico a 43°C (Yuan et al., 2014). En la polilla oriental de los frutos *Grapholita molesta* (Lepidoptera), el gen *Gmhsp90* incrementó su expresión a medida que se sometía a condiciones de estrés por calor, a temperaturas cada vez más altas (26° a 44°C) y por períodos de tiempo más extensos, de 15 a 105 min. (Chen et al., 2014). Resultados similares se observaron en el gen *Eohsp90* de *E. onukii* (Hemiptera), expuestos a condiciones de alta temperatura (Qiao et al., 2015).

Las HSP pequeñas (sHSP) son otra familia de proteínas chaperonas que responden a condiciones de estrés térmico en insectos. A diferencia de otras familias HSP, las sHSP son más diversas a nivel de secuencia, tamaño, estructura y función. Estructuralmente contienen un dominio

α -crystallin relativamente conservado cerca a su extremo C-terminal (Fu et al., 2006). Funcionalmente, varias subunidades de sHSP forman largos oligómeros con la capacidad de unirse a otras proteínas y prevenir su denaturación térmica (Van Montfort et al., 2001). Dentro de una misma especie, diversos genes para sHSP pueden responder específicamente a estrés por calor o frío, mientras otros genes al parecer son inducidos por cualquier condición de estrés térmico. En la polilla oriental de las frutas, por ejemplo, se identificaron diez genes sHSP que respondieron bajo condiciones de alta temperatura (40°C hasta por 2 horas), ocho genes sHSP que respondieron a bajas temperaturas (-5°C hasta por 2 horas), mientras otros ocho genes adicionales fueron inducidos consistentemente bajo ambas condiciones (Zhang et al., 2015).

Enzimas antioxidantes frente al estrés térmico

Condiciones de estrés térmico, al igual que otros tipos de estresores, tienen la capacidad de generar en células de insectos altas concentraciones de especies de oxígeno reactivas (ROS, del inglés *Reactive Oxygen Species*). Estas concentraciones elevadas de ROS causan daño oxidativo en proteínas, ADN y lípidos en las células (Apel & Hirt, 2004). Para contrarrestar los efectos dañinos de especies ROS, las células responden aumentando la actividad de enzimas antioxidantes que ayudan en la remoción de estas especies (Figura 20). Los insectos responden a los altos contenidos celulares de ROS mediante varias enzimas antioxidantes, incluyendo superóxido dismutasa (SOD), catalasas (CAT), peroxidasas (POD) y glutatión-S-transferasas (GST) (Kang et al., 2017; S. Zhang et al., 2015). La SOD convierte el anión superóxido (O_2^-) en oxígeno (O_2) y peróxido de hidrógeno (H_2O_2), las CAT y POD rompen el H_2O_2 en O_2 y agua (H_2O), mientras que las GST eliminan los productos de la peroxidación de lípidos (hidroperóxidos). Todas estas enzimas trabajan de forma sincronizada a nivel celular como un mecanismo de defensa antioxidante.

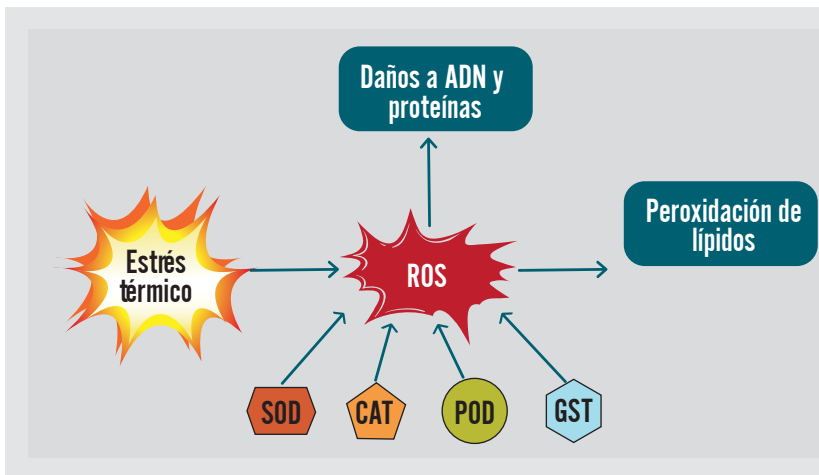


Figura 20.

Respuestas basadas en el aumento de la actividad de enzimas antioxidantes frente al estrés térmico en insectos. Cambios de temperatura en los insectos conlleva a una mayor actividad enzimática de superóxido dismutasa (SOD), catalasas (CAT), peroxidasas (POD) y glutatión-S-transferasas (GST), para la eliminación de especies de oxígeno reactivas (ROS) y productos de la peroxidación de lípidos (hidroperóxidos).

La mariquita *Propylaea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae) es considerada un depredador muy exitoso gracias a su tolerancia a altas temperaturas en regiones áridas de China. Al parecer esta tolerancia al estrés por calor en *P. japonica* puede explicarse por el rápido aumento en la actividad de las enzimas SOD, POD, CAT y GST, durante la exposición a altas temperaturas (35 a 41°C) que le ayudarían a contrarrestar el daño causado por el estrés oxidativo (Zhang et al., 2015). De hecho, este insecto puede soportar hasta 41°C manteniendo una tasa de supervivencia cercana al 60%. Resultados similares fueron encontrados en el depredador *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Chen et al., 2018). Períodos cortos (horas) y largos (días) de exposición a altas temperaturas (40 a 44°C) resultaron en una mayor actividad enzimática de SOD, CAT y POD cuando se comparaban con una temperatura control (28°C). *O. communa* se encuentra regularmente expuesta a altas temperaturas durante el verano en el hemisferio norte. De esta manera, estas defensas antioxidativas podrían estar involucradas en las respuestas fisiológicas del insecto al calor del verano en el campo. Por otro lado, en la polilla oriental del maíz *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) existe un aumento en la actividad de las enzimas SOD, CAT y GST tanto en el estrés causado por bajas (5°C) como por altas temperaturas (40°C) (Ali et al., 2017). Probablemente estas defensas antioxidantes

hacen parte de diversos mecanismos adaptativos a temperaturas extremas en relación al hábito migratorio de *M. separata* entre regiones de Asia.

Respuestas frente a factores bióticos

Mecanismos de defensa contra microorganismos patógenos

En insectos, la principal barrera física contra la entrada de microorganismos, potencialmente patógenos, está constituida por la cutícula que los recubre completamente. La cutícula es una intrincada capa heterogénea compuesta de carbohidratos, proteínas y lípidos. La epicutícula es la subcapa más externa, rica en lípidos, que otorga una barrera hidrofóbica. Debajo de esta se encuentra la procutícula, la cual está constituida por quitina y proteínas esclerotizadas, seguida de la epidermis. A nivel del tracto digestivo de los insectos, especialmente en el intestino medio, esta barrera física está dada por una delgada capa de cutícula o membrana peritrófica constituida por quitina, proteínas y glicoproteínas. La membrana peritrófica, aunque permeable a nutrientes y enzimas, aún constituye una barrera efectiva contra

microorganismos patógenos. La cutícula es una barrera altamente efectiva contra bacterias, virus y protozoos, con muy pocas excepciones. Tan solo un pequeño número de especies de hongos, aquellos con actividad entomopatógena, tienen la capacidad de penetrarla (Ortiz-Urquiza & Keyhani, 2013).

En caso que un microorganismo potencialmente patógeno cruce la cutícula o la membrana peritrófica, los insectos pueden detectar y responder al ataque mediante un complejo sistema inmune. Gran parte de estas respuestas ocurren en los cuerpos grasos de los insectos mediante la síntesis de efectores antimicrobianos y su secreción directa en la hemolinfa. Debido a que todos los órganos internos de los insectos se encuentran embebidos en esta hemolinfa, las respuestas inmunes a los microorganismos invasivos son, en la gran mayoría de los casos, efectivas y de forma sistémica (Feldhaar & Gross, 2008). Las respuestas inmunes de los insectos se basan principalmente en un sistema innato que comparte con otros organismos multicelulares, debido a que su desarrollo inició durante la evolución de las primeras formas de vida multicelulares.

El sistema inmune adquirido o adaptativo, el cual involucra la detección de antígenos específicos y la creación de una memoria inmunológica específica, evolucionó más tarde. Inicialmente se creyó que los insectos carecían de un sistema inmune adaptativo, no obstante, en los últimos años esta visión ha cambiado debido a recientes hallazgos (Cooper & Eleftherianos, 2017; Ligoxygakis, 2017). El sistema inmune innato no es altamente específico, sin embargo, tiene la capacidad de discriminar entre diferentes clases de patógenos y entre microorganismos simbioses y no simbioses. El sistema inmune innato de los insectos puede dividirse en: (i) un sistema celular que involucra procesos de fagocitosis y encapsulación llevada a cabo por hemocitos presentes principalmente en la hemolinfa (Lavigne & Strand, 2002; Strand, 2008), y (ii) un sistema humoral que incluye la producción de péptidos antimicrobianos (AMP), ROS, procesos de melanización y coagulación.

Reconocimiento y respuesta a bacterias patógenas

El primer paso antes de preparar una respuesta inmune a la invasión de microorganismos es la detección del patógeno (Figura 21). La detección temprana de bacterias en insectos involucra el reconocimiento de moléculas bacterianas (peptidoglucanos) presentes en su pared celular. El reconocimiento de estos patrones moleculares asociados a microorganismos (PAMP: pathogen-associated molecular patterns) es llevado a cabo por proteínas receptoras en el insecto o proteínas de reconocimiento de peptidoglucanos (PGRP) (Charroux et al., 2009). Diferentes clases de receptores PGRP en insectos reconocen diferencialmente a bacterias Gram-positivas y Gram-negativas basados en la composición de sus peptidoglucanos. El reconocimiento diferencial entre bacterias Gram-positivas y Gram-negativas, a su vez determina la activación de una de dos rutas moleculares de respuestas inmunes. Las infecciones por bacterias Gram-positivas, al igual que las infecciones por hongos, activan la ruta inmune Toll, mientras que bacterias Gram-negativas activan la ruta inmune Imd (*Immune deficient*). Ambas rutas inmunes resultan en la producción de diversos efectores antimicrobianos, incluyendo AMP. Otras cascadas de señalización intracelulares que activan respuestas de inmunidad en insectos han sido reconocidas, incluyendo las rutas JAK/STAT y JNK; sin embargo, su contribución precisa a estas respuestas no son claras (Lu & St. Leger, 2016).

En la ruta Toll, el reconocimiento de PAMP de bacterias Gram-positivas es mediada por proteínas PGRP extracelulares, que activan a la serina proteasa SPE (*Spatzle processing enzyme*). La SPE modifica de la forma inactiva a su forma activa a la proteína Spatzle, la cual finalmente se adhiere y activa a receptores membranales Toll. La activación de receptores Toll en la célula del insecto inicia una cascada de señales intracelulares que terminan en la activación de factores nucleares de transcripción específicos (Dorsal y Dif) y la expresión de genes AMP. En la ruta inmune Imd, por otro lado, el reconocimiento

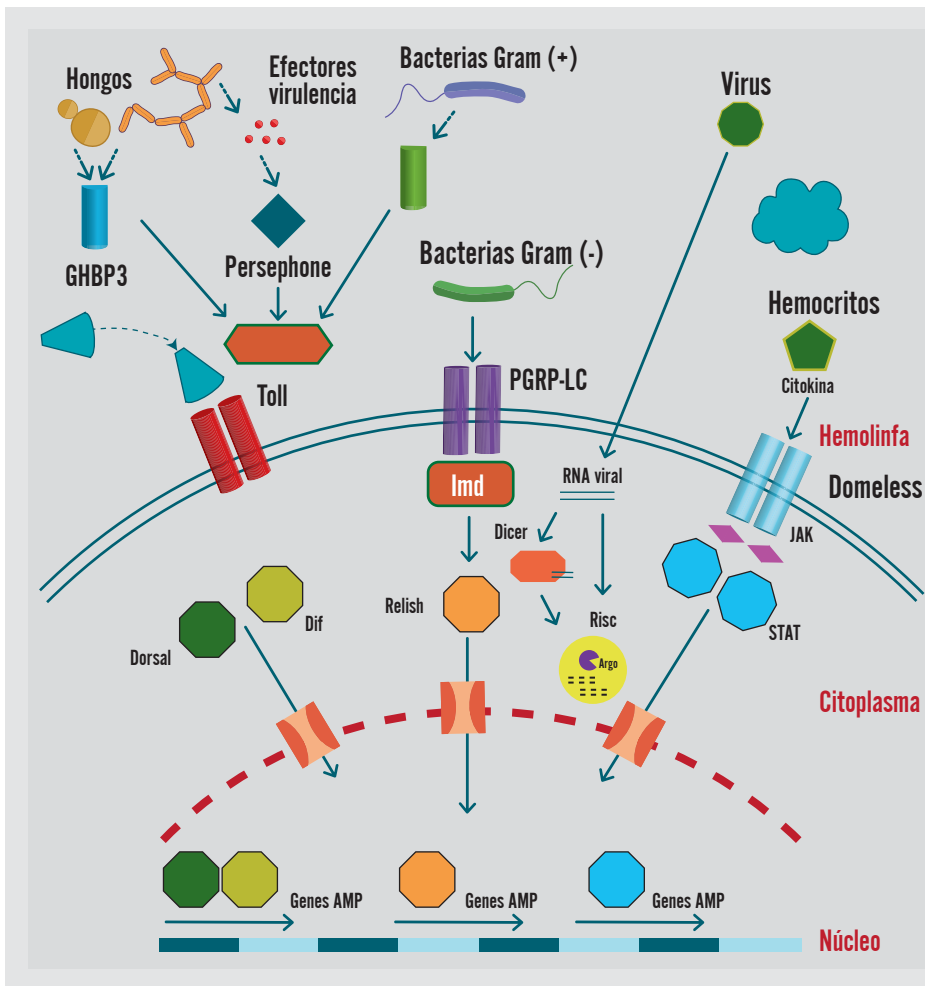


Figura 21. Mecanismos moleculares de reconocimiento y respuesta a microorganismos patógenos en insectos. La ruta inmune Toll es responsable por las respuestas a hongos y bacterias Gram-positivas patógenas. La ruta inmune Imd responde a bacterias Gram-negativas patógenas. La ruta inmune JAK/STAT y los mecanismos de RNA de interferencia son responsables por las respuestas a virus patógenos. Estas rutas inmunes principalmente desencadenan la activación transcripcional de genes para péptidos AMP, como parte de los mecanismos de defensa al ataque de microorganismos.

de PAMP de bacterias Gram-negativas es mediada directamente por receptores PGRP transmembranales (PGRP-LC). La proteína Imd es un adaptador citoplasmático que se conecta con la región intracelular de PGRP-LC y que, luego de su activación, inicia una cascada de señales intracelulares para la activación del factor de transcripción Relish y la expresión de genes AMP (Myllymäki et al., 2014).

Reconocimiento y respuestas a hongos entomopatógenos

La detección de infecciones por hongos también se basa en el reconocimiento de PAMP generados por componentes estructurales de la pared de los hongos o por

proteínas secretadas (efectores de virulencia) por estos mismos (Figura 21). La detección de PAMP de origen fúngico desencadena respuestas inmunes humores a través de la ruta Toll, mediante un mecanismo similar al reconocimiento de bacterias Gram-positivas. Los beta-glucanos presentes en la pared celular de los hongos actúan como moléculas PAMP y son reconocidos directamente por proteínas receptoras extracelulares (GNBP3), específicas del insecto (Matskevich et al., 2010). Algunas enzimas proteasas secretadas como efectores de virulencia por hongos entomopatógenos también actúan como PAMP y son detectadas por el insecto mediante la activación de la proteína Persephone (Gottar et al., 2006). Tanto el receptor GNB3 como la proteína Persephone activan a SPE para la consecuente

formación de Spatzle, activación de receptores Toll e inicio de la cascada intracelular, que culmina en respuestas inmunes humorales como la expresión de genes AMP.

La detección de la presencia de hongos entomopatógenos también desencadena respuestas inmunes celulares que involucran a los hemocitos en la hemolinfa. Un tipo especial de hemocitos responde mediante la liberación de la enzima profenoloxidasas (proPO), una enzima clave en la biosíntesis de melanina. La forma activa de la fenol oxidasas (PO) es producida por la acción de serina proteasas sobre proPO después de su liberación en el plasma (Cerenius & Soderhall, 2004). La acción enzimática de PO finalmente desencadena el proceso de formación de melanina (melanización) alrededor de las células invasoras. Adicional al proceso de melanización, otro tipo de hemocitos también responden mediante procesos de coagulación, a través de la producción de hemolectin, el principal componente de las fibras proteicas para la coagulación de la hemolinfa (Lemaitre & Hoffmann, 2007). El proceso de coagulación sella la herida de entrada del hongo y previene que otros microorganismos entren y se dispersen en la cavidad del insecto.

DetECCIÓN Y RESPUESTAS CONTRA VIRUS

Los insectos pueden ser blanco directo de la infección de virus o servir simplemente como hospedantes de ellos, como el caso de arbovirus humanos y virus patógenos de plantas. Cualquiera sea el caso, los insectos pueden detectar estas infecciones y desarrollar respuestas inmunes innatas, que involucran rutas mediadas por ARN de interferencia (ARNi) y la ruta JAK/STAT (Figura 21). Adicionalmente, existen evidencias basadas en estudios en *Drosophila* y mosquitos indicando que las rutas Toll e Imd estarían también involucradas en respuestas inmunes antivirales (Costa et al., 2009; Xi et al., 2008; Zambon et al., 2005).

El ARNi en insectos juega un papel muy importante en la limitación y el control de las infecciones virales (Zambon et al., 2006). El

ARNi es un mecanismo altamente conservado presente en células eucariotas, en el cual moléculas especiales de ARN interfieren con moléculas de ARN blanco (ARN mensajeros o ARN virales), generando el silenciamiento de genes específicos o previniendo la replicación viral. Durante una infección viral, el ARN de doble cadena (ARNdc) generado por el virus, inicia la respuesta ARNi mediante la activación de la enzima Dicer, la cual rompe el ARNdc para producir pequeñas moléculas (21-24 bases) de ARN de interferencia (ARNsi). Estos ARNsi son montados al complejo proteico RISC (*RNA induced silencing complex*) y sirven de guía para la identificación del ARN viral blanco mediante complementariedad y subsecuente degradación, a través de la enzima ARNasa (Argonauta) del complejo. De esta manera, la consecuencia final del proceso ARNi en la respuesta inmune es la inhibición de la replicación del virus.

El mecanismo por el cual la ruta JAK/STAT ejerce un efecto inmune antiviral no es totalmente claro (Kingsolver et al., 2013). La activación de esta ruta parece ser consecuencia de un reconocimiento inicial de la infección por receptores que también podrían activar otras rutas inmunes (Toll o Imd) o el reconocimiento del ARNdc viral por Dicer (Deddouche et al., 2008). La ruta JAK/STAT inicia cuando un ligando extracelular (upd3 o vago) se une a su receptor (Dome o desconocido), generando una cascada de fosforilación de JAK y STAT. La proteína STAT activa es un factor de transcripción que se transloca hacia el núcleo celular para inducir la expresión de genes para efectores antivirales y AMP (Dostert et al., 2005; Hedges & Johnson, 2008).

PÉPTIDOS AMP DE INSECTOS

Los insectos pueden producir una amplia variedad de proteínas o péptidos con actividad antimicrobiana contra bacterias, hongos y virus invasores. El primer AMP de insectos, cecropina, fue purificado de pupas de *Hyalophora cecropia*, en 1980 (Hultmark et al., 1980), y desde entonces se han descubierto más de 150 AMP en diversas especies de



insectos. Los AMP son proteínas pequeñas de bajo peso molecular, típicamente de estructuras catiónicas y anfipáticas, lo cual les permiten interactuar con la superficie aniónica de microbios e insertarse a través de la membrana citoplásmica. Los AMP de insectos pueden clasificarse en cuatro grandes grupos: defensinas (ricos en cisteína), cecropinas (alpha-helicoidales), péptidos ricos en prolina y atacinas (ricos en glicina) (Bulet & Stöcklin, 2005). La mayoría de AMP activos contienen de 20 a 50 aminoácidos, los cuales son generados a partir de precursores inactivos más grandes. En general, los AMP pueden ser asignados a dos modos de acción: membranolíticos y no-membranolíticos. La gran mayoría son membranolíticos y su actividad disruptiva de membranas pueden involucrar la formación de poros, adelgazamiento o disolución de la membrana y la formación de dominios lípido-peptídicos. En otros casos, los AMP se adhieren a blancos intracelulares del patógeno como ácidos nucleicos y proteínas (Tonk et al., 2016).

Detección y respuesta a parasitoides

La mayoría de los agentes parasitoides de otros insectos se encuentran dentro de los órdenes Hymenoptera y Diptera. Las especies parasitoides frecuentemente dejan sus huevos sobre (ectoparasitoides) o dentro (endoparasitoides) del insecto hospedante. Las respuestas inmunes de insectos contra estos invasores han sido mejor estudiadas en hospedantes de endoparasitoides, principalmente respuestas celulares. Las especies de parasitoides adaptadas a hospedantes específicos alcanzan su éxito biológico gracias al desarrollo de mecanismos para evadir o suprimir la respuesta inmune de este último. Sin embargo, un gran número de especies o poblaciones de hospedantes pueden generar respuestas inmunes a parasitoides aún no adaptados.

La encapsulación del organismo invasor es la principal respuesta inmune del hospedante frente a la presencia de huevos o larvas del endoparasitoide (Gillespie et al., 1997). Para

que la encapsulación tenga lugar, primero el cuerpo invasor debe ser identificado como extraño por las células presentes en la hemolinfa. Aunque los mecanismos moleculares de este reconocimiento son desconocidos, es claro que este proceso es llevado a cabo por hemocitos en la hemolinfa (Pech & Strand, 1996). El proceso de encapsulación involucra un recubrimiento del cuerpo extraño con una multicapa de hemocitos y con material fibroso, que impiden cualquier comunicación entre el cuerpo invasor y los tejidos del hospedante. La encapsulación involucra complejas interacciones entre diferentes tipos de hemocitos y la síntesis de integrinas y lectinas durante la formación de la multicapa (Ling & Yu, 2006; Yu & Kanost, 2004; Zhuang et al., 2008).

En la gran mayoría de los casos la encapsulación es seguida por un proceso de melanización y liberación de compuestos citotóxicos que resultan en la muerte del parasitoide por asfixia o citotoxicidad (Carton et al., 2008). Al igual que en las respuestas inmunes celulares contra microorganismos, la enzima PO también juega un papel importante en la melanización de la cápsula que recubre al cuerpo invasor. La ruta Toll juega un rol clave en la cascada de señales que controlan la producción de PO y desencadenan la diferenciación y proliferación de hemocitos durante la encapsulación (Schlenke et al., 2007). Entre los compuestos citotóxicos que son liberados por los hemocitos de la cápsula, algunos de los principales incluyen a las especies de ROS. Concentraciones elevadas de H_2O_2 y O_2^- conducen a la producción de radicales hidroxilo (OH) capaces de promover la peroxidación de lípidos y causar daños en proteínas y el ADN del parásito, causando la muerte del mismo (Carton et al., 2008).

Consideraciones finales

El control natural de las poblaciones de insectos debido a factores ambientales y biológicos hace parte de los procesos ecológicos



que regulan la dinámica y biogeografía de las poblaciones naturales. Los cambios de temperatura extremos y los enemigos naturales (patógenos y parasitoides) son fuentes de mortalidad importante dentro de las poblaciones de insectos, no obstante, ellas pueden tolerar el estrés causado por estos factores mediante diversas adaptaciones genéticas y fisiológicas. La sobreexpresión de genes para proteínas HSPs y el aumento en la actividad de enzimas antioxidantes constituyen algunas de las adaptaciones que les permiten a los insectos tolerar los efectos letales de las temperaturas extremas o los cambios rápidos de temperatura en cortos períodos de tiempo. Por otro lado, el desarrollo de respuestas inmunes que involucran procesos humorales y celulares les permiten a los insectos defenderse frente al ataque de ciertos entomopatógenos y parasitoides.

Con los actuales cambios en el régimen climático global y local, se ha despertado el interés de los científicos sobre los efectos del clima, especialmente temperatura y humedad,

sobre la biología de los insectos. Gran parte de las investigaciones tendientes a medir y predecir el impacto del cambio climático sobre los insectos se han enfocado en las comunidades de especies presentes en el hemisferio Norte (Andrew et al., 2013). Para los insectos del trópico son escasas las investigaciones que buscan este mismo objetivo, a pesar del impacto que tendría este conocimiento en la dinámica de los insectos dentro de la agricultura tropical. Para el caso de la caficultura, es importante no solo estudiar los efectos del clima en la dinámica de los insectos plagas y los benéficos, sino también establecer a nivel fisiológico y ecológico las capacidades de ellos para adaptarse o tolerar tales cambios. Así mismo, son escasas las investigaciones que ayudan a entender las complejas interacciones fisiológicas entre insectos y entomopatógenos o parasitoides a nivel de las comunidades del trópico. El desarrollo de futuras estrategias de control biológico de insectos plaga que incluya el uso de estos enemigos naturales podrán ser soportadas en este conocimiento. La caficultura tiene grandes retos científicos en estos temas que deben ser abordados en los próximos años.

Literatura citada

Ali, A., Rashid, M. A., Huang, Q. Y., Wong, C., & Lei, C.-L. (2017). Response of antioxidant enzymes in *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) exposed to thermal stress. *Bull. Entomol. Res.*, 107(3), 382-390. <https://doi.org/10.1017/S0007485316001000>

Andrew, N. R., Hill, S. J., Binns, M., Bahar, M. H., Ridley, E. V., Jung, M.-P., Fyfe, C., Yates, M., & Khusro, M. (2013). Assessing insect responses to climate change: What are we testing for? Where should we be heading? *PeerJ*, 1, e11. <https://doi.org/10.7717/peerj.11>

Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55(1), 373-399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>

Bettencourt, B. R., Hogan, C. C., Nimali, M., & Drohan, B. W. (2008). Inducible and constitutive heat shock gene expression responds to modification of Hsp70 copy number in *Drosophila melanogaster* but does not compensate for loss of thermotolerance in Hsp70 null flies. *BMC Biology*, 6, 5. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-5>

Buchner, J., & Li, J. (2013). Structure, function and regulation of the Hsp90 machinery. *Biomed. J.*, 36(3), 106. <https://doi.org/10.4103/2319-4170.113230>

Bulet, P., & Stöcklin, R. (2005). Insect antimicrobial peptides: Structures, properties and gene regulation. *Protein and Peptide Letters*, 12(1), 3-11.

Bustillo-Parley, A. E., Cardenas, R., Villalba, D. A., Benavides Machado, P., Orozco, J., & Posada, F. J. (1998). *Manejo integrado de la broca del café: Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia. Cenicafé. <http://hdl.handle.net/10778/848>

Carton, Y., Poirié, M., & Nappi, A. J. (2008). Insect immune resistance to parasitoids. *Insect Science*, 15(1), 67-87. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2008.00188.x>

Cerenius, L., & Soderhall, K. (2004). The prophenoloxidase-activating system in invertebrates. *Immunological Reviews*, 198(1), 116-126. <https://doi.org/10.1111/j.0105-2896.2004.00116.x>

Charroux, B., Rival, T., Narbonne-Reveau, K., & Royet, J. (2009). Bacterial detection by *Drosophila* peptidoglycan recognition proteins. *Microbes and Infection*, 11(6), 631-636. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2009.03.004>

Chen, Hao, Xu, X.-L., Li, Y.-P., & Wu, J.-X. (2014). Characterization of heat shock protein 90, 70 and their transcriptional expression patterns on high temperature in adult of *Grapholita molesta* (Busck). *Insect Science*, 21(4), 439-448. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12057>

Chen, Hongsong, Solangi, G. S., Guo, J., Wan, F., & Zhou, Z. (2018). Antioxidant responses of ragweed leaf beetle *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) exposed to thermal stress. *Frontiers in Physiology*, 9, 808. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00808>

Cheng, W., Li, D., Wang, Y., Liu, Y., & Zhu-Salzman, K. (2016). Cloning of heat shock protein genes (hsp70, hsc70 and hsp90) and their expression in response to larval diapause and thermal stress in



the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana*. *J. Journal of Insect Physiology*, 95, 66-77. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.09.005>

Cooper, D., & Eleftherianos, I. (2017). Memory and specificity in the insect immune system: Current perspectives and future challenges. *Frontiers in Immunology*, 8, 539. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.00539>

Costa, A., Jan, E., Sarnow, P., & Schneider, D. (2009). The Imd pathway is involved in antiviral immune responses in *Drosophila*. *PLoS One*, 4(10), e7436. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007436>

Deddouche, S., Matt, N., Budd, A., Mueller, S., Kemp, C., Galiana-Arnoux, D., Dostert, C., Antoniewski, C., Hoffmann, J. A., & Imler, J.-L. (2008). The DExD/H-box helicase Dicer-2 mediates the induction of antiviral activity in *Drosophila*. *Nature Immunology*, 9(12), 1425-1432. <https://doi.org/10.1038/ni.1664>

Dostert, C., Jouanguy, E., Irving, P., Troxler, L., Galiana-Arnoux, D., Hetru, C., & Imler, J.-L. (2005). The Jak-STAT signaling pathway is required but not sufficient for the antiviral response of *Drosophila*. *Nature Immunology*, 6(9), 946-953. <https://doi.org/10.1038/ni1237>

Feder, M. E., & Hofmann, G. E. (1999). Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, 61(1), 243-282. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.61.1.243>

Feldhaar, H., & Gross, R. (2008). Immune reactions of insects on bacterial pathogens and mutualists. *Microbes and Infection*, 10(9), 1082-1088. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2008.07.010>

Fu, X., Jiao, W., & Chang, Z. (2006). Phylogenetic and biochemical studies reveal a potential evolutionary origin of small heat shock proteins of animals from bacterial class A. *Journal of Molecular Evolution*, 62(3), 257-266. <https://doi.org/10.1007/s00239-005-0076-5>

García-Robledo, C., Kuprewicz, E. K., Staines, C. L., Erwin, T. L., & Kress, W. J. (2016). Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(3), 680-685. <https://doi.org/10.1073/pnas.1507681113>

Gillespie, J. P., Kanost, M. R., & Trenczek, T. (1997). Biological mediators of insect immunity. *Annual Review of Entomology*, 42(1), 611-643. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.611>

Gottar, M., Gobert, V., Matskevich, A. A., Reichhart, J.-M., Wang, C., Butt, T. M., Belvin, M., Hoffmann, J. A., & Ferrandon, D. (2006). Dual detection of fungal infections in *Drosophila* via recognition of glucans and sensing of virulence factors. *Cell*, 127(7), 1425-1437. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.10.046>

Hedges, L. M., & Johnson, K. N. (2008). Induction of host defence responses by *Drosophila* C virus. *Journal of General Virology*, 89(6), 1497-1501. <https://doi.org/10.1099/vir.0.83684-0>

Hultmark, D., Steiner, H., Rasmuson, T., & Boman, H. G. (1980). Insect immunity. Purification and properties of three inducible bactericidal proteins from hemolymph of immunized pupae of *Hyalophora cecropia*. *European Journal of Biochemistry*, 106(1), 7-16.

Jackson, S. E. (2013). Hsp90: Structure and function. *Topics in Current Chemistry*, 328, 155-240. https://doi.org/10.1007/128_2012_356



Jaworski, T., & Hilszczański, J. (2013). The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the expected climate change. *Forest Research Papers*, 74(4), 345-355. <https://doi.org/10.2478/frp-2013-0033>

Kang, Z.-W., Liu, F.-H., Liu, X., Yu, W.-B., Tan, X.-L., Zhang, S.-Z., Tian, H.-G., & Liu, T.-X. (2017). The potential coordination of the heat-shock proteins and antioxidant enzyme genes of *Aphidius gifuensis* in response to thermal stress. *Frontiers in Physiology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00976>

King, A. M., & MacRae, T. H. (2015). Insect heat shock proteins during stress and diapause. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 59-75. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162107>

Kingsolver, M. B., Huang, Z., & Hardy, R. W. (2013). Insect antiviral innate immunity: Pathways, effectors, and connections. *Journal of Molecular Biology*, 425(24), 4921-4936. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2013.10.006>

Knigge, T., Bachmann, L., & Köhler, H.-R. (2014). An intron-containing, heat-inducible stress-70 gene in the millipede *Tachypodoiulus niger* (Julidae, Diplopoda). *Cell Stress Chaperones*, 19(5), 741-747. <https://doi.org/10.1007/s12192-014-0494-7>

Lavine, M. D., & Strand, M. R. (2002). Insect hemocytes and their role in immunity. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 32(10), 1295-1309. [https://doi.org/10.1016/s0965-1748\(02\)00092-9](https://doi.org/10.1016/s0965-1748(02)00092-9)

Lee, R. E. (1991). Principles of insect low temperature tolerance. En R. E. Lee & D. L. Denlinger (Eds.), *Insects at Low Temperature* (pp. 17-46). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0190-6_2

Lemaitre, B., & Hoffmann, J. (2007). The host defense of *Drosophila melanogaster*. *Annual Review of Immunology*, 25(1), 697-743. <https://doi.org/10.1146/annurev.immunol.25.022106.141615>

Ligoxygakis, P. (2017). Immunity: Insect immune memory goes viral. *Current Biology*, 27(22), R1218-R1220. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.10.020>

Ling, E., & Yu, X. (2006). Cellular encapsulation and melanization are enhanced by immulectins, pattern recognition receptors from the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Developmental & Comparative Immunology*, 30(3), 289-299. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2005.05.005>

Lu, H.-L., & St. Leger, R. J. (2016). Chapter Seven—Insect immunity to entomopathogenic fungi. En B. Lovett & R. J. St. Leger (Eds.), *Advances in Genetics* (Vol. 94, pp. 251–285). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2015.11.002>

Matskevich, A. A., Quintin, J., & Ferrandon, D. (2010). The *Drosophila* PRR GNBP3 assembles effector complexes involved in antifungal defenses independently of its Toll-pathway activation function. *European Journal of Immunology*, 40(5), 1244-1254. <https://doi.org/10.1002/eji.200940164>

Myllymäki, H., Valanne, S., & Rämet, M. (2014). The *Drosophila* Imd signaling pathway. *The Journal of Immunology*, 192(8), 3455-3462. <https://doi.org/10.4049/jimmunol.1303309>

Nakhleh, J., El Moussawi, L., & Osta, M. A. (2017). The melanization response in insect immunity. En P. Ligoxygakis (Ed.), *Advances in Insect Physiology* (pp. 83-109). <https://doi.org/10.1016/bs.aiip.2016.11.002>

Ortiz-Urquiza, A., & Keyhani, N. O. (2013). Action on the surface: Entomopathogenic fungi versus the insect cuticle. *Insects*, 4(3), 357-374. <https://doi.org/10.3390/insects4030357>



Parsell, D. A., & Lindquist, S. (1993). The function of heat-shock proteins in stress tolerance: Degradation and reactivation of damaged proteins. *Annual Review of Genetics*, 27(1), 437-496. <https://doi.org/10.1146/annurev.ge.27.120193.002253>

Pech, L. L., & Strand, M. R. (1996). Granular cells are required for encapsulation of foreign targets by insect haemocytes. *Journal of Cell Science*, 109(8), 2053-2060.

Prentice, H. M., Milton, S. L., Scheurle, D., & Lutz, P. L. (2004). The upregulation of cognate and inducible heat shock proteins in the anoxic turtle brain. *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism*, 24(7), 826-828. <https://doi.org/10.1097/01.WCB.0000126565.27130.79>

Qiao, L., Wu, J. X., Qin, D. Z., Liu, X. C., Lu, Z. C., Lv, L. Z., Pan, Z. L., Chen, H., & Li, G. W. (2015). Gene expression profiles of heat shock proteins 70 and 90 from *Empoasca onukii* (Hemiptera: Cicadellidae) in response to temperature stress. *Journal of Insect Science*, 15(1). <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev030>

Schlenke, T. A., Morales, J., Govind, S., & Clark, A. G. (2007). Contrasting infection strategies in generalist and specialist wasp parasitoids of *Drosophila melanogaster*. *PLOS Pathogens*, 3(10), 1486-1501. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.0030158>

Sonoda, S., Ashfaq, M., & Tsumuki, H. (2006). Cloning and nucleotide sequencing of three heat shock protein genes (hsp90, hsc70, and hsp19.5) from the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and their expression in relation to developmental stage and temperature. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 62(2), 80-90. <https://doi.org/10.1002/arch.20124>

Sørensen, J. G., Kristensen, T. N., & Loeschcke, V. (2003). The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters*, 6(11), 1025-1037. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00528.x>

Strand, M. R. (2008). Insect hemocytes and their role in immunology. En N. E. Beckage (Ed.), *Insect Immunology* (pp. 25-47). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012373976-6.50004-5>

Tonk, M., Vilcinskas, A., & Rahnamaeian, M. (2016). Insect antimicrobial peptides: Potential tools for the prevention of skin cancer. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(17), 7397-7405. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7718-y>

Van Montfort, R., Slingsby, C., & Vierling, E. (2001). Structure and function of the small heat shock protein/alpha-crystallin family of molecular chaperones. *Advances in Protein Chemistry*, 59, 105-156. [https://doi.org/10.1016/s0065-3233\(01\)59004-x](https://doi.org/10.1016/s0065-3233(01)59004-x)

Wang, L., Yang, S., Han, L., Zhao, K., & Ye, L. (2015). Expression profile of two HSP70 chaperone proteins in response to extreme thermal acclimation in *Xestia c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomologist*, 98(2), 506-515. <https://doi.org/10.1653/024.098.0218>

Whitesell, L., & Lindquist, S. L. (2005). HSP90 and the chaperoning of cancer. *Nature Reviews Cancer*, 5(10), 761-772. <https://doi.org/10.1038/nrc1716>

Xi, Z., Ramirez, J. L., & Dimopoulos, G. (2008). The *Aedes aegypti* toll pathway controls dengue virus infection. *PLOS Pathogens*, 4(7), e1000098. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000098>

Yu, X.-Q., & Kanost, M. R. (2004). Immulectin-2, a pattern recognition receptor that stimulates hemocyte encapsulation and melanization in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Developmental & Comparative Immunology*, 28(9), 891-900. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2004.02.005>



Yuan, X., Zhou, W.-W., Zhou, Y., Liu, S., Lu, F., Yang, M.-F., Cheng, J., Gurr, G. M., & Zhu, Z.-R. (2014). Composition and expression of heat shock proteins in an invasive pest, the rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist*, 97(2), 611-619. <https://doi.org/10.1653/024.097.0237>

Zambon, R. A., Nandakumar, M., Vakharia, V. N., & Wu, L. P. (2005). The Toll pathway is important for an antiviral response in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(20), 7257-7262. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409181102>

Zambon, R. A., Vakharia, V. N., & Wu, L. P. (2006). RNAi is an antiviral immune response against a dsRNA virus in *Drosophila melanogaster*. *Cellular Microbiology*, 8(5), 880-889. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2006.00688.x>

Zhang, B., Zheng, J., Peng, Y., Liu, X., Hoffmann, A. A., & Ma, C.-S. (2015). Stress responses of small heat shock protein genes in Lepidoptera point to limited conservation of function across phylogeny. *PLoS One*, 10(7), e0132700. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132700>

Zhang, S., Fu, W., Li, N., Zhang, F., & Liu, T.-X. (2015). Antioxidant responses of *Propylaea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae) exposed to high temperature stress. *Journal of Insect Physiology*, 73, 47-52. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.01.004>

Zhao, L., & Jones, W. A. (2012). Expression of heat shock protein genes in insect stress responses. *Invertebrate Survival Journal*, 9(1), 93-101.

Zhuang, S., Kelo, L., Nardi, J. B., & Kanost, M. R. (2008). Multiple alpha subunits of integrin are involved in cell-mediated responses of the *Manduca* immune system. *Developmental & Comparative Immunology*, 32(4), 365-379. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2007.07.007>

Como citar:

Navarro, L. (2020). Respuestas moleculares de insectos a factores de estrés ambientales y biológicos. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 142-157). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_6





Efecto de los agroquímicos en el control natural

Aníbal Arcila Moreno*

* Asistente de Investigación, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0002-4276-0521>

Como citar:

Arcila-Moreno, A. (2020). Efecto de los agroquímicos en el control natural. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *Efecto de los agroquímicos en el control natural* (pp. 158-185). Cenicafé.
https://doi.org/10.38141/10791/0001_7



En el control de las plagas, los controladores naturales ejercen un papel fundamental, debido a que el costo anual por uso de pesticidas en el mundo es de 20 billones de dólares (Pimentel et al. (1992), sin embargo, los enemigos naturales como los parasitoides y predadores proveen un control estimado en cinco a diez veces dicha cantidad; sin la presencia de estos biocontroladores, las pérdidas en la agricultura y cultivos forestales serían mayores y la cantidad de agroquímicos se elevaría.

Para DeBach (1987), los enemigos naturales ofrecen la posibilidad de plantear tres estrategias en el manejo de plagas, como introducción de enemigos naturales específicos, reproducción masiva y liberación de enemigos naturales, y conservación de los enemigos naturales en los ecosistemas; Waage & Greathead (1988) indican que, de las anteriores, la mejor es la conservación de los enemigos naturales nativos. Los procesos productivos agrícolas que emplean pesticidas afectan la acción de los biocontroladores, siendo un componente cuestionado por cuanto inciden en los mecanismos de regulación natural de las plagas (Vázquez et al., 2008).

Impacto de los plaguicidas sobre el control natural

Los insecticidas controlan matando al insecto o de alguna forma impidiendo que lleguen a causar perjuicios al cultivo. Los insecticidas de origen químico o biológico pueden ser naturales o de síntesis, vienen formulados de distintas formas y son aplicados como aspersiones, cebos de liberación lenta, fumigación, espolvoreos o en riego. En los últimos años, mediante la biotecnología, se utilizan plantas transgénicas que incluyen genes de bacterias entomopatógenas (Ware & Whitacre, 2004). Los pesticidas han ocultado por años la importancia de los enemigos naturales en los programas

de manejo de plagas; su alto desempeño y fácil adquisición en el mercado, los convirtieron en la herramienta preferida de los agricultores para el manejo fitosanitario (Ruberson et al., 1998).

Por muchos años, los estudios de toxicidad de los insecticidas en artrópodos benéficos se han centrado en pruebas de toxicidad aguda, como son la dosis o concentración letal media aguda (DL50 o CL50), los cuales significan que la dosis o la concentración de la solución aplicada a una superficie tratada o directamente a la población estudiada, mata la mitad de esa población en un período de tiempo definido (normalmente 24 o 48 h). Otro método utilizado es establecer la proporción entre las CL50 del enemigo natural y de la plaga o la del enemigo natural, y la tasa de aplicación establecida para el pesticida en mención (Van Driesche et al., 2007). Sin embargo, estos ensayos solo reflejan una parte del impacto negativo, deben ser tenidos en cuenta los efectos subletales sobre la fisiología, demografía y análisis de tablas de vida para determinar los efectos a largo plazo en las poblaciones de los enemigos naturales (Amarasekare et al., 2016; Desneux et al., 2007; Roubos et al., 2014).

En la actualidad también existen otros procedimientos para determinar la toxicidad de un pesticida. El Grupo de Trabajo sobre Plaguicidas y Organismos Benéficos, Organización Internacional para el Control Biológico (IOBC, por sus siglas en inglés), identifica la selectividad a enemigos naturales de plaguicidas registrados (acaricidas, fungicidas, insecticidas, herbicidas) y los reguladores del crecimiento de las plantas, de acuerdo a la reducción del desempeño del enemigo natural (su habilidad para encontrar y vencer a su presa con éxito o para localizar y ovipositar en sus hospedantes). Los plaguicidas se clasifican como: <50% de parasitismo o predación = inofensivo; 50% a 79% = levemente nocivo; 80% a 90% = moderadamente nocivo; > 99% = nocivo o perjudicial (Hassan et al., 1985).

De las diferentes clases de pesticidas, los insecticidas son los más tóxicos a los depredadores y parasitoides, les siguen en su orden: herbicidas, acaricidas y fungicidas. Entre los insecticidas se presenta una tendencia en el aumento de la toxicidad hacia los enemigos naturales, que va desde sustancias inorgánicas hasta los piretroides sintéticos; los biopesticidas y reguladores de crecimiento serían más selectivos y menos tóxicos. Se han encontrado especies tolerantes a los pesticidas como la araña *Lycosa pseudoannulata* y el coccinélido *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) (Theiling & Croft, 1988) y las crisopas del género *Chrysoperla* (Van Driesche et al., 2007).

De acuerdo a Van Driesche et al. (2007) los pesticidas de síntesis química desarrollados entre 1940 y 1960, cambiaron la dinámica de la agricultura y permitieron mayores beneficios, entre ellos, la supresión rápida de las plagas; sin embargo, en pocos años se empezaron a notar problemas como resurgencia de las plagas y selección por resistencia a los plaguicidas, así mismo, aparición de plagas secundarias como el caso de ácaros. En un principio se trató de solucionar este problema con el aumento de dosis o el desarrollo de nuevas moléculas; para los años 1960 a 1980 se comprendió que se debía a la reducción de los enemigos naturales en los agroecosistemas. En Japón, la aplicación de piretroides sintéticos en cultivos de durazno causó daños peores que la plaga *Aculus fockeui* (Napela & Trouessard), después de la desaparición del ácaro depredador *Amblyseius* (Van Driesche et al., 2007). Pfeiffer (2000) sostiene que los insecticidas piretroides no son selectivos para las poblaciones de insectos y son altamente perjudiciales a los depredadores. Estos problemas son evidencia de los riesgos de la dependencia unilateral de los plaguicidas (Ruberson et al., 1998).

Van Driesche et al. (2007) afirman que la resurgencia de plagas se produce dado que los enemigos naturales frecuentemente son más susceptibles a los plaguicidas

que las plagas objetivo. Los insecticidas eliminan los parasitoides y depredadores de tal manera que la población de la plaga sobreviviente es capaz de recuperarse sin la limitación del biocontrolador hasta alcanzar nuevamente altas densidades. Roubos et al. (2014) informan que en cultivos de manzanos el uso de piretroides promueve la resurgencia del ácaro rojo europeo *Panonychus ulmi* (Koch), por la destrucción de su predador, el ácaro *Amblyseius fallacis* (Garman). Otro fenómeno relacionado con el manejo de pesticidas de amplio espectro es el rápido incremento de poblaciones de artrópodos considerados no plaga, ocasionado porque los pesticidas diezman a los enemigos naturales que controlan a estas especies dañinas cuando están en bajas densidades, esto es conocido como explosión de plagas secundarias (Van Driesche et al., 2007).

En la actualidad se cuenta con insecticidas de nueva generación, denominados de bajo impacto, riesgo reducido o biorracionales (Horowitz & Ishaaya, 2004; Stansly & Liu, 1994). Estos insecticidas tienen como ventajas frente a los de amplio espectro o convencionales, que poseen períodos de carencia más cortos debido a su menor toxicidad en mamíferos, mayor especificidad hacia las plagas, mayor compatibilidad con los enemigos naturales y son eficaces a menores cantidades de ingrediente activo por hectárea. Como desventajas se tiene que, generalmente, son más costosos y en el caso de cultivos con varias plagas clave y poco control natural, se pueden requerir aplicaciones de diferentes insecticidas dada su especificidad (Roubos et al., 2014).

Los efectos tóxicos de los plaguicidas sobre los enemigos naturales pueden dividirse en directos e indirectos; en los primeros, la acción insecticida, producto de una aplicación, se dirige directamente al cuerpo del enemigo natural; en cuanto a los indirectos, se refieren a los que el impacto del plaguicida es sobre la fuente de alimento del enemigo natural (Johnson & Tabashnik, 1999).

Efectos directos de los plaguicidas sobre los enemigos naturales

Van Driesche et al. (2007) sostienen que los insecticidas pueden incidir en el desempeño de los biocontroladores, causando su mortalidad o afectando sus movimientos, comportamiento o la tasa reproductiva. Los efectos directos se relacionan con impactos a corto o largo plazo conocidos también como letales y subletales (Gentz et al., 2010; Johnson & Tabashnik, 1999; Roubos et al., 2014).

Una cantidad importante de pesticidas es tóxica directamente sobre los enemigos naturales y a especies no incluidas en las descripciones del producto; así, un repelente de aves puede ser insecticida, los herbicidas pueden actuar sobre nematodos benéficos y los fungicidas ditiocarbámicos afectan la reproducción de ácaros fitoseidos. De este modo, salvo que se indique lo contrario, cualquier pesticida debe ser considerado tóxico (Van Driesche et al., 2007). Es deseable utilizar varios métodos de evaluación de los pesticidas sobre los enemigos naturales; estudios dan evidencia que las evaluaciones en el laboratorio podrían sobrevalorar los efectos nocivos. Studebaker & Kring (2003) encontraron que los productos de riesgo reducido spinosad, imidacloprid e indoxacarb fueron altamente tóxicos al depredador *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) bajo condiciones de laboratorio, pero se mostraron moderadamente tóxicos en invernadero y en el campo.

Efectos a corto plazo

Johnson & Tabashnik (1999) señalan que estos daños letales se relacionan con la mortalidad que ocurre en las primeras 24 horas después de la exposición de una población de enemigos naturales a los pesticidas y este efecto deletéreo se debe a diversos factores biológicos como peso, tamaño, sexo, estado de desarrollo, nutrición, estado de diapausa, ritmo circadiano y, posiblemente, al comportamiento, aunque sobre este último no hay evidencias claras. Van Driesche et al. (2007) sostienen que la magnitud



de la mortalidad en una población de un enemigo natural ocasionada por un pesticida está supeditada a factores fisiológicos y ecológicos, las especies responden de manera diferente a la toxicidad de un compuesto químico; inclusive, poblaciones del mismo enemigo natural pertenecientes a diferentes localidades pueden variar en la susceptibilidad al pesticida (Havron et al., 1991; Rathman et al., 1990). De este modo, solo pruebas locales de las principales combinaciones enemigo natural-plaguicida en un cultivo, determinarán los productos de uso seguro (Van Driesche et al., 2007).

Los insecticidas de amplio espectro normalmente tienen una acción insecticida inmediata y predominantemente su efecto es de corto plazo en insectos que no son el objetivo; estos efectos pueden llegar a otros lugares, como los piretroides, que en áreas no tratadas fueron contaminadas por deriva (Devine et al., 2008; Van Driesche et al., 2007).

Generalmente, los efectos letales se estudian en los adultos, sin embargo, numerosos trabajos muestran que la etapa de desarrollo del insecto influye en el efecto del plaguicida. Estudios con piretroides mostraron que estados inmaduros del parasitoide *Encarsia formosa* escaparon a la acción de la bioresmetrina por estar resguardados dentro del cuerpo de la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum*, pero la deltametrina no permitió la emergencia de los adultos (Delorme et al., 1985).

Existen numerosos ejemplos de la respuesta de las especies de enemigos naturales a los diferentes pesticidas. Los piretroides fluvalinato y esfenvalerato no afectan significativamente a las larvas de moscas sírfidas, pero sí a las larvas del coccinélido *Adalia* spp.; por el contrario, el carbamato pirimicarb ocasiona un efecto importante sobre los sírfidos y no tiene efectos en las de *Adalia* (Devine et al., 2008; Van Driesche et al., 2007). Rosenheim & Hoy (1988b) hallaron que el parasitoide rojo de California *Aphytis melinus* DeBach (Hymenoptera: Aphelinidae) respondió de manera diferente a cinco insecticidas, cuatro organofosforados fueron significativamente nocivos, pero el carbamato no tuvo efecto

sobre el parasitoide. Otro trabajo muestra que el ácaro depredador *A. fallacis* fue resistente a 15 moléculas concentradas ($\geq 0,03\%$), mientras que fue susceptible a otras 16 (Johnson & Tabashnik, 1999).

La evaluación en el laboratorio de los efectos letales, en dosis comerciales, de dimetoato, pirimicarb, imidacloprid, thiacloprid, spinosad y azadiractina en la emergencia y supervivencia de *Aphidius ervi* Haliday, parasitoide de áfidos, permitió detectar tres grupos de insecticidas, el más selectivo incluyó a thiacloprid, azadiractina, imidacloprid y pirimicarb, el spinosad presentó selectividad intermedia, en tanto que el dimetoato limitó la supervivencia de los parasitoides. A pesar de la baja toxicidad de la azadiractina, este fue el único insecticida que mostró penetración y efecto en los parasitoides en formación dentro de los áfidos momificados (Zuazúa et al., 2003).

Efectos a largo plazo

Los efectos subletales pueden ser fisiológicos y tener un efecto en la bioquímica y neurofisiología o afectar su comportamiento (Desneux et al., 2007). Entre los más reconocidos y estudiados están: 1) la interrupción de la alimentación, que reduce la eficiencia predadora y capacidad parasítica; 2) repelencia de presas tratadas lo que disminuye los tiempos de búsqueda en las superficies tratadas o aumenta la locomoción y acicalamiento, con lo cual el individuo acumula residuos adicionales del pesticida; 3) problemas de aprendizaje, afectando la navegación y orientación hacia sus presas y huéspedes; 4) comportamiento alterado que conllevaría a temblores, falta de coordinación y parálisis temporal, incidiendo sobre captura de presas y huéspedes, apareamiento y oviposición; 5) daño fisiológico del sistema reproductivo, afectando sobrevivencia, fertilidad y longevidad, produciendo progenies deformadas o alterando la proporción de sexos (Amarasekare et al., 2016; Johnson & Tabashnik, 1999; Mills et al., 2016; Roubos et al., 2014; Stark et al., 2004). Dos o más de los anteriores efectos pueden presentarse de manera simultánea sobre un artrópodo benéfico (Stark et al., 2004).

De acuerdo con Johnson & Tabashnik (1999) las dosis subletales también pueden tener efectos positivos sobre los enemigos naturales, mejorando su desempeño como reguladores de plagas y la habilidad de aumentar sus poblaciones. Guedes & Cutler (2014) sostienen que es probable que se presente el fenómeno de hormesis en los enemigos naturales, condición que hace referencia a la activación de una respuesta adaptativa que fortalece al organismo, provocado por la exposición a dosis subletales de un pesticida.

Los efectos subletales ocurren después de las 24 horas de exposición a un pesticida; se observan en individuos provenientes de diferentes condiciones: 1) los que sobreviven a las aplicaciones de pesticidas; 2) los que en su fase inmadura estuvieron protegidos durante la aplicación y posterior persistencia del producto; 3) los que emigran a áreas previamente tratadas en donde aún actúa el pesticida (Johnson & Tabashnik, 1999). Los efectos subletales deben evaluarse y cuantificarse para establecer una imagen más real del efecto potencial de un pesticida sobre un enemigo natural (Amarasekare et al., 2016).

Desde los años 1940, en poblaciones de enemigos naturales sobrevivientes de aplicaciones de pesticidas como piretroides, carbamatos y organofosforados, se han registrado efectos subletales (Johnson & Tabashnik, 1999); sin embargo, la mortalidad directa que esta clase de pesticidas ocasiona, no permitió estudiar más a fondo los efectos a largo plazo (Amarasekare et al., 2016).

Investigaciones relacionadas con el efecto sobre la reproducción muestran, por ejemplo, que el fungicida benomyl ocasiona esterilidad total en las hembras del ácaro depredador *Neoseiulus fallacis* (Garman), los fungicidas metiltiofanato y carbendazim inhibieron la oviposición de *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Van Driesche et al., 2007). Varios reguladores del crecimiento de insectos redujeron la fecundidad de coccinélidos o esterilizaron sus huevos (Hattingh & Tate, 1995).

En cuanto a la repelencia, existen estudios en donde se encontró que áreas u hospedantes expuestos a pesticidas provocan que los enemigos naturales se alejen, tal es el caso de suelos que luego de ser tratados con herbicidas se convirtieron en repelentes a depredadores (Van Driesche et al., 2007). Algunas formulaciones también pueden provocar repelencia, un estudio halló que un regulador de crecimiento con formulación en aceite (destilados de petróleo) fue repelente, en tanto que la formulación en polvo mojable no lo fue (Van Driesche et al., 2007). Otra investigación realizada para determinar el efecto letal y subletal en los controladores naturales *Cycloneda sanguinea*, *O. insidiosus* y *Chauliognathus flavipes* con insecticidas organofosforados, piretroides, neonicotinoides y el compuesto clorantraniliprole, usados a dosis recomendadas en el campo, se encontró que, con excepción del clorantraniliprole, todos provocaron repelencia; adicionalmente, este último tuvo la toxicidad más baja, sin efecto sobre la mortalidad en el campo (Fernandes et al., 2016).

La acumulación de pequeñas cantidades de pesticidas puede aniquilar enemigos naturales cuando se alcanza el nivel letal; en la búsqueda de presas sobrevivientes, los enemigos naturales deben movilizarse por áreas expuestas, en esta actividad se incrementa la exposición a los residuos del pesticida aplicado. La acumulación también puede provenir de la alimentación de presas que han ingerido dosis subletales; un caso es el descrito en *Rodolia cardinalis* (Mulsant) afectada por el consumo de individuos de la escama de los cítricos *Icerya purchasi* Maskell, los cuales contenían cantidades no letales de insecticida (Van Driesche et al., 2007).

A nivel poblacional, los cambios en la tasa de desarrollo pueden interrumpir la sincronía fenológica entre un enemigo natural y su presa (Desneux et al., 2007). Los impactos podrían ser más severos si el depredador o el parasitoide tuvieran un tiempo generacional más prolongado, más estados de desarrollo y una tasa de crecimiento poblacional



menor que su presa; depredadores como los coccinélidos tienen estos antecedentes (Stark et al., 2004). Las diferencias en las características del ciclo de vida muestran que las especies varían en la velocidad a la que sus poblaciones se recuperan después de una aplicación de insecticida (Roubos et al., 2014; Stark et al., 2004).

La estructura de la población durante la aplicación de los pesticidas juega un papel significativo en la susceptibilidad de los enemigos naturales, la exposición de huevos o larvas de primer ínstar serían más susceptibles que las poblaciones uniformemente distribuidas en todos sus estados de vida, ello se debe a que una población con individuos jóvenes le toma más tiempo llegar a la edad madura que otra en donde ya se tienen individuos reproduciéndose o próximos a reproducirse. Adicionalmente, no solo tiene que superar el descenso de la población por causa del insecticida y otros tipos de estrés, sino que debe pasar por mudas sucesivas. En general, las especies depredadoras son más susceptibles que sus presas (Stark & Banken, 1999; Stark et al., 2004).

Uno de los objetivos al desarrollar pesticidas de riesgo reducido es buscar una mayor selectividad hacia los enemigos naturales (Amarasekare et al., 2016; Gentz et al., 2010; Mills et al., 2016), en consecuencia, se necesita tener en cuenta los efectos subletales (Amarasekare et al., 2016). Los estudios desarrollados en esta dirección ofrecen resultados variables; así, trabajos del IOBC con el insecticida spinosad, clasificado como de bajo riesgo, en 228 observaciones en 52 especies de enemigos naturales, se encontró que el 71% de los estudios de laboratorio y el 79% de campo sobre depredadores dieron un resultado como inofensivo; sin embargo, para los parasitoides himenópteros, el 78% de estudios de laboratorio y el 86% de campo lo califican de moderadamente nocivo o nocivo (el grado más alto).

Los depredadores sufrieron efectos subletales insignificantes, mientras que los parasitoides mostraron pérdida de capacidad reproductiva

y longevidad reducida. Los estudios de residualidad indican que el producto se degrada de tres a siete días después de la aplicación (Williams et al., 2003).

En un estudio llevado a cabo bajo condiciones de laboratorio, se midieron los efectos letales y subletales de varios insecticidas de riesgo reducido sobre el depredador *C. montrouzieri* y el parasitoide *Leptomastix dactylopii* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae), enemigos naturales del piojo harinoso de los cítricos, *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae); los resultados arrojaron que el insecticida dinotefuran fue extremadamente perjudicial para el parasitoide adulto a la dosis completa de etiqueta, mientras que buprofezin, pyriproxyfen y flonicamid no fueron dañinos a las mismas dosis. Acetamiprid, dinotefuran y clotianidina fueron altamente tóxicos para los adultos de *C. montrouzieri*, pero buprofezin, pyriproxyfen, y flonicamid presentaron baja toxicidad, mientras que los insecticidas pyriproxyfen y flonicamid no tuvieron efectos subletales sobre ambos controladores naturales (Cloyd & Dickinson, 2006).

Durante varios años, en cultivos comerciales de uva se evaluó las infestaciones de la plaga *Paralobesia viteana* Clemens y el comportamiento de los enemigos naturales con la implementación de dos programas de insecticidas, convencionales y de riesgo reducido, los resultados no mostraron un incremento del parasitismo de la plaga en las áreas tratadas con el segundo tipo de insecticidas, siendo los efectos subletales la causa de estos resultados (Jenkins & Isaacs, 2007). Al evaluar dos insecticidas sintéticos y el bioinsecticida azadiractina sobre larvas depredadoras de crisopas *Chrysoperla externa* y *Ceraeochrysa cubana*, encontraron que el último tuvo repelencia sobre *C. externa* (Cordeiro et al., 2010).

Efectos indirectos de los plaguicidas sobre los enemigos naturales

Estos efectos impactan la fuente de alimento y se debe principalmente a la disminución



o modificación de la distribución de las poblaciones de presas y al consumo de alimento contaminado con plaguicida (Johnson & Tabashnik, 1999). Para algunos investigadores, el mayor impacto negativo sobre los enemigos naturales, después de la mortalidad aguda, es el desbalance con las densidades de las poblaciones de sus presas, por cuanto afectan la disponibilidad de alimento. Con el uso de insecticidas sistémicos, a pesar de ser considerados selectivos, se ha encontrado que cuando el producto es altamente eficaz, las poblaciones del enemigo natural desaparecen por falta de su fuente de alimento, caso más evidente cuando el controlador natural es muy específico sobre la presa (Johnson & Tabashnik, 1999).

Una segunda forma de efecto indirecto es el consumo de presas envenenadas. Estudios en el laboratorio comprobaron la mortalidad de depredadores que consumieron presas contaminadas con pesticidas y de adultos de endoparasitoides que murieron al emerger y entrar en contacto con residuos del pesticida (Johnson & Tabashnik, 1999). Es importante tener en consideración el comportamiento de los enemigos naturales, los depredadores que consumen toda la presa, como los coleópteros, tienen mayor probabilidad de contaminarse con un insecticida persistente que esté presente en cualquier parte de la presa, inclusive en el intestino; en tanto, los depredadores hemípteros pueden tener una exposición más baja dado que su consumo es selectivo de contenidos internos (Gentz et al., 2010; Theiling & Croft, 1988).

Diferencias en la respuesta a los plaguicidas entre parasitoides y artrópodos predadores

Diversos estudios indican que los enemigos naturales son más susceptibles a los pesticidas que sus presas; a su vez, los depredadores tienden a ser más tolerantes que los parasitoides. Los resultados de diferentes trabajos muestran desde pequeñas hasta considerables diferencias entre estos grupos (Theiling & Croft, 1988). En una

investigación Rajakulendran & Plapp Jr, (1982) hallaron que la *crisopa* verde común *Chrysoperla carnea* Stephens fue menos susceptible que el braconido *Campoletis sonorensis* (Carlson) a cinco insecticidas piretroides (cipermetrina, fenotrina, tralometrina, fluvalinato y flucirretina). Williams et al. (2003) indican que con el insecticida spinosad, algunos parasitoides himenópteros fueron más susceptibles a efectos subletales como afectación de la longevidad y pérdida de la capacidad reproductiva, que los insectos depredadores.

Diversas hipótesis se han planteado para explicar este fenómeno diferencial entre ambos grupos de enemigos naturales, entre ellas están la detoxificación diferencial, la resistencia y las dinámicas poblacionales (Theiling & Croft, 1988). Posibles causas para la aparente incapacidad de los parasitoides a desarrollar resistencia son propuestas, desde casos no registrados, necesidad de incrementar la tolerancia para adquirir niveles de resistencia efectivos, ausencia de una flexibilidad genética en medio de una alta especialización ecológica y baja actividad adaptativa de sistemas de enzimas detoxificadoras (Rosenheim & Hoy, 1986). Existen familias de artrópodos que tienen especies tanto depredadoras como herbívoras, por ejemplo, Coccinellidae, Miridae, Pentatomidae, Lygaeidae y Cecidomyiidae; algunas son tolerantes a pesticidas. La cercanía evolutiva de estos predadores a la fitofagia podría brindar una mayor capacidad de detoxificación o enfrentar de mejor modo a los xenobióticos que traen los plaguicidas (Theiling & Croft, 1988). Para Theiling & Croft, (1988) biológicamente los parasitoides, dada la coevolución con sus hospedantes, pueden tener relaciones más complejas que los depredadores, posiblemente al ganar en sincronía y especialización con el huésped han perdido en adaptación a las condiciones externas del medio, lo cual los podría hacer más susceptibles a la presencia de agentes químicos en su entorno.

Theiling & Croft (1988) sostienen que los depredadores con relación a los parasitoides, parecieran adaptarse de mejor manera en el tiempo a la presión de los plaguicidas; además,



afirman que los estudios no muestran evidencia de niveles estables y altos de resistencia a los pesticidas en los parasitoides, lo que sí es más frecuente en los depredadores. Trabajos de laboratorio para inducir resistencia a pesticidas en parasitoides, si bien han logrado producir poblaciones con altos valores de DL50, en el tiempo no se han mantenido como si ocurre con los depredadores (Theiling & Croft, 1988). Finalmente, señalan que la resistencia limitada de los parasitoides podría ser causa de una reducida variabilidad genética como respuesta a los tóxicos, pero existen pocos trabajos que confirmen esta hipótesis.

A pesar de lo anterior, los resultados no siempre son concluyentes, pueden existir otras variables. Al determinar la susceptibilidad de los predadores *C. montrouzieri* y el ácaro *Eusieus stipulatus* Athias-Henriot y el parasitoide *A. melinus* a tres pesticidas, acefato, dimetoato y clorhidrato de formetenato, se encontraron diferencias significativas en las respuestas, siendo más resistente *C. montrouzieri* que *A. melinus*, pero un adulto del predador es unas 100 veces más pesado que una hembra del parasitoide, por lo tanto, más que diferencias innatas entre ambos grupos, la diferencias podrían atribuirse a respuestas de dosis por peso (Johnson & Tabashnik, 1999).

Efecto de los pesticidas de síntesis química sobre los hongos entomopatógenos

Los entomopatógenos pueden ser afectados por los pesticidas de síntesis química de diferente modo. En Cenicafé se realizaron estudios para evaluar la compatibilidad de hongos entomopatógenos con pesticidas de uso corriente en el cultivo del café para el control de la roya y la broca *Hypothenemus hampei* (Ferrari). Bajo condiciones de laboratorio, los fungicidas triadimefon y hexaconazol provocaron mayor inhibición que cyproconazol (40 ppm) y el oxicloruro de cobre (600 ppm) sobre *Beauveria bassiana* (Bálsamo) Vuillemin (Rivera, 1993). Dos aislamientos de *B. bassiana* presentaron diferentes grados de inhibición al ser mezclados con dosis variables de los insecticidas diazinon

SP, malation, fenitrothion, pirimifosmetil, clorpirifos, endosulfan, diazinon EW e isazofos (Rivera et al., 1994). A su vez, *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Zorokin fue de mediana a fuertemente susceptible a los insecticidas pirimifosmetil, clorpirifos, fenitrothion, endosulfan y a los fungicidas cyproconazol, hexaconazol y triadimefon, mientras que los herbicidas oxyfluorfen y paraquat mostraron alta inhibición sobre el hongo (González et al., 1995).

Villacorta (1999) demostró que *M. anisopliae* tolera mejor el efecto inhibitorio del oxicloruro de cobre que *B. bassiana*. Lazo (1990) encontró diferencias de susceptibilidad entre aislamientos de *M. anisopliae* a oxicloruro de cobre. En Brasil, Oliveira et al. (2003) evaluaron en *B. bassiana* el efecto de mezclas de los principales insecticidas utilizados en dosis comerciales en el cultivo del café, encontrando que los insecticidas endosulfan, clorpirifos y triazofos ocasionaron total inhibición de la germinación; los insecticidas deltametrina, thiametoxam y cyflutrina, redujeron la germinación en un 64%, 32% y 13%, respectivamente; mientras que el insecticida alfacipermetrina no afectó la germinación.

Botelho & Monteiro (2011) encontraron que algunos pesticidas (insecticidas, herbicidas y madurantes) de uso frecuente en caña de azúcar, fueron nocivos para los hongos *B. bassiana* y *M. anisopliae*. Muiño & Larrinaga (1998) en estudios de laboratorio realizados en Cuba, con *Lecanicillium lecanii*, entomopatógeno natural de hemípteros plaga en una gran variedad de cultivos, hallaron que benomyl, difenoconazol, dimetoato y propacloro son tóxicos; zineb, mancozeb y tiram, moderadamente tóxicos; metalaxyl, metamidofos, trifluralin, metribuzin, napropamida y oxicloruro de cobre fueron ligeramente tóxicos, y endosulfan y difenamida fueron inofensivos.

Efecto de los pesticidas sobre otros controladores naturales

El papel de las aves como controladores naturales de artrópodos es un tema

controversial. Investigaciones en el cultivo del café indican que estos vertebrados podrían regular poblaciones plagas (Greenberg et al., 2000; Levy, 2007; Perfecto et al., 2004). Adicionalmente, Greenberg et al. (2000) reportan reducciones del 64% al 80% de artrópodos mayores a 5 mm por la predación de aves, y Kellermann et al. (2008) identificaron en Jamaica 17 especies de aves como posibles depredadores de la broca del café.

Desde la irrupción de los pesticidas sintéticos se tienen numerosos registros de envenenamientos de la fauna silvestre por plaguicidas, en un buen número de países (Van Driesche et al., 2007). Poblaciones silvestres sufrieron reducciones significativas al afectarse procesos reproductivos como consecuencia de anomalías en los órganos sexuales durante la gestación. El cambio en el grosor de los cascarones de los huevos inhibió el desarrollo y emergencia de las crías y condujo a la desaparición de aves en extensas áreas (Burger et al., 1995). Estudios realizados en ocho países de Europa mostraron efectos negativos del uso de insecticidas y fungicidas sobre la diversidad de la fauna silvestre, en especial en aves que anidan en el suelo de campos cultivados (Geiger et al., 2010). Pesticidas como el DDT contaminaron lombrices de tierra, las aves que se alimentaron de ellas murieron por envenenamiento (Carson, 1962). En Argentina, entre los años 1995 y 1996, la aplicación de organofosforados para controlar un ataque de saltamontes produjo la muerte de miles de halcones que se alimentaron con insectos contaminados (Devine et al., 2008).

El uso de formulaciones granulares o en tratamiento a semillas es una de las principales causas del envenenamiento en aves; sin embargo, en los países desarrollados, se han prohibido el uso de moléculas que afectan a las aves o se utilizan formulaciones que permiten un manejo de plagas más seguro y el impacto negativo parece disminuir considerablemente (Devine et al., 2008). En el año 2000, el insecticida clorfenapir no

fue autorizado por la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (EPA) para su uso en control de plagas en el algodón, por el potencial daño crónico que representa en la reproducción de las aves, no obstante, el problema aún persiste en países en desarrollo (Devine et al., 2008). En Colombia se ha recomendado para el control de la broca del café, la molécula para insecticidas del grupo de las diamidas antranílicas, las cuales, de acuerdo a su perfil ecotoxicológico, son más seguras para las aves que otros insecticidas recomendados para el control de esta plaga (Arcila et al., 2015; Arcila et al., 2013).

Efecto de los bioplaguicidas en los controladores naturales

Estos pesticidas a pesar de ser considerados relativamente inocuos a los enemigos naturales también pueden representar riesgo. A continuación, se hace una breve descripción por tipo de entomopatógeno, del impacto que pueden tener:

Efecto de hongos y bacterias entomopatógenas en los enemigos naturales

Este tipo de microorganismos actúan gracias a las estructuras patogénicas como esporas o micelio, o a través de los metabolitos secundarios o toxinas generados durante sus procesos vitales. La bacteria esporígena *Bacillus thuringiensis* Berliner, podría ingresar al cuerpo de los parasitoides y predadores que se nutren del polen y néctar de las flores, si el microorganismo ha sido depositado en estos lugares (Vázquez et al., 2008).

Hongos de los géneros *Beauveria*, *Metarhizium* y *Lecanicillium*, entre otros, actúan generalmente por vía de contacto, bien sea de manera directa durante la aplicación o por contacto con superficies tratadas como estructuras patogénicas depositadas en los órganos de la planta o suelo (Van Driesche et al., 2007). Una amplia revisión realizada



por Flexner et al. (1986) presenta los efectos letales y subletales de los entomopatógenos sobre algunos enemigos naturales. Larvas de *C. montrouzieri* tuvieron un 50% de mortalidad al ingerir esporas de *B. bassiana*; sin embargo, los adultos no fueron afectados. En general, concluyen que, en invertebrados diferentes a las plagas objetivo, la mortalidad a partir del contacto directo con las esporas, es normalmente menor al 10%.

Mejía et al. (2000) en su estudio del efecto de insecticidas de síntesis química y bioplaguicidas sobre la avispa parasitoide *Prorops nasuta* Waterston (Hymenoptera: Bethyilidae), biocontrolador de la broca del café, encontraron que el hongo *B. bassiana*, aplicado pocas horas o días antes o después de una liberación del parasitoide, afecta la supervivencia y capacidad parasítica del himenóptero. Se recomienda dar un tiempo de 9 a 22 días, entre aplicaciones de los insecticidas y liberación del parasitoide.

En cuanto a las bacterias, Herbert & Harper (1986) informan sobre la mortalidad de ninfas de *Geocoris punctipes* (Say) alimentadas con larvas de *Helicoverpa zea* (Boddie) previamente inyectadas con beta-exotoxina de *B. thuringiensis*. Sin embargo, Van Driesche et al. (2007) indican que la mayoría de las cepas de *B. thuringiensis* solo actúan sobre insectos emparentados con la plaga objetivo; por lo anterior, investigaciones indican que los efectos de *B. thuringiensis* en otros organismos o en cultivos cercanos es insignificante, sobre todo, comparado con pesticidas convencionales.

Efecto de virus entomopatógenos en los enemigos naturales

El impacto de los baculovirus sobre insectos diferentes a las plagas objetivos, tienden a ser desde bajos hasta nulos, en su mayoría. Estos microorganismos tienen rangos estrechos de hospedantes, atacan generalmente especies de unos pocos géneros emparentados, especialmente, de la misma familia. Se han hallado baculovirus con rangos de hospedantes más amplios, por

ejemplo, el NPV de *Autographa californica* (AcMNPV), que infecta al menos a 43 especies del orden Lepidóptera (Van Driesche et al., 2007). La mortalidad directa por virus en el campo es menos del 4%; sin embargo, pueden presentarse efectos subletales en ciertos parasitoides que al emerger son contaminados por residuos del bioplaguicida (Flexner et al., 1986).

Efecto de nematodos entomopatógenos en los enemigos naturales

De acuerdo a Van Driesche et al. (2007), los nematodos de las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae tienen rangos amplios de hospedantes dentro de los insectos. Jansson (1993) estima que sus aplicaciones ejercen bajo riesgo para especies no plaga. Georgis et al. (1991) indican que, salvo en la plaga objetivo, no encontraron efectos negativos en otros artrópodos del suelo, posiblemente debido a factores como poca movilidad de los nematodos o delimitación en ambientes muy particulares. Estudios con *Steinernema carpocapsae* muestran que no causan mortalidad en la lombriz terrestre *Aporrectodea* sp. (Capinera et al., 1982).

Estrategias para disminuir el riesgo de los insecticidas sobre los agentes de control natural

Para permitir que un plaguicida se use de manera eficiente y con menos impacto sobre los enemigos naturales, deben cumplirse varias condiciones. Es necesario identificar las plagas y enemigos naturales afectadas por la aplicación, conocer sus hábitats y comportamientos, los efectos de las dosis aplicadas y las diferentes tecnologías de aplicación; lo anterior brindará la información básica a relacionar (Johnson & Tabashnik, 1999).



Los programas de manejo de plagas involucran diferentes estrategias, de tal forma que los plaguicidas puedan ser compatibles con los enemigos naturales, para ello según Roubos et al. (2014), deben considerarse dos enfoques: a. programas de manejo de plagas a escala de la finca o lote, y b. manejo de plagas a escala de paisaje.

Escala de paisaje

Existe una relación importante en cuanto al intercambio de plagas e insectos benéficos, entre fincas vecinas y otros tipos de uso del suelo; así mismo, dependiendo de las características de los hábitats y alimento, los enemigos naturales alcanzan diferentes paisajes agrícolas (Roubos et al., 2014). Con relación al tipo de paisajes, en aquellos simples con uniformidad de cultivos, las poblaciones de enemigos naturales han sido diezgadas en el proceso de transformación del paisaje y por el continuo uso de pesticidas; de este modo, nuevas aplicaciones de insecticidas supondrían un efecto poco significativo sobre estas bajas poblaciones y, por ende, el efecto no sería tan relevante. Por otro lado, en paisajes altamente diversificados, el impacto sería transitorio ya que se cuenta con una buena cantidad de enemigos naturales que pueden recolonizar las áreas tratadas una vez pase el efecto de los pesticidas. En paisajes intermedios, con menor calidad de reservorios de paisaje y una menor abundancia de controladores biológicos existe un mayor riesgo sobre estos, por el impacto negativo de las aplicaciones de los insecticidas (Roubos et al., 2014). Registros del medio Oeste en Estados Unidos durante el 2007, mostraron que las áreas aplicadas con insecticidas aumentaron, al presentarse una mayor proporción y tamaño de los lotes cultivados y disminuyeron al incrementarse la proporción de hábitats seminaturales (Meehan et al., 2012).

Puede lograrse un manejo exitoso de plagas a una escala de paisaje si se suman de manera coordinada programas de manejo integrado de plagas a nivel de finca entre productores vecinos (Roubos et al., 2014), este tipo de control también se denomina a gran escala o

Area-Wide AW-IPM. Botero et al. (2014) afirman que se requiere el concurso de muchas fincas para observar los beneficios a escala regional.

Prácticas como delimitar épocas de siembra, con el fin de reducir el desarrollo de ciertas plagas, monitoreos intensivos y uso de insecticidas diferentes a los convencionales, son un buen ejemplo, ya que permiten un mejor papel de los controladores biológicos. Bajo este esquema, productores de manzanas en Estados Unidos han logrado reducir hasta un 80% de insecticidas de amplio espectro; de igual manera, en el estado de California, los productores de pera lograron bajar de 14 a máximo tres aplicaciones de insecticidas por temporada (Roubos et al., 2014). Cenicafé recomienda, para evitar la dispersión y reproducción de la broca del café a predios vecinos, realizar la renovación de cafetales improductivos, inmediatamente termina la cosecha principal. Para ello, deben seguirse los siguientes pasos: a. realizar una cosecha sanitaria o recolección de todos los frutos del árbol; b. efectuar la eliminación o zoqueo de los cafetales; c. dejar árboles con frutos en los alrededores como trampas, para capturar adultos de la plaga que emergen del suelo; y d. implementar un programa de monitoreo y aspersiones del entomopatógeno *B. bassiana* en los cultivos aledaños. Con este programa logran disminuirse los niveles de infestación en la región y se reduce el número de aplicaciones de insecticidas químicos (Benavides et al., 2013).

Escala de la finca o lote

Roubos et al. (2014) señalan que los programas de manejo integrado de plagas son generalmente desarrollados a escala de lote o finca. Existen diversas maneras de proceder con el control de las plagas para disminuir el efecto de los pesticidas sobre los enemigos naturales, tales como buscar la selectividad en el manejo de los pesticidas, reducir los volúmenes de aplicación, evaluar el momento oportuno de aplicación con el establecimiento de los umbrales de acción, así como usando insecticidas con diferentes modos de acción. Estos se describen a continuación.



Selectividad en el manejo de los pesticidas

Bartlett (1975) define la selectividad como el uso de pesticidas para controlar efectivamente una plaga objetivo, sin perjudicar a los enemigos naturales. La peligrosidad de los pesticidas sobre los enemigos naturales está dada por dos factores, exposición y riesgo, los cuales, al manipularse de manera conveniente, determinan la selectividad de los pesticidas. Usar productos que impliquen menos riesgo intrínseco, conduce a la selectividad fisiológica; por otro lado, disminuir la exposición de los enemigos naturales a los pesticidas lleva a la selectividad ecológica. Hacer una buena combinación de estos dos tipos de selectividad es la clave para lograr la mayor reducción posible del impacto negativo de los pesticidas en los enemigos naturales (Viñuela & Jacas, 1993).

Selectividad fisiológica de los pesticidas

El uso de moléculas insecticidas fisiológicamente selectivas se entiende como una mayor toxicidad innata sobre la plaga objetivo y menor para el enemigo natural (Pfeiffer, 2000; Rechcigl & Rechcigl, 2016). Johnson & Tabashnik (1999) mencionan que cuando se utilizan sustancias fisiológicamente selectivas para mejorar el desempeño de los biocontroladores, debe considerarse que podrían aparecer plagas secundarias y el resurgimiento de plagas primarias. Adicionalmente, hay que tener en cuenta que una alta eficacia del insecticida puede ser negativa cuando los enemigos naturales sobrevivientes mueren por falta de alimento o son colonizadores que llegan a áreas tratadas en búsqueda de hospedantes u otras fuentes nutritivas (Tabashnik, 1986).

La pérdida de enemigos naturales puede generar resurgimiento de plagas; por lo tanto, para evitarlo, la selectividad fisiológica

demandará una sobrevivencia de una parte de la población de la plaga, la cual estará en función de parámetros como umbrales de daño, relación densidad plaga a enemigos naturales, dinámica del desarrollo de las poblaciones de ambas, el cultivo y factores ambientales. Ante la irrupción de plagas secundarias sería necesario utilizar insecticidas específicos para la plaga principal y así no ocasionar un impacto sobre los enemigos de ésta; además, reduce potenciales problemas de resistencia (Johnson & Tabashnik, 1999).

En el IOBC, después de evaluar alrededor de 60 compuestos en 19 especies de enemigos naturales, se encontraron 25 moléculas como relativamente selectivas para al menos uno o más biocontroladores en función de su toxicidad y persistencia (Hassan et al., 1987, 1983).

En la literatura se reportan diversos casos exitosos de la implementación de programas con el uso de insecticidas de bajo riesgo frente a los convencionales; por ejemplo, Atanassov et al. (2003) encontraron mayor número de insectos benéficos y aumentos en las tasas de parasitismo de huevos y depredación en huertos de manzanas con uso de insecticidas selectivos, en comparación con organofosforados. O'Neal et al. (2005), hallaron una actividad ocho veces mayor del escarabajo terrestre depredador *Harpalus erraticus* en cultivos de arándanos, en lugares donde se usaron insecticidas de menor espectro. Cabe destacar que no siempre se obtienen estos resultados, por ejemplo, en viñedos comerciales, Jenkins & Isaacs (2007) no obtuvieron diferencias sobre la abundancia de enemigos naturales y el parasitismo de la polilla de la uva *P. viteana* Clemens.

Selección por resistencia a plaguicidas de los enemigos naturales

Una forma de obtener selectividad es por medio de la resistencia de los enemigos naturales a los pesticidas químicos (Johnson & Tabashnik, 1999). El uso generalizado de organofosforados y carbamatos durante los últimos 40 a 50 años ha permitido la selección



por resistencia de algunos depredadores y parasitoides. También se ha encontrado que ciertas especies tienen tolerancia innata, por ejemplo, el fitoseido *N. fallacis* (Garman) parece estar mejor capacitado para soportar aplicaciones de organofosforados que otras especies relacionadas (Pfeiffer, 2000). Si bien hay un buen número de evidencias de la resistencia en los enemigos naturales, la cantidad de especies resistentes es menor que en el caso de las plagas, solo un 5% de enemigos naturales (entre parasitoides y predadores) tienen algún grado de resistencia frente al total de especies de artrópodos registradas como resistentes (Tabashnik, 1986). La literatura reporta casos de resistencia en enemigos naturales a los insecticidas convencionales de los grupos organofosforados, carbamatos, organoclorados y piretroides. Al parecer hay pocos casos de resistencia con insecticidas de riesgo reducido; durante la presente revisión, se encontró solo el registro de resistencia del nematodo *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar al nematocida avermectina, permitiendo que se utilicen en cultivos donde deben controlarse nematodos fitoparásitos (Van Driesche et al., 2007).

De acuerdo con Tabashnik & Johnson (1999), para explicar la diferencia en resistencia entre enemigos naturales y artrópodos plaga, se proponen tres hipótesis no excluyentes entre sí: a. sesgo en la información obtenida; b. preadaptación diferencial o susceptibilidad diferencial a pesticidas; (c) diferencias ecológicas entre ambas poblaciones. La primera hipótesis afirma que la resistencia en una plaga es más probable de ser observada y registrada que aquella en un enemigo natural, por lo tanto, la información sobre el biocontrolador estaría subvalorada. Según Tabashnik (1986), la segunda hipótesis se fundamenta en que las plagas herbívoras han evolucionado con la capacidad de detoxificar compuestos defensivos de las plantas, mientras que los enemigos naturales no tienen esta capacidad. Sin embargo, Tabashnik & Johnson (1999) documentan la evolución de la resistencia de los enemigos naturales a los pesticidas y Croft

& Strickler (1983) detallan los mecanismos de detoxificación que intervienen en la susceptibilidad diferencial a pesticidas entre las plagas y los enemigos naturales. Finalmente, se plantea una hipótesis que desestima un tanto la preadaptación, esta nueva hipótesis considerada como de las más determinantes, sostiene que la razón por la que las plagas desarrollan resistencia más rápido que sus enemigos naturales, especialmente cuando estos últimos son muy específicos en su alimento, es que al realizar controles con pesticidas altamente eficaces, las poblaciones sobrevivientes del enemigo natural mueren por falta de alimento, de tal manera que la densidad de la plaga no sostiene a las del biocontrolador; con el tiempo, la población plaga se recupera, transmitiendo la resistencia a sus descendencia, lo que no ocurre con la del enemigo natural (Croft & Strickler, 1983; Tabashnik, 1986).

Las poblaciones de enemigos naturales normalmente desarrollan su resistencia a los plaguicidas gracias a la selección natural en cultivos tratados con pesticidas; sin embargo, en algunos casos esta resistencia puede ser obtenida en el laboratorio y luego ser utilizado este material resistente en programas de manejo integrado de plagas (Van Driesche et al., 2007). Los primeros intentos por obtener resistencia artificial se realizaron entre 1950 y 1960, cuando se trabajó con el parasitoide braconido *Macrocentrus anyclivurus* (Croft & Strickler, 1983). La inducción de resistencia a parasitoides ha sido menos afortunada que con predadores (Johnson & Tabashnik, 1993). Trabajos con el parasitoide *A. melinus*, controlador de la escama roja de California, permitieron obtener un biotipo 20 veces más resistente al carbaryl que una colonia susceptible estándar (Rosenheim & Hoy, 1988a). Otro ejemplo es el parasitoide *Trioxys pallidus* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), que ataca al áfido de la nuez, *Chromaphis juglandicola* Kaltenbach (Hemiptera: Aphididae), con el cual se logró una resistencia a azinfosmetilo 7,5 veces mayor en comparación con poblaciones estándar (Hoy & Cave, 1988).



Selectividad ecológica

Para lograr la selectividad ecológica debe evitarse la coincidencia temporal o espacial de los tratamientos fitosanitarios y los enemigos naturales, de tal manera que se explotan las diferencias biológicas que se presenten entre la plaga y los biocontroladores.

En el ámbito del control químico de plagas, a partir de ensayos de laboratorio, surgió el enfoque de selectividad fisiológica de las moléculas insecticidas; sin embargo, se considera limitada y es más aceptada la selectividad ecológica bajo condiciones de campo (Vázquez et al., 2008). Deben tenerse en cuenta dos factores importantes: la acción directa del plaguicida (sintético o biológico) sobre los enemigos naturales y el tiempo, en horas o días, en que está activo el insecticida sobre los órganos de las plantas y en concentraciones perjudiciales a los enemigos naturales (Vázquez et al., 2008). Lo anterior determina la secuencia de las aplicaciones y el intervalo entre ellas, bien sea como efecto inmediato sobre los enemigos naturales que están actuando en el área tratada o para los que llegan o emergen posteriormente para actuar y establecerse (Van Driesche et al., 2007).

Selectividad ecológica temporal

Se refiere a la elección de un momento o tiempo para las aplicaciones. Welch & Harwood (2014) indican que las plagas y sus enemigos naturales se relacionan en las diferentes etapas fenológicas del cultivo coincidiendo en períodos de días a meses. Cuando el biocontrolador está en los estados más resistentes a los pesticidas deben programarse las aplicaciones, para reducir el efecto negativo sobre las poblaciones de los benéficos (Roubos et al., 2014; Ruberson et al., 1998). Este tipo de selectividad se logra usando productos de poca persistencia y aplicándolos en momentos cuando la plaga es más sensible al pesticida (Viñuela, 2005); es decir, en horas cuando el controlador natural está desfasado con el “pico” poblacional de la plaga, inactivo o protegido dentro del

hospedante, en el caso de los parasitoides (Johnson & Tabashnik, 1999). Otro tipo de protección puede ser la que brinda el propio órgano de la planta atacado; un estudio de Cenicafe sugiere que *P. nasuta* parasitoide de la broca del café escapa a las aspersiones de insecticidas al permanecer protegido dentro de las galerías que realiza la broca en los frutos de café (Rivera et al., 2010).

Por otro lado, Roubos et al. (2014) afirman que los pesticidas de amplio espectro son más críticos que aquellos conocidos como de riesgo reducido o biorracionales. En el caso de enemigos naturales de tipo holometábolo, las aplicaciones podrían realizarse en fases de prepupa o pupa, por cuanto son las etapas más tolerantes a los insecticidas. Un trabajo de Haseeb et al. (2000) muestra que las pupas del parasitoide *Diadegma semiclausum* (Hellen) (Hymenoptera: Ichneumonidae) son menos susceptibles a varios plaguicidas que los adultos a tasas de aplicación de campo. Infortunadamente, la mayoría de las aplicaciones se deciden basadas en el ciclo de vida de la plaga y no tienen en cuenta el de los enemigos naturales. Es necesario, por lo tanto, tener amplio conocimiento sobre la biología de estos últimos, su actividad alimenticia, hábitat y, especialmente, el momento en que son más efectivos como controladores naturales (Roubos et al., 2014). Sin embargo, este método puede tener efectos contrarios a los deseados, una reducción fuerte de las presas antes de la emergencia de sus controladores puede ocasionar su desaparición. Hoyt (1969) manifiesta que aplicaciones tempranas en manzanos sobre *Tetranychus mcdanieli* McGregor (Acari: Tetranychidae), provoca una drástica reducción de la plaga, hasta el punto que luego su predador *Typhlodromus occidentalis* Nesbitt (Acari: Phytoseiidae) muere por falta de alimento, cuando nuevas poblaciones de la plaga aparecen, la densidad del predador no es suficiente para controlar eficazmente a *Tetranychus*, las poblaciones de la plaga se incrementan y causan daño económico al final de temporada. Esto sugiere el monitoreo de las plagas y evaluar cada práctica antes de implementarla en un programa de manejo integrado.



Selectividad ecológica espacial

Selectividad ecológica por discriminación de hábitat

Johnson & Tabashnik (1999) y Van Driesche et al. (2007) concuerdan en que es posible conservar las poblaciones de enemigos naturales, dirigiendo las aplicaciones a los sitios en donde preferentemente se encuentran las plagas, algunas plagas se ubican en estratos diferentes a los de su controlador. Por ejemplo, ciertos ácaros fitófagos se ubican en las áreas externas del dosel de la planta, en tanto, sus depredadores están en la parte interna (Johnson, 1986). Este método también puede ser usado para conservar enemigos naturales de otras plagas del cultivo; en sandía, altas infestaciones de *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae) se producen en estructuras distales de la planta y los parasitoides del minador *Liriomyza* se encuentran generalmente en el follaje basal (Lynch & Johnson, 1987), las aplicaciones de insecticidas para el control de *T. palmi* deben ser dirigidas a las áreas donde se localiza la plaga y así conservar los enemigos naturales del minador (Roubos et al., 2014). Es común que plagas polífagas tengan en su fase adulta mucha movilidad entre diferentes hospedantes vecinos al cultivo (silvestres o domésticos), este comportamiento puede aprovecharse al sembrar cultivos o plantas trampa en donde las aplicaciones se dirigen a estas (Johnson & Tabashnik, 1999).

Una estrategia recomendada por Cenicafé para evitar que el minador de las hojas del café *Leucoptera coffeellum* (Lepidoptera: Lyonetiidae) se convierta en una plaga durante los primeros meses de establecimiento del cultivo, es realizar la eliminación completa de arvenses del plato del árbol pero dejando en las calles las plantas de hoja ancha y de baja interferencia, para que florezcan y de este modo sean fuente de alimento de sus enemigos naturales (Benavides et al., 2013). Del mismo modo, Cenicafé recomienda mantener arvenses nobles como cobertura del suelo, ya que proveen néctar a enemigos naturales

de la broca del café como el parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) (Bustillo 2007).

Selectividad ecológica por división del hábitat

Johnson & Tabashnik (1999), Roubos et al. (2014) y Van Driesche et al. (2007) afirman que pueden reducirse los efectos negativos de aplicaciones de insecticidas en lugares donde habitan tanto la plaga clave como sus enemigos naturales, si solamente se realizan en ciertas áreas del cultivo o lote; el resultado a esperar es que los enemigos naturales sobrevivan en las áreas no tratadas, y una vez pase la persistencia del producto, pueden migrar a las zonas tratadas. Aplicaciones en focos o por secciones son estrategias para crear refugios en el cultivo en que una parte de los enemigos puedan estar protegidos de las aplicaciones. Cuando en ciertas áreas del cultivo las plagas tienden a agregarse e incrementar su densidad (focos), son adecuadas las aplicaciones localizadas si la relación plaga a enemigo natural es desfavorable y se ha sobrepasado el umbral de acción. Igualmente puede realizarse una división del cultivo en franjas, surcos o secciones distribuidas uniformemente y se hacen aplicaciones en diferentes momentos por secciones de manera alterna. Este es un método recomendado en frutales como manzanos, viñedos y arándanos, y tiene buen potencial en cultivos de período vegetativo largo.

Selectividad ecológica por creación de refugios

Walton & Isaacs (2011) señalan que pueden crearse en las fincas o en áreas vecinas a los cultivos, hábitats o refugios para preservar a los enemigos naturales, una vez pase el efecto de los pesticidas aplicados, estas pueden ser recolonizadas desde los refugios. Johnson & Tabashnik (1999) indican que, al implementar la división del hábitat, pueden crearse los refugios. Modelos de simulación utilizados para predecir el efecto de las aplicaciones de pesticidas sobre la dinámica de las poblaciones demuestran que aumentan las probabilidades de que los predadores se

incrementen si existen refugios, además, las poblaciones se recuperarían en pocos meses (Devine et al., 2008). Para Halaj et al. (2000) pueden crearse refugios a partir de módulos contruidos con malla de alambre rellenos con paja, para incrementar la abundancia de depredadores y reducir daños causado por plagas en cultivos de soya.

Otro método es utilizar cultivos alternos o variedades que proporcionen refugio y permitan el incremento de los enemigos naturales; por ejemplo, en viñedos encontraron que una variedad de vid tenía unas estructuras en las hojas que proporcionaban refugio a ácaros predadores (Norton et al., 2000). En el cultivo del café, Bustillo (2007) afirma que con la siembra de una variedad resistente a la roya del cafeto se consigue no aplicar fungicidas, lo cual favorece la sobrevivencia del hongo entomopatógeno *B. bassiana*, controlador natural de la broca del café.

Métodos complementarios de selectividad ecológica

Aparte de modificar el momento o lugar en que se aplique un producto, también pueden manipularse las propiedades o formas de uso de los pesticidas. El tipo de formulación, persistencia, tasa de aplicación, acción sobre la planta o suelo pueden ser cambiadas en busca de una mayor selectividad (Tabashnik & Johnson, 1999). La técnica de aplicación afecta la incidencia de los pesticidas sobre los enemigos naturales. A continuación, se describen las más importantes, empezando por dos componentes esenciales en el manejo de los pesticidas: la evaluación de plagas y enemigos naturales y el uso de umbrales económicos.

Monitoreo de cultivos y umbrales económicos

Vázquez et al. (2008) aseguran que el principio básico para el uso de plaguicidas es el monitoreo periódico; este diagnóstico debe tener como objetivos determinar el nivel de infestación y si alcanza el umbral de acción. El sistema de monitoreo contribuye de gran

manera a la reducción de la carga pesticida en los ecosistemas agrícolas en comparación con otros métodos como las aplicaciones calendario o programadas, con ello el impacto sobre los enemigos naturales se reduce de manera importante (Viñuela, 2005).

En el cultivo del café en Colombia, la implementación de un programa de monitoreo para determinar el nivel de infestación y la posición de penetración de la broca en el fruto, permite realizar un manejo oportuno y eficaz de la plaga, con ello se realizan las aplicaciones de insecticidas solo cuando es necesario y se disminuye la carga pesticida en el cultivo. Así, la aplicación de insecticidas para el control de la broca se recomienda únicamente cuando la infestación en el campo supera el 2% y más del 50% de los adultos están en posición de entrada al fruto (Bustillo 2007). Del mismo modo, para el manejo del minador de las hojas del café *L. coffeellum*, un programa de monitoreo de la plaga cada 15 días, en épocas secas y la evaluación de los porcentajes de parasitismo, ha permitido comprobar reducciones de la plaga en un corto tiempo, de un 67% a niveles por debajo de los niveles de daño económico sin necesidad de recurrir a aplicaciones de insecticidas (Benavides et al., 2013).

Sustitución de plaguicidas

Otro planteamiento para disminuir el impacto de los plaguicidas sobre los enemigos naturales, es reemplazar el pesticida químico por un bioplaguicida, esto puede beneficiar las condiciones del cultivo o refugios en donde habitan los enemigos naturales (Van Driesche et al., 2007). La sustitución de plaguicidas de síntesis química por biológicos es una estrategia que favorece la conservación de los enemigos naturales por cuanto tiene un menor impacto tóxico, entendiendo que se usan parasitoides, predadores y patógenos eficientes, que pueden aplicarse o liberarse de forma inundativa o inoculativa; lógicamente, al controlar la plaga con bioplaguicidas, se reduce la tasa de agroquímicos aplicados en el agroecosistema, por lo cual, se favorece la actividad de los enemigos naturales, bien sea,

de la plaga principal, sobre la que se realiza el control o de plagas secundarias (Vázquez et al., 2008).

Uso de pesticidas con otros modos de acción sobre la plaga

Una forma de selectividad es sustituir los insecticidas de contacto y orientar el manejo hacia sustancias tóxicas de ingestión o emplear reguladores de crecimiento de insectos (Van Driesche et al., 2007). Los pesticidas estomacales ocasionan mortalidad al ser ingeridos, de tal suerte que hay menor probabilidad que afecten a los enemigos naturales que los pesticidas de contacto (Bartlett, 1966).

Cambio del comportamiento del pesticida en la planta o suelo

De acuerdo a Vázquez et al. (2008), los pesticidas sintéticos poseen diferentes formas de acción en las plantas, unos permanecen en la superficie de la planta, otros penetran en ella, bien sea de forma translaminar (no se mueven de una parte a otra) o llegar más profundamente y se mueven dentro de la planta (productos sistémicos) lo que significa que su control puede ser en sitios diferentes al sitio de aplicación. Dado que la función de estos últimos (productos sistémicos) es en el interior de las plantas, es posible que no dejen residuos externos y en principio no tendrían efecto sobre los enemigos naturales, ya que estos no consumen savia de las plantas (Bellows et al., 1988). El insecticida sistémico spirotetramat, clasificado como de riesgo reducido, se evaluó y comparó con dos insecticidas de contacto y estomacales, un organofosforado y un regulador de crecimiento, en los efectos letales y subletales sobre adultos y larvas del predador *C. montrouzieri* bajo condiciones de laboratorio, por aplicación tópica y por ingestión de individuos tratados de *P. citri*. Los resultados mostraron alta inocuidad para spirotetramat, ya que no afectó la supervivencia (ni cuando se alimentó con presas tratadas), la longevidad, la fecundidad, la eclosión de los huevos ni la supervivencia de las crías del depredador. El

organofosforado fue moderadamente nocivo y el regulador de crecimiento resultó altamente tóxico (Planes et al., 2013).

Uso de formulaciones más selectivas

El efecto negativo sobre los enemigos naturales puede ser disminuido si son aplicados de tal forma que se minimice la exposición de estos al pesticida (Roubos et al., 2014). La formulación incide sobre la exposición, por ejemplo, productos granulados, cuando se aplican al suelo no suponen contacto con los enemigos naturales que están en el follaje, obviamente pueden afectar a los que están en el suelo (Van Driesche et al., 2007). El empleo de formulaciones como cebos, trampas o productos para el tratamiento de semillas es otra forma de preservar a los enemigos naturales (Tabashnik & Johnson, 1999), esto se conoce como discriminación de hábitat (Roubos et al., 2014). De acuerdo con Thomas & Mangan (2005), aplicaciones con cebos no mostraron efectos detectables sobre las poblaciones de especies de parasitoides (incluidas *Aphytis* spp. y *Comperiella bifasciata* Howard) o sobre el número de insectos benéficos en áreas tratadas. Sin embargo, estudios recientes han demostrado que el tratamiento a semillas puede tener efecto adverso sobre depredadores generalistas (Seagraves & Lundgren, 2012). Un estudio encontró que el parasitoide *Microplitis croceipes* Cresson (Hymenoptera: Braconidae), cuando se alimentó con néctar extrafloral de algodón proveniente de plantas tratadas con insecticidas sistémicos, fue afectado en la longevidad y capacidad de búsqueda (Stapel et al., 2000).

Reducción en la cantidad aplicada del pesticida

Es el cambio más fácil de realizar, no necesariamente la mayor dosis o concentración recomendada en la etiqueta del plaguicida es la más eficaz, cuando la plaga está en sus estados más susceptibles de control, la menor dosis o concentración puede ser igualmente eficaz (Johnson & Tabashnik, 1999). Según Roubos et al. (2014), para realizar este



cambio se necesita la dosis mínima eficaz de un insecticida para tener la población plaga objetivo por debajo del nivel de daño económico y conservar las poblaciones de enemigos naturales. Johnson & Tabashnik (1999) señalan que este método solo es viable si la plaga objetivo tiene enemigos naturales efectivos y los niveles de daño económico no son excesivamente bajos.

Estudios hallaron que el impacto de los insectos benéficos fue significativamente mayor en aquellos lugares donde se había utilizado el uso reducido de insecticidas a través de programas Manejo Integrado de Plagas MIP, comparado con aquellos lugares donde las plagas se manejaban de manera tradicional (Devine et al., 2008). Otra ventaja de la reducción de dosis es que puede retrasarse la resistencia en plagas y promover la resistencia en los enemigos naturales (Tabashnik, 1986). Los estudios en Cenicafé para recomendar nuevas moléculas insecticidas para el control de la broca del café, tienen en cuenta, entre otros aspectos, que sean de nueva generación, más selectivas y que al determinar la dosis eficaz, sea la mínima, con lo cual se persigue disminuir la cantidad de pesticidas aplicados y proteger la fauna benéfica (Arcila et al., 2013, 2015).

Uso de pesticidas de poca persistencia

La persistencia se define como la capacidad de los pesticidas para mantener sus propiedades físicas, químicas y funcionales en el medio, en el cual es depositado por un tiempo limitado después de su aplicación (Aparicio et al., 2015; Badii & Landeros, 2007). Los pesticidas de poca persistencia son ecológicamente más selectivos, por ejemplo, nuevas poblaciones surgidas a partir de estados protegidos como pupas, presentes durante la aplicación, o poblaciones provenientes de áreas no tratadas, pueden reemplazar fácilmente a las que murieron durante la aplicación si los residuos tóxicos se disipan rápidamente (Van Driesche et al., 2007). Por el contrario, las moléculas de larga persistencia no son ideales para programas de manejo integrado,

debido a que tienen efecto más prologado en el tiempo sobre los ciclos de vida de los enemigos naturales, afectando, tanto a los que han sido tratados directamente durante la aplicación como a los que llegan después del tratamiento desde áreas no tratadas o refugios creados para los enemigos naturales; debe tenerse en cuenta también que la persistencia depende de la tasa de aplicación del plaguicida, de tal forma que dosis altas la incrementan (Johnson & Tabashnik, 1999).

La persistencia de un plaguicida varía de una molécula a otra, va de horas a días, y ciertos pesticidas son altamente tóxicos a los enemigos naturales, pero son de baja persistencia; por el contrario, otros de menor toxicidad pueden ser muy persistentes, de allí la importancia de los estudios del tiempo de control de los pesticidas (Van Driesche et al., 2007).

Investigaciones realizadas en Cenicafé, para determinar en el campo la compatibilidad de insecticidas organofosforados para el control químico de la broca del café *H. hampei* y las liberaciones de la avispa *C. stephanoderis*, parasitoide de esta plaga, hallaron que todos los insecticidas fueron de mediana a fuertemente nocivos para el parasitoide en los primeros días de la aplicación, los resultados permitieron recomendar su liberación 15 después de la aplicación para el insecticida menos tóxico o 21 días para los más tóxicos. Cuando la liberación se realiza antes de la aspersión, deben pasar mínimo 40 días para asperjar cualquiera de los insecticidas evaluados (Orozco et al., 1995). Un segundo estudio de Cenicafé, similar al anterior, pero evaluando sobre *P. nasuta*, e incluyendo al bioinsecticida *B. bassiana*, indica que tanto los insecticidas de síntesis como *Beauveria*, no poseen selectividad fisiológica sobre la avispa en las primeras horas de la aplicación; por lo tanto, se recomienda dejar pasar entre la aplicación de los insecticidas y la liberación del parasitoide mínimo 22 días, por el contrario, si la liberación es primero, deben pasar al menos nueve días para asperjar el hongo o 20 días para los insecticidas de síntesis (Mejía et al., 2000).

Otro estudio desarrollado en tomate con insecticidas de síntesis química y *B. thuringiensis* utilizados para el control de *Tuta absoluta*, fueron evaluados sobre el parasitoide *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja, todos los productos fueron persistentes hasta el día 12, excepto *B. thuringiensis* que no afectó ni la supervivencia ni el parasitismo de *T. bactrae* (Virgala et al., 2006).

La toxicidad de 11 insecticidas, diez de ellos de riesgo reducido, aplicados a su tasa máxima recomendada en campos de España, se probó en dos estados de vida de la avispa parasitoide *Eretmocerus mundus* (Mercet): adultos y pupas. Se evaluó la persistencia y los efectos letales (mortalidad) y subletales (rendimiento reproductivo), con los siguientes resultados: cuatro insecticidas fueron inofensivos en ambas etapas de la vida, cinco insecticidas fueron nocivos en el campo, desde ligera a moderadamente persistentes y causaron mortalidad directa en una o ambas etapas de la vida o afectaron la reproducción de la avispa y dos fueron altamente dañinos; por lo tanto, algunos podrían recomendarse para su uso en programas de manejo integrado de plagas junto con el enemigo natural, si se observan los intervalos de seguridad apropiados después de la aplicación de insecticidas y dos no pueden usarse bajo cualquier condición dada su alta persistencia (Fernández et al., 2015).

Una evaluación de diferentes tipos de insecticidas sobre dos especies de parasitoides, *Colpoclypeus florus* Walker (Hymenoptera: Eulophidae) y *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), controladores naturales en huertos de manzana, mostraron que los organofosforados y carbamatos fueron altamente nocivos para ambos parasitoides en aplicaciones tópicas, no se encontró persistencia de algunos compuestos después del día siete; los piretroides a dosis reducidas, tópicamente tuvieron baja toxicidad para *C. florus* pero fueron altamente tóxicos para *T. platneri*, no hubo persistencia después de los siete días aproximadamente; imidacloprid y la abamectina fueron altamente tóxicos cuando se aplicaron tópicamente a ambos parasitoides,

pero su persistencia no superó las 24 horas; los reguladores de crecimiento no causaron mortalidad en aplicaciones tópicas y no fueron persistentes; sin embargo, el diflubenzuron provocó efectos subletales graves, bloqueando por completo la producción de descendientes de *C. florus*. Los insecticidas como el jabón, el aceite y los productos de *B. thuringiensis*, no causaron toxicidad para *C. florus*, pero tuvieron un impacto directo en *T. platneri* como aplicaciones tópicas a través de la inmovilización física (Brunner et al., 2001).

Modificación en la tecnología de aplicación

Según Vázquez et al. (2008), un elemento adicional de selectividad ecológica para proporcionar protección a los enemigos naturales al utilizar pesticidas, es la tecnología empleada para su aplicación. El uso de equipos que permitan una aplicación más dirigida al blanco biológico o que reduzcan los volúmenes de mezcla ayudan a disminuir el uso de pesticidas; adicionalmente, pueden limitar su acción a sitios específicos de la planta o del área tratada. De igual forma, la presión de trabajo de los equipos y el tipo de boquillas, incluyendo la dirección de aspersión, inciden en el tamaño de las gotas, el volumen de mezcla aplicado y la deriva que puede generarse, de este modo se reduce la exposición de los enemigos naturales a la acción nociva de los pesticidas.

En el cultivo del café para el control de la broca se recomienda dirigir las aspersiones solo al área productiva del árbol (ramas con frutos), aplicando de abajo hacia arriba en el árbol y con la boquilla orientada hacia arriba, en un movimiento de adentro hacia afuera en la rama, con ello se obtiene un mejor cubrimiento de los frutos y se disminuye el consumo de insecticidas (Benavides et al., 2013). Para el control de las cochinillas de las raíces del café se ha modificado el equipo tradicional de aspersión, para que aplique solo la cantidad exacta de producto a la base del árbol, sin ocasionar desperdicio de insecticida o contaminación en otras áreas del cultivo (Arcila, 2015).



Literatura citada

Amarasekare, K. G., Shearer, P. W., & Mills, N. J. (2016). Testing the selectivity of pesticide effects on natural enemies in laboratory bioassays. *Biological Control*, 102, 7-16. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.10.015>

Aparicio, V., De Gerónimo, E., Hernández Guijarro, K., Portocarrero, R., & Vidal, C. (2015). *Los plaguicidas agregados al suelo y su destino en el ambiente*. Ediciones INTA. https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta_plaguicidas_agregados_al_suelo_2015.pdf

Arcila Moreno, A. (2015). *Instructivo: Cómo modificar una aspersora de palanca para controlar las cochinillas de las raíces*. Cenicafé. <https://www.cenicafe.org/es/publications/InstructivoCochillas.pdf>

Arcila-Moreno, A., Benavides Machado, P., Duarte Cano, A. F., & Villaba-Guott, D. A. (2013). Nuevo producto en el manejo integrado de la broca del café en Colombia. *Avances Técnicos Cenicafé*, 437, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/477>

Arcila Moreno, A., Benavides Machado, P., & Mejía-Orozco, J. (2015). Nueva alternativa de control químico para el manejo integrado de la broca del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 453, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/557>

Atanassov, A., Shearer, P. W., & Hamilton, G. C. (2003). Peach Pest Management Programs Impact Beneficial Fauna Abundance and *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) Egg Parasitism and Predation. *Environmental Entomology*, 32(4), 780-788. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.4.780>

Badii, M. H., & Landeros, J. (2007). Plaguicidas que afectan a la salud humana y la sustentabilidad. *Cultura Científica y Tecnológica*, 4(19), 21-34.

Bartlett, B. R. (1966). Toxicity and Acceptance of Some Pesticides Fed to Parasitic Hymenoptera and Predatory Coccinellids. *Journal of Economic Entomology*, 59(5), 1142-1149. <https://doi.org/10.1093/jee/59.5.1142>

Bartlett, B. R. (1975). Capítulo 17. Integración del control químico y el biológico. En P. DeBach (Ed.), *Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas*. (pp. 581-604). Compañía Editorial Continental.

Bellows Jr, T. S., Morse, J. G., Gaston, L. K., & Bailey, J. B. (1988). The Fate of Two Systemic Insecticides and Their Impact on Two Phytophagous and a Beneficial Arthropod in a Citrus Agroecosystem. *Journal of Economic Entomology*, 81(3), 899-904. <https://doi.org/10.1093/jee/81.3.899>

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

Benavides Machado, P., Gil Palacio, Z. N., Góngora, C. E., & Arcila Moreno, A. (2013). Manejo integrado de plagas. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 179-214).



Botelho, A. A. A., & Monteiro, A. C. (2011). Toxicidade de agrotóxicos usados no cultivo da cana-de-açúcar para fungos entomopatogénicos no solo. *Pesticidas: Revista de ecotoxicologia e meio ambiente*, 21, 73-84. <http://dx.doi.org/10.5380/pes.v21i0.25850>

Botero Echeverri, J. E., Lentijo Jiménez, G. M., & Sánchez Clavijo, L. M. (2014). Biodiversidad en zonas cafeteras de Colombia: Principales lecciones. *Avances Técnicos Cenicafe*, 444, 1–12. <http://hdl.handle.net/10778/469>

Brunner, J. F., Dunley, J. E., Doerr, M. D., & Beers, E. H. (2001). Effect of Pesticides on *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae) and *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), Parasitoids of Leafrollers in Washington. *Journal of Economic Entomology*, 94(5), 1075-1084. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-94.5.1075>

Burger, J., Viscido, K., & Gochfeld, M. (1995). Eggshell thickness in marine birds in the New York Bight-1970s to 1990s. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 29(2), 187-191. <https://doi.org/10.1007/BF00212969>

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

Capinera, J. L., Blue, S. L., & Wheeler, G. S. (1982). Survival of earthworms exposed to *Neoplectana carpocapsae* nematodes. *Journal of Invertebrate Pathology*, 39(3), 419-421. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(82\)90072-6](https://doi.org/10.1016/0022-2011(82)90072-6)

Carson, R. (1962). *Silent Spring*. Houghton Mifflin Harcourt.

Cloyd, R. A., & Dickinson, A. (2006). Effect of Insecticides on Mealybug Destroyer (Coleoptera: Coccinellidae) and Parasitoid *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae), Natural Enemies of Citrus Mealybug (Homoptera: Pseudococcidae). *Journal of Economic Entomology*, 99(5), 1596–1604. <https://doi.org/10.1093/jee/99.5.1596>

Cordeiro, E. M. G., Corrêa, A. S., Venzon, M., & Guedes, R. N. C. (2010). Insecticide survival and behavioral avoidance in the lacewings *Chrysoperla externa* and *Ceraeochrysa cubana*. *Chemosphere*, 81(10), 1352–1357. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.08.021>

Croft, B. A., & Strickler, K. (1983) Natural Enemy Resistance to Pesticides: Documentation, Characterization, Theory and Application. En G. P. Georghiou, T. Saito. (Eds.), *Pest Resistance to Pesticides* (pp. 669-702). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4466-7_29

DeBach, P. (1987). El alcance del control biológico. En P. DeBach (Ed.), *Control Biológico de las plagas de insectos y malas hierbas*. (pp. 31-48). Compañía Editorial Continental.

Delorme, R., Berthier, A., & Augé, D. (1985). The toxicity of two pyrethroids to *Encarsia formosa* and its host *Trialetodes vaporariorum*; Prospecting for a resistant strain of the parasite. *Pesticide Science*, 16(4), 332-336. <https://doi.org/10.1002/ps.2780160405>

Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J.-M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 81-106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440>

Devine, G. J., Eza, D., Ogusuku, E., & Furlong, M. J. (2008). Uso de insecticidas: contexto y consecuencias ecológicas. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Pública*, 25(1), 74-100.



Fernandes, M. E. S., Alves, F. M., Pereira, R. C., Aquino, L. A., Fernandes, F. L., & Zanuncio, J. C. (2016). Lethal and sublethal effects of seven insecticides on three beneficial insects in laboratory assays and field trials. *Chemosphere*, 156, 45-55. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.04.115>

Fernández, M. D. M., Medina, P., Fereres, A., Smagghe, G., & Viñuela, E. (2015). Are Mummies and Adults of *Eretmocerus mundus* (Hymenoptera: Aphelinidae) Compatible With Modern Insecticides?. *Journal of Economic Entomology*, 108(5), 2268-2277. <https://doi.org/10.1093/jee/tov181>

Flexner, J. L., Lighthart, B., & Croft, B. A. (1986). The effects of microbial pesticides on non-target, beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 16(3), 203-254. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(86\)90005-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(86)90005-8)

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L. W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J. J., ... Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11(2), 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>

Gentz, M. C., Murdoch, G., & King, G. F. (2010). Tandem use of selective insecticides and natural enemies for effective, reduced-risk pest management. *Biological Control*, 52(3), 208-215. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.07.012>

Georgis, R., Kaya, H., & Gaugler, R. (1991). Effect of Steinernematid and Heterorhahditid Nematodes (Rhaditida: Steinernematidae and Heterorhahditidae) on Nontarget Arthropods. *Environmental Entomology*, 20(3), 815-822. <https://doi.org/10.1093/ee/20.3.815>

González, M. E., Valbuena, B. F., Rivera, A., Bustillo, A. E., & Chaves, B. (1995). Viabilidad del hongo *Metarhizium anisopliae* en mezcla con productos agroquímicos. *Revista Cenicafé*, 46(4), 227-234. <http://hdl.handle.net/10778/4168>

Greenberg, R., Bichier, P., Cruz Angon, A., MacVean, C., Pérez, R., & Cano, E. (2000). The Impact of Avian Insectivory on Arthropods and Leaf Damage in Some Guatemalan Coffee Plantations. *Ecology*, 81(6), 1750-1755. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1750:TIOAIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1750:TIOAIO]2.0.CO;2)

Guedes, R. N. C., & Cutler, G. C. (2014). Insecticide-induced hormesis and arthropod pest management: Insecticide-induced hormesis. *Pest Management Science*, 70(5), 690-697. <https://doi.org/10.1002/ps.3669>

Halaj, J., Cady, A. B., & Uetz, G. W. (2000). Modular Habitat Refugia Enhance Generalist Predators and Lower Plant Damage in Soybeans. *Environmental Entomology*, 29(2), 383-393. <https://doi.org/10.1093/ee/29.2.383>

Haseeb, M., Amano, H., & Nemoto, H. (2000). Pesticidal effects on mortality and parasitism rates of *Diadegma semiclausum*, a parasitoid of the diamondback moth. *BioControl*, 45(2), 165-178. <https://doi.org/10.1023/A:1009930603601>

Hassan, S. A., Albert, R., Bigler, F., Blaisinger, P., Bogenschütz, H., Boller, E., Brun, J., Chiverton, P., Edwards, P., Englert, W. D., Huang, P., Inglesfield, C., Naton, E., Oomen, P. A., Overmeer, W. P. J., Rieckmann, W., Samsøe-Petersen, L., Stäubli, A., Tuset, J. J., ... Vanwetswinkel, G. (1987). Results of the third joint pesticide testing programme by the IOBC/WPRS-Working Group "Pesticides and Beneficial Organisms". *Journal of Applied Entomology*, 103(1-5), 92-107. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1987.tb00963.x>



Hassan, S. A., Bigler, F., Blaisinger, P., Bogenschütz, H., Brun, J., Chiverton, P., Dickler, E., Easterbrook, M. A., Edwards, P. J., Englert, W. D., Firth, S. I., Huang, P., Inglesfield, C., Klingauf, F., Kühner, C., Ledieu, M. S., Naton, E., Oomen, P. A., Overmeer, W. P. J., ... Zon, A. Q. (1985). Standard methods to test the side-effects of pesticides on natural enemies of insects and mites developed by the IOBC/WPRS Working Group 'Pesticides and Beneficial Organisms'. *EPPO Bulletin*, 15(2), 214–255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.1985.tb00224.x>

Hattingh, V., & Tate, B. (1995). Effects of field-weathered residues of insect growth regulators on some Coccinellidae (Coleoptera) of economic importance as biocontrol agents. *Bulletin of Entomological Research*, 85(4), 489-493. <https://doi.org/10.1017/S000748530003296X>

Havron, A., Rosen, D., Prag, H., & Rössler, Y. (1991). Selection for pesticide resistance in *Aphytis* I. A. *holoxanthus*, a parasite of the Florida red scale. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 61(3), 221-228. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1991.tb01554.x>

Herbert, D. A., & Harper, J. D. (1986). Bioassays of a Beta-exotoxin of *Bacillus thuringiensis* Against *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Economic Entomology*, 79(3), 592-595. <https://doi.org/10.1093/jee/79.3.592>

Horowitz, A. R., & Ishaaya, I. (2004). Biorational Insecticides - Mechanisms, Selectivity and Importance in Pest Management. En A. R. Horowitz, & I. Ishaaya (Eds.), *Insect Pest Management: Field and Protected Crops* (pp. 1-128). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07913-3_1

Hoy, M. A., & Cave, F. E. (1988). Guthion-resistant strain of walnut aphid parasite. *California Agriculture*, 42(4), 4-5.

Hoyt, S. C. (1969). Integrated Chemical Control of Insects and Biological Control of Mites on Apple in Washington. *Journal of Economic Entomology*, 62(1), 74-86. <https://doi.org/10.1093/jee/62.1.74>

Jansson, R. K. (1993). Introduction of Exotic Entomopathogenic Nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae and Steinernematidae) for Biological Control of Insects: Potential and Problems. *The Florida Entomologist*, 76(1), 82-96. <https://doi.org/10.2307/3496016>

Jenkins, P. E., & Isaacs, R. (2007). Reduced-risk insecticides for control of grape berry moth (Lepidoptera: Tortricidae) and conservation of natural enemies. *Journal of Economic Entomology*, 100(3), 855-865. <https://doi.org/10.1093/jee/100.3.855>

Johnson, M. W. (1986). Population Trends of a Newly Introduced Species, Thrips palmi (Thysanoptera: Thripidae), on Commercial Watermelon Plantings in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 79(3), 718-720. <https://doi.org/10.1093/jee/79.3.718>

Johnson, M. W., & Tabashnik, B. E. (1993). Laboratory Selection for Pesticide Resistance in Natural Enemies. En S. K. Narang, A. C. Bartlett, & R. M. Faust (Eds.), *Applications of Genetics to Arthropods of Biological Control Significance* (pp. 91-105). <https://www.taylorfrancis.com/books/e/9781351069762/chapters/10.1201/9781351069762-5>

Johnson, M. W., & Tabashnik, B. E. (1999). Enhanced Biological Control through Pesticide Selectivity. En T. S. Bellows, & T. W. Fisher (Eds.), *Handbook of Biological Control: Principles and Applications*. (pp. 297-317). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012257305-7/50060-6>

Kellermann, J. L., Johnson, M. D., Stercho, A. M., & Hackett, S. C. (2008). Ecological and Economic Services Provided by Birds on Jamaican Blue Mountain Coffee Farms. *Conservation Biology*, 22(5), 1177-1185. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00968.x>



Lazo, R. R. (1990). *Susceptibilidad de la broca del fruto del cafeto Hypothenemus hampei al hongo entomopatógeno Beauveria bassiana, y su tolerancia al oxiclورو de cobre* [Tesis de doctorado]. CATIE, Turrialba. <http://hdl.handle.net/11554/4146>

Levy, N. J. (2007). *Bird Predation Decreases Arthropod Abundance and Biomass in Three Coffee Farms in the Blue Mountains, Jamaica*. Rausser College of Natural Resources UC Berkeley. <https://nature.berkeley.edu/classes/es196/projects/2007final/Levy.pdf>

Lynch, J. A., & Johnson, M. W. (1987). Stratified Sampling of *Liriomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae) and Associated Hymenopterous Parasites on Watermelon. *Journal of Economic Entomology*, 80(6), 1254–1261. <https://doi.org/10.1093/jee/80.6.1254>

Meehan, T. D., Werling, B. P., Landis, D. A., & Gratton, C. (2012). Pest-Suppression Potential of Midwestern Landscapes under Contrasting Bioenergy Scenarios. *PLOS ONE*, 7(7), e41728. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041728>

Mejía, J. W., Bustillo, A. E., Orozco, J., & Cháves, B. (2000). Efecto de cuatro insecticidas y de *Beauveria bassiana* sobre *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae) parasitoide de la broca del café. *Revista Colombiana de Entomología*, 26(3-4), 117-123.

Mills, N. J., Beers, E. H., Shearer, P. W., Unruh, T. R., & Amarasekare, K. G. (2016). Comparative analysis of pesticide effects on natural enemies in western orchards: A synthesis of laboratory bioassay data. *Biological Control*, 102, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.05.006>

Muiño, B. L., & Larrinaga, L. (1998). Efecto de los plaguicidas sobre *Verticillium lecanii*. *Fitosanidad*, 2(1-2), 33-35.

Norton, A. P., English-Loeb, G., Gadoury, D., & Seem, R. C. (2000). Mycophagous mites and foliar pathogens: leaf domatia mediate tritrophic interactions in grapes. *Ecology*, 81(2), 490-499. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0490:MMAFPL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0490:MMAFPL]2.0.CO;2)

Oliveira, C. N., Oliveira, P. M., & Kawazoe, L. S. (2003). Compatibility between the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* and insecticides used in coffee plantations. *Scientia Agricola*, 60(4), 663-667. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162003000400009>

O'Neal, M. E., Mason, K. S., & Isaacs, R. (2005). Seasonal Abundance of Ground Beetles in Highbush Blueberry (*Vaccinium corymbosum*) Fields and Response to a Reduced-Risk Insecticide Program. *Environmental Entomology*, 34(2), 378-384. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.2.378>

Orozco, J., Bustillo, A. E., & Guzmán, D. B. (1995, julio 26-28). Efecto de varios insecticidas sobre el parasitoide de la broca del café *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae). 22º Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología. Bogotá, Colombia.

Perfecto, I., Vandermeer, J. H., López Bautista, G., Ibarra Nuñez, G., Greenberg, R., Bichier, P., & Langridge, S. (2004). Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology*, 85(10), 2677-2681. <https://doi.org/10.1890/03-3145>

Pfeiffer, D. G. (2000). Selective Insecticides. En J. E. Rechcigl, & N. A. Rechcigl (Eds.), *Insect Pest Management: Techniques for Environmental Protection* (pp. 131-146). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781439822685>



Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D. A., Brubaker, H. W., Dumas, A. R., Meaney, J. J., Onsi, D. E., & Corzilius, D. B. (1992). Conserving Biological Diversity in *Agricultural/Forestry Systems*. *BioScience*, 42(5), 354–362. <https://doi.org/10.2307/1311782>

Planes, L., Catalán, J., Tena, A., Porcuna, J. L., Jacas, J. A., Izquierdo, J., & Urbaneja, A. (2013). Lethal and sublethal effects of spirotetramat on the mealybug destroyer, *Cryptolaemus montrouzieri*. *Journal of Pest Science*, 86(2), 321-327. <https://doi.org/10.1007/s10340-012-0440-3>

Rajakulendran, V. S., & Plapp, F. W. (1982). Comparative Toxicities of Five Synthetic Pyrethroids to the Tobacco Budworm (Lepidoptera: Noctuidae), an Ichneumonid Parasite, *Campoletis sonorensis*, and a Predator, *Chrysopa carnea*. *Journal of Economic Entomology*, 75(5), 769-772. <https://doi.org/10.1093/jee/75.5.769>

Rathman, R. J., Johnson, M. W., Rosenheim, J. A., & Tabashnik, B. E. (1990). Carbamate and Pyrethroid Resistance in the Leafminer Parasitoid *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Economic Entomology*, 83(6), 2153-2158. <https://doi.org/10.1093/jee/83.6.2153>

Rechcigl, J. E., & Rechcigl, N. A. (Eds.). (2016). *Insect Pest Management : Techniques for Environmental Protection*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781439822685>

Virgala R, M. B., Botto, E. N., & Lafalce, C. (2006). Evaluación de algunos insecticidas para el control de la «polilla del tomate», *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) y su efecto residual sobre el parasitoide *Trichogrammatoidea bactrae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 65(3-4), 57-65. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=322028481008>

Rivera Malo, A. (1993). Estudio de compatibilidad del hongo *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin con formulaciones comerciales de fungicidas e insecticidas. *Revista Colombiana de Entomología*, 19(4), 151-158.

Rivera, A., Bustillo, A. E., & Marín, P. (1994). Compatibilidad en mezcla de dos aislamientos de *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin con insecticidas usados en el control químico de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari). *Revista Colombiana de Entomología*, 20(4), 209-214.

Rivera-España, P. A., Montoya-Restrepo, E. C., & Benavides-Machado, P. (2010). Biología del parasitoide *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae) en el campo y su tolerancia a insecticidas. *Revista Cenicafé*, 61(2), 99-107. <http://hdl.handle.net/10778/474>

Rosenheim, J. A., & Hoy, M. A. (1986). Intraspecific Variation in Levels of Pesticide Resistance in Field Populations of a Parasitoid, *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae): The Role of Past Selection Pressures. *Journal of Economic Entomology*, 79(5), 1161-1173. <https://doi.org/10.1093/jee/79.5.1161>

Rosenheim, J. A., & Hoy, M. A. (1988a). Genetic Improvement of a Parasitoid Biological Control Agent: Artificial Selection for Insecticide Resistance in *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Economic Entomology*, 81(6), 1539-1550. <https://doi.org/10.1093/jee/81.6.1539>

Rosenheim, J. A., & Hoy, M. A. (1988b). Sublethal Effects of Pesticides on the Parasitoid *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Economic Entomology*, 81(2), 476-483. <https://doi.org/10.1093/jee/81.2.476>

Roubos, C. R., Rodriguez-Saona, C., & Isaacs, R. (2014). Mitigating the effects of insecticides on arthropod biological control at field and landscape scales. *Biological Control*, 75, 28-38. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.006>



Ruberson, J. R., Nemoto, H., & Hirose, Y. (1998). Insecticides and conservation of natural enemies in pest management. En P. Barbosa (Ed.), *Conservation Biological control* (pp. 207-220). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50057-8>

Seagraves, M. P., & Lundgren, J. G. (2012). Effects of neonicotinoid seed treatments on soybean aphid and its natural enemies. *Journal of Pest Science*, 85(1), 125-132. <https://doi.org/10.1007/s10340-011-0374-1>

Stansly, P. A., & Liu, T. X. (1994). Activity of some biorational insecticides on silverleaf whitefly. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 107, 167-171.

Stapel, J. O., Cortesero, A. M., & Lewis, W. J. (2000). Disruptive Sublethal Effects of Insecticides on Biological Control: Altered Foraging Ability and Life Span of a Parasitoid after Feeding on Extrafloral Nectar of Cotton Treated with Systemic Insecticides. *Biological Control*, 17(3), 243-249. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0795>

Stark, J. D., & Banken, J. A. O. (1999). Importance of Population Structure at the Time of Toxicant Exposure. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 42(3), 282-287. <https://doi.org/10.1006/eesa.1998.1760>

Stark, J. D., Banks, J. E., & Acheampong, S. (2004). Estimating Susceptibility of Biological Control Agents to Pesticides: Influence of Life History Strategies and Population Structure. *Biological Control*, 29(3), 392-398. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.07.003>

Studebaker, G. E., & Kring, T. J. (2003). Effects of insecticides on *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae), measured by field, greenhouse and petri dish bioassays. *Florida Entomologist*, 86(2), 178-185. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0178:EOIOOI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0178:EOIOOI]2.0.CO;2)

Tabashnik, B. E. (1986). Evolution of Pesticide Resistance in Predator/Prey Systems. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 32(3), 156-161. <https://doi.org/10.1093/besa/32.3.156>

Tabashnik, B. E., & Johnson, M. W. (1999). Evolution of pesticide resistance in natural enemies. En T. W. Fisher & T. S. Bellows (Eds.), *Handbook of Biological Control: Principles and Applications* (pp. 673-689). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012257305-7/50071-0>

Theiling, K. M., & Croft, B. A. (1988). Pesticide side-effects on arthropod natural enemies: A database summary. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 21(3-4), 191-218. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(88\)90088-6](https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90088-6)

Thomas, D. B., & Mangan, R. L. (2005). Nontarget Impact of Spinosad GF-120 Bait Sprays for Control of the Mexican Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in Texas Citrus. *Journal of Economic Entomology*, 98(6), 1950-1956. <https://doi.org/10.1093/jee/98.6.1950>

Van Driesche, R. G., Hoddle, M. S., & Center, T. D. (2007). *Control de Plagas y Malezas por Enemigos Naturales*. USDA.

Vázquez Moreno, L. L., Matienzo Brito, Y., Veitía Rubio, M. M., & Alfonso-Simonetti, J. (2008). *Conservación y manejo de enemigos naturales de insectos fitófagos en los sistemas agrícolas de Cuba*. CIDISAV.

Villacorta, A. (1999). Consideraciones sobre el uso de microorganismos en el manejo de plagas del café. En IICA-PROMECAFE (Ed.), *Taller III: Regional de Broca* (pp. 187-192). IICA.



Viñuela, E. (2005). La lucha biológica, pieza clave de la agricultura sostenible. En J. Jacas, P. Caballero, & J. Avilla (Eds.), *El control biológico de plagas, enfermedades. La sostenibilidad de la agricultura mediterránea* (pp. 15-30). Universitat Jaume I.

Viñuela, E., & Jacas, J. (1993). Los enemigos naturales de las plagas y los plaguicidas. *Hojas Divulgadoras*, 2/93, 1-24. https://www.mapa.gob.es/ministerio/pags/biblioteca/hojas/hd_1993_02.pdf

Waage J. K., & Greathead D. J. (1988). Biological control: challenges and opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 318(1189), 111-128. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0001>

Walton, N. J., & Isaacs, R. (2011). Influence of Native Flowering Plant Strips on Natural Enemies and Herbivores in Adjacent Blueberry Fields. *Environmental Entomology*, 40(3), 697-705. <https://doi.org/10.1603/EN10288>

Ware, G. W., & Whitacre, D. M. (2004). *The pesticide book*. Meister Media Worldwide.

Welch, K. D., & Harwood, J. D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy–pest interactions in a changing environment. *Biological Control*, 75, 18-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.004>

Williams, T., Valle, J., & Viñuela, E. (2003). Is the Naturally Derived Insecticide Spinosad® Compatible with Insect Natural Enemies?. *Biocontrol Science and Technology*, 13(5), 459-475. <https://doi.org/10.1080/0958315031000140956>

Zuazúa, F., Araya, J. E., & Guerrero, M. A. (2003). Efectos letales de insecticidas sobre *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), parasitoide de *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Boletín de sanidad vegetal Plagas*, 29(2), 299-307. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=752303>

Como citar:

Arcila-Moreno, A. (2020). Efecto de los agroquímicos en el control natural. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *Efecto de los agroquímicos en el control natural* (pp. 158–185). Cenicafe. https://doi.org/10.38141/10791/0001_7





Servicios ecosistémicos del control natural en el cultivo del café

Zulma Nancy Gil Palacio*

* Investigador Científico II, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0001-7013-1231>

Como citar:

Gil-Palacio, Z. (2020). Servicios ecosistémicos en el cultivo del café. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 186-203). Cenicafé.
https://doi.org/10.38141/10791/0001_8



Estructura y composición de los agroecosistemas cafeteros

En Colombia la caficultura se desarrolla en la región Andina, que ofrece un gran potencial no sólo para el cultivo del café, sino también para el aprovechamiento de otros sistemas productivos asociados. El café se establece a plena exposición solar y con cobertura arbórea; es así como de las 920.200 hectáreas cultivadas con café, cerca del 50% se encuentra bajo algún tipo de sombrío, dadas las diversas condiciones climáticas y de suelo de las zonas cafeteras colombianas (Farfán, 2014).

El café, por naturaleza, es uno de los cultivos más apropiados para preservar los recursos naturales en el trópico, debido a que en la mayoría de las regiones cafeteras existe una alta heterogeneidad espacial, que se constituyen en mosaicos, en los que además de café existen otros tipos de cultivos, usos del suelo y coberturas vegetales. Algunos cultivos son perennes, como frutales o forestales, y otros son transitorios o anuales, como maíz, tomate y caña panelera. Además de cultivos hay potreros, jardines, cañadas arborizadas y fragmentos de bosque o rastrojos. Cada uno de estos componentes del paisaje cafetero es lo que se denomina “elemento del paisaje”, como se muestra en la Figura 22 (Botero et al., 2014). A esta diversidad de paisajes se suman las fincas cafeteras que en su mayoría son pequeñas propiedades, en las que se cultiva el café a libre exposición o en asocio con otros cultivos, bajo una semisombra de plátano o bajo un sombrío que puede variar en su cobertura y estructura, lo que genera diversidad de hábitats y, por consiguiente, alta diversidad biológica (Botero et al., 2014).

Dentro de los elementos del paisaje, los fragmentos de bosque y las cañadas

Figura 22.
Elementos del paisaje en un agroecosistema cafetero.



arborizadas son herramientas de conservación y juegan un papel importante en la diversidad biológica presente en los agroecosistemas cafeteros; son delimitados a pequeñas áreas a las que han quedado reducidas los bosques que antiguamente cubrían grandes extensiones de la región Andina (Figura 23), que con frecuencia están localizados en sitios escarpados o a lo largo de ríos y cañadas, proporcionan fuente de alimento y refugio para otras especies que no son totalmente dependientes del bosque, pero que buscan en él parte de los recursos para subsistir. Las cañadas arborizadas unen fragmentos de bosque y con los cultivos del café forman corredores biológicos (Figura 23), albergan plantas con polen, semillas y otras fuentes de alimento para diversos taxones, entre ellos los artrópodos; son refugio de varias especies de insectos que contribuyen a la polinización en los cultivos y otras especies que contribuyen al control de insectos plaga (López et al., 2012).

Como es de notar, los agroecosistemas cafeteros presentan una alta diversidad de hábitats con potencial para proveer servicios ecosistémicos, tanto a la humanidad como al ecosistema mismo, contribuyendo a la mitigación del impacto ambiental de las acciones realizadas por el hombre.

Procesos ecológicos y servicios ecosistémicos en el cultivo del café

Un enfoque común para la conservación de la naturaleza es identificar y proteger los “activos” naturales, como los ecosistemas y las especies. Muchos tipos de procesos ecológicos sostienen la biodiversidad, incluidos los procesos climáticos, la productividad primaria, los procesos hidrológicos, la formación de hábitats biofísicos, las interacciones entre especies, los movimientos de organismos y los regímenes de perturbación natural. Estos procesos ecológicos, sinónimo de funciones ecológicas, se consideran como servicios ecosistémicos (Fisher et al., 2009; Montes, 2007).

Los servicios ambientales (SA) o servicios ecosistémicos (SE) son un enfoque con controversias, los cuales se entienden como aquellos beneficios que obtienen los seres humanos de los ecosistemas (Millennium Ecosystem Assessment Program, 2005). Estos servicios incluyen algunos aspectos básicos como aire y agua limpia, producción de alimentos, regulación del



Figura 23.
Fragmentos de bosque como elemento del paisaje de los agroecosistemas cafeteros.



Figura 24.
Cañadas arborizadas que hacen parte de los agroecosistemas cafeteros.

clima y enfermedades, control de la erosión y escorrentía, polinización y control de plagas. Desde la década de 1960 se ha incrementado el interés por analizar y valorar los beneficios de estos servicios ambientales y se han realizado esfuerzos por categorizarlos, existiendo cierto consenso en cuatro tipos de servicios: a. de regulación, b. de provisión, c. de soporte y d. culturales (Figura 25), y se generan gracias a la biodiversidad y a los procesos naturales

de los ecosistemas (Millennium Ecosystem Assessment Program, 2005).

Los agroecosistemas cafeteros se han convertido en un ejemplo en el estudio de la relación entre la agricultura y su contribución a la conservación de la biodiversidad, y entre la diversidad de especies y la oferta de servicios ecosistémicos al sector agropecuario (Perfecto et al., 1996).



Figura 25. Síntesis de los servicios ecosistémicos de acuerdo a Millennium Ecosystem Assessment Program (2005).

Son innumerables los servicios ambientales que los agroecosistemas cafeteros, en especial los sistemas agroforestales, prestan a la humanidad; por ejemplo, los árboles de sombra ayudan al mejoramiento de los suelos aportando materia orgánica a través de la hojarasca, ayudan a proteger el suelo de la erosión, reducen las temperaturas, interceptan las lluvias y dan longevidad a la plantación (Muschler, 2001). Estos agroecosistemas brindan otros beneficios ecológicos como el mantenimiento de la biodiversidad y la polinización de cultivos (Klein et al., 2003; Ricketts et al., 2004), así como la provisión de agua y el secuestro de carbono. También permiten la conservación de la flora y la fauna manteniendo el equilibrio biológico, así como la conectividad entre paisajes, la producción de madera y la obtención de leña, medicinas, ornamentales, alimento y materiales para la elaboración de artesanías (Beer et al., 2003; Díaz et al., 2005).

Esta revisión centrará la atención en los servicios de regulación, más específicamente en la polinización y regulación de plagas a través del control natural.

Biodiversidad y multifuncionalidad

La biodiversidad se refiere al número, la abundancia y la composición de genotipos, poblaciones, especies, comunidades y unidades del paisaje en un sistema dado. La biodiversidad es a su vez, la variable de respuesta que se ve afectada por los cambios climáticos, la disponibilidad de recursos y la perturbación; es un factor con el potencial para influir en la tasa, magnitud y dirección de los procesos ecosistémicos y, por lo tanto, determinante de la capacidad de los ecosistemas para brindar servicios a las poblaciones humanas (Díaz et al., 2005; Hooper et al., 2005; Balvanera et al., 2006). En particular, la composición de especies y en menor medida su número, son importantes para la provisión de servicios ecosistémicos (Mason et al., 2013).

En la amplia definición de los servicios ecosistémicos, los insectos como los organismos multicelulares más diversos en el planeta, tanto en especies como en

grupos taxonómicos (Hawksworth et al., 1995), evidentemente tienen una importancia funcional crítica. Los diversos roles ecológicos incluyen la polinización, la regulación de las poblaciones y el control de plagas, la descomposición, dispersión y protección de semillas y el suministro de alimentos a otros organismos, incluidos los humanos.

Se requieren insectos polinizadores para más del 65% de las especies de angiospermas del mundo (Axelrod, 1960). Diversas poblaciones de plantas silvestres están más limitadas por falta de polinizadores que por otros recursos (Burd, 1994; Ashman et al., 2004). Los insectos son reguladores importantes de otros organismos y como tal pueden proporcionar beneficios directos para el bienestar humano, a través del control de las plagas y de la reducción de las pérdidas por el daño que estas causan a los cultivos (Pimentel, 1998).

En Colombia, el cultivo de café *Coffea arabica* (L.) alberga una gran diversidad de artropofauna asociada, que se alimenta de este y que coexiste en el agroecosistema cafetero en equilibrio con la fauna benéfica.

Control natural: estudios de caso *Planococcus citri*, *Coccus viridis* y moscas de las frutas

El control natural es uno de los servicios ecosistémicos más importantes en la agricultura, debido a que mantiene la estabilidad de los sistemas agrícolas. En el corto plazo, regula las poblaciones de las plagas y mejora el rendimiento de los cultivos, mientras que en el largo plazo, mantiene el equilibrio biológico que evita que los insectos herbívoros alcancen el estatus de plaga (Naylor & Ehrlich, 1997). En los agroecosistemas, las plagas están reguladas a través de las acciones de los depredadores que son generalistas (pájaros, murciélagos, arañas, artrópodos, entre otros), por los parasitoides que son insectos más especializados, así como por hongos entomopatógenos, nematodos, virus y bacterias (Way & Heong, 1994; Naylor & Ehrlich, 1997).

La idea de que en la agricultura los productores puedan aprovechar la naturaleza para controlar las plagas no es nueva. En el año 304 DC, los agricultores chinos mantenían en sus huertos la hormiga cítrica *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae), para controlar los ataques de plagas (Huang & Pei, 1987). Siglos más tarde, en 1888 surgió el concepto de control biológico clásico, nuevamente en los huertos de cítricos, pero esta vez en California, cuando el escarabajo depredador *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), causó el colapso de una plaga conocida como la escama algodonosa *Icerya purchasi* (Maskell) (Hemiptera: Margarodidae) (Caltagirone & Doult, 1989). Desde entonces, es ampliamente conocido que el buen manejo de los sistemas agrícolas favorece a los enemigos naturales de las plagas y proporcionan una valiosa estrategia de control con un beneficio significativo para los agricultores.

En café, en Colombia se reportan casos exitosos donde el control natural ejerce la regulación de las poblaciones de las plagas, haciendo innecesario la implementación de otra estrategia de manejo como el control químico, estos casos son: el control de la cochinilla harinosa de las ramas del cafeto, *Planococcus citri* (Risso) (Hemiptera: Pseudococcidae), el control de la escama verde del café, *Coccus viridis* (Green) (Hemiptera: Coccidae), y el control de las moscas de las frutas.

La cochinilla harinosa de las ramas del cafeto, *Planococcus citri* (Hemiptera: Pseudococcidae)

Planococcus citri no es una plaga clave para la caficultura colombiana, el incremento de las poblaciones está relacionado con variables climáticas y prevalencia de períodos secos, así como a la aplicación de insecticidas de amplio espectro para el control de otras plagas presentes en el café y cultivos asociados como naranja, limón, mandarina, pomelo, aguacate, cacao, guanábana, lulo, guayaba, plátano, yuca, papa, mango, granada y varias especies de plantas ornamentales (Costa et al., 2009; Cárdenas & Posada, 2001).



En Colombia, los primeros registros de *P. citri* en café se tienen desde el año 1978 en la Estación Experimental Naranjal de Cenicafé, localizada en Chinchiná (Caldas). Desde entonces, se han continuado registrando focos esporádicos, pero en ningún caso con características de plaga, gracias al control que ejerce la fauna benéfica presente en los agroecosistemas cafeteros. Lo contrario ocurre en Brasil, donde es controlada con diversas moléculas de síntesis química y es considerada una de las principales plagas del cultivo del café (Costa et al., 2009).

En estudios realizados por Cenicafé, se observó que el control natural es el mejor medio para que las poblaciones de *P. citri* se reduzcan y no causen daños económicos. Este control es ejercido por el depredador *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, (Coleoptera: Coccinellidae) (Figura 26) especialista en la familia Pseudococcidae y se ha observado en altas poblaciones alimentándose de ninfas. Igualmente, otras tres especies de coccinélidos de hábitos generalistas depredan larvas y adultos de *P. citri* tales como *Harmonia axyridis* (Pallas), *Tenuisvalvae* sp. y *Diomus* sp. (Constantino et al., 2013) (Figuras 27 a, b y c).

Con relación a los parasitoides, en el municipio de Santuario (Risarcaldá, Colombia), se registraron dos especies de avispas Hemiptera:



Figura 26. Adulto de *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) depredador de *Planococcus citri*.

Encyrtidae parasitando adultos de *P. citri*, siendo *Leptomastix dactylopii* Howard la especie más importante (Figura 28). *Leptomastix dactylopii* es un endoparásitoide que se desarrolla dentro del cuerpo de la cochinilla y empupa cuando la ha consumido completamente. Los puparios de la avispa son de color castaño y quedan expuestos sobre las colonias de *P. citri* (Figura 29); cuando la avispa emerge hace un corte circular en el extremo de la pupa. Esta es una especie de avispa originaria de Sur América y está siendo actualmente criada en laboratorios comerciales para el control biológico de *P. citri*. También se encontró una especie no determinada del género *Anagyrus* sp. (Hemiptera: Encyrtidae), así como larvas y adultos de *Chrysoperla* sp. (Neuroptera: Chrysopidae) (Constantino et al., 2013).

La escama verde del café, *Coccus viridis* (Hemiptera: Coccidae)

La escama verde del café, *Coccus viridis*, es la especie más común en cafetales menores a dos años de edad en donde se observa en focos, forma numerosas colonias que cubren todas las nervaduras por el envés de las hojas, así como el peciolo y la corteza de ramas y tallos. Es una plaga cosmopolita, que se encuentra en todas las regiones en donde se cultiva el café. En Colombia, además del café ataca aguacate, cítricos, cacao y guayaba (Cárdenas & Posada, 2001). La escama verde succiona la savia de las plantas y debilita los árboles, particularmente cuando están jóvenes. Este insecto secreta una sustancia azucarada referida como miel de rocío, que cubre las hojas y favorece el crecimiento del hongo *Capnodium* sp., denominado comúnmente como fumagina, el cual reduce la actividad fotosintética de la planta.

En el medio colombiano, *C. viridis* cuenta con numerosos enemigos naturales (insectos y hongos) que mantienen las poblaciones a niveles muy bajos, por lo tanto, no se requiere de otra estrategia de control, ya que la regulación natural es suficiente para evitar que produzca daño económico. El agente de control más eficiente en la reducción de poblaciones de esta escama ha sido el hongo *Lecanicillium lecanii* (Zimm) Zare & W.Gams,



Figura 27.
Adultos de Coleoptera: Coccinellidae, depredadores de *P. citri*. **A.** *Harmonia axyridis*, **B.** *Tenuisvalvae* sp. y **C.** *Diomus* sp.

el cual invade y destruye la escama (Figura 30 a, b y c). Posterior a la infección, el hongo crece afuera del cuerpo de la escama para producir un micelio blanco que se extiende sobre la hoja de café (Bustillo, 2008).

Otros agentes de control natural que mantienen en equilibrio a *C. viridis* son los parasitoides; se han registrado siete especies de parasitoides que la controlan, de igual manera algunos depredadores como el coccinélido *Azya orbiger* Mulsant y moscas de la familia Syrphidae (Figura 31) (Bustillo, 2008).

Moscas de las frutas (Diptera: Tephritidae)

Las moscas de las frutas han sido reportadas como insectos plagas de cafetales en algunos países. Los daños lo realizan las larvas cuando se alimentan de la pulpa de la cereza del café, pero hasta el momento no se han asociado daños a la almendra. La especie *Ceratitis capitata* (Wiedemann), ataca los frutos en todos sus estados de desarrollo produciendo



Figura 28.
Adulto de *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitoides de *P. citri*.

caída prematura, disminución de peso en el café pergamino seco y alteración de la bebida (Portilla et al., 1994). Para el caso de especies del género *Anastrepha* no se han evaluado los posibles daños que ocasionan en el cultivo del café (Giraldo-Jaramillo et al., 2015).

Figura 29.
Pupas de
Leptomastix
dactylopii
(Hymenoptera:
Encyrtidae).

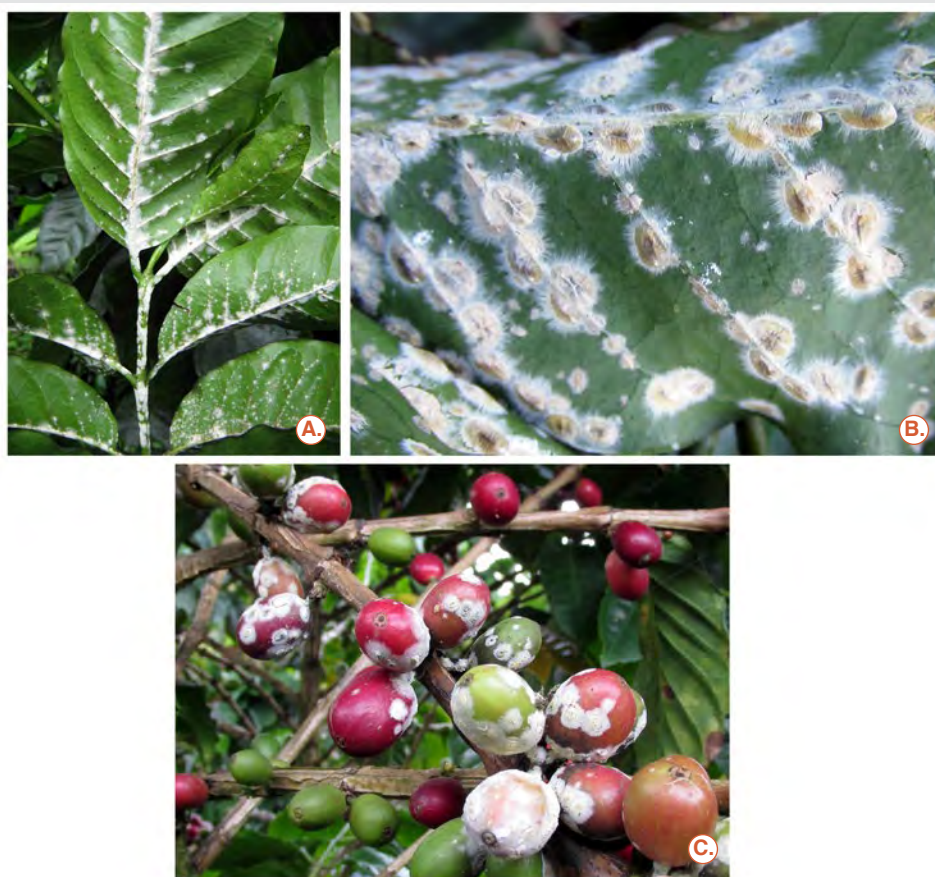


Figura 30.
La escama *Coccus viridis*
controlada por el hongo
Lecanicillium lecanii.
A. Ramas con las
escamas infectadas; **B.**
Crecimiento micelial de
L. lecanii; **C.** Escama en
frutos de café controlada
por el hongo.

En Colombia existen algunos reportes del impacto que la mosca del Mediterráneo, *C. capitata*, podría ocasionar en los cultivos de café; sin embargo, no son consideradas

plagas de importancia económica. No obstante, Giraldo-Jaramillo et al. (2015) evaluaron la presencia de las moscas de las frutas en tres sistemas de producción de

café, sombrío tradicional, plena exposición y sombrío en caficultura orgánica; en este estudio los autores encontraron nueve especies del género *Anastrepha* como son: *A. pallidipennis* Greene, *A. distincta* Greene, *A. fraterculus* (Wiedemann), *A. obliqua* (Macquart), *A. grandis* (Macquart), *A. leptozona* Hendel, *A. mucronota* Stone, *A. striata* Schiner y *A. manihoti* Lima, una especie del género *Toxotrypana*: *T. curvicauda* Gerstaecker, y no fue capturado ningún espécimen de *C. capitata*. De todas estas especies, solamente *A. fraterculus* y *A. striata* causan daño físico a la cereza del café (Núñez et al., 2004). En este mismo estudio, Giraldo-Jaramillo et al. (2015) encontraron que de las especies capturadas *A. fraterculus* fue la más frecuente (>80%) y constante en los tres sistemas de producción, mientras que *A. distincta* lo fue para los cafetales orgánicos y tradicionales con sombrío; también indican que el control natural parece ser el mejor medio para que sus poblaciones no se incrementen y causen daño económico en el cultivo del café en Colombia, debido a que encontraron niveles de parasitismo superiores al 20% en cafetales con sombrío.

En reportes realizados por diferentes autores y recopilados por Núñez et al. (2004), para Colombia se registra la distribución de nueve especies de himenópteros de la familia Braconidae parasitoides de moscas de las frutas a saber: *Asobara anastrephae* (Muesebeck), *Doryctobracon areolatus* (Szepliget), *D. crawfordi* (Viereck), *D. zeteki* (Muesebeck), *Microcrasis* sp., *Opius anastrephae* Viereck, *Opius* sp., *Phaenocarpa* sp., *Utetes anastrephae* (Viereck); dos especies del mismo orden de la familia Fitigidae *Aganaspis pelleranoi* (Brethés) y *Odontosema anastrephae* Borgmeier; una especie de la familia Eulophidae: *Aceratoneuromyia indica* (Silvestri) y una especie no identificada de la superfamilia Proctotrupeoidea. Todas las especies anteriores actúan como parasitoides de larvas y emergen de las pupas; adicionalmente reportan la especie *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) (Hymenoptera: Pteromalidae) como parásito de pupas.



Figura 31.
Larva de *Azya orbigera* depredando ninfas y adultos de *Coccus viridis*.

Las anteriores especies de parasitoides atacan moscas de las frutas que se hospedan en 12 especies de plantas, entre ellas el café *C. arabica*, y otras que están asociadas como las Mirtaceas guayaba *Psidium guajava* L. y feijoa *Feijoa sellowiana* (O.Berg.); mango *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) y guamo *Inga edulis* Mart. (Fabaceae), esta última utilizada como sombrío.

El café, a pesar de no presentar alta infestación por moscas de las frutas, alberga a los enemigos naturales que controlan las moscas de las frutas en los cultivos asociados (Núñez et al., 2004); la zona cafetera colombiana comprende alrededor de tres millones de hectáreas, de las cuales 2,08 son cultivos diferentes al café y otros sistemas. El mayor parasitismo se atribuye a las características físicas y morfológicas del grano, que facilitan el encuentro de la larva de la mosca por el parasitoide, dado que, se alimenta del mucílago que rodea las semillas y el epicarpio es delgado y blando (Núñez et al., 2004); de esta manera, puede decirse que el cultivo del café presta un servicio ecosistémico importante al albergar fauna benéfica que regula las poblaciones de moscas de las frutas que son plaga en los cultivos de frutales presentes en la zona cafetera colombiana.

Polinización: participación de los depredadores y parasitoides

Los polinizadores proporcionan un servicio ecosistémico esencial, aproximadamente el 80% de todas las especies de plantas con flores son polinizadas por animales, incluidos vertebrados y mamíferos, pero los principales polinizadores son insectos y, sin duda alguna, son los más importantes (Proctor et al., 1996).

Los insectos visitan las flores para obtener alimento, generalmente en forma de polen o néctar. Es un servicio ecosistémico que depende del mutualismo entre las plantas y el polinizador. Es una relación mutuamente beneficiosa que garantiza la supervivencia tanto de las plantas como de los insectos; las plantas dependen de los polinizadores para garantizar su reproducción, el amarre de la fruta y la dispersión de las semillas, y los insectos dependen de las plantas para su alimentación y hábitat, es decir, *“no hay flores sin insectos ni insectos sin flores”* (Fao, 2008).

Algunas especies de enemigos naturales cumplen doble función en los ecosistemas, por un lado, regulan las plagas y por el otro son polinizadores, esto se da debido a que muchos de ellos son omnívoros y en el estado adulto obtienen de las plantas polen y néctar (Hoffmann & Frodsham, 1993; Hickman & Wratten, 1996), que le proporcionan nutrientes adicionales importantes en el metabolismo, la actividad, la fertilidad y la longevidad (Ouyang et al., 1992; McEwen et al., 1993). Diferentes grupos taxonómicos de insectos contienen especies que son depredadoras o parasitoides, con diferentes estrategias de alimentación en las distintas fases de su ciclo de vida (DeBach & Rosen, 1991).

Por ejemplo, los insectos depredadores componen uno de los grupos más importantes de enemigos naturales, cumpliendo un papel fundamental en la regulación de las poblaciones de plagas de artrópodos en muchos cultivos, pero también cumplen el papel de polinizadores

como es el caso de las “moscas de las flores”. Estos insectos pertenecen al orden Diptera, familia Syrphidae. Esta familia cuenta con cerca de 6.000 especies agrupadas en tres subfamilias: Microdontinae, asociada con depredación de hormigas, y Eristalinae y Syrphinae que actúan en su estado de larva como enemigos naturales de insectos que afectan el crecimiento de las plantas (Zamora, 2010) y en el estado adulto se encuentran generalmente asociados a flores (Figura 32), los principales componentes de su dieta son el néctar y el polen (Goulson & Wright, 1998; Vockeroth & Thompson, 1987), el primero es una fuente de energía y el segundo de proteína para el macho en la espermatogénesis y para la hembra en la formación de los huevos (Goulson & Wright, 1998).

Aunque la polinización por moscas no ha sido valorada suficientemente, este grupo de organismos puede ser uno de los más importantes como lo han propuesto Larson et al. (2001), dado que son visitantes comunes de miles de especies de plantas angiospermas. Son animales persistentes a lo largo de las estaciones, muchas plantas dependen de estos insectos para su reproducción todo el año, no alimentan a sus crías y usualmente presentan cuerpos más livianos que otros insectos, por lo que no necesitan gran cantidad de alimento; en general, presentan una visión aguda. Las flores que atraen a las moscas tienen una gran variación, debido a que los dípteros son también un grupo muy diverso, en tamaño y forma corporal, al igual que en hábitos.

La polinización que realizan las moscas se le conoce como polinización miófila y es exclusiva de los dípteros, que pueden polinizar en una gran variedad de hábitats, altitudes y en cultivos agrícolas pueden desempeñar el papel de las abejas (Zamora, 2010).

La mayoría de plantas acompañantes del cultivo del café presentan flores miófilas, es decir, se caracterizan por ser polinizadas por dípteros, no emitir un olor intenso, poseer colores que pasan por el violeta, azul, púrpura o blanco, y por tener formas planas o fácilmente accesibles para la mayoría de las moscas; con este tipo



Figura 32.
Especies de la familia Syrphidae visitantes de las arvenses acompañantes del cultivo del café.

de flores se destacan las familias Asteraceae, Moraceae, Euphorbiaceae, Lamiaceae y Fabaceae (Zamora, 2010).

En Colombia algunas especies de la familia Syrphidae se encuentran en el cultivo del café, ejerciendo control natural sobre varias artrópodos plagas como la arañita roja del café *Oligonychus yothersi* (MacGregor) (Acari: Tetranychidae), la escama verde *C. viridis* Green (Hemiptera: Coccidae), la mosca blanca *Aleurothrixus floccosus* (Maskell) (Hemiptera: Aleyrodidae), el pulgón verde *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) y la escama tortuguita *Saissetia coffeae* (Walker) (Cárdenas & Posada, 2001; Constantino et al., 2013) (Figura 33), mientras que en estado adulto obtienen el néctar y el polen de la diversidad de flores que se encuentran en el agroecosistema cafetero; de esta manera contribuyen al control natural y a la polinización, prestando doble servicio en el agroecosistema.

Además de los sírfidos, otras especies del grupo de los depredadores contribuyen a la polinización cuando visitan las flores para consumir polen como parte de su dieta, por ejemplo, especies de Hymenoptera de las familias Scoliidae, Tiphidae, Pompilidae, Nyssonidae, Sphecidae, Formicidae y Vespidae (Hunt et al., 1991); Mantodea (Mantis); Coleoptera (Coccinellidae, Carabidae y Cleridae) (Figura 34); Neuroptera (Hemerobiidae y Chrysopidae) (Figura 35); Hemiptera (Anthocoridae, Reduviidae y Pentatomidae) y en el grupo de los ácaros las familias Phytoseiidae y Stigmaeidae (Lundgren, 2009).

Dentro del grupo de los parasitoides las visitas a las flores son muy comunes, aunque no siempre está claro si las visitas se realizan para obtener néctar, polen o por otras razones (Allen, 1929; Jervis et al., 1993). Por ejemplo, las especies de la familia Tachinidae, en estado



Figura 33. Larva de la familia Syrphidae depredando ninfas de *Coccus viridis*.

de larva son parasitoides de plagas agrícolas; en café se reportan las especies *Archytas* sp., *Voria* sp. y *Winthemia* sp. que parasitan las pupas de *Spodoptera* sp. y *Acraga moorei* Dyar (Lepidoptera) (Constantino et al., 2013) y en estado adulto se alimentan de néctar en las flores de las arvenses acompañantes del cultivo del café (Figura 36).

Como el ejemplo anterior hay más reportes de especies de familias de parasitoides

que complementan su dieta con polen, contribuyendo así a la polinización; algunas de ellas pertenecen al orden Hymenoptera de las familias Braconidae, Eulophidae, Ichneumonidae, Trichogrammatidae, Perilampidae y Eucharitidae y al orden Diptera familia Tachinidae (Lundgren, 2009).

Para concluir, puede decirse que “el abastecimiento abundante de néctar y polen a través de la polinización atrae a los insectos benéficos y prolonga sus vidas y el número de descendientes que producen. Esto significa que habrá más polinizadores, cultivos con mayor rendimiento y más insectos depredadores y parasitoides que contribuyen a reducir la presencia de plagas y a polinizar los cultivos”.

Relación costo-beneficio de los servicios ecosistémicos en café

Los servicios ecosistémicos son funciones ecológicas que sostienen y mejoran la vida



Figura 34. **A.** Coleoptera: Coccinellidae depredando áfidos y **B.** visitando flores de arvenses acompañantes del cultivo del café.

humana (Costanza et al., 1997; Daily, 1997). A nivel mundial, los servicios ecosistémicos como la polinización, el control de plagas, el control de la erosión, el manejo de cuencas hidrográficas y el secuestro de carbono, proporcionan un valor económico estimado de 18 trillones de dólares anuales (Costanza et al., 1997).

El cultivo del café tiene el potencial de proveer servicios ecosistémicos de manera eficiente (Perfecto et al., 1996); debido a su manejo y composición arbórea, mantienen la fertilidad de los suelos y evitan su erosión, suministran agua, capturan carbono con lo que regulan el clima y la calidad del aire, y suministran hábitats para la conservación de la biodiversidad (Beer et al., 2003). Sin embargo, el beneficio económico de estos servicios es desconocido para los agricultores, porque rara vez ellos son recompensados directamente (Ricketts et al., 2004; Giovannucci, 2003). Algunos estudios recientes han cuantificado el valor económico de los servicios ecosistémicos en los agroecosistemas del café. Por ejemplo, un estudio sobre la polinización del café por abejas nativas en Costa Rica, calculó que las plantas de café ubicadas a menos de un kilómetro de un fragmento de bosque aumentó los rendimientos en un 20% aproximadamente, cantidad que ascendió a 62 mil dólares de ingresos para la granja estudiada (Ricketts et al., 2004). Esto representaría beneficios sustanciales a los agricultores y destaca la importancia de mantener los fragmentos de bosque en paisajes agrícolas, incluso si son pequeños.

En términos ambientales, los costos están relacionados con el deterioro real o potencial de los activos naturales debido a las actividades económicas. Los agroecosistemas cafeteros son vulnerables a los cambios ambientales, a la fragmentación, a la pérdida de hábitat para conservar la biodiversidad y a diversos problemas fitosanitarios, porque al ser un ecosistema más simple, hay menos interacciones entre especies para reducir las poblaciones de plagas o patógenos, haciendo necesario la

implementación de prácticas agronómicas que representan altos costos para la biodiversidad, como la reducción de enemigos naturales y polinizadores, deterioro del suelo, contaminación del ambiente y del agua, y en términos generales, a la pérdida de biodiversidad.



Figura 35.
Neuroptera: Chrysopidae visitando flores de arvenses acompañantes del cultivo del café.

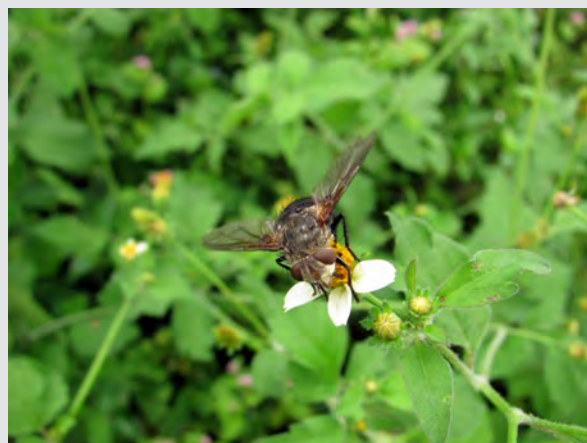


Figura 36.
Diptera: Tachinidae visitando flores de arvenses del ecosistema cafetero.

Literatura citada

Allen, H. W. (1929). An Annotated List of the Tachinidæ of Mississippi. *Annals of the Entomological Society of America*, 22(4), 676-690. <https://doi.org/10.1093/aesa/22.4.676>

Ashman, T.-L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., Wilson, W. G. (2004). Pollen Limitation of Plant Reproduction: Ecological and Evolutionary Causes and Consequences. *Ecology*, 85(9), 2408-2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>

Axelrod, D. I. (1960). The Evolution of Flowering Plants. En S. Tax (Ed.), *Evolution of life; it's origin, history and future* (Vol. 1, pp. 227-305). University of Chicago Press. <http://archive.org/details/in.gov.ignca.10373>

Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146-1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>

Beer, J., Harvey, C., Ibrahim, M., Harmand, J. M., Somarriba, E., & Jiménez, F. (2003). Servicios ambientales de los sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas*, 10(37), 80-87.

Botero Echeverri, J. E., Lentijo Jiménez, G. M., & Sánchez Clavijo, L. M. (2014). Biodiversidad en zonas cafeteras de Colombia: Principales lecciones. *Avances Técnicos Cenicafé*, 444, 1-12. <http://hdl.handle.net/10778/469>

Burd, M. (1994). Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*, 60(1), 83-139. <https://doi.org/10.1007/BF02856594>

Bustillo-Parley, A. E. (2008). Insectos chupadores en los cafetales. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 333-341). Cenicafé.

Caltagirone, L. E., & Doult, R. L. (1989). The History of the Vedalia Beetle Importation to California and its Impact on the Development of Biological Control. *Annual Review of Entomology*, 34(1), 1-16. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.000245>

Cárdenas, R., & Posada, F.J. 2001. *Los insectos y otros habitantes de cafetales y platanales*. Cenicafé.

Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., Martínez, H., Giraldo-Jaramillo, M., & Villegas G., C. (2013). Otros habitantes naturales del cafetal. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 261-306). Cenicafé.

Costa, L. V., Correa, L. R. B., Souza, B., Prado, E., & Alcantra, E. (2009). Desenvolvimento de *Planococcus citri* (Risso, 1813) (Hemiptera: Pseudococcidae) em cafeeiros. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 31(1), 13-15. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v31i1.6603>

Costanza, R., d'Arge, R., Groot, R. de, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Belt, M. van den. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253. <https://doi.org/10.1038/387253a0>



Daily, G. C. (1997). Introduction: What Are Ecosystem Services? En *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems* (pp. 1-10). Washington D. C. Covelo, California: Island Press.

DeBach, P., & Rosen, D. (1991). The natural enemies. En P. De Bach & D. Rosen, *Biological Control by natural enemies* (pp. 35-84). Cambridge, Cambridge University Press.

Díaz, S., Tilman, D., Fargione, J., Chapin, F. I., Dirzo, R., Kitzberger, T. Harvell, D. (2005). Biodiversity regulation of ecosystem services. En *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends Findings of the Condition and Trends Working Group* (Vol. 1, pp. 297-329). <https://islandpress.org/books/ecosystems-and-human-well-being-current-state-and-trends>

FAO. (2008). *Rapid assessment of pollinators' status a contribution to the international initiative for the conservation and sustainable use of pollinators* (Global Action on Pollination Services for Sustainable Agriculture). Publishing Management Service. <http://www.fao.org/3/a-i1046e.pdf>

Farfán-Valencia, F. (2014). Agroforestería: Historia, definiciones y conceptos. En F. Farfán-Valencia (Ed.), *Agroforestería y Sistemas Agroforestales con Café*. (pp. 19-46). Cenicafé. https://www.cenicafe.org/es/publications/Agroforestería_y_sistemas_agroforestales_con_café.pdf

Fisher, B., Turner, K. R., & Morling, P. (2009). Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, 68(3), 643-653. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.09.014>

Giovannucci, D. (2003). Emerging Issues in the Marketing and Trade of Organic Products. *Monograph on the proceedings of The OECD Workshop on Organic Agriculture*, 1-12. Paris.

Giraldo-Jaramillo, M., Benavides Machado, P., Rendón, J. R., Montoya, D. F., Farfán-Valencia, F., & Trejos Pinzón, J. F. (2015). Las moscas de las frutas de la zona central cafetera de Colombia y su clave ilustrada. *Revista Cenicafé*, 66(2), 58-72. <http://hdl.handle.net/10778/655>

Goulson, D., & Wright, N. P. (1998). Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology*, 9(3), 213-219. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.3.213>

Hawksworth, D. L., Kalin-Arroyo, M., Crowe, T., & Stace, C. (1995). Global Biodiversity Assessment: Magnitude and distribution of biodiversity. En V. H. Heywood, *Global Biodiversity Assessment* (pp. 111-191). Cambridge University Press.

Hickman, J. M., & Wratten, S. D. (1996). Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hoverfly larvae in cereal fields. *Journal of Economic Entomology*, 89(4), 832-840.

Hoffmann, M. P., & Frodsham, A. C. (1993). *Natural Enemies of Vegetable Insect Pests. Cooperative Extension*. Cornell University.

Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>

Huang, H. T., & Pei, Y. (1987). The Ancient Cultured Citrus Ant. *BioScience*, 37(9), 665-671. <https://doi.org/10.2307/1310713>

Hunt, J., A. Brown, P., M. Sago, K., & A. Kerker, J. (1991). Vespid Wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64, 127-130.



Jervis, M. A., Kidd, N. A. C., Fitton, M. G., Huddleston, T., & Dawah, H. A. (1993). Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History*, 27(1), 67-105. <https://doi.org/10.1080/00222939300770051>

Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., & Tscharrntke, T. (2003). Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 90(1), 153-157. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.1.153>

Larson, B. M. H., Kevan, P. G., & Inouye, D. W. (2001). Flies and flowers: Taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist*, 133(4), 439-465. <https://doi.org/10.4039/Ent133439-4>

López, A. M., Espinosa-Aldana, R., Lentijo-Jimenez, G. M., & Botero, J. E. (2012). Herramientas de manejo del paisaje para la conservación de la biodiversidad. *Avances Técnicos Cenicafe*, 416, 1-12. <http://hdl.handle.net/10778/335>

Lundgren, J. G. (2009). The Pollen Feeders. En *Progress in Biological Control: Vol. 7. Relationships of Natural Enemies and Non-prey Foods* (pp. 87-115). Springer Netherlands.

Mason, N. W. H., Bello, F. de, Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 794-806. <https://doi.org/10.1111/jvs.12013>

McEwen, P. K., Jervis, M. A., & Kidd, N. A. C. (1993). Influence of artificial honeydew on larval development and survival in *Chrysoperla carnea* [Neur., Chrysopidae]. *Entomophaga*, 38(2), 241-244. <https://doi.org/10.1007/BF02372559>

Millennium Ecosystem Assessment Program (Ed.). (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press.

Montes, C. (2007). Del Desarrollo Sostenible a los servicios de los ecosistemas. *Ecosistemas*, 16(3), 1-3.

Muschler, R. G. (2001). Shade improves coffee quality in a sub-optimal coffee-zone of Costa Rica. *Agroforestry Systems*, 51(2), 131-139. <https://doi.org/10.1023/A:1010603320653>

Naylor, R. L., & Ehrlich, P. R. (1997). Natural pest control services and agriculture. En G. C. Daily, *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems* (pp. 151-174). <https://eurekamag.com/research/003/209/003209993.php>

Núñez B., L., Gómez S., R., Guarín, G., & León, G. (2004). Moscas de las frutas (Díptera: Tephritidae) y parasitoides asociados con *Psidium guajava* L. y *Coffea arabica* L. en tres municipios de la Provincia de Vélez (Santander, Colombia). *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 5(1), 13-21. https://doi.org/10.21930/rcta.vol5_num1_art:17

Ouyang, Y., Grafton-Cardwell, E. E., & Bugg, R. L. (1992). Effects of Various Pollens on Development, Survivorship, and Reproduction of *Euseius tularensis* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology*, 21(6), 1371-1376. <https://doi.org/10.1093/ee/21.6.1371>

Perfecto, I., Rice, R. A., Greenberg, R., & Van der Voort, M. E. (1996). Shade Coffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity: Shade coffee plantations can contain as much biodiversity as forest habitats. *BioScience*, 46(8), 598-608. <https://doi.org/10.2307/1312989>

Pimentel, D. (1998). Economic benefits of natural biota. *Ecological Economics*, 25(1), 45-47. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(98\)00014-7](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(98)00014-7)



Portilla, M., González, G., & Núñez B., L. (1994). Infestación, reconocimiento e identificación de moscas de las frutas y sus enemigos naturales en café. *Revista Colombiana de Entomología*, 20(4), 261-266.

Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). The Diversity of Insect-Pollinated Flowers. En *The natural history of pollination* (pp. 143-187). <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19960200695>

Ricketts, T. H., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., & Michener, C. D. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(34), 12579-12582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405147101>

Vockeroth, J. R., & Thompson, F. C. (1987). Syrphidae. En J. F. McAlpine (Ed.), *Manual of Nearctic Diptera* (Vol. 2, pp. 713-743). Research Branch Agriculture Canada. http://publications.gc.ca/collections/collection_2016/aac-aafc/A54-3-28-eng.pdf


Way, M. J., & Heong, K. L. (1994). The role of biodiversity in the dynamics and management of insect pests of tropical irrigated rice—A review. *Bulletin of Entomological Research*, 84(4), 567-587. <https://doi.org/10.1017/S000748530003282X>

Zamora Carrillo, M. M. (2010). *Estudio de las visitas de las moscas de las flores (Diptera: Syrphidae) a Salvia bogotensis (Lamiales: Lamiaceae) en el jardín botánico "José Celestino Mutis" (Bogotá, D.C.)* [Tesis de Maestría], Universidad Nacional de Colombia - Sede Medellín.

Como citar:

Gil-Palacio, Z. (2020). Servicios ecosistémicos en el cultivo del café. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 186–203). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_8





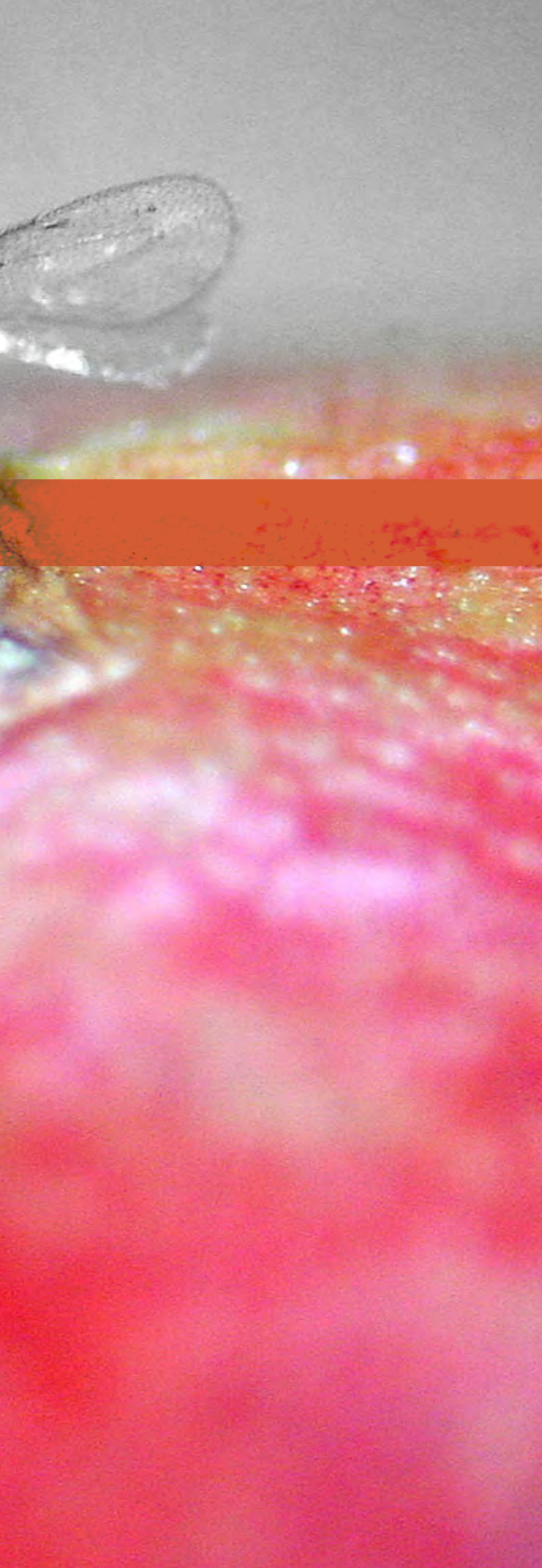
El uso de controladores naturales en estrategias de manejo integrado de plagas a gran escala

Pablo Benavides Machado *

* Investigador Científico III, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0003-2227-4232>

Como citar:

Benavides Machado, P. (2020). El uso de enemigos naturales en estrategias de manejo integrado de plagas a gran escala. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 204-220). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_9



Definición de manejo integrado de plagas a gran escala

Complementando el concepto de Manejo Integrado de Plagas (MIP) en fincas, el Manejo Integrado a Gran Escala (AW-IPM por sus siglas en inglés *Area-Wide Integrated Pest Management*), se define como el manejo de la población total de una plaga dentro de un área limitada (Hendrichs et al., 2007). Se conoce también como la interacción de varias estrategias de control con el fin de atacar toda la población de un insecto plaga en un área geográfica delimitada (Klassen, 2005). El resultado será el control de la plaga por largos períodos de tiempo. Adicionalmente, contrario al control individual por lotes, ayuda a suprimir la plaga en cultivos abandonados o que se encuentran protegidos en hospedantes alternos (Klassen, 2005). El AW-IPM es mejor aceptado para el manejo de insectos móviles; en general, se ha usado para el control de plagas del ganado, vectores de enfermedades en humanos y en cultivos de alto valor económico que no toleran bajos niveles de infestación por alguna plaga (Hendrichs et al., 2007). De un programa AW-IPM puede esperarse supresión, contención, prevención y eventualmente erradicación (Vreysen et al., 2007).

El MIP se usa en fincas, de manera independiente, sin coordinación con los vecinos, incluso en regiones donde pequeños agricultores cultivan la misma especie botánica, es decir, áreas extensas del mismo cultivo que pertenecen a cientos de propietarios. A pequeña escala, el MIP requiere de medidas de control cada vez que el insecto alcanza ciertos límites de población, siendo insuficiente para contener plagas clave muy móviles, agresivas y limitantes de producción y calidad. En contraste, el AW-IPM toma áreas más extensas con la finalidad de suprimir o erradicar poblaciones (Hendrichs et al., 2007). Son sinónimos de AW-IPM el manejo de

poblaciones a nivel de paisaje, a gran escala, preventivo y totales; su significado traduce en Grandes Áreas. Los ejemplos del uso de esta estrategia AW-IPM se remontan a muchos años atrás, los ejemplos incluyen: 1. El control del piojo de las ratas *Xenopsylla cheopis* (Rothschild 1903) causante de la transmisión de fiebre bubónica en Europa; 2. El control de la polilla gitana Gypsy moth *Lymantria dispar* (L) entre 1890 y 1901 en Massachusetts; 3. El control que conllevó a la erradicación de especies de garrapatas por 37 años en el Sur de los Estados Unidos (Hendrichs et al., 2007).

La implementación de un manejo de plaga bajo el enfoque de “Area-wide” es a largo plazo, se aplica sobre un área geográfica definida y busca que la plaga se mantenga por debajo del nivel de daño económico. Sería implementado mejor en regiones rurales donde el número de agricultores sea pequeño, con baja heterogeneidad agroecológica y donde el manejo a gran escala de una plaga clave sea más efectivo y con ventajas sobre un manejo individual por finca, de manera descoordinada. El impacto económico juega un papel fundamental para que los agricultores se unan a un programa de control de plagas a gran escala (Hendrichs et al., 2007).

En Colombia este concepto puede aplicarse para el manejo de la broca del café, donde el uso masivo de parasitoides y controladores biológicos permitirían disminuir las poblaciones de la plaga en áreas extensas de mayor vulnerabilidad al insecto. En este capítulo se presenta una propuesta para la aplicación del manejo integrado de la broca del café a gran escala.

Requerimientos para establecer una estrategia de control en grandes áreas

El establecimiento de programas de manejo integrado de plagas a gran escala requiere de ciertos pasos sistemáticos para que sea exitoso. Inicialmente involucra el compromiso

de varios actores como los productores, los consumidores, las asociaciones, los entes públicos, los investigadores, la industria y los agentes de extensión, entre otros. Para lograr un acuerdo es indispensable que exista un estudio de factibilidad que contenga análisis de costos y beneficios, riesgos y formas de mitigarlos, necesidades de recursos e infraestructura y soporte técnico, que asegure el éxito del programa (Hendrichs et al., 2007).

Las actividades previas a un proyecto de AW-IPM deben considerar el conocimiento que proviene de resultados de ciencias básicas y aplicadas, de tal manera que se provean nuevas herramientas y tecnologías (Hendrichs et al., 2007). Para esto debe considerarse la selección de los tipos de control de plagas compatibles que puedan combinarse en áreas extensas, la identificación de nuevas especies de biocontroladores o la importación cría y liberación de enemigos naturales desde el centro de origen, el desarrollo de técnicas de cría de parasitoides y depredadores en confinamiento, el mejoramiento genético de especies de insectos el cual podría incluir transformación, el desarrollo y evaluación de técnicas de aspersión, así como de nuevos productos insecticidas, ya sean químicos, botánicos o biológicos.

Los programas AW-IPM requieren de estudios piloto que integren prácticas de control y permitan identificar los retos (Hendrichs et al., 2007). Es imperioso validar la tecnología antes de invertir en infraestructura.

En conclusión, se requeriría de la conformación de un grupo de trabajo que coordine la colaboración entre investigadores, extensionistas, líderes de la comunidad, líderes agrícolas, responsables de los asuntos medio ambientales, productores y la institucionalidad, para llevar a cabo pruebas piloto que provean los estudios de factibilidad técnica y económica. Sobre esta base podría establecerse un programa AW-IPM.

Los retos técnicos a enfrentar y los antecedentes para establecer un programa AW-IPM en Colombia serían:



Determinar la plaga clave

La broca del café *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) es la plaga más agresiva de la caficultura mundial. En Colombia, las condiciones climáticas de la zona cafetera aseguran la disponibilidad permanente de frutos para el desarrollo de la plaga (Bustillo, 2008). Son incalculables los daños que el insecto ha ocasionado a la caficultura colombiana desde su llegada al país en 1988, ya que afecta directamente el grano, disminuye la producción, la calidad y los ingresos de los caficultores (Benavides et al., 2012; Bustillo et al., 1998). A pesar de que en Colombia el insecto se mantiene en niveles tolerables, debido a la implementación de una estrategia de manejo integrado con énfasis en control cultural (Bustillo, 2007), el problema persiste, los costos del control aumentan y la presión de la broca hace que en ocasiones la actividad cafetera se convierta en un reto económico. Con respecto a los costos para controlar la broca en Colombia, Duque y Baker (2003) calculan que estos ascenderían a 16 millones de dólares anuales si se controla la broca a niveles de 3% de infestación. Si la producción nacional tuviera un daño de 10%, las pérdidas serían de U\$66 millones; pero si la broca no fuera controlada, los daños podrían estimarse en 25% de cerezas dañadas con pérdidas por U\$180 millones. Si se asume que el costo por controlar la broca y mantenerla a 5% es de U\$100 por hectárea, entonces el costo de controlarla en 500.000 hectáreas sería de U\$50 millones. Si a esto se le suman las pérdidas causadas por ese 5% de broca, las pérdidas serían de U\$75 millones por año.

Definir las áreas geográficas donde se establecerá el programa AW-IPM

La broca del café afecta en mayor intensidad la caficultura colombiana que tiene una temperatura media anual que supera los 21°C (Constantino, 2010). Se ha estimado que el 7% de la caficultura de Colombia es vulnerable al ataque de la broca (Ramírez et al., 2014). Un programa AW-IPM deberá concentrarse en estos lugares. Regionalmente, los departamentos de Antioquia, Caldas, Quindío

y Valle del Cauca han sido los más afectados por este insecto.

Obtener el estado del arte sobre la biología y la ecología para entender la plaga y los biocontroladores

Desde la llegada de la broca en 1988, Cenicafé inició esfuerzos de investigación para entender la biología y comportamiento de la broca del café (Benavides et al., 2013; Benavides et al., 2012; Bustillo, 2007; Bustillo et al., 1998). Se importaron, criaron y evaluaron en el laboratorio y el campo parasitoides de origen africano para el control clásico de esta plaga en Colombia (Benavides et al., 2012) y se han identificado los enemigos naturales nativos que podrían ser usados en programas de manejo integrado (Benavides et al., 2013; Cruz et al., 2006; Góngora, 2008; Vera-Montoya et al., 2008). En Colombia se liberaron tres especies de parasitoides de origen africano entre los años 1994 y 2000: 1.845 millones de *Cephalonomia stephanoderis*, la avispa de Costa de Marfil traída en 1989; 516 millones de *Prorops nasuta*, la avispa de Uganda que llegó en 1990; dos millones de *Phymastichus coffea*, la avispa de Togo la cual fue importada en 1996 (Maldonado & Benavides, 2007) y de la cual Colombia cuenta con la única colonia en el mundo (Barrera et al., 2018; Benavides et al., 2012) con una cría mantenida por Biocafé (<http://avispitas.blogspot.com>). Solo se registra a *P. nasuta* establecida en la caficultura colombiana (Maldonado & Benavides, 2007; Rivera et al., 2014). Adicionalmente, se encontró al hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana* ocasionando control natural de la broca en las plantaciones de Colombia (Velez & Benavides, 1990), el cual ha sido usado para su manejo en el campo (Benavides et al., 2012; Cruz et al., 2006; Góngora, 2008; Jaramillo et al., 2015); así como los depredadores *Ahasverus advena* y *Cathartus quadricollis* (Laiton et al., 2018) que presentan potencial de uso en el campo (Follett et al., 2016). Estos controladores biológicos serían candidatos para ser usados en una estrategia de manejo integrado de la broca a gran escala en Colombia.



Una estrategia AW-IPM podría ser planteada a partir de los parasitoides africanos. *P. coffea* fue descubierta en Togo en 1987 (Borbón, 1989) y descrita por LaSalle (1990). Algunos aspectos sobre la biología de este parasitoide han sido descritos por Feldhege (1992) e Infante (1994). *P. coffea* parasita las hembras de broca cuando se encuentran penetrando el fruto de café, ovipositan dos o más huevos dentro del insecto y usualmente un macho y una hembra del parasitoide se desarrollan en el huésped. Después de ser paralizada y parasitada, la broca deja de ovipositar y muere después de 12 días (Feldhege, 1992; Infante et al., 1994).

C. stephanoderis y *P. nasuta* depredan adultos, huevos y larvas de primer instar de la broca, parasitando las pre-pupas y pupas (Benavides, 2008). En Colombia se ha estudiado la biología de estas avispas en el laboratorio y el campo (Benavides et al., 1994; Benavides, 2008; Jaramillo et al., 2006; Maldonado & Benavides, 2007; Rivera et al., 2014; Vergara et al., 2001a, 2001b).

Adicionalmente, el hongo *B. bassiana* podría ser usado cuando los adultos de la broca se encuentran colonizando los frutos verdes en el campo siguiendo las recomendaciones para el control químico (Góngora-Botero et al., 2009), debido a su acción sobre las brocas que están volando de los frutos del suelo y aquellas que se encuentran atacando los frutos de cosecha (Jaramillo et al., 2015). Los depredadores logran entrar por las perforaciones realizadas por la broca y disminuir la población al interior de los frutos de café (Laiton et al., 2018).

Conocer la dispersión de la plaga en el campo

Los momentos de mayor dispersión de la broca en cafetales de Colombia ocurren durante la renovación de los cafetales (Castaño et al., 2005). Se ha estimado que vuelan alrededor de 2,6 a 3,6 millones de adultos de broca por hectárea de café eliminado, estos adultos podrían volar por kilómetros si se considera la velocidad y la dirección de los vientos.

Otras actividades que mayor cantidad de adultos de broca dispersan son la recolección y el beneficio del café, durante el tiempo de cosecha (Castro et al., 1998; Moreno et al., 2001). En plantaciones establecidas, la broca se dispersa a máximo 65 m de distancia y el 90% de los insectos que vuelan se quedan en los frutos de los árboles localizados en los 40 m circundantes (Gil et al., 2015).

Desarrollar e integrar las estrategias de control para que sean compatibles

El manejo integrado de la broca en Colombia se basa en la implementación de estrategias de control cultural, químico y biológico de acuerdo a la fenología del cultivo y al comportamiento del insecto en el campo (Benavides et al., 2002; Benavides et al., 2013; Bustillo, 2007).

Asegurar que las estrategias de control puedan usarse a gran escala

El control biológico mediante la utilización de parasitoides, depredadores y entomopatógenos sería una alternativa para el control de esta plaga a gran escala. Un establecimiento permanente de *P. coffea* en el campo se considera difícil debido a la corta longevidad de los parasitoides adultos y la limitada disponibilidad temporal de hospedantes, ya que parasita específicamente adultos de broca que no han alcanzado el endospermo en las cerezas del café (Benavides et al., 2012). De esta manera, una estrategia de liberación inundativa de este parasitoide podría reemplazar las aspersiones de insecticidas químicos.

La condición necesaria para lograrlo sería la implementación de una metodología para la producción masiva de la broca y sus parasitoides sobre dietas artificiales, la cual se encuentra actualmente disponible (Giraldo & Parra, 2018; Portilla & Streett, 2008; Portilla, 1999a, 1999b; Portilla & Streett, 2006). A pesar de que existe la metodología para producir la broca sobre café pergamino húmedo (Bustillo et al., 1996;



Portilla & Bustillo, 1995), las dietas artificiales permiten disminuir los costos de producción a niveles que hacen posible hacerlo a escala industrial (Portilla & Streett, 2006). Mientras la metodología con grano en pergamino y cerezas de café permiten producir 1.000 avispas con 1,5 a 5,4 dólares, con dietas artificiales se lograría una reducción a 0,25 dólares (Portilla, 1999b). Modificaciones a la dieta anterior, incluso disminuirían el costo de producir broca hasta en 45% (Giraldo & Parra, 2018); adicionalmente, los parasitoides *P. nasuta* y *C. stephanoderis* pueden ser producidos sobre broca criada en dietas artificiales (Portilla & Streett, 2008; Portilla, 1999b; Portilla & Streett, 2006).

El hongo *B. bassiana* es producido por varios laboratorios y se recomienda como un insecticida biológico en el control de la broca del café en Colombia (Góngora-Botero et al., 2009) y los depredadores para el control de la broca, aunque eficaces en reducir poblaciones de la plaga en el laboratorio (Laiton et al., 2018), requieren de mayor investigación para poder ser incluidos en una estrategia de control a gran escala.

Desarrollar las estrategias para una efectiva implementación de AW-IPM

Esta estrategia se propone para Colombia donde existen los estudios previos de biología, ecología, comportamiento y establecimiento de la broca, conocimiento sobre los parasitoides africanos y el entomopatógeno *B. bassiana*. De plantearse una estrategia AW-IPM para otra región geográfica, se requeriría el conocimiento local del comportamiento de la plaga y sus controladores. Tal es el caso de Centroamérica, donde 30 años después de introducidas las mismas especies de parasitoides africanos, se encontró que *P. nasuta* y *P. coffea* no se establecieron en el campo, mientras que *C. stephanoderis* pudo registrarse hasta en el 68% de los cafetales de México, con parasitismos hasta del 26% en condiciones naturales (Barrera et al., 2018).

Diseño para el control de la broca del café en Colombia mediante el establecimiento de una estrategia de control a gran escala, con énfasis en enemigos naturales

El objetivo inicial de la introducción de parasitoides africanos en las Américas y las islas del Caribe hace 30 años, para el control de la broca del café, fue el de lograr el establecimiento de los mismos en las condiciones agroecológicas nuevas. Se esperaba su contribución como biocontroladores en una estrategia de control natural una vez se adaptaran en el campo. Estos parasitoides y la presencia del hongo entomopatógeno *B. bassiana* serían suficientes para mantener el balance ecológico y la broca bajo control, de forma similar que en su centro de origen. Sin embargo, el establecimiento de los parasitoides fue parcial en la Américas, reportándose *P. nasuta* adaptado en el campo en Colombia y *C. stephanoderis* en Mesoamérica. *P. coffea* no se recuperó después de las liberaciones. Ante este escenario, la manera más expedita para usar los controladores naturales efectivamente sería en una estrategia AW-IPM.

Para implementar un programa de manejo integrado de la broca del café en grandes áreas en Colombia se requeriría:

1. Recuperar del campo e incrementar colonias de los parasitoides africanos *P. nasuta* y *C. stephanoderis* y vigorizar *P. coffea*, mantenidas en cría en el laboratorio.
2. Producir la broca en dietas artificiales a pequeña escala y criar los parasitoides sobre estos insectos.

3. Liberar masivamente los parasitoides en áreas pequeñas para el control de la broca y evaluar el impacto de estas prácticas a manera de prueba piloto.
4. Establecer la factibilidad técnica y económica de la construcción y puesta en marcha de una bioplanta para la producción masiva de los parasitoides africanos para ser usados en el control de la broca en Colombia.

Recuperación e incremento de las colonias de los parasitoides africanos *Phymastichus coffea*, *Prorops nasuta* y *Cephalonomia stephanoderis*

El laboratorio Biocafé posee en Colombia colonias de los parasitoides *P. coffea*, *P. nasuta* y *C. stephanoderis*. A su vez, es posible recuperar de campo las poblaciones de *P. nasuta* (Maldonado & Benavides, 2007) y *C. stephanoderis* (Benavides et al., 1994; Quintero et al., 1998). Dado que es necesario aumentar y mantener el vigor genético de las colonias de parasitoides, deberán criarse de manera independiente las poblaciones de laboratorio y campo. Adicionalmente, se recomienda liberar y capturar de nuevo los parasitoides con el fin de mantener sus hábitos de búsqueda y lograr parasitación en condiciones naturales. El potencial de controlador natural de las avispas se obtiene mediante los porcentajes de parasitismo y la recuperación de descendencia en diferentes campos experimentales. Las recolecciones de campo tienen como finalidad introducir en las colonias mantenidas en el laboratorio un *pool* de genes diferentes, procedentes de poblaciones establecidas en el campo, para lo cual se visitan los lugares donde los individuos fueron liberados hace más tiempo (Benavides et al., 1994; Quintero et al., 1998). Estas muestras deberán mantenerse separadas, como poblaciones diferenciales en el laboratorio. Debe medirse la frecuencia de marcadores morfológicos de estas poblaciones y se compararse con materiales depositados en colecciones entomológicas, como el Museo

Entomológico Marcial Benavides MEMB, el cual contiene ejemplares de los parasitoides introducidos a Colombia.

Adicionalmente, es recomendable realizar estudios moleculares para determinar la variabilidad genética de las poblaciones de laboratorio y establecer estrategias de introducción de un nuevo *pool* de genes de colonias mantenidas en otros países o del lugar de origen de las especies. Finalmente, se producen los parasitoides sobre brocas obtenidas en dietas artificiales (Portilla & Streett, 2006) o café pergamino (Bustillo et al., 1996) para la posterior liberación y evaluación de desempeño biológico.

Producción a pequeña escala de la broca en dietas artificiales y cría de los parasitoides

Para llevar a cabo esta actividad debe criarse la broca en dieta artificial y establecer las condiciones para la producción de las tres especies de avispas parasitoides. Cenicafé inició estudios para el desarrollo de métodos de cría de broca del café y parasitoides desde 1989 (Benavides & Portilla, 1990; Bustillo et al., 1996; Orozco & Aristizábal, 1996; Portilla & Bustillo, 1995). Posteriormente se desarrolló una dieta artificial para producir la broca del café, de tal manera que pudieran criarse masivamente los parasitoides africanos (Portilla, 1999a, 1999b; Portilla & Streett, 2006). Estas dietas deben ser evaluadas periódicamente y modificadas para sustituir ingredientes de alto costo. Una vez criadas las brocas en las dietas, se obtienen los parámetros de la tabla de vida del insecto a temperatura óptima de 25°C, con el fin de conocer los momentos de producción máxima de presas (huevos, larvas de primer instar y brocas adultas) para las avispas adultas y de estados inmaduros de la broca, para que se desarrollen las larvas que realizan parasitación, para el caso de producción de los betílidos. Adicionalmente, deberá desarrollarse la producción de adultos de broca para la parasitación de los adultos de *P. coffea*. Luego, deben establecerse las

condiciones para la cría y producción de las avispas parasitoides sobre las brocas criadas en dieta artificial.

Para criar *P. coffea* se usa la dieta denominada MP (Portilla & Streett, 2008), la cual proporciona las condiciones necesarias para mantener las brocas adultas parasitadas durante el ciclo de vida de las avispas. Para *P. nasuta* y *C. stephanoderis* se requieren larvas y pre-pupas de la broca del café, para la cría de estas sobre los estados inmaduros de la broca. Con este procedimiento se registran los costos de cría de las brocas y sus parasitoides para construir la estructura que permita hacer un análisis económico y determinar el valor unitario de producción de los enemigos naturales.

Liberaciones masivas de parasitoides para el control de la broca del café

Con el fin de obtener los resultados esperados debe realizarse una prueba piloto, una aproximación a los conceptos de ecología de metapoblaciones (Hanski, 1999) y su aplicación en estrategias de control de plagas a gran escala (Gilioli & Baumgärtner, 2013).

Brevemente, esta prueba consiste en que se identifiquen regiones geográficas con áreas de alta dispersión de broca, como la renovación de cafetales, a partir de los cuales se dispersan millones de adultos, en períodos de 70 días (Castaño et al., 2005) y zonas adyacentes de baja dispersión donde ocurren procesos de alta colonización, como cafetales jóvenes que comienzan a formar los primeros frutos. Las liberaciones masivas de parasitoides en el campo, se realizarían así (Figura 37): en los cafetales de alta dispersión se libera *C. stephanoderis* un mes antes de la renovación, en una proporción de 1:1, es decir, un adulto de la avispa por un fruto infestado, o *P. nasuta* 1:3, con el fin de disminuir las poblaciones de la broca que posteriormente volarían hacia los cafetales vecinos. Posteriormente, se realiza la liberación de *P. coffea*, durante las siguientes semanas y durante el período crítico del fruto hasta la cosecha principal en los cafetales de baja dispersión, con el fin de controlar la broca al vuelo que se encuentra infestando los frutos. Estas liberaciones serían con una proporción de un parasitoide por cada cinco frutos que tengan brocas en posiciones de entrada. Finalmente, se liberan individuos de *P. nasuta* durante la maduración de los frutos de cosecha principal, con el fin de permitir el establecimiento de sus poblaciones para contribuir al control natural de la broca durante la cosecha principal. De

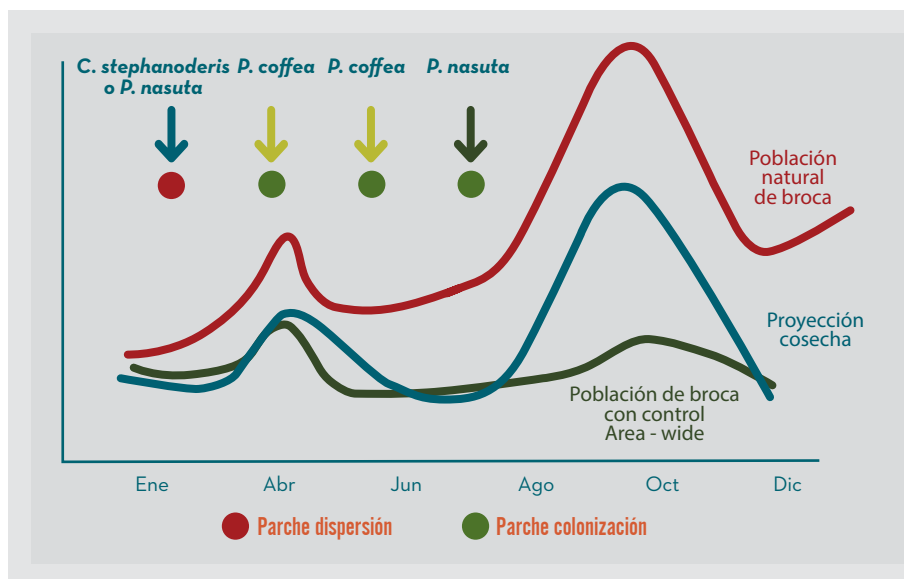


Figura 37. Estrategia de liberaciones masivas de parasitoides para el control de la broca del café a gran escala.

manera complementaria, se asperja el hongo *B. bassiana* en formulaciones comerciales, asegurando una concentración de 2×10^{10} esporas/L de agua, si la infestación por broca supera el 2% en el campo y si al menos el 50% de las brocas se encuentran en posición de entrada al fruto, durante el período crítico de ataque de la broca (120 días después de la floración principal) (Góngora-Botero et al., 2009). Deberán asegurarse altas humedades en el campo para usar este producto comercial.

En la prueba piloto se seleccionará una localidad en donde pueda demostrarse que esta estrategia funciona a menor escala, de tal manera que se determinen las condiciones para poder escalarse a áreas geográficas mayores. La finalidad es poder predecir la eficiencia del programa y la factibilidad económica. El incremento en tamaños de áreas sería paulatino e iría desde una finca de al menos 20 hectáreas hasta el conjunto de estas en veredas, luego municipios y, finalmente, departamentos. Las liberaciones de parasitoides necesariamente requerirán una estimación de la cantidad de frutos infestados por la plaga en el campo y la posición de entrada del insecto al fruto.

Los pasos para establecer la prueba piloto serían los siguientes:

- ♦ Seleccionar una localidad de alta vulnerabilidad a la broca con una temperatura media anual mayor a 21°C (Ramírez et al., 2014) y escoger un lote de café mayor de siete años que será renovado (parche de dispersión). A partir de esta área, se identificarán cafetales de menos de 24 meses de sembrado (parche de colonización) a distancias no mayores de 200 m. Así quedaría definida el área a gran escala de la prueba piloto.
- ♦ En el parche de dispersión, dos semanas antes de la eliminación de las ramas en la renovación, se libera un adulto de *C. stephanoderis* por cada fruto infestado por la broca o un adulto de *P. nasuta* por cada tres frutos infestados. Estas proporciones se basan en resultados de investigaciones previas en las que se registró menor eficiencia de *C. stephanoderis* en condiciones de campo (Quintero et al., 1998). Para estimar el número de individuos de parasitoides a liberar, en 60 árboles seleccionados de manera sistemática, se contabiliza el número de ramas con frutos y el total de frutos por rama y aquellos frutos infestados en una rama productiva. Con esta información se estima el parámetro del total de frutos infestados en el lote, teniendo como referencia el límite superior del intervalo de dicha estimación, se obtiene la estimación de avispa a liberar dividiendo en tres o uno, de acuerdo a la especie del parasitoide.
- ♦ Dos semanas después de la renovación, se libera *P. coffea* en el parche de colonización, en una cantidad de una avispa por cada cinco frutos con broca en posición de entrada. Para estimar la cantidad de avispa a liberar, se cuantifican los frutos con broca perforando, en un procedimiento similar al descrito anteriormente, contabilizando frutos con broca recién infestando en una rama productiva por árbol seleccionado y el total de ramas con frutos. Este procedimiento se realizaría cada 20 días hasta la cosecha principal.
- ♦ Si en el parche de colonización, una vez terminada la cosecha de mitaca, ya se encuentra la cosecha principal en período crítico de ataque de la broca (más de 120 días después de la floración principal), la infestación por broca supera el 2% y más del 50% de los adultos están en posición de entrada al fruto (entrando al fruto y en el canal de entrada), se aplicará el hongo *B. bassiana* en una concentración de 2×10^{10} esporas/L de agua, de una formulación comercial con prueba de calidad que garantice germinación a las 24 horas y pureza mayor a 90%.
- ♦ Si en el parche de colonización, una vez terminada la cosecha mitaca y faltando más de dos meses para la cosecha

principal, la infestación por broca supera el 2% y la broca se encuentra en más del 50% al interior de las almendras, se liberará *P. nasuta* en proporción de una avispa por cada tres granos perforados por broca. Para estimar el número a liberar, se estima la cantidad de frutos infestados como se describió previamente.

- ♦ En el momento de iniciar la liberación de avispas en el parche de dispersión, se inicia con la evaluación de infestación en el parche de colonización a través de un muestreo aleatorio seleccionando 60 árboles cada mes, contabilizando los frutos totales e infestados en la rama más productiva.
- ♦ Con el fin de confirmar el alcance de la estrategia de manejo integrado a gran escala, en esta prueba piloto, se hará el mismo procedimiento y evaluación descrito para el parche de colonización en otra localidad cercana, pero sin liberación de parasitoides.

Estudio de factibilidad técnica para el establecimiento de una estrategia de manejo integrado de la broca del café a gran escala en Colombia

El propósito final de un programa AW-IPM será la producción y liberación masiva de enemigos naturales para disminuir las poblaciones de la broca, en regiones geográficas con cafetales vulnerables y así contener los efectos negativos en la producción y la calidad del café. Conocer el número total de parasitoides por región geográfica y el costo unitario de producción de estas avispas será clave para el éxito de la estrategia. Para esto, deberá considerarse el costo de la construcción y puesta en marcha de una bioplanta, donde pueda producirse la broca de manera masiva y sobre esta los parasitoides africanos. El estudio de factibilidad técnica aborda este objetivo y se realiza con la información de los resultados

de la producción de los insectos en el laboratorio y su desempeño en el campo, para realizar una evaluación *ex-ante* donde se realizará la proyección de actividades, costos y logros esperados.

Los retos adicionales que deben presumirse para lograr el objetivo de establecer un programa AW-IPM son:

- ♦ Obtener el compromiso de todos los actores, públicos o privados, que apoyen, participen y financien la estrategia. Deberán considerarse las convocatorias de Colciencias y Ministerio de Medio Ambiente y Agricultura y Desarrollo Rural, que cofinancien proyectos de desarrollo tecnológico.
- ♦ Adelantar los estudios de factibilidad técnica y financiera.
- ♦ Identificar los posibles riesgos y la forma de mitigarlos.
- ♦ Desarrollar un plan de negocios para el programa. Este plan es fundamental para la participación en convocatorias públicas.
- ♦ Establecer una organización efectiva con personal de tiempo completo, que coordine e implemente el programa. Podría considerarse el establecimiento de empresas agrícolas en el sector rural, que puedan acceder a los recursos públicos y presten el servicio a sus comunidades.
- ♦ Implementar un plan de entrenamiento. Los investigadores deberán mantener un programa de capacitación para la cría y producción masiva de los controladores naturales.
- ♦ Establecer una línea de comunicación entre los actores.
- ♦ Establecer un sistema de evaluación del programa.
- ♦ Obtener soporte de investigación permanente al programa.

Ejemplos actuales de AW-IPM

Las enfermedades en humanos transmitidas por mosquitos del género *Aedes* se ha incrementado de manera notoria en los últimos 50 años. El virus del dengue infecta alrededor de 400 millones de personas cada año (Bhatt et al., 2013). El método más novedoso para controlar los mosquitos que transmiten enfermedades en humanos contempla la cría y liberación de un alto número de machos, que no permitan producir descendencia viable cuando se aparean con las hembras silvestres. Esto se ha logrado mediante la técnica del macho estéril o la del insecto incompatible. Adicionalmente, estrategias más recientes incluyen la liberación de insectos conteniendo la bacteria endosimbionte *Wolbachia pipientis*, la cual bloquea la transmisión de virus, como zika o dengue. El sistema funciona a través de la incompatibilidad citoplasmática que ocasionan los machos infectados con la bacteria en la población de hembras silvestres, de tal manera que estas últimas quedan estériles (Flores & O'Neill, 2018). Esta técnica de mosquitos infectados con *Wolbachia* está siendo usada en estrategias a gran escala en Brasil, Colombia, Indonesia, Panamá y Australia, en donde se cubren áreas geográficas conteniendo alrededor de dos millones de habitantes (Flores & O'Neill, 2018).

Otro ejemplo del uso de estrategias AW-IPM incluye la liberación de mosquitos Oxitech (Flores & O'Neill, 2018). Son mosquitos modificados genéticamente, que sobreviven únicamente cuando se alimentan sobre dietas conteniendo el antibiótico tetraciclina y mueren en ausencia de este ingrediente en su vida libre, en el campo; sin embargo, pueden cruzarse antes de su muerte con hembras silvestres y transmitir a su descendencia esta limitación. La descendencia, en ausencia de la tetraciclina, termina en muerte del último estado larval. Estos mosquitos han sido liberados en Brasil e Islas Caimán, donde

se reporta reducción de 80% y 95% de la población de mosquitos, comparado con áreas sin liberaciones.

En 1999, el Servicio de Investigaciones de Agricultura del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA-ARS por sus siglas en inglés), inició un programa AW-IPM en Hawái para la supresión de las moscas de las frutas del melón *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), la mosca del mediterráneo *Ceratitis capitata* (Wiedemann) y la mosca oriental de las frutas *B. dorsalis* (Hendel) (Mau et al., 2007). El objetivo fue reducir las poblaciones de las plagas por debajo del nivel de daño económico y disminuir las aplicaciones de insecticidas organofosforados. Las pruebas piloto se llevaron a cabo en áreas de menos de 5.000 hectáreas en las islas de Hawái, Maui y Oahu. Las estrategias de control que fueron exitosas combinaron el control cultural, la aplicación de cebos con spinosad y las capturas de insectos en trampas atrayentes. Los beneficios económicos se midieron con un retorno de uno a seis, es decir, los beneficios obtenidos fueron seis veces el costo del control.

En otro programa se establecieron áreas libres y de baja prevalencia de moscas de las frutas en siete países de Centroamérica (Reyes et al., 2007). Este programa requirió de la participación de cinco ministerios de agricultura y dos instituciones donantes. Permitted la exportación de tomate y pimentón desde áreas de baja prevalencia de Guatemala, El Salvador, Nicaragua y Costa Rica, y de papaya de un área libre de plaga en Guatemala sin necesidad de cuarentena. Lastimosamente el programa no continuó debido a que las alianzas entre las organizaciones internacionales y los donantes fue débil, faltó coordinación entre los productores y los gobiernos locales en los países participantes, el personal capacitado de los institutos de fitosanidad que acompañaban el programa disminuyó y la financiación de los sectores públicos y privados para extender el programa a nuevas y mayores áreas fue insuficiente.



Consideraciones finales

El manejo integrado a gran escala de la broca del café podría ser llevado a cabo en Colombia. La adopción de este programa puede ser un proceso gradual, que inicie a nivel de campo con comunidades, de tal manera que, si existen condiciones sociales, políticas y económicas favorables, se movería a áreas geográficas extensas. El objetivo del programa AW-IPM, a pesar de que podría ser posible la erradicación, en el caso de la broca en Colombia, tendría una finalidad de supresión con efectos a mediano plazo. De esta manera, el programa debería ser de largo alcance, dado que la liberación de parasitoides tendría que realizarse de manera permanente por períodos mayores a los cinco años. Ejemplos del impacto que esta estrategia puede llegar a tener en áreas geográficas muy extensas en esfuerzos sostenidos, son la erradicación de la malaria en 37 países de África mediante un programa de 15 años que lideró la Organización Mundial de la Salud desde 1955, la implementación de un control biológico clásico con la introducción del parasitoide *Epidinocarsis lopezi* DeSantis desde Paraguay hasta 38 países de África que mantiene la cochinilla de la yuca bajo control (Hendrichs et al., 2007) y la erradicación de *Cochliomya hominivorax* (Coquerel) que inició en Florida (Estados Unidos) en 1957 y alcanzó Panamá en 2001 (Klassen & Curtis, 2005).

La broca es la plaga más limitante de la producción y calidad del café. A pesar de

que se importaron desde África parasitoides para el control biológico, se estandarizaron los métodos de cría y se confirmó su impacto en el laboratorio y el campo, aún no se producen masivamente para su liberación en estrategias que disminuyan el impacto de la broca. Con el objetivo de escalar la producción masiva industrial de parasitoides africanos sobre broca criada en dieta artificial, para el control del insecto en grandes áreas en Colombia, se tendrían que llevar a cabo las siguientes actividades: 1. Recuperación e incremento de las colonias de los parasitoides africanos *P. coffea*, *P. nasuta* y *C. stephanoderis*; 2. Producción de la broca en dietas artificiales y cría de los parasitoides; 3. Liberaciones masivas de parasitoides en áreas confinadas para el control de la broca del café y evaluación de impacto; 4. Estudio de factibilidad técnica para la construcción y puesta en marcha de una bioplanta para la producción masiva de los parasitoides africanos para el control de la broca. Actualmente, se tienen las colonias de los tres parasitoides africanos en el laboratorio y las metodologías de cría de los mismos, y se tendrían en el mediano plazo los resultados de la prueba piloto que soporte el estudio de factibilidad de una bioplanta, para poner en marcha una producción masiva y liberación de parasitoides en Colombia. Esta propuesta de desarrollo tecnológico requeriría del concurso de varias instituciones nacionales e internacionales con fuentes de financiación públicas y privadas. El hongo entomopatógeno *B. bassiana* podría ser incorporado rápidamente en esta estrategia AW-IPM, dado que se encuentran disponibles cepas comerciales de alta virulencia.

Literatura citada

Barrera, J. F., Campos, O., Trejo, A., & Hernández, A. (2018). 30 años contribuyendo con la caficultura mesoamericana mediante la introducción de parasitoides para el control biológico de la broca del café. *Boletín Promecafé*, 155, 9.

Benavides G., M., & Portilla R., M. (1990). Uso del café pergamino para la cría de *Hypothenemus hampei* y de su parasitoides *Cephalonomia stephanoderis* en Colombia. *Revista Cenicafe*, 41(4), 114-116. <https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/4164>

Benavides Machado, P., Bustillo-Parley, A. E., & Montoya R., E. C. (1994). Avances sobre el uso del parasitoides *Cephalonomia stephanoderis* *Betrem* (Hymenoptera: Bethyridae) para el control de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari). *Revista Colombiana de Entomología*, 20(4), 247-253.

Benavides Machado, P., Bustillo-Parley, A. E., Montoya R., E. C., Cárdenas M., R., & Mejía M., C. G. (2002). Participación del control cultural, químico y biológico en el manejo de la broca del café. *Revista Colombiana de Entomología*, 28(2), 161-165.

Benavides Machado, P. (2010). ¿Cómo se dispersa la broca a partir de cafetales zoqueados infestados? *Brocarta*, 38, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc038.pdf>

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

Benavides Machado, P. (2008). Los parasitoides en un programa de control biológico. En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 114-125). Cenicafe.

Benavides Machado, P., Góngora, C. E., & Bustillo-Parley, A. E. (2012). IPM Program to Control Coffee Berry Borer *Hypothenemus hampei*, with Emphasis on Highly Pathogenic Mixed Strains of *Beauveria bassiana*, to Overcome Insecticide Resistance in Colombia. En F. Perveen (Ed.), *Insecticides - Advances in Integrated Pest Management*. <https://doi.org/10.5772/28740>

Bhatt, S., Gething, P. W., Brady, O. J., Messina, J. P., Farlow, A. W., Moyes, C. L., Drake, J. M., Brownstein, J. S., Hoen, A. G., Sankoh, O., Myers, M. F., George, D. B., Jaenisch, T., Wint, G. R. W., Simmons, C. P., Scott, T. W., Farrar, J. J., & Hay, S. I. (2013). The global distribution and burden of dengue. *Nature*, 496(7446), 504-507. <https://doi.org/10.1038/nature12060>

Borbón, M. O. (1989). *Bio-écologie d'un ravageur des baies de caféier *Hypothenemus hampei* Ferr. (Coleoptera: Scolytidae) et de ses parasitoides au Togo*. University of Toulouse.

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

Bustillo-Parley, A. E., Cardenas, R., Villalba, D. A., Benavides Machado, P., Orozco, J., & Posada, F. J. (1998). *Manejo integrado de la broca del café: *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia*. Cenicafe. <http://hdl.handle.net/10778/848>



Bustillo-Parley, A. E. (2008). Aspectos sobre la biología de la broca del café *Hypothenemus hampei* en Colombia En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 388-418). Cenicafé.

Bustillo Pardey, A. E., Orozco Hoyos, J., Benavides Machado, P., & Portilla Reina, M. (1996). Producción masiva y uso de parasitoides para el control de la broca del café en Colombia. *Revista Cenicafé*, 47(4), 215-230. <https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/4165>

Castaño-Sanint, A., Benavides Machado, P., & Baker, P. S. (2005). Dispersión de *Hypothenemus hampei* en cafetales zoqueados. *Revista Cenicafé*, 56(2), 142-150. <http://hdl.handle.net/10778/147>

Castro Gallego, L., Benavides Machado, P., & Bustillo Pardey, A. E. (1998). Dispersión y mortalidad de *Hypothenemus hampei*, durante la recolección y beneficio del café. *Manejo Integrado de Plagas (CATIE)*, 50, 19-28.

Constantino, L. M. (2010). La broca del café... un insecto que se desarrolla de acuerdo con la temperatura y la altitud. *Brocarta*, 39, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc039.pdf>

Cruz, L. P., Gaitán, A. L., & Góngora, C. E. (2006). Exploiting the genetic diversity of *Beauveria bassiana* for improving the biological control of the coffee berry borer through the use of strain mixtures. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 71(6), 918-926. <https://doi.org/10.1007/s00253-005-0218-0>

Duque, H., & Baker, P. (2003). *Devouring profit the socio-economics of coffee berry borer IPM*. CABI-Cenicafé.

Feldhege, M. R. (1992). Rearing techniques and aspects of biology of *Phymastichus coffea* (Hymenoptera: Eulophidae) a recently described endoparasitoid of the coffee berry borer: *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae). *Café Cacao Thé*, 36(1), 45-54.

Flores, H. A., & O'Neill, S. L. (2018). Controlling vector-borne diseases by releasing modified mosquitoes. *Nature Reviews Microbiology*, 16(8), 508-518. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0025-0>

Follett, P. A., Kawabata, A., Nelson, R., Asmus, G., Burt, J., Goschke, K., ... Geib, S. (2016). Predation by flat bark beetles (Coleoptera: Silvanidae and Laemophloeidae) on coffee berry borer (Coleoptera: Curculionidae) in Hawaii coffee. *Biological Control*, 101, 152-158. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.07.002>

Gil-Palacio, Z., Benavides Machado, P., Souza, O. D., Acevedo, F. E., & Lima, E. (2015). Molecular markers as a method to evaluate the movement of *Hypothenemus hampei* (Ferrari). *Journal of Insect Science*, 15(1). <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev058>

Gilioli, G., & Baumgärtner, J. (2013). Metapopulation modelling and area-wide pest management strategies evaluation. An application to the Pine processionary moth. *Ecological Modelling*, 260, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.03.020>

Giraldo-Jaramillo, M., & Parra, J. R. P. (2018). Artificial diet adjustments for brazilian strain of *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: curculionidae). *Coffee Science*, 13(1), 132-135. <http://dx.doi.org/10.25186/cs.v13i1.1404>

Góngora, C. E. (2008). Los hongos entomopatógenos en el control de insectos. In A. E. Bustillo Parley. (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 133–149). Cenicafé.



Góngora, C. E., Marín-Marín, P., & Benavides Machado, P. (2009). Claves para el éxito del hongo *Beauveria bassiana* como controlador biológico de la broca del café. *Avances Técnicos Cenicafe*, 384, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/346>

Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.

Hendrichs, J., Kenmore, P., Robinson, A. S., & Vreysen, M. J. B. (2007). Area-Wide Integrated Pest Management (AW-IPM): Principles, Practice and Prospects. En M. J. B. Vreysen, A. S. Robinson, & J. Hendrichs (Eds.), *Area-Wide Control of Insect Pests* (pp. 3-33). Springer Netherlands.

Infante, F., Murphy, S. T., Barrera Gaitán, J. F., Gómez, J., & Rosa Reyes, W. de la. (1994). Cría de *Phymastichus coffea* parasitoide de la broca del café y algunas notas sobre su historia de vida. *Southwestern Entomologist Scientific Note*, 19(3), 313-315.

Jaramillo, J., Borgemeister, C., & Setamou, M. (2006). Field superparasitism by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of adult coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 119(3), 231-237. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00413.x>

Jaramillo, J. L., Montoya, E. C., Benavides Machado, P., & Góngora B., C. E. (2015). *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* mix to control the coffee berry borer in soil fruits. *Revista Colombiana de Entomología*, 41(1), 95-104.

Klassen, W. (2005). Area-Wide Integrated Pest Management and the Sterile Insect Technique. En V. A. Dyck, J. Hendrichs, & A. S. Robinson (Eds.), *Sterile Insect technique. principles and practice in area-wide integrated pest management*. (pp. 39-68). Springer Netherlands.

Klassen, W., & Curtis, C. F. (2005). History of the Sterile Insect Technique. En V. A. Dyck, J. Hendrichs, & A. S. Robinson (Eds.), *Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* (pp. 3-36). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4051-2_1

Laiton, L. A., Constantino, L. M., & Benavides Machado, P. (2018). Capacidad depredadora de *Cathartus quadricollis* y *Ahasverus advena* (Coleoptera: Silvanidae) sobre *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae) en laboratorio. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(2), 200-205. <https://doi.org/10.25100/socolen.v44i2.7319>

Maldonado, C. E., & Benavides Machado, P. (2007). Evaluación del establecimiento de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta* controladores de *Hypothenemus hampei*, en Colombia. *Revista Cenicafe*, 58(4), 333-339. <http://hdl.handle.net/10778/145>

Mau, R. F. L., Jang, E. B., & Vargas, R. I. (2007). The Hawaii Area-Wide Fruit Fly Pest Management Programme: Influence of Partnerships and a Good Education Programme. En M. J. B. Vreysen, A. S. Robinson, & J. Hendrichs (Eds.), *Area-Wide Control of Insect Pests* (pp. 671-683). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6059-5_62

Moreno-Valencia, D. P., Bustillo Pardey, A. E., Benavides Machado, P., & Montoya-Restrepo, E. C. (2001). Escape y mortalidad de *Hypothenemus hampei* en los procesos de recolección y beneficio del café en Colombia. *Revista Cenicafe*, 52(2), 111-116. <http://hdl.handle.net/10778/776>

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



Portilla, M., & Streett, D. (2008). Producción masiva automatizada de la Broca del Café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) y de sus parasitoides sobre dietas artificiales. *Sistemas Agroecológicos y Modelos Biomatemáticos*, 1(1), 9-24.

Portilla R., M. (1999a). Desarrollo y evaluación de una dieta artificial para la cría masiva de *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Revista Cenicafé*, 50(1), 24-38. <https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/4166>

Portilla R., M. (1999b). Mass rearing technique for *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyilidae) on *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) developed using Cenibroca artificial diet. *Revista Colombiana de Entomología*, 25, 57-66.

Portilla R., M., & Bustillo-Parley, A. E. (1995). Nuevas investigaciones en la cría masiva de *Hypothenemus hampei* y de sus parasitoides *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*. *Revista Colombiana de Entomología*, 21(1), 25-33.

Portilla, M., & Streett, D. A. (2006). Nuevas técnicas de producción masiva automatizada de *Hypothenemus hampei* sobre la dieta artificial Cenibroca modificada. *Revista Cenicafé*, 57(1), 37-50. <http://hdl.handle.net/10778/146>

Quintero H., C., Bustillo-Parley, A. E., Benavides Machado, P., & Chaves, C. B. (1998). Evidencias del establecimiento de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta* (Hymenoptera : Bethyilidae) en cafetales del departamento de Nariño, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 24(3-4), 141-147.

Ramírez-Builes, V. H., Gaitán, A. L., Benavides Machado, P., Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Sadeghian, S., & González-Osorio, H. (2014). Recomendaciones para la reducción del riesgo en la caficultura de Colombia ante un evento climático de El Niño. *Avances Técnicos Cenicafé*, 445, 1–12. <http://hdl.handle.net/10778/475>

Reyes, J., Carro, X., Hernandez, J., Méndez, W., Campo, C., Esquivel, H., Salgado, E., & Enkerlin, W. R (2007). A Multi-Institutional Approach to Create Fruit Fly-Low Prevalence and Fly-Free Areas in Central America. En M. J. B. Vreysen, A. S. Robinson, & J. Hendrichs (Eds.), *Area-Wide Control of Insect Pests* (pp. 627-640). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6059-5_58

Rivera-España, P. A., Montoya-Restrepo, E. C., & Benavides Machado, P. (2010). Biología del parasitoide *Prorops nasuta* (Hymenoptera : Bethyilidae) en el campo y su tolerancia a insecticidas. *Revista Cenicafé*, 61(2), 99-107. <http://hdl.handle.net/10778/474>

Vélez Arango, P. E., & Benavides Gómez, M. (1990). Registro e identificación de *Beauveria bassiana* en *Hypothenemus hampei* en Ancuya, Departamento de Nariño, Colombia. *Revista Cenicafé*, 41(2), 50-57. <http://hdl.handle.net/10778/4167>

Vera-Montoya, L., Gil-Palacio, Z., & Benavides Machado, P. (2007). Identificación de enemigos naturales de *Hypothenemus hampei* en la zona cafetera central colombiana. *Revista Cenicafé*, 58(3), 185-195. <http://hdl.handle.net/10778/144>

Vergara-Olaya, J. D., Orozco-Hoyos, J., Bustillo-Pardey, A. E., & Chaves-Cordoba, B. (2001a). Biología de *Phymastichus coffea* en condiciones de campo. *Revista Cenicafé*, 52(2), 97-103. <http://hdl.handle.net/10778/774>



Vergara-Olaya, J. D., Orozco-Hoyos, J., Bustillo-Pardey, A. E., & Chaves-Cordoba, B. (2001b). Dispersión de *Phymastichus coffea* en un lote de café infestado de *Hypothenemus hampei*. *Revista Cenicafé*, 52(2), 104-110. <http://hdl.handle.net/10778/775>

Vreysen, M. J. B., Gerardo-Abaya, J., & Cayol, J. P. (2007). Lessons from Area-Wide Integrated Pest Management (AW-IPM) Programmes with an SIT Component: an FAO//IAEA Perspective. En M. J. B. Vreysen, A. S. Robinson, & J. Hendrichs (Eds.), *Area-Wide Control of Insect Pests* (pp. 723-744). Springer Netherlands.

Como citar:

Benavides Machado, P. (2020). El uso de enemigos naturales en estrategias de manejo integrado de plagas a gran escala. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 204–220). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_9





Federación Nacional de
Cafeteros de Colombia

ISBN: 978-958-8490-42-7



9 789588 1490427