

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



COMPUESTOS VOLÁTILES DE SOYA EN RESPUESTA AL ATAQUE DE
MOSCA BLANCA

Tesis

Que presenta JESÚS ANTONIO CANTÚA AYALA

Como requisito parcial para obtener el Grado de
DOCTOR EN CIENCIAS EN PARASITOLOGÍA AGRÍCOLA

Saltillo, Coahuila

Octubre 2019

COMPUESTOS VOLÁTILES DE SOYA EN RESPUESTA AL ATAQUE DE
MOSCA BLANCA

Tesis

Elaborada por JESÚS ANTONIO CANTÚA AYALA como requisito parcial para
obtener el grado de Doctor en Ciencias en Parasitología Agrícola con la
supervisión y aprobación del Comité de Asesoría



Dr. Alberto Flores Olivas

Asesor principal



Dr. José Humberto Valenzuela Soto

Asesor



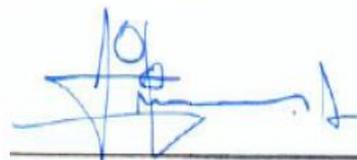
Dra. Yolanda Rodríguez Pagaza

Asesor



Dr. Francisco Daniel Hernández Castillo

Asesor



Dr. Pedro Figueroa López

Asesor



Dr. Marcelino Cabrera De la Fuente

Subdirector de Postgrado

UAAAN

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo brindado para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Parasitología Agrícola.

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, departamento de Parasitología, por haber permitido superarme profesionalmente.

Al Dr. Alberto Flores Olivas, por su acertada dirección en el presente trabajo.

Al Dr. José Humberto Valenzuela Soto, por sus observaciones para la mejor realización del presente trabajo.

Al Dr. Francisco Daniel Hernández Castillo, por el apoyo brindado en el desarrollo de esta investigación.

A la Dra. Yolanda Rodríguez Pagaza, por sus cátedras y respaldo para la realización de esta investigación.

Al Dr. Pedro Figueroa López, por su orientación y apoyo en mi desarrollo profesional.

A los maestros y compañeros del posgrado en Parasitología Agrícola, quienes contribuyeron en mi formación profesional.

Dedicatoria

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias,
Campo Experimental Norman E. Borlaug (INIFAP-CENEB).

A mi esposa Pinki Candy Hernández Cortes y a mis hijos Sarai, Esther y Jesús
Iván.

A la familia Cantúa Ayala.

Portada de artículo publicado en Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas.

Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas volumen 10 número 3, 01 de abril-15 de mayo, 2019.

DOI:<https://doi.org/10.29312/remexca.v10i3.678>

Ensayo

Compuestos orgánicos volátiles de plantas inducidos por insectos: situación actual en México

Jesús Antonio Cantúa Ayala^{1§}

Alberto Flores Olivas¹

José Humberto Valenzuela Soto²

¹Departamento de Parasitología-Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro núm. 1923, Buena Vista, Saltillo, Coahuila, México. CP. 25315. Tel. 01(844) 4110200. (cantuayala@hotmail.com).

²Centro de Investigación en Química Aplicada. Blvd. Enrique Reyna Herosillo núm. 140, Saltillo, Coahuila, México. CP. 25294. Tel. 01(844) 4389830.

§Autor para correspondencia: aflooli50@gmail.com.

Correo de recepción del segundo artículo a la revista Southwestern Entomologist

Pendleton, Bonnie<bpendleton@wtamu.edu>

Jue 10/10/2019 11:27 AM

Your manuscript SWE #3140 was received by Southwestern Entomologist. I will let you know the outcome of the review as soon as possible.

Thank you.

Bonnie B. Pendleton, Ph.D.
Professor of Pest Management-Entomology
Editor of Southwestern Entomologist

Department of Agricultural Sciences, West Texas A&M University, Canyon, TX
79016-0001

E-mail: bpendleton@wtamu.edu

Phone: (806) 651-2554

FAX: (806) 651-2938

From: JESUS ANTONIO CANTUA AYALA <cantuayala@hotmail.com>

Sent: Saturday, October 5, 2019 7:39 AM

To: Manuel Campos, Ph.D.

Subject: Manuscript

Society of Southwestern Entomologists

President 2018-2019

Ph. D. Manuel Campos

Buenos días, envío el manuscript "Preference of Oviposition of Whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius)¹ in Two Soybean Genotypes and Volatile Release".

Para que sea considerado para revisión y publicación en la revista Southwestern Entomologist.

Por favor confirmar de recibido.

Cualquier duda estamos para servirle.

Saludos.

Jesús Antonio Cantúa Ayala.

INTRODUCCION

La soya *Glycine max* (L.) es la oleaginosa más utilizada en el mundo, principalmente por su alto contenido de proteína en su grano con un 40% y una cantidad de aceite del 20% (FAO 2019). En México, en el año 2017 se produjeron 385,617 toneladas de soya, equivalentes aproximadamente al 5.0 % del total del consumo nacional para ese año (SIAP 2019).

En el noroeste de México y específicamente en el sur de Sonora, a partir del ciclo agrícola 2010 se inició la reactivación del cultivo de soya en el Valle del Yaqui, Sonora, con la siembra de 860 ha hasta llegar a 24000 ha en el ciclo 2015, con rendimientos promedio de 2.5 ton/ha y con agricultores líderes se llegan a obtener más de 3 ton/ha. Para el ciclo 2016 se establecieron aproximadamente 52000 ha en el sur de Sonora y alrededor de 5000 ha en Sinaloa, sin embargo para el 2017 se establecieron 7000 ha para el sur de Sonora. Las variedades predominantes han sido Naínari y Suaqui 86, en menor escala se ha utilizado la variedad Cajeme, (SIAP, 2019).

De acuerdo al programa de desarrollo del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) 2018-2030; uno de los principales problemas de la soya es en la etapa de producción primaria, que tiene una solución tecnológica integral y donde el instituto tiene las capacidades para proporcionar la solución, actual o futuro; menciona que el problema de plagas afecta adversamente la producción, la salud y el medio ambiente (INIFAP, 2018). Se requiere recobrar la competitividad del cultivo y el interés de los productores por la siembra del mismo, conociendo y haciendo un mejor manejo de las plagas se puede contribuir a recuperar la productividad y rentabilidad del cultivo.

Mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) es la plaga más importante en el cultivo de soya en el noroeste de México, sus ataques pueden ocasionar daños severos hasta la destrucción total del cultivo (Cortez *et al.*, 2005); esto se tiene reportado desde 1994 en la región del sur de Sonora, México, cuando el ataque de esta especie causó la salida del cultivo de soya y ajonjolí del calendario de

cultivo del Valle del Yaqui, esto a causa de ser una especie con una gran capacidad reproductiva y muy difícil de controlar tanto por medios químicos como biológicos (Ochoa *et al.*, 2011).

En este sentido el INIFAP, ha liberado las variedades de soya Cajeme, Nainari y Esperanza que toleran el ataque directo de mosca blanca. También ha sido liberada la variedad Guayparime S-10, mostrando resistencia al daño de mosca blanca y a geminivirus (Fregoso y Baltazar 2014, Rodríguez *et al.*, 2017). Sin embargo, hasta la fecha no se ha estudiado cuál sería el mecanismo involucrado en la tolerancia de estas variedades de soya hacia mosca blanca.

Por otro lado, considerando que las plantas producen y emiten numerosos compuestos volátiles, donde su importancia radica en que pueden actuar como señales para otros organismos, y aún para la misma planta; además, sirven a las plantas para: reproducción, atraer polinizadores, dispersores de semillas o como defensa para repeler insectos o atraer enemigos naturales de herbívoros. También pueden ser explotados en las estrategias de un manejo integrado de plagas, como incrementar el control biológico con el fin de mejorar en el control de plagas en los cultivos para minimizar las cantidades de insecticidas utilizado para su control (Marín y Céspedes 2007; Sharma *et al.*, 2012; Peñaflor y Bento 2013). En esta directriz, Boué *et al.* (2003), encontraron diferentes compuestos volátiles en semilla de soya, utilizando microextracción en fase sólida y cromatografía de gases-espectrometría de masas.

Por lo anterior, en el presente estudio se plantea:

Hipótesis

Plantas de soya liberan compuestos volátiles en respuesta a infestaciones de mosca blanca.

Objetivo general

Determinar preferencia de oviposición, compuestos volátiles generados por soya y la expresión de genes asociados al ataque de mosca blanca.

Objetivos específicos

Determinar la preferencia de ovoposición de mosca blanca en dos genotipos de soya.

Obtener el perfil de compuestos volátiles en dos genotipos de soya.

Evaluar expresión de genes asociados al ataque de mosca blanca.

REVISIÓN DE LITERATURA

Coevolución entre plantas, herbívoros y compuestos volátiles

Las plantas y los insectos han estado viviendo juntos por más de 350 millones de años. En coevolución, ambos han desarrollado estrategias para evitar los sistemas de defensa uno del otro. Esta batalla evolutiva entre plantas e insectos ha dado como resultado el desarrollo de un gran sistema de defensa en las plantas, que tiene la capacidad de reconocer las señales de células dañadas, y activa la respuesta inmune de la planta contra los herbívoros (Sharma, *et al.*, 2012).

La coevolución en la búsqueda de alimento de los herbívoros y sus enemigos naturales, predice la multifuncionalidad de los compuestos volátiles inducidos en las plantas. Los insectos herbívoros a menudo inducen cambios fenotípicos en las plantas, que incluyen una mayor resistencia directa a los herbívoros. Además, las plantas infestadas liberan volátiles cuantitativamente y cualitativamente diferentes de los de las plantas no infestadas, que también se denominan compuestos volátiles orgánicos o volátiles vegetales inducidos por herbívoros (HIPV). Debido a los HIPV, las plantas dañadas son más visibles para los insectos herbívoros y sus enemigos naturales (insectos depredadores) que las plantas no infestadas, por lo que actúan como señales de alimentación en los sistemas tróficos (Yoneya y Miki, 2015).

Las plantas sintetizan y emiten una gran variedad de compuestos orgánicos volátiles, los cuales poseen funciones ecológicas importantes. En la mayoría de los casos, a temperatura ambiente los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son gases, algunos son emitidos por las plantas especialmente de las partes vegetativas cuando están expuestas a estímulo biótico o abiótico (Scala *et al.*, 2013; Dong *et al.*, 2016).

Los compuestos orgánicos volátiles son importantes para las plantas, como mecanismos de defensa para repeler insectos o detener la colonización por bacterias y hongos patógenos; para promover la reproducción, al atraer polinizadores o dispersores de semillas, son mensajeros intraespecíficos e

interespecíficos. Además, estos compuestos orgánicos volátiles inducidos por herbívoros, los cuáles consisten en olores liberados por las plantas, sirven como señales importantes para parasitoides y depredadores para ubicar a su hospedante o presa (Ángeles *et al.*, 2012; Ponzio *et al.*, 2013; Schettino, 2017). También influyen en la dinámica de la comunidad, al inducir señalización fitohormonal con el subsecuente arribo de otros herbívoros; y por lo tanto, originando interacciones de las plantas con otros miembros de la comunidad (Dicke y Baldwin, 2010; Stam *et al.*, 2014; Mofikoya *et al.*, 2017). Algunos autores mencionan, que los compuestos volátiles actúan como disuasivos de alimentación y de oviposición en insectos plaga (Ignacimuthu *et al.*, 2011; Hijaz *et al.*, 2016).

Por otro lado, los compuestos orgánicos volátiles en los ecosistemas no solo modulan las interacciones entre miembros de distintos niveles tróficos, sino que también juegan un papel importante en la química de la atmosfera; los herbívoros inducen una respuesta bioquímica en el lugar de daño (respuesta local inducida) y los metabolitos secundarios inducidos en este lugar pueden migrar a otros tejidos de la planta y activar la resistencia química en toda la planta (respuesta sistémica inducida) (Bautista *et al.*, 2012). Los compuestos orgánicos volátiles son producidos y emitidos por hojas, frutos, flores y raíces, pero principalmente se liberan a través de la superficie y sitios de almacenamiento en las hojas; están influenciados por factores ambientales como temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes (Sharma *et al.*, 2012; Kallenbach *et al.*, 2014).

Selección natural entre plantas, herbívoros y compuestos volátiles

Se ha demostrado la utilidad de los compuestos volátiles (CV) en la defensa, protección y comunicación de las plantas. Pero, ¿Será ésta la razón por la cual se producen? La función de los CV en las plantas no es generalizada ni universal. Si bien son emitidos por la mayoría de éstas, algunas especies no tienen dicha capacidad y sin embargo son exitosas en reproducirse y defenderse. Por ello se cree que no hay una razón específica para que cada

mezcla de CV sea emitida, sino más bien se piensa que son liberados debido únicamente a sus propiedades volátiles *per se* y por ser productos que están en exceso después de haber cumplido con los niveles requeridos para producir otros. La utilidad de estas sustancias surge entonces a través de la selección natural, ya que las emisiones de volátiles han sido adaptadas de diferentes maneras para obtener un beneficio de ellas. Algunos autores proponen una hipótesis en la que sugieren que los organismos producen estos compuestos sin una finalidad dada, pero la evolución los utiliza para convertirlos en útiles o no sin un papel adaptativo en particular (Marín y Céspedes, 2007).

Además, la defensa de las plantas contra herbívoros y patógenos implica la participación de una enorme gama de metabolitos diferentes, algunos de los cuales actúan directamente como armas defensivas contra enemigos (toxinas o disuasivos); por ejemplo, dos grupos de armas defensivas bien estudiadas, son los glucosinolatos y benzoxazinoides, que desencadenan la acumulación de polisacáridos protectores como una barrera contra áfidos y patógenos (Maag *et al.*, 2014). Por otro lado, se ha visto que la acumulación de metabolitos secundarios volátiles en la comunicación entre plantas y otros organismos, representa una alternativa para la protección sostenible de los cultivos; la comunicación de las plantas se ha ampliado a organismos antagónicos a las plagas, y de planta a planta (Pickett y Khan, 2016).

La coevolución entre plantas e insectos, está moldeando continuamente los rasgos, comportamientos y su interacción, y la selección actúa rápidamente para eliminar estrategias no adaptativas de una comunidad natural. Por ejemplo, aunque la mayoría de los pulgones experimentan una recombinación sexual antes de pasar el invierno, la alta diversidad genética en primavera disminuye rápidamente algunos genotipos, ya que la selección actúa para seleccionar los genotipos más adecuados. Del mismo modo, la exposición a una comunidad diversa de herbívoros selecciona una diversidad de rasgos defensivos en las plantas. Si los pulgones coexisten con otros herbívoros más dañinos, la presión selectiva impuesta por los pulgones podría enmascarse

por la selección natural más severa impuesta por los otros herbívoros (Zust y Agraval, 2017).

Ecológicamente, en la interacción insecto-planta, la interrelación entre dos organismos es importante para la supervivencia de los dos. Los insectos siempre buscan una planta huésped verdadera y saludable que les puede proporcionar alimentos adecuados y podría ser adecuado para el apareamiento, oviposición y también proporciona alimento para los descendientes. Los requerimientos nutricionales de los insectos son similares a los de otros animales, y cualquier desequilibrio en la digestión y utilización de proteínas vegetales por los resultados de los insectos en efectos drásticos en la fisiología de los insectos. Alteración de la expresión génica bajo estrés, incluido el ataque de insectos conduce a cambios cualitativos y cuantitativos en las proteínas, que en a su vez desempeñar un papel importante en la transducción de señales, y defensa oxidativa (Stam *et al.*, 2014).

Rutas biosintéticas, diversidad química y enzimas implicadas

La mayoría de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son productos o subproductos de rutas metabólicas primarias. En base a su origen biosintético, los compuestos orgánicos volátiles se dividen en cuatro principales vías metabólicas: 1. Del shikimato-fenilalanina, 2. Del ácido mevalónico (MVA), 3. Del metileritritol fosfato (MEP) y 4. De la lipoxigenasa (LOX); estas vías regulan la emisión de compuestos benzenoides, penilpropanoides, sesquiterpenos, monoterpenos, hemiterpenos, diterpenos, volátiles derivados de carotenoides y metil jasmonato, así como volátiles de hoja verde (Dudareva *et al.*, 2004; Dudareva *et al.*, 2013).

Los volátiles de origen vegetal son producidos principalmente por rutas biosintéticas. La primera, conocida como la vía de los ácidos grasos/lipooxigenasa o vía de los volátiles de hojas verdes (VHV). Las enzimas lipoxigenasa (LOX) e hidroperóxido liasa (HL) son claves en la formación de los VHV. Los terpenos vía del mavelonato y va del no mevalonato (deoxi-xilulosa-4-fosfato o DOXP). Algunas enzimas importantes en la producción de los terpeno

son: hidroximetil-glutaril coenzima A reductasa (HMGC_oAR), que es clave en la biosíntesis de mevalonato, y las terpeno sintetasas (TS), familia de enzimas que cataliza la conversión de los intermediarios de la vía de los terpenos [dimetil alil difosfato (C₅), geranil di fosfato (GPP C₁₀), farnesil difosfato (FPP C₁₅), geranil geranil difosfato (C₂₀)] en hemi, mono, sesqui y diterpenos, respectivamente. En la biosíntesis de bencenoides el primer paso lo lleva a cabo la fenilalanina-amonio liasa (L-PAL), al desaminar la fenilalanina para generar el ácido cinámico (AC). Algunas enzimas de plantas comprometidas en la biosíntesis de volátiles de hojas verdes (VHV) y terpenos que han sido caracterizadas: 9-Lipoxigenasa, 13-Lipoxigenasa, 9-Hidroperóxido liasa, 13-Hidroperóxido liasa, Mirceno/(*E*)- β -ocimeno sintetasa, Linalool sintetasa, (*E*)- β -Farneseno sintetasa, (*3S*)-*E*-Nerolidol sintetasa (Marín y Cespedes, 2007).

Insectos que se alimentan del floema, como los pulgones y mosca blanca, causan poco daño al tejido vegetal porque mueven sus estiletes entre las células vegetales hacia el floema, perforando pero no matando células en el camino. Con éste tipo de daño, el ácido salicílico se acumula en las plantas cuando interacciona con pulgones y moscas blancas, mientras que la activación de ácido jasmónico conduce a la resistencia a los herbívoros que se alimentan del floema. El ácido salicílico regula las respuestas inducidas de las plantas contra los insectos y patógenos biotróficos que se alimentan de floema. En respuesta a los insectos que se alimentan del floema, se puede sintetizar ácido salicílico desde el corismato a través de la vía del isocorismato y de la fenilalanina amonio liasa (Stam *et al.*, 2014).

Defensas entre plantas e insectos que se alimentan del floema

Respuesta del insecto. Durante la alimentación de los insectos, se activan complejas interacciones en el sitio de alimentación. Después de la activación de las defensas de las plantas, la mosca blanca que se alimenta de floema puede emplear una variedad de vías para regular la defensa de la planta. Como la primera línea de protección contra la defensa inducida por plantas, las secreciones orales de los herbívoros son de vital importancia. Al analizar la

glándula salival transcriptoma y comparándolo con el transcriptoma de todo el cuerpo de la mosca blanca, fueron identificados un alto número de genes expresados en las glándulas salivales de la mosca blanca, de los cuales se pronosticaron 295 genes para codificar proteínas secretoras y algunas de ellas podrían jugar importantes roles en la alimentación de la mosca blanca y en el manejo de la resistencia de las plantas. Después de aumentar la alimentación en las plantas, la actividad de las enzimas secretadas por las moscas blancas aumentó, indicando su papel en la infestación de mosca blanca. Adicionalmente, La infestación de mosca blanca activa la expresión génica en la vía de señalización de ácido salicílico, pero reprime la expresión de genes en la vía de señalización del ácido jasmónico. Investigaciones confirman que la alta activación de ácido salicílico por mosca blanca, suprime las defensas de ácido jasmónico y silenciando a *MYC2* y *FAD7*. También mencionan que la mielecilla excretada por la mosca blanca puede desempeñar un papel regulando las defensas de las plantas (Wang *et al.*, 2017).

Defensa directa de las plantas. Las defensas directas están mediadas por las características de las plantas que afectan la biología del herbívoro, como la protección mecánica en la superficie de las plantas. Estructuras morfológicas correspondientes a los rasgos estructurales de las plantas, como la cera superficial de la hoja, las espinas o los tricomas, la incorporación de minerales granulares en los tejidos vegetales, ramificación angulada y el grosor y la lignificación de la pared celular, forman la primera barrera física para la alimentación de los herbívoros. Los tricomas juegan un papel imperativo en la defensa de las plantas contra muchas plagas de insectos, ya que implican efectos tóxicos y disuasivos para la alimentación. Adicionalmente, altas densidades de tricomas afectan mecánicamente a los insectos, interfieren en su movimiento en la superficie de la planta, reduciendo su acceso a la epidermis de la hoja (Marín y Céspedes, 2007; Sharma, *et al.*, 2012).

Aunque, estudios realizados sugieren que la densidad y longitud de los tricomas, generalmente se consideran uno de los mecanismos involucrados en la susceptibilidad o resistencia de los genotipos de soya al ataque de la mosca

blanca. Vieira *et al.* (2011), en estudios realizados determinó que la gran cantidad y más largos tricomas en las hojas del genotipo de soya IAC Holambra Stewart, pueden ser rasgos importantes para la colonización de insectos, ayudando a los adultos a permanecer en la superficie de la hoja y evitar ser arrastrados por el viento.

Defensa indirecta de las plantas. Principalmente corresponde a enemigos naturales y los metabolitos secundarios como compuestos volátiles orgánicos. También se consideran de índole bioquímica, atacan directamente al invasor produciendo de toxinas, alteración de componentes químicos en tejidos de la planta, emisión de volátiles para atraer depredadores o parasitoides. Los compuestos volátiles orgánicos son los compuestos que se liberan más rápidamente al producirse un daño, y poseen diversas actividades biológicas como insecticidas en bajas concentraciones. Su rápida emisión y pronta declinación, sugieren una defensa volátil directa contra enemigos que se posan en la planta. Los compuestos liberados al momento del daño varían en función de la planta y del insecto (Marín y Céspedes, 2007; Sharma, *et al.*, 2012).

Expresión de genes en las plantas. Las plantas activan un conjunto de respuestas que incluyen la activación de genes que responden a las heridas ocasionadas por herbívoros. Algunos de estos genes pueden tener funciones defensivas contra organismos que se alimentan de la planta o que entran a través de las heridas, mientras que otros genes tienen una función relacionada a sanar las heridas. Después que sucedió una lesión en los tejidos de la planta, algunas respuestas inducidas tardan desde algunos minutos hasta varias horas para manifestarse; el proceso de respuesta incluye la generación o liberación, percepción, y transducción de señales específicas que después activan los genes de defensa relacionados a las heridas. Los genes dirigen la síntesis de proteínas que pueden participar en alguna de las siguientes funciones: reparación del tejido de la planta dañado; producción de sustancias que inhiben el crecimiento del insecto herbívoro, es decir, toxinas o bien moléculas que disminuyen la digestión del tejido de la planta; activan vías metabólicas de

señales de heridas; ajustando el metabolismo de la planta a las demandas nutricionales impuestas (Camarena, 2009).

Estudios muestran respuestas tempranas del transcriptoma de *Arabidopsis* a pulgones *Brevicoryne brassicae* después de 6 horas, momento en el cual un grupo de factores de transcripción WRKY se expresaron altamente. Los genes involucrados en la defensa dependiente de ácido salicílico tenían una expresión máxima después de 24 horas de infestación. Después de 12 horas de infestación, la cantidad de genes inducidos expresados y la intensidad de las respuestas inducibles por ácido jasmónico había disminuido (Stam *et al.*, 2014). Por otro lado cambios en la expresión de genes en respuesta a la infestación de mosca blanca, el nivel de transcripción del gen *PAD4* fue inducido significativamente por *B. tabaci* a los 3 días, pero no al 1, 7 y 10 días después de la infestación. Después de 1 día de infestación por *B. tabaci* no afecta el nivel de transcripción del gen *PR1*, pero después de 3, 7 y 10 días de infestación los niveles de transcripción de *PR1* habían aumentado significativamente. *B. tabaci* causa una reducción significativa en los niveles de transcripción de *LOX2* y *OPR3* después de 1 y 3 días, pero no a los 7 y 10 días después de la infestación. *B. tabaci* induce significativamente los niveles de transcripción de *TPS10* al 3 día, pero no al 1, 7 y 10 días después de la infestación (Zhang *et al.*, 2013).

Estudios realizaron la caracterización genética molecular de 12 accesiones de soya del grupo de madurez I y II, utilizando marcadores de polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) vinculado a una resistencia conocida de soya contra áfidos. Genes (*Rag*) revelaron que las accesiones PI 578374 y PI 540739 podrían potencialmente tener genes de resistencia *Rag*, no reportados contra áfidos. Los análisis de asociación de todo el genoma para las accesiones del grupo I, identificaron regiones genómicas asociadas con resistencia a los pulgones en los cromosomas 10 y 12 con nivel inicial bajo de colonización de pulgones (Natukumba *et al.*, 2019)

Las defensas de plantas inducidas generalmente implican la producción de metabolitos secundarios de plantas (PSM) que son tóxicos para los insectos. A

su vez, la mayoría de los insectos responden a los PSM induciendo una variedad de proteínas de respuesta al estrés que incluyen enzimas para excreción metabólica. Se realizó secuenciación de ARN para comparar y contrastar genes de expresión en *Aphis glycines* cuando se alimenta de soya resistente (*Rag1*) y susceptible. Los efectos de *Rag1* en *A. glycines* culminan de 24 a 36 horas después de la infestación, cuando sobreviene la mortalidad ya sea debido a los PSM, inanición o ambos. El análisis estadístico reveló 914 genes con expresión significativa. La mayoría de los genes con una mayor expresión en *A. glycines* en plantas resistentes (N=352), relacionándose con el estrés y la desintoxicación, como el citocromo P450, glutatión-S-transferasas, carboxiesterasas y transportadores ABC. 562 genes mostraron una transcripción menos abundante en *A. glycines* en plantas resistentes. A partir de datos del transcriptoma, se identificaron genes que codifican proteínas efectoras salivales (N=73). Entre estos, 6 genes efectores tienen una abundancia de transcripción más baja en *A. glycines* alimentándose de soya resistente. En general, *A. glycines* exhibió un patrón típico de desafío xenobiótico, validando así la antibiosis en *Rag1*, presumiblemente mediado por metabolitos secundarios tóxicos. Adicionalmente, éste estudio identificó genes de *A. glycines* y familias de genes y su interacción molecular con soya. Investigación adicional de estos genes en otros los biotipos pueden revelar mecanismos de adaptación a plantas resistentes (Bansal *et al.*, 2014).

Por otro lado en identificación de proteínas y genes de soya regulados diferencialmente en líneas isogénicas que difieren en resistencia a la infestación de áfidos. Se observó que la línea resistente mostró una regulación positiva significativa de proteínas y ARNm implicados en las respuestas de estrés biótico. Igualmente, los genes fotosintéticos estaban fuertemente regulados en las líneas susceptibles, tal vez explicando, en parte, el impacto significativo de los pulgones en el rendimiento de la planta, que no puede reemplazar rápidamente su fotosistema como los pulgones interrumpen la fotosíntesis. Quizás lo más notable, la presencia de dos genes (un gen de función desconocida *Glyma13g25990*, y un proteasa mitocondrial *Glyma13g26010*)

mapeo dentro del locus *Rag2* fueron regulados significativamente por la infestación de afidos. Sin embargo, la expresión de la NBS-LRR mapeo genético dentro del locus *Rag2* y sugerido previamente como factor determinante de resistencia a los afidos, no se vio afectado por la infestación de pulgones. Sin embargo, la expresión de un segundo gen NBS-LRR (*Glyma13g25970*), encontramos que se mapea dentro del locus *Rag2* derivado de PI 243540, se reguló significativamente en presencia de afidos. Por lo tanto, este gen puede ser un excelente candidato para definir resistencia de afidos conferida por el locus *Rag2* (Brechenmacher *et al.*, 2015).

Otros compuestos volátiles como las feromonas de insectos ofrecen un potencial para controlar las plagas de los cultivos; su volatilidad e inestabilidad son problemas para el despliegue en la agricultura, pero podrían resolverse expresando genes que codifican para la biosíntesis de feromonas en las plantas de cultivo; esto se ha logrado mediante la ingeniería genética de un hexaploide en una variedad de trigo *Triticum aestivum* L., usando un gen sintético basado en una secuencia de planta de menta con una secuencia de aminoácidos dirigida a plastidos para incrementar la liberación de (*E*)- β -farneseno (*E* β f) para repeler poblaciones de afidos *Sitobion avenae* (Fabricius), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Metopolophium dirhodum* (Walker); y aumentar la búsqueda de alimento para un enemigo natural de los pulgones, el parasitoide *Aphidius ervi*, en experimentos de laboratorio (Bruce *et al.*, 2015).

La tolerancia al áfido de la soya ha sido identificada y confirmada en la soya KS4202. Aunque sus mecanismos de resistencia aún no se entienden completamente, la evidencia sugiere que la desintoxicación de (ROS) es un sistema activo bajo una alta infestación de pulgones. Se exploró aún más la tolerancia al evaluar las diferencias en las defensas constitutivas e inducidas por los áfidos en KS4202 a través de la expresión de transcripciones seleccionadas relacionadas con la defensa y los niveles del ácido abscísico fitohormonas (ABA), ácido jasmónico (JA), JA-isoleucina (JA-Ile), cis - (+) - 12-oxo- ácido fitodienoico (OPDA) y ácido salicílico (SA) en varios tiempos. Altos niveles constitutivos de ABA y JA, y expresión basal de transcripciones

relacionadas de ABA y JA en el genotipo tolerante. Por el contrario, las defensas inducidas por áfidos en KS4202 fueron expresadas como un incremento de las peroxidasas bajo infestación prolongada de áfidos (> 7 días). Los resultados apuntan a la importancia de las fitohormonas en la defensa constitutiva en la tolerancia del genotipo KS4202 al áfido de la soya. Comprender los mecanismos subyacentes de tolerancia ayudará al mejoramiento de soya con estos rasgos, y tal vez ayudar a extender la durabilidad de los genes de resistencia (*Rag*) a *Aphis glycines* (Chapman *et al.*, 2018).

Literatura citada

- Ángeles, L.Y.I.; Martínez, G.N.A.; Ramírez, R.R.; López, M.G.; Sánchez, H.C. and Délano, F.J.P. 2012. Cross-Kingdom effects of plant-plant signaling via volatile organic compounds emitted by tomato (*Solanum lycopersicum*) plants infested by the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*). *Journal of Chemical Ecology*. 38(11):1376-1386 pp.
- Bansal, R.; Mian, M.; Mittapalli, O. and Michel, A.P. 2014. RNA-Seq reveals a xenobiotic stress response in the soybean aphid, *Aphis glycines*, when fed aphid-resistant soybean. *BMC Genomics*. 15:1-14 pp.
- Bautista, L.A.; Bravo, M.A.E. y Espinosa, G.F.J. 2012. Importancia Ecológica de la Emisión de Compuestos Volátiles Vegetales, 11. In: *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. Rojas, J.C. y Malo, E.A. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur. México. 268-286 pp.
- Boué, M.S., Y.S. Shih, H.C. Carter-Wientjes, and E.T. Cleveland. 2003. Identification of Volatile Compounds in Soybean at Various Developmental Stages Using Solid Phase Microextraction. *Journal of agricultural and food chemistry*. 51: 4873-4876.
- Brechenmacher, L.; Nguyen, T.H.N.; Zhang, N.; Jun, T.H.; Xu, D.; Mian, M.A.R. and Stacey, G. 2015. Identification of Soybean Proteins and Genes

- Differentially Regulated in Near Isogenic Lines Differing in Resistance to Aphid Infestation. *Journal of Proteome Research*. 1-38 pp.
- Bruce, T.J.A.; Aradottir, G.I.; Smart, L.E.; Martin, J.L.; Caulfield, J.C.; Doherty, A.; Sparks, C.A.; Woodcock, C.M.; Birkett, M.A.; Napier, J.A.; Jones, H.D. and Pickett, J.A. 2015. The first crop plant genetically engineered to release an insect pheromone for defence. *Scientific Reports*. 11:1-9 pp.
- Camarena, G.G. 2009. Señales en la interacción planta insecto. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 15: 81-85.
- Chapman, k.m.; Werle, L.M.; Hunt, T.E.; Heng-Moss, T.M. and Louis, J. 2018. Abscisic and Jasmonic Acids Contribute to Soybean Tolerance to the Soybean Aphid (*Aphis glycines* Matsumura). *Scientific REPOrTS*. 8:1-12 pp.
- Cortez, M.E.; Rodriguez, C.F.G.; Martínez, C.J. L. y Macías, C.J. 2005. Tecnología de Producción y Manejo de la Mosca Blanca de la Hoja Plateada en el Cultivo de Soya en el Norte de Sinaloa. INIFAP-CIRNO. Campo Experimental Valle del Fuerte. Folleto Técnico Núm. 25. Los Mochis, Sinaloa, México. 52 p.
- Dicke, M. and Baldwin, I.T. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends in Plant Science*. 15(3):167-175 pp.
- Dong, F.; Fu, X.; Watanabe, N.; Su, X. and Yang Z. 2016. Recent Advances in the Emission and Functions of Plant Vegetative Volatiles. *Molecules*. 21(2):1-10 pp.
- FAO, 2019. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>. Consultado el 29 de agosto de 2019.
- Fregoso, T.L.E., y B.J.C. Baltazar. 2014. Avances de evaluación de variedades de soya para el ciclo primavera-verano en Santiago Ixcuintla, Nayarit. INIFAP-CIRPAC. Campo Experimental Santiago Ixcuintla. Folleto Técnico Núm. 26.

- Hijaz, F.; Nehela, Y. and Killiny, N. 2016. Possible role of plant volatiles in tolerance against huanglongbing in citrus. *Plant Signaling and Behavior*. 11(3):1-12 pp.
- Ignacimuthu, S.; Ward, A.R.; Sharma, H.C. and Paulraj, M.G. 2011. Herbivore induced plant volatiles: Their role in plant defense for pest management. *Plant Signaling and Behavior*. 6(12):1973-197
- INIFAP, 2018. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Programa de desarrollo del INIFAP, 2018-2030.
- Kallenbach, M.; Oh, Y.; Eilers, E.J.; Veit, D.; Baldwin, I.T. and Schuman, M.C. 2014. A robust, simple, high-throughput technique for time-resolved plant volatile analysis in field experiments. *The Plant Journal*. 78(6):1060-1072 pp.
- Marín, L.J.C. y Céspedes, C.L. 2007. Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista Fitotecnia Mexicana*. Vol. 30(4):327-351 pp.
- Mofikoya, A.O.; Kim, T.H.; El-Raheem, A.M.A.; Blande, J.D.; Kivimaenpaa, M. and Holopainen, J.K. 2017. Passive adsorption of volatile monoterpene in pest control: aided by proximity and disrupted by ozone. *Journal of Agricultural Food Chemistry*. 65(44):9579-9586 pp.
- Natukunda, M.I.; Parmley, K.A.; Hohenstein, J.D.; Assefa, T.; Zhang, J.; MacIntosh, G.C. and Singh, A.K. 2019. Identification and Genetic Characterization of Soybean Accessions Exhibiting Antibiosis and Antixenosis Resistance to *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*. XX: 1-11 pp.
- Ochoa, E.X.M.; Cantúa, A.J.A.; Aguilera, M.N.A. y Montoya, C.L. 2011. Guía para producir soya en el sur de Sonora. INIFAP-CIRNO. Campo Experimental Norman E. Borlaug. Folleto para productores Núm. 41. Ciudad Obregón, Sonora, México. 32 p.

- Peñaflor, M.F.G.V., and J.M.S. Bento. 2013. Herbivore-Induced Plant Volatiles to Enhance Biological Control in Agriculture. *Neotropical entomology*. 42: 331-343.
- Pickett, J.A. and Khan, Z.R. 2016. Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture : successes and challenges. *New Phytologist*. 212(4):856-870 pp.
- Ponzio, C.; Gols, R.; Pieterse, C.M.J. and Dicke, M. 2013. Ecological and phytohormonal aspects of plant volatile emission in response to single and dual infestations with herbivores and phytopathogens. *Functional Ecology*. 27:587-598 pp.
- Rodríguez, C.F.G., S.P. Manjarrez, M.E. Cortez, A.R.H. Saucedo, H.V. Valenzuela, G.D. González, T.J.A. Garzón, y F.S. Velarde. 2017. Guayparime S-10, nueva variedad de soya resistente a mosca blanca y geminivirus para Sinaloa. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*. 8: 241-245.
- Yoneya, K. and Miki, T. 2015. Co-evolution of foraging behaviour in herbivores and their natural enemies predicts multifunctionality of herbivore-induced plant volatiles. *Functional Ecology*. 29(4): 1-11 pp.
- Scala, A.; Allmann, S.; Mirabella, R.; Haring, M.A. and Schuurink, R.C. 2013. Green Leaf Volatiles: A Plant's Multifunctional Weapon against Herbivores and Pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*. 14(9):17781-17811 pp.
- Schettino, M.; Grasso, D.A.; Weldegergis, B.T.; Castracani, C.; Mori, A.; Dicke, M.; Van Lenteren, J.C. and Van Loon, J.J.A. 2017. Response of a predatory ant to volatiles emitted by aphid and caterpillar-infested cucumber and potato plants. *Journal of chemical ecology*. 43(10):1007-1022 pp.
- Sharma, H.C.; Ward, A.R.; Paulraj, M.G.; Ahmad, T.; Buhro, A.H.; Hussain, B. and Ignacimuthu, S. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling and Behavior*. 7:1306-1320 pp.

- SIAP, 2018. Servicio de Información Agrícola y Pecuaria. Avance de Siembras y Cosechas Resumen nacional por estado de Sonora. http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalCultivo.do. Consultado el 23 de agosto del 2019.
- Stam, J.M.; Kroes, A.; Li, Y.; Gols, R.; van Loon, J.J.A.; Poelman, E.H. and Dicke, M. 2014. Plant Interactions with multiple insect herbivores: from community to genes. *Annual review of plant biology*. 65:689-713 pp.
- Vieira, S.S.; Bueno, A.F.; Boff, M.I.C.; Bueno, R.C.O.F. and Hoffman-Campo, C.B. 2011. Resistance of Soybean Genotypes to *Bemisia tabaci* (Genn.) Biotype B (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotropical Entomology*. Vol. 40(1): 117-122 pp
- Wang, X.W.; Li, P. and Liu, S.S. 2017. Whitefly interactions with plants. *Current Opinion in Insect Science*. 19:70-75 pp.
- Zhang, P.J.; Xu, C.X.; Zhang, J.M.; Lu, Y.B.; Wei, J.N.; Liu, Y.Q.; David, A.; Boland, W. and Turlings, T.C.J. 2013. Phloem-feeding whiteflies can fool their host plants, but not their parasitoids. *Functional Ecology*. 27:1304-1312 pp.
- Züst†, T. and Agrawal, A.A. 2016. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids. *Nature Plants*. 2(1):1-9 pp.

ARTÍCULO 1

Compuestos orgánicos volátiles de plantas inducidos por insectos: situación actual en México

Jesús Antonio Cantúa Ayala¹

Alberto Flores Olivas¹

José Humberto Valenzuela Soto²

¹Programa de Doctorado en Ciencias en Parasitología Agrícola, Departamento de Parasitología, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro núm. 1923, Buena Vista, Saltillo, Coahuila, México. C.P. 25315. Teléfono: (844) 4110200. ²Centro de Investigación en Química Aplicada. Blvd. Enrique Reyna Hermsillo No. 140 Saltillo, Coahuila México. C.P. 25294. Tel. (844) 4389830. Autor para correspondencia: aflooli50@gmail.com

Resumen

Las plantas producen y emiten compuestos orgánicos volátiles, generalmente son mezclas que están compuestas por terpenos, derivados de ácidos grasos y compuestos aromáticos. Los compuestos orgánicos volátiles sirven a las plantas para: reproducción, atraer polinizadores o dispersores de semillas; como defensa para repeler insectos o detener la colonización por bacterias y hongos fitopatógenos; para atraer enemigos naturales de herbívoros y como mensajeros intraespecíficos e interespecíficos. Las plantas emiten algunos volátiles especialmente cuando las partes vegetativas se exponen a estímulo abiótico o biótico. Considerando lo antes expuesto, se realizó una revisión bibliográfica, siendo el objetivo del presente trabajo dar a conocer la clasificación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas, describir y señalar las características de las técnicas de extracción e identificación de los compuestos orgánicos volátiles, presentar los avances reportados en la

literatura científica acerca de estos compuestos inducidos por insectos y su situación actual en México.

Palabras clave: comunicación interespecífica, comunicación intraespecífica, semioquímicos.

Características generales de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas

Las plantas sintetizan y emiten una gran variedad de compuestos orgánicos volátiles, los cuales poseen funciones ecológicas importantes. En la mayoría de los casos, a temperatura ambiente los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son gases, algunos son emitidos por las plantas especialmente de las partes vegetativas cuando están expuestas a estímulo biótico o abiótico (Scala *et al.*, 2013; Dong *et al.*, 2016). Los compuestos orgánicos volátiles son importantes para las plantas, como mecanismos de defensa para repeler insectos o detener la colonización por bacterias y hongos patógenos; para promover la reproducción, al atraer polinizadores o dispersores de semillas, son mensajeros intraespecíficos e interespecíficos (Marín y Céspedes, 2007; Ángeles *et al.*, 2012; Dicke *et al.*, 2017).

Además, estos compuestos orgánicos volátiles inducidos por herbívoros, los cuáles consisten en olores liberados por las plantas, sirven como señales importantes para parasitoides y depredadores para ubicar a su hospedante o presa (Ponzio *et al.*, 2013; Schettino, 2017). También influyen en la dinámica de la comunidad (Figura 1), al inducir señalización fitohormonal con el subsecuente arribo de otros herbívoros; y por lo tanto, originando interacciones de las plantas con otros miembros de la comunidad (Dicke y Baldwin, 2010; Stam *et al.*, 2014; Mofikoya *et al.*, 2017). Algunos autores mencionan, que los compuestos volátiles actúan como disuasivos de alimentación y de oviposición en insectos plaga (Ignacimuthu *et al.*, 2011; Hijaz *et al.*, 2016).

Por otro lado, los compuestos orgánicos volátiles en los ecosistemas no solo modulan las interacciones entre miembros de distintos niveles tróficos, sino que también juegan un papel importante en la química de la atmósfera; los herbívoros inducen una respuesta bioquímica en el lugar de daño (respuesta local inducida) y los metabolitos secundarios inducidos en este lugar pueden migrar a otros tejidos de la planta y activar la resistencia química en toda la planta (respuesta sistémica inducida) (Bautista *et al.*, 2012a). Los compuestos orgánicos volátiles son producidos y emitidos por hojas, frutos, flores y raíces, pero principalmente se liberan a través de la superficie y sitios de almacenamiento en las hojas; están influenciados por factores ambientales como temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes (Sharma *et al.*, 2012; Kallenbach *et al.*, 2014).

Con el entendimiento del papel que juegan los semioquímicos en la ecología y en los mecanismos de emisión de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas inducidos por herbívoros, se abren caminos para desarrollar nuevas estrategias en programas de control biológico y etológico, con el objetivo de mejorar la eficacia de los enemigos naturales en la supresión de poblaciones de plagas en los cultivos (Peñaflor y Berto, 2013). Así mismo, las plantas han desarrollado habilidades perceptivas que les permiten monitorear y responder a una amplia gama de condiciones bióticas y abióticas cambiantes, influyendo profundamente en sus interacciones con otros organismos (Mescher y De Moraes, 2015).

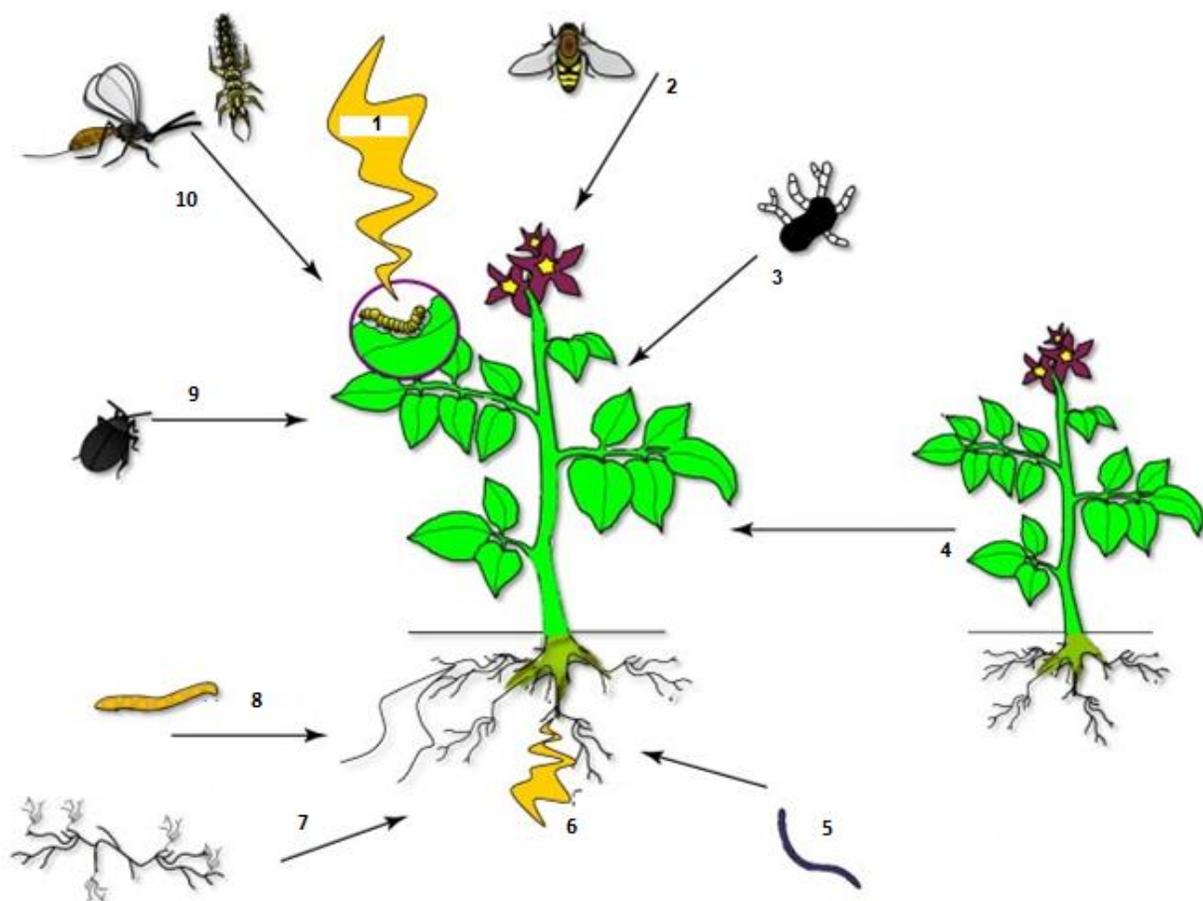


Figura 1. 1) planta dañada por un herbívoro emite semioquímicos, los cuales interactúan con: 2. Polinizador, 3. Patógeno, 4. Competidor o planta parásita, 5. Nematodo entomopatógeno, 6. Producción de semioquímicos sistémicos, 7. Micorriza, 8 y 9. Herbívoro, 10. Entomófagos (modificado de Dicke and Baldwin, 2010).

Clasificación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas

La mayoría de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son productos o subproductos de rutas metabólicas primarias. En base a su origen biosintético, los compuestos orgánicos volátiles se dividen en cuatro principales vías metabólicas (Figura 2): 1. Del shikimato-fenilalanina, 2. Del ácido mevalónico (MVA), 3. Del metileritritol fosfato (MEP) y 4. De la lipoxigenasa (LOX); estas vías regulan la emisión de compuestos benzenoides, penilpropanoides, sesquiterpenos, monoterpenos, hemiterpenos, diterpenos,

volátiles derivados de carotenoides y metil jasmonato, así como volátiles de hoja verde (Dudareva *et al.*, 2004; Dudareva *et al.*, 2013).

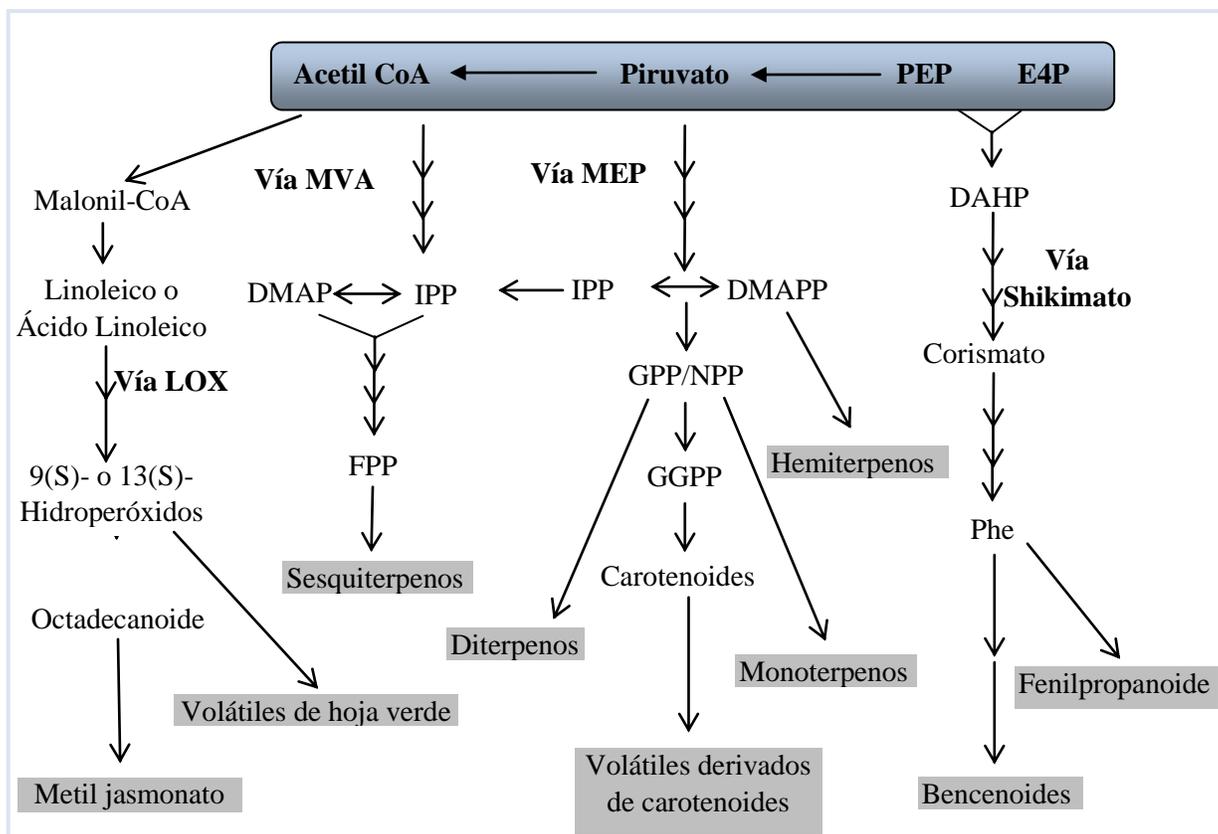


Figura 2. Cuatro principales vías metabólicas de compuestos orgánicos volátiles de las plantas: 1. shikimato-fenilalanina, 2. ácido mevalónico (MVA), 3. metileritritol fosfato (MEP) y 4. lipoxigenasa (LOX). Las flechas apiladas ilustran múltiples reacciones enzimáticas. Abreviaturas: DAHP, 3-desoxi-D-arabinoheptulosonato-7 fosfato; DMAPP, dimetilalil pirofosfato; E4P, eritrosa 4-fosfato; FPP, farnesil pirofosfato; GGPP, geranilgeranil pirofosfato; GPP, geranil pirofosfato; IPP, isopentenil pirofosfato; NPP, neril pirofosfato; PEP, fosfoenolpiruvato; Phe, fenilalanina (modificado de Dudareva *et al.*, 2013).

Los terpenos representan el grupo más diverso de compuestos volátiles, los cuales se clasifican de acuerdo con el número de carbonos en su cadena, incluidos hemiterpenos (C₅), monoterpenos (C₁₀), sesquiterpeno (C₁₅), homoterpenos (C₁₁ y C₁₆), algunos diterpenos (C₂₀) y triterpeno (C₃₀); también

tenemos a los compuestos de azufre orgánicos volátiles como el dimetilsulfuro y el metanotiol (Heil y Karban, 2010; Scala *et al.*, 2013; Vivaldo *et al.*, 2017).

Kallenbach *et al.* (2014), realizó una clasificación de 38 compuestos volátiles para análisis en experimentos de campo; comprende volátiles de hoja verde: 3 (*Z*) -hexeno-1-al, 2 (*E*) -hexeno-1-al, 3 (*Z*) -hexeno-1-ol, 2 (*E*) -hexeno-1-ol, Hexan- 1-ol, 3 (*Z*) -hexeno-1-ol-acetato, 3 (*Z*) -hexenilisobutanoato, 3 (*Z*) -hexenilbutanoato, 3 (*Z*) -hexenil-2-me-butanoato, 3 (*Z*) -hexenilvalerato, 3 (*Z*) -hexenil- (*E*) -2-me-butenoato y 3 (*Z*) -hexenilcaproato; monoterpenos: α -pineno, β -mirceno, (*Z*) - β -ocimeno, (*E*) - β -ocimeno, linalol, α -terpinol y geraniol; sesquiterpenos: elemeno isomero, β -cariofileno, α -duprezianeno, (*E*)- α -bergamoteno, sesquiterpeno 1, sesquiterpeno 2, sesquiterpeno 3, (*E*) - β -farneseno, sesquiterpeno 4, 5'-epi-aristolocheno, sesquiterpeno 5, sesquiterpeno 6, sesquiterpeno 7, sesquiterpeno 8, sesquiterpeno 9 y óxido de sesquiterpeno; otros compuestos: alcohol bencílico, acetona de bencilo y nicotina.

Algunos autores como Heil (2014), mencionan a pequeñas moléculas de C6, que participan en la comunicación en la misma planta y plantas vecinas. También Zhang *et al.* (2015), los clasifica en ácido jasmónico, ácido salicílico y vías de señalización de etileno.

Martinez (2013), desarrolló una nomenclatura de semioquímicos basada en dos tipos: 1. Feromonas, las cuales median interacciones entre organismos de una misma especie y la interacción en general resulta beneficiosa tanto para el emisor como para el receptor. 2. Aleloquímicos: kairomonas, median interacciones entre especies diferentes, son los compuestos que favorecen al receptor pero no al emisor; alomonas, son favorables al emisor pero no al receptor; y las sinomonas, que son favorables a ambos.

Técnicas de extracción y análisis de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas

Existen varias metodologías para la extracción y análisis de los compuestos orgánicos volátiles obtenidos de las plantas, aunque la mayoría de los volátiles, para su análisis cuantitativo y cualitativo son obtenidos y analizados por cromatografía de gases y acoplado a espectrometría de masas (CG-EM) (Moraes *et al.*, 2008). Chaverri y Ciccio (2015), mediante esta técnica de CG-EM analizaron la composición química de los aceites de hojas y frutas de pimienta silvestre *Pimenta guatemalensis* (Lundell), obteniendo β -caryophyleno, terpinoleno, eugenol y sesquiterpenos. Así también, Michereff *et al.* (2011), por CG-EM determinó alta producción de compuestos volátiles (*E, E*)- α -farneseno, salicilato de metilo, (*Z*)-3-hexenil acetato y (*E*)-2-octen-1-ol, en estudios realizados sobre volátiles emitidos por el daño de herbívoros en plantas resistentes, comparado con plantas susceptibles de soya (*Glycine max* L.); también menciona que (*E*)-2-octen-1-ol, no fue determinado en plantas susceptibles.

En este sentido, Panighel y Flamini (2014), mencionan que la técnica de CG-EM puede ser utilizada para analizar los volátiles como monoterpenos y metoxipirazinas en uva y vino, siendo una técnica rápida y simple. Heredia *et al.* (2016), utilizando ésta técnica identificaron 82 compuestos en hojas de la especie vegetal *Zanthoxylum pistacifolium* Griseb., predominando derivados terpenoides y como compuestos mayoritarios el α -pineno (12,35 %), linalol (6,68 %), 2,6-dimetil-2,4,6-octatrieno (6,50 %), limoneno (6,19 %) y fitol (6,06 %).

Una modificación a la técnica (CG-EM), es por espectrometría de masas de ionización química suave; esta técnica ha sido desarrolladas y utilizadas principalmente por físicos y científicos analíticos, que las han utilizado en una amplia gama de áreas científicas de investigación por ejemplo: aroma,

biomarcadores de enfermedades, detección de compuestos peligrosos, química atmosférica (Materic *et al.*, 2015). Vidal *et al.* (2016), mediante ésta técnica acoplada a electroantenográfico (CG-EAG) realizaron la identificación y síntesis de la feromona sexual (*Z*) -tricos-11-ene, en volátiles liberados por adultos machos del escarabajo soldado *Chauliognathus fallax* Germar.

Otra modificación a la técnica de CG, es por microextracción en fase sólida acoplados con cromatografía de gases y espectrometría (MEFS-CGEM), Raffo *et al.* (2018), mediante ésta técnica identificó los compuestos (*Z*) - y (*E*) -3-hexenal, (*Z*) - 1,5-octadien-3-one, junto con 4-mercaptobutilo y 4- (metiltio) butil isotiocianato en hojas de eruca *Eruca sativa* L. y *Diplotaxis tenuifolia* L. También Darshanee *et al.* (2017), mediante esta técnica evaluaron plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) para determinar los compuestos químicos que atraen a mosca blanca de los invernaderos *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), identificando volátiles (*Z*) -3-hexen-1-ol, α -pineno, (*E*) - β -cariofileno, α -humuleno y azuleno. Por su parte, Souza *et al.* (2017), mencionan que esta técnica podría abrir nuevas perspectivas y oportunidades en estudios agrícolas y ecológicos, para la detección e identificación de emisiones de compuestos orgánicos volátiles de las plantas inducidos por herbívoros.

Aplicación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas

Los compuestos orgánicos volátiles de las plantas desarrollan un papel preponderante en el ciclo de vida de las plantas al transmitir y proporcionar información con el ambiente que las rodea; poseen propiedades tan diversas que generan redes interactivas complejas, con implicaciones ecológicas, fisiológicas y atmosféricas (Marín y Céspedes, 2007). También podrían explotarse como una herramienta importante para el manejo de plagas, para reducir las cantidades de insecticidas utilizados para su control; la resistencia de las plantas a los insectos, particularmente la resistencia inducida, también puede ser manipulada con el uso de elicitores químicos de metabolitos

secundarios, que confieren resistencia a los insectos (Sharma *et al.*, 2012). También pueden ser explotados en las estrategias de un manejo integrado de plagas, como incrementar el control biológico con el fin de mejorar en el control de plagas en los cultivos (Peñaflor y Bento, 2013). Tosh y Brogan (2015), mencionan que el uso de compuestos volátiles orgánicos de plantas, podría cambiar profundamente el comportamiento de los insectos que se alimentan de las mismas.

Además, la defensa de las plantas contra herbívoros y patógenos implica la participación de una enorme gama de metabolitos diferentes, algunos de los cuales actúan directamente como armas defensivas contra enemigos (toxinas o disuasivos); por ejemplo, dos grupos de armas defensivas bien estudiadas, son los glucosinolatos y benzoxazinoideos, que desencadenan la acumulación de polisacáridos protectores como una barrera contra áfidos y patógenos (Maag *et al.*, 2014). Por otro lado, se ha visto que la acumulación de metabolitos secundarios volátiles en la comunicación entre plantas y otros organismos, representa una alternativa para la protección sostenible de los cultivos; la comunicación de las plantas se ha ampliado a organismos antagónicos a las plagas, y de planta a planta (Pickett y Khan, 2016).

Otros compuestos volátiles como las feromonas de insectos ofrecen un potencial para controlar las plagas de los cultivos; su volatilidad e inestabilidad son problemas para el despliegue en la agricultura, pero podrían resolverse expresando genes que codifican para la biosíntesis de feromonas en las plantas de cultivo; esto se ha logrado mediante la ingeniería genética de un hexaploide en una variedad de trigo *Triticum aestivum* L., para incrementar la liberación de (E) - β -farneseno (E β f) para repeler poblaciones de áfidos *Sitobion avenae* (Fabricius), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Bruce *et al.*, 2015). También el ácido salicílico induce resistencia en las plantas contra los patógenos biotróficos e insectos que se alimentan del floema; las aplicaciones de ácido salicílico podrían usarse para repeler, reducir la

fecundidad, la longevidad y la supervivencia de la mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) en los cultivos; aplicaciones de ácido salicílico también aumentan la cantidad y la composición de volátiles liberados por las plantas, especialmente la cantidad de metil salicilato y δ -limoneno (Shi *et al.*, 2016).

Bleeker *et al.* (2009), determinaron que los compuestos volátiles sesquiterpenos zingibereno y curcumeno, y los monoterpenos: *p*-cimeno, α -terpineno y α -felandreno, estaban implicados en las interacciones tomate y mosca blanca; por lo tanto, puede ser factible alterar el comportamiento de elección de la mosca blanca mediante la manipulación de la composición de terpenoides. Du *et al.* (2016), evaluaron siete productos químicos volátiles repelentes y sus combinaciones para reducir las densidades de población de mosca blanca *B. tabaci* biotipo Q, en cultivo de tomate en invernaderos; la mezcla de DLCO (D-limoneno, citral y aceite de oliva (63:7:30) tuvo un mejor rendimiento ($SC_{50}=22.59$ mg/ml) para repeler las moscas blancas; y bajo costo debido al precio más bajo del aceite de oliva que los otros productos químicos utilizados y lo señalan como un nuevo repelente con potencial para el control de las moscas blancas.

Laredo *et al.* (2017), menciona al ácido jasmónico induciendo resistencia local y sistémica hacia enfermedades, y se espera que permita desarrollar un nuevo y efectivo agente de control de plagas que ayuden a la planta a defenderse contra sus enemigos; sin embargo, se requiere aun de una serie de investigaciones en laboratorio y campo para comprender el comportamiento biológico de este ácido. Züst y Agrawal (2016), en estudios recientes, incluyen la identificación de proteínas salivales de áfidos involucrados en la manipulación de plantas hospedadoras y receptores de plantas involucrados en el reconocimiento de áfidos. En estudios realizados por Mofikoya *et al.* (2017), los resultados indican que la adsorción pasiva y la re-liberación de un monoterpeno volátil pueden ocurrir en naturaleza; sin embargo, este proceso depende de la distancia entre la fuente emisora y las plantas receptoras, así como concentración de

contaminantes atmosféricos en el aire. Por lo tanto, en el uso en campo de compuestos volátiles vegetales en el control moderno de plagas, deben considerarse los efectos de las distancias y la contaminación del aire.

Estudio de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas en México

El estudio de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas en el ámbito internacional se inició en la década de los ochentas, en México prácticamente inició en el nuevo milenio. La literatura reporta trabajos en diferentes áreas, en esta revisión se mencionan a continuación algunos trabajos realizados en el país.

Calyecac *et al.* (2006), en ensayos de atracción en laboratorio e invernadero indican que la combinación de los volátiles atrayentes liberados por el macho de picudo del tomate de cascara *Trichobaris championi* Barber., más los liberados por su hospedante tomate de cáscara *Physalis ixocarpa* Brot., proporcionan el mejor estímulo de atracción para el picudo del tomate de cáscara. También en tomate de cascara *Physalis philadelphica* Lam., utilizando MEFS-CGEM, se identificaron los volátiles salicilato de metilo, β -cariofileno, β -pineno, 3-careno, alcohol bencílico, β -elemeno, decanal y germecreno D (Calyecac *et al.*, 2007).

Por otro lado, en aguacate criollo silvestre *Persea americana* var. *drymifolia* (Schltdl. et Cham.) S. F. Blake, se determinó el perfil químico foliar por cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas (CG-EM); los compuestos más abundantes fueron estragol (22 a 72 %) y cariofileno (9 a 16 %); esta variación química podría ser importante para identificar árboles con fenotipos químicos relevantes y como fuente de genes de resistencia contra insectos plaga y enfermedades de variedades comerciales de aguacate *Persea americana* Mill., (Torres *et al.*, 2009). Así mismo, se realizó la extracción de compuestos volátiles de la albahaca (*Ocimum basilicum* L.), mediante (MEFS) y analizados en (CG-EM); se identificaron 25 compuestos volátiles como

fenilpropanoides, monoterpenos, sesquiterpenos, ésteres y aldehídos (González *et al.*, 2011).

Estudios realizados por Ángeles *et al.* (2012), detectaron un total de 36 compuestos orgánicos volátiles diferentes; 23 terpenoides, decanal, decano y salicilato de metilo; producidos por plantas de tomate infestadas con mosca blanca de los invernaderos. También se analizaron los componentes volátiles asociados al aroma del chile piquín (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*); mediante (MEFS) y analizados en (CG-EM); el análisis identificó compuestos ésteres, sesquiterpenos, alcoholes y alcanos (Vázquez *et al.*, 2015).

Bautista y Espinosa (2013), evaluaron la variación de emisiones de compuestos orgánicos volátiles o uniformidad entre individuos de tomate en respuesta a diferentes daños; la identificación de los volátiles fue por (CG-EM); once compuestos volátiles fueron identificados: 3-hexanol, α -pineno, o-cymeno, β -myrceno, (+)-4-carene, α -phellandreno, α -terpineno, *p*-cymeno, β -phellandreno, nonanal y decanal. Por otro lado, compuestos orgánicos volátiles individuales como limoneno, linalol, nonanal, metil salicilato y metilo jasmonato, a concentraciones naturales inhibieron directamente la germinación de conidios del hongo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magnus) Briosi & Cavara, en frijol *Phaseolus vulgaris* L.; fueron analizadas por cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas de ionización electrónica (CG-EMIES) (Quintana *et al.*, 2014).

El frijol lima (*Phaseolus lunatus* L.) se ha empleado para estudiar la interacción entre las plantas, hormigas y polinizadores, y sus consecuencias para la reproducción de la planta; se realizaron dos experimentos de campo en los que se manipuló la presencia de hormigas y producción de néctar por inducción con ácido jasmónico (JA); las plantas inducidas por JA sin hormigas produjeron un mayor número de semillas en comparación con las plantas tratadas con JA con hormigas (Hernandez *et al.*, 2016). En plantas de jícama cultivada *Pachyrhizus*

erosus L., y silvestre *P. ferrugineus* (Piper) Sorenson, se identificaron los compuestos orgánicos volátiles mediante (MEFS) y analizados en (CG-EM); en *P. erosus* se encontraron 21 compuestos, siendo los más abundantes: ciclohexanona (32.8%), 3-hexen-1-ol (Z) (32.7%) y 3-hexenal (Z) (10.5%); en *P. ferrugineus* se encontraron 11 compuestos, los más abundantes fueron: 5-hexen-1-ol acetato (51.5%), undecanal (22.4%) y 2-hepten-1-al (14.5%) (Estrella *et al.*, 2016).

Bautista *et al.* (2017), aislaron compuestos volátiles y no volátiles de cactus muérdago *Rhipsalis baccifera* (J.S. Muell.) Stearn, por extracción en disolvente orgánico, hidrodestilación, aireación dinámica, se identificaron y analizaron por MEFS; se detectaron metabolitos como cetonas, alcoholes, alcanos, monoterpenos, compuestos aromáticos y un éster. En otro estudio analizaron el aceite esencial de las partes aéreas de salvia *Salvia ballotiflora* Benth., utilizando (CG-EM); se determinó que posee propiedades insecticidas contra el gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda* Smith., siendo β -cariofileno y el óxido de cariofileno los principales componentes (Cárdenas *et al.*, 2015). Además, se analizó la composición de olores con el contenido de fenoloxidasas (PO) en machos de abeja de las orquídeas *Euglossa imperialis* Cockerell., y la variación en el tamaño corporal entre individuos; el análisis de la composición de olores fue por (CG-EM); se determinaron 60 compuestos en cien machos de *E. imperialis*; los compuestos más representados fueron tetradecil tetradecanoato (87%), β -cubebeno (76%), Z, E-2,13-octadecadien-1-ol (65%) y eicosano (61%) (Arriaga *et al.*, 2017).

Actualmente en el laboratorio se realiza un estudio sobre la determinación de compuestos volátiles por el método de MEFS, en plantas de soya en respuesta al ataque de mosca blanca; el análisis de los compuestos se realizará por medio de CG-EM; lo anterior, como parte del programa de Posgrado en Parasitología Agrícola, de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. El estudio mencionado, está enfocado hacia los principales factores bióticos que

limitan la producción de soya en México, como los insectos plaga y las enfermedades; dentro de los primeros la mosca blanca es de las más importantes, en 1994 redujo el rendimiento de 2.1 a 1.5 ton/ha en 200 mil hectáreas en el noroeste de México (Ochoa *et al.*, 2011). Para el control de dicho insecto actualmente se utilizan insecticidas químicos y algunos bioracionales como jabones y extractos vegetales (Cortez *et al.*, 2005).

Perspectivas de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas en México

El uso de la tecnología de compuestos volátiles vegetales como una herramienta adicional en los programas de manejo integrado de plagas, ofrece un enfoque nuevo y ambientalmente racional para la protección de cultivos. Esta técnica implica el desarrollo de cebos que atraen organismos benéficos y la manipulación de procesos bioquímicos que inducen y regulan las defensas de las plantas, factores clave en la mejora de los programas de control contra plagas económicamente importantes (Arab y Bento, 2006). Los volátiles de plantas también se pueden usar para protegerlas contra patógenos e insectos plaga. Se busca en un futuro incrementar la expresión de genes involucrados en la biosíntesis de volátiles y que los volátiles puedan ser almacenados, y liberados al momento del daño, para que sean utilizados como compuestos antimicrobianos o repelentes de herbívoros; esto aumentaría en gran medida la protección de las plantas en su medio natural y proporcionaría una alternativa de control natural de plagas (Marín y Céspedes, 2007).

Uno de los puntos clave en ecología química ha sido incluir la resistencia de la planta como factor clave para entender cómo funcionan y evolucionan las interacciones entre diferentes niveles tróficos. Sin embargo, ahora es necesario incluir en este esquema el manejo agronómico, para conocer y manejar el entorno en el que se desarrollan las interacciones entre planta-herbívoro-entomófago (Bautista *et al.*, 2012b). Para estudios posteriores, el estudio del

papel que desarrollan los compuestos volátiles en las interacciones tritróficas (planta-herbívoro-entomófago), plantea más preguntas sobre los procesos ecológicos y evolutivos que han modulado las interacciones que se establecen entre las plantas y los organismos de diferentes niveles tróficos (Bautista *et al.*, 2012a).

Dado que los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son relativamente difíciles de identificar, uno de los grandes desafíos es aislar y caracterizar, él o los que modulan interacciones de interés entre dos o más organismos (Martinez, 2013). En este sentido, los atributos defensivos directos de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas, nos proporcionan un marco útil para el diseño de estrategias de control biológico que pueden permitir la protección sostenible y rentable de nuestros cultivos (Stenberg *et al.*, 2015).

Meiners (2015), sugiere que estudiar las interacciones multitróficas bajo condiciones más reales ayudará a identificar los mecanismos con potencial evolutivo y patrones que pueden usarse en la práctica de control biológico. Así mismo Gish *et al.* (2015), mencionan que muchas preguntas sobre las funciones evolutivas y ecológicas permanecen sin respuesta; hay una falta de información sobre las formas en que los factores ambientales, incluido el hábitat y condiciones atmosféricas influyen en los volátiles de plantas; entender estas influencias tiene implicaciones significativas para la gestión sostenible de ecosistemas naturales y agrícolas, y debería ser una prioridad para investigaciones futuras. Rodrigues *et al.* (2014), indican que cuando se identifiquen los genes responsables de la biosíntesis de volátiles inducidos por los herbívoros, será posible usar ingeniería genética para inducir la producción de compuestos específicos, o mezclas de compuestos en los cultivos que no producen naturalmente, o para aumentar el flujo de estos compuestos.

En México, en la actualidad existen grupos de investigadores trabajando en el aislamiento, determinación y aplicación de los compuestos orgánicos volátiles

de las plantas, aunque no hay un grupo central de investigación que trabaje en la explotación potencial de interacciones planta-herbívoro-entomófago, para que en el futuro se cuente con estrategias de biocontrol en los principales cultivos agrícolas. La investigación en compuestos volátiles de las plantas, ayudaría a reducir el impacto de insecticidas sobre los ecosistemas y disminuir los costos de producción de cultivos, mejorando la productividad agrícola y con ello las condiciones socioeconómicas en general de los productores agrícolas. A medida que aumenta el conocimiento sobre las interacciones tritróficas, uno de los mayores retos es como explotar la información de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas para desarrollar nuevas estrategias para el control de plagas.

Es necesario realizar más estudios para identificar los compuestos orgánicos volátiles que rigen el comportamiento dirigido por el olfato de insectos plaga y sus enemigos naturales, para formular estrategias para su control, para el desarrollo de variedades con resistencia constitutiva e inducida a las plagas de insectos, también la manipulación de dichos volátiles para atraer enemigos naturales de las plagas de los cultivos, para mejorar la eficiencia de agentes de control biológico en el manejo de plagas.

Conclusiones

Los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son productos o subproductos de rutas metabólicas primarias. En base a su origen biosintético, los compuestos orgánicos volátiles se dividen en cuatro principales vías metabólicas: del shikimato-fenilalanina, del ácido mevalónico (MVA), del metileritritol fosfato (MEP) y de la lipoxigenasa (LOX). En el contexto internacional y en México, la extracción e identificación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas, se realiza mayormente por microextracción en fase sólida y cromatografía de gases y espectrometría (MEFS-CGEM).

En México, en la actualidad existen grupos de investigadores en universidades y centros de investigación, trabajando en la determinación y aplicación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas, algunos de ellos enfocados a la protección de cultivos contra enfermedades fúngicas, aunque no hay un grupo central de investigación trabajando en cuestiones relacionadas a interacciones planta-herbívoro-entomófago, que representa un gran potencial para la agricultura como estrategia de biocontrol.

Literatura citada

- Ángeles, L.Y.I.; Martínez, G.N.A.; Ramírez, R.R.; López, M.G.; Sánchez, H.C. and Délano, F.J.P. 2012. Cross-Kingdom effects of plant-plant signaling via volatile organic compounds emitted by tomato (*Solanum lycopersicum*) plants infested by the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*). *Journal of Chemical Ecology*. 38:1376-1386 pp.
- Arab, A. and Bento, J.M.S. 2006. Plant Volatiles: New Perspectives for Research in Brazil. *Neotropical Entomology*. 35:151-158 pp.
- Arriaga, O.B.J.; Contreras, G.J.; Espinosa, G.F.J.; García, R.Y.M.; Moreno, G.M.; Lanz, M.H.; Godínez, A.H. and Cueva, D.R. 2017. Are body size and volatile blends honest signals in orchid bees?. *Ecology and Evolution*. 7:3037-3045 pp.
- Bautista, L.A. and Espinosa, G.F.J. 2013. Odor Uniformity among Tomato Individuals in Response to Herbivore Depends on Insect Species. *PLOS ONE*. 8:1-12 pp.
- Bautista, L.A.; Bravo, M.A.E. y Espinosa, G.F.J. 2012a. Importancia Ecológica de la Emisión de Compuestos Volátiles Vegetales, 11. *In: Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. Rojas, J.C. y Malo, E.A. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur. México. 268-286 pp.
- Bautista, L.A.; Parra, R.F. y Espinosa, G.F.J. 2012b. Efectos de la Domesticación de Plantas en la Diversidad Fitoquímica, 10. *In: Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. Rojas, J.C. y Malo, E.A. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur. México. 253-267 pp.

- Bautista, S.J.A.; Cibrián, T.J.; Salomé, A.L.F.; Soto, H.R.M. y De la Cruz, D.E. 2017. Composición química del aroma de tallos y frutos de *Rhizalis baccifera* (J. Miller) Stearn. Revista Fitotecnia Mexicana. 40:45-54 pp.
- Bleeker, P.M.; Diergaarde, P.J.; Ament, K.; Guerra, J.; Weidner, M.; Schutz, S.; de Both, M.T.J.; Haring, M.A. and Schuurink, R.C. 2009. Plant Physiology. 151:925-935 pp.
- Bruce, T.J.A.; Aradottir, G.I.; Smart, L.E.; Martin, J.L.; Caulfield, J.C.; Doherty, A.; Sparks, C.A.; Woodcock, C.M.; Birkett, M.A.; Napier, J.A.; Jones, H.D. and Pickett, J.A. 2015. The first crop plant genetically engineered to release an insect pheromone for defence. Scientific Reports. 11:1-9 pp.
- Calyecac, C.H.G.; Cibrián, T.J.; López, C.J. y García, V.R. 2006. Emisores de los volátiles de atracción de *Trichobaris championi* Barber. Agrociencia. 40:655-663 pp.
- Calyecac, C.H.G.; Cibrián, T.J.; Soto, H.M. y García, V.R. 2007. Aislamiento e identificación de volátiles de *Physalis philadelphica* Lam. Agrociencia. 41:337-346 pp.
- Cárdenas, O.N.C.; González, C.M.M.; Figueroa, B.R.; Flores, M.A.; Romo, A.D.; Martínez, G.D.E.; Pérez, M.V. and Ramos, L.M.A. 2015. Composition of the essential oil of *Salvia ballotiflora* (Lamiaceae) and its insecticidal activity. Molecules. 20:8048-8059 pp.
- Chaverri, C. and Cicció, J.F. 2015. Leaf and fruit essential oil compositions of *Pimenta guatemalensis* (Myrtaceae) from Costa Rica. Revista de Biología Tropical. 63:303-311 pp.
- Cortez, M.E.; Rodríguez, C.F.G.; Martínez, C.J.L. y Macías, C.J. 2005. Tecnología de Producción y Manejo de la Mosca Blanca de la Hoja Plateada en el Cultivo de Soya en el Norte de Sinaloa. INIFAP-CIRNO, Campo Experimental Valle del Fuerte, Los Mochis, Sinaloa, México. Folleto Técnico Núm. 25. 52 p.
- Darshanee, H.L.C.; Ren, H.; Ahmed, N.; Zhang, Z.F.; Liu, Y.H. and Liu, T.X. 2017. Volatile mediated attraction of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* tomato and eggplant. Frontiers in Plant Science. 8:1-13 pp.

- Dicke, M. and Baldwin, I.T. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends in Plant Science*. 15:167-175 pp.
- Dong, F.; Fu, X.; Watanabe, N.; Su, X. and Yang Z. 2016. Recent Advances in the Emission and Functions of Plant Vegetative Volatiles. *Molecules*. 21:1-10 pp.
- Du, W.; Han, X.; Wang, Y. and Qin, Y. 2016. A primary screening and applying of plant volatiles as repellents to control whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) on tomato. *Scientific Reports*. 6:1-10 pp.
- Dudareva, N.; Klempien, A.; Muhlemann, J.K. and Kaplan, I. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*. 198:16-32 pp.
- Dudareva, N.; Pichersky, E. and Gershenzon, J. 2004. Biochemistry of plant volatiles. *Plant Physiology*. 135:1893-1902 pp.
- Estrella, P.J.C.; Gómez, V.J.C.; Céspedes, C.L.; Alarcón, J.; Cano, S.Z.; Reyes, G.A.; Cerbón, C.M.A. and Reyes, Ch.R. 2016. Volatile organic compounds from *Pachyrhizus ferrugineus* and *Pachyrhizus erosus* (Fabaceae) leaves. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*. 15:175-181 pp.
- Gish, M.; De Moraes, C.M. and Mescher, M.C. 2015. Herbivore-induced plant volatiles in natural and agricultural ecosystems: open questions and future prospects. *Insect Science*. 9:1-6 pp.
- González, Z.J.A.; González, S.H.M.; González, P.S.; Rosales, R.T. y Andrade, G.I. 2011. Microextracción en fase sólida de compuestos volátiles en albahaca (*Ocimum basilicum* L.). *Revista Acta Universitaria*. Universidad de Guanajuato. 21:17-22 pp.
- Heil, M. and Karban, R. 2010. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology and Evolution*. 25:137-144 pp.
- Heil, M. 2014. Herbivore-induced plant volatiles: targets, perception and unanswered questions. *New Phytologist*. 204:297-306 pp.

- Heredia, D.Y.; González, F.R.; Escalona, A.J.C.; García, D.J. y De la Vega, A.J. 2016. Influencia del medio de extracción en la composición de sustancias volátiles de las hojas de *Zanthoxylum pistacifolium* Griseb. Revista Cubana de Química. 28:490-506 pp.
- Hernandez, C.J.; Forter, B.; Moreira, X.; Heil, M. and Benrey, B. 2016. Induced floral and extrafloral nectar production affect ant-pollinator interactions and plant fitness. BIOTROPICA. 48:342-348 pp.
- Hijaz, F.; Nehela, Y. and Killiny, N. 2016. Possible role of plant volatiles in tolerance against huanglongbing in citrus. Plant Signaling and Behavior. 11:1-12 pp.
- Ignacimuthu, S.; Ward, A.R.; Sharma, H.C. and Paulraj, M.G. 2011. Herbivore induced plant volatiles: Their role in plant defense for pest management. Plant Signaling and Behavior. 6:1973-1978 pp.
- Kallenbach, M.; Oh, Y.; Eilers, E.J.; Veit, D.; Baldwin, I.T. and Schuman, M.C. 2014. A robust, simple, high-throughput technique for time-resolved plant volatile analysis in field experiments. The Plant Journal. 78:1060-1072 pp.
- Kroes, A.; Weldegergis, B.T.; Cappai, F.; Dicke, M. and van Loon, J.J.A. 2017. Terpenoid biosynthesis in arabidopsis attacked by caterpillars and aphids: effects of aphid density on the attraction of a caterpillar parasitoid. Oecologia. 185:699-712 pp.
- Laredo, A.E.I.; Martínez H.J.L.; Iliná A.; Guillen C.L. y Hernández C.F.D. 2017. Aplicación de ácido jasmónico como inductor de resistencia vegetal frente a patógenos. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas. 8:673-683 pp.
- Maag, D.; Erb, M.; Koellner, T.G. and Gershenzon, J. 2014. Defensive weapons and defense signals in plants: some metabolites serve both roles. Bioessays. 37:167-174 pp.
- Marín, L.J.C. y Céspedes, C.L. 2007. Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. Revista Fitotecnia Mexicana. 30:327-351 pp.

- Martinez, A. 2013. Introducción a la Ecología Química y su uso en el Manejo de Insectos Plaga en Sistemas Forestales, 17. *In: Manejo Integrado de Plagas Forestales*. Villacide, J. y Corley, J. (eds.). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Argentina. 1-14 pp.
- Materic, D.; Bruhn, D.; Turner, C.; Morgan, G.; Mason, N. and Gauci, V. 2015. Methods in plant foliar volatile organic compounds research. Applications in Plant Sciences. 3:1-13 pp.
- Meiners, T. 2015. Chemical ecology and evolution of plant-insect interactions: a multitrophic perspective. *Insect Science*. 8:1-7 pp.
- Mescher, M.C. and De Moraes, C.M. 2015. Role of plant sensory perception in plant–animal interactions. *Journal of Experimental Botany*. 66:425-433 pp.
- Michereff, M.F.F.; Laumann, R.A.; Borges M.; Michereff, F.M.; Diniz, I.R.; Neto, A.L.F. and Moraes, M.C.B. 2011. Volatiles Mediating a plant-herbivore-natural enemy interaction in resistant and susceptible soybean cultivars. *Journal of chemical ecology*. 37:273-285 pp.
- Mofikoya, A.O.; Kim, T.H.; El-Raheem, A.M.A.; Blande, J.D.; Kivimaenpaa, M. and Holopainen, J.K. 2017. Passive adsorption of volatile monoterpene in pest control: aided by proximity and disrupted by ozone. *Journal of Agricultural Food Chemistry*. 65:9579-9586 pp.
- Moraes, M.C.B.; Pareja, M.; Laumann, R.A. and Borges, M. 2008. The Chemical volatiles (semiochemicals) produced by neotropical stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*. 37:489-505 pp.
- Ochoa, E.X.M.; Cantúa, A.J.A.; Aguilera, M.N.A. y Montoya, C.L. 2011. Guía para producir soya en el sur de Sonora. INIFAP-CIRNO, Campo Experimental Norman E. Borlaug, Ciudad Obregón, Sonora, México. Folleto para productores Núm. 41. 32 p.
- Panighel, A. and Flamini, R. 2014. Applications of solid-phase microextraction and gas chromatography/mass spectrometry (SPME-GC/MS) in the study of grape and wine volatile compounds. *Molecules*. 19:21291-21309 pp.

- Peñaflor, M.F.G.V. and Bento, J.M.S. 2013. Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture. *Neotropical Entomology*. 42:331-343 pp.
- Pickett, J.A. and Khan, Z.R. 2016. Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture : successes and challenges. *New Phytologist*. 212:856-870 pp.
- Ponzio, C.; Gols, R.; Pieterse, C.M.J. and Dicke, M. 2013. Ecological and phytohormonal aspects of plant volatile emission in response to single and dual infestations with herbivores and phytopathogens. *Functional Ecology*. 27:587-598 pp.
- Quintana, R.E.; Morales, V.A.T.; Molina, T.J.; Adame, A.R.M.; Acosta, G.J.A. and Heil, M. 2014. Plant volatiles cause direct, induced and associational resistance in common bean to the fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. *Journal of Ecology*. 103:250-260 pp.
- Raffo, A.; Masci, M.; Moneta, E.; Nicoli, S.; del Pulgar, J.S. and Paoletti, F. 2018. Characterization of volatiles and identification of odor-active compounds of rocket leaves. *Food Chemistry*. 240:1161-1170 pp.
- Rodrigues, H.V.; Marques, F.A.; Navarro da Silva, M.A.; Annies, V.; Helena, B.; Sales, M.B.H.L.N. and Fernandes, S.M.F.G. 2014. Noctuidae-induced plant volatiles: current situation and prospects. *Química Nova*. 37:1663-1669 pp.
- Scala, A.; Allmann, S.; Mirabella, R.; Haring, M.A. and Schuurink, R.C. 2013. Green Leaf Volatiles: A Plant's Multifunctional Weapon against Herbivores and Pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*. 14:17781-17811 pp.
- Schettino, M.; Grasso, D.A.; Weldegergis, B.T.; Castracani, C.; Mori, A.; Dicke, M.; Van Lenteren, J.C. and Van Loon, J.J.A. 2017. Response of a predatory ant to volatiles emitted by aphid and caterpillar-infested cucumber and potato plants. *Journal of chemical ecology*. 43:1007-1022 pp.

- Sharma, H.C.; Ward, A.R.; Paulraj, M.G.; Ahmad, T.; Buhro, A.H.; Hussain, B. and Ignacimuthu, S. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling and Behavior*. 7:1306-1320 pp.
- Souza, S.E.A.; Giovanni, S.; Jorge, N.C.; Hoffmann, C.; dos Santos, I.R.M.; Zini, C.A. and Soares, G.L.G. 2017. Development of a HS-SPME-GC/MS protocol assisted by chemometric tools to study herbivore-induced volatiles in *Myrcia splendens*. *Talanta*. 17:9-20 pp.
- Shi, X.; Chen, G.; Tian, L.; Peng, Z.; Xie, W.; Wu, Q.; Wang, S.; Zhou, X. and Zhang, Y. 2016. The salicylic Acid-mediated release of plant volatiles affects the host choice of *Bemisia tabaci*. *International Journal of Molecular Sciences*. 17:1-12 pp.
- Stam, J.M.; Kroes, A.; Li, Y.; Gols, R.; van Loon, J.J.A.; Poelman, E.H. and Dicke, M. 2014. Plant Interactions with multiple insect herbivores: from community to genes. *Annual review of plant biology*. 65:689-713 pp.
- Stenberg, J.A.; Heil, M.; Ahman, I. and Björkman, C. 2015. Optimizing Crops for Biocontrol of Pests and Disease. *Trends in Plant Science*. 20:698-712 pp.
- Torres, G.G.; Montes, H.S. y Espinosa, G.F.J. 2009. Patrones de variación y distribución geográfica en fenotipos químicos foliares de *Persea americana* var. *drymifolia*. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 32:19-30 pp.
- Tosh, C.R. and Brogan, B. 2015. Control of tomato whiteflies using the confusion effect of plant odours. *Agronomy for Sustainable Development*. 35:183-193 pp.
- Vázquez, C.C.F.; Valiente, B.J.I.; Caballero, M.P.; Mújica, P.H.; Rodríguez, R.J. and Welti, C.J. 2015. Kinetic and statistical criteria for the selection of conditions of extraction of volatile compounds of piquin pepper (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*). *Revista Mexicana de Ingeniería Química*. 14:231-241 pp.
- Vidal, D.M.; Fávaro, C.F.; Guimarães, M.M. and Zarbin, P.H.G.; 2016. Identification and synthesis of the male-produced sex pheromone of the soldier beetle *Chauliognathus fallax* (Coleoptera: Cantharidae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*. 27:1506-1511 pp.

- Vivaldo, G.; Masi, E.; Taiti, C.; Caldarelli, G. and Mancuso, S. 2017. The network of plants volatile organic compounds. *Scientific Reports*. 7:1-17 pp.
- Zhang, P.J.; Huang, F.; Zhang, J.M.; Wei, J.N. and Lu, Y.B. 2015. The mealybug *Phenacoccus solenopsis* suppresses plant defense responses by manipulating JA-SA crosstalk. *Scientific Reports*. 5:1-7 pp.
- Züst[†], T. and Agrawal, A.A. 2016. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids. *Nature Plants*. 2:1-9 pp.

ARTÍCULO 2

Preferencia de Oviposición de Mosca Blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius)¹ en Dos Genotipos de Soya y Liberación de Volátiles

Jesús Antonio Cantúa Ayala², Alberto Flores Olivas^{2*}, José Humberto Valenzuela Soto³, Yolanda Rodríguez Pagaza², Francisco Daniel Hernández Castillo², Pedro Figueroa López⁴, Jorge Molina Torres⁵ y Enrique Ramírez Chávez⁵

Resumen. El cultivo de soya *Glycine max* (L.) en campo es altamente susceptible a la infestación por mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius). El fitomejoramiento ha permitido encontrar variedades tolerantes a la infestación de *B. tabaci*. En este sentido, el presente estudio se evaluó la preferencia de oviposición de mosca blanca en dos genotipos de soya y se obtuvo el perfil de compuestos volátiles presentes en plantas sanas. El promedio de huevecillos por cm² fue de 4.1 a 13.7 en la variedad Nainari y de 15.1 a 28.4 en la línea experimental; el promedio de la densidad de tricomas por mm² fue de 6.5 en la variedad Nainari y 6.8 en la línea experimental; el promedio de longitud de tricomas en la variedad Nainari fue de 311 micras y en la línea experimental fue de 342. En dos genotipos de soya variedad Nainari y una línea experimental, por medio de microextracción en fase sólida y cromatografía de gases-espectrometría de masas, se obtuvo el perfil de compuestos volátiles: cis-3-Hexenyl acetate; cis-3-Methyl-1,3-Pentadiene; 4-Methyl-1,3-pentadiene; cis-3-Hexenyl valerate; cis-2-Hexen-1-ol; 9-Ethyl-9-heptyloctadecane; Tetradecane; Tridecane y 2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)-4-(1-oxopropyl) phenol. En plantas infestadas con huevecillos y ninfas de mosca blanca, en la variedad Nainari fueron determinados 8 compuestos y 7 en la línea experimental: M-Xilene; 1-Octen-3-ol; D-Limonene; Cedrene; Propanoic acid, 2-methyl-, 2-methylpropyl ester; 3-methylnonane; Longifolene; Caryophyllene; 2,5-Cyclohexadiene-1,4-dione, 2,6-bis(1,1-dimethylethyl)-; Alpha-Farnesene; Pentanoic acid, 2,2,4-trimethyl-3-carboxyisopropyl, isobutyl ester y 2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)-4-(1-oxopropyl) phenol. Las diferencias en el perfil de compuestos volátiles en

plantas sanas de Nainari podrían explicar un posible efecto de repelencia en oviposición.

Introducción

La soya *Glycine max* (L.) es la oleaginosa más utilizada en el mundo, principalmente por su alto contenido de proteína en su grano con un 40% y una cantidad de aceite del 20% (FAO 2018). En México, en el año 2017 se produjeron 385,617 toneladas de soya, equivalentes aproximadamente al 5.0 % del consumo total nacional para ese año (SIAP 2018).

Mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) es la plaga más importante en el cultivo de soya en el noroeste de México, sus ataques pueden ocasionar daños severos hasta la destrucción total del cultivo (Cortez et al. 2005); esto se tiene reportado desde 1994 en la región del sur de Sonora, México, cuando el ataque de esta especie causó la salida del cultivo de soya y ajonjolí del calendario de cultivo del Valle del Yaqui, esto a causa de ser una especie con una gran capacidad reproductiva y muy difícil de controlar tanto por medios químicos como biológicos (Ochoa et al. 2011).

En este sentido, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ha liberado las variedades de soya Cajeme, Nainari y Esperanza que toleran el ataque directo de mosca blanca. También ha sido liberada la variedad Guayparime S-10, mostrando resistencia al daño de mosca blanca y a geminivirus (Fregoso y Baltazar 2014, Rodríguez et al. 2017). Sin embargo, hasta la fecha no se ha estudiado cuál sería el mecanismo involucrado en la tolerancia de estas variedades de soya hacia mosca blanca.

Por otro lado, considerando que las plantas producen y emiten numerosos compuestos volátiles, donde su importancia radica en que pueden actuar como señales para otros organismos, y aún para la misma planta; además, sirven a las plantas para: reproducción, atraer polinizadores, dispersores de semillas o como defensa para repeler insectos o atraer enemigos naturales de herbívoros. También pueden ser explotados en las estrategias de un manejo integrado de plagas, como incrementar el control

biológico con el fin de mejorar en el control de plagas en los cultivos para minimizar las cantidades de insecticidas utilizado para su control (Marín y Céspedes 2007, Ward et al. 2012, Peñaflor y Bento 2013). En esta directriz, Boué et al. 2003 encontraron diferentes compuestos volátiles en semilla de soya, utilizando microextracción en fase sólida y cromatografía de gases-espectrometría de masas.

Por tal motivo, el objetivo del presente estudio fue determinar la preferencia de ovoposición de mosca blanca en dos genotipos de soya y obtener el perfil de compuestos volátiles presentes en plantas sanas e infestadas.

Materiales y Métodos

Ubicación del experimento. Siembra, crecimiento vegetativo e infestación de plantas de soya con mosca blanca, se realizó en invernaderos del Centro de Investigación en Química Aplicada (CIQA), Saltillo, Coahuila, México.

Plantas de soya y mosca blanca. Los genotipos de soya utilizados fueron la variedad Nainari y una línea experimental, material obtenido del programa de mejoramiento genético del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), campo experimental Norman E. Borlaug, Ciudad Obregón, Sonora, México. Las semillas fueron sembradas en charolas de germinación y posteriormente fueron trasplantadas cuatro plántulas en macetas de plástico con capacidad de 1 L, en una mezcla de sustrato comercial orgánico-inorgánico (Peat Moss-perlita), en una relación 3:1. El crecimiento vegetativo se desarrolló en invernadero de baja tecnología, bajo condiciones de temperatura de 22 ± 8 °C. No se realizó fertilización y se mantuvo la humedad en las plantas a capacidad de campo, no hubo presencia de plagas o enfermedades durante el desarrollo vegetativo. La colonia de mosca blanca se obtuvo de poblaciones en cultivos comerciales del sur de Sonora, y se mantuvo su reproducción en plantas de soya en invernadero.

Ensayo de Preferencia de Oviposición y Densidad de Tricomas.

Preferencia de oviposición. Se realizaron tres ensayos con cuatro repeticiones, cada repetición consistió de cuatro plantas en una maceta de plástico. Las macetas con las plantas fueron espaciadas 10 cm unas de otras para evitar el contacto entre las hojas; se distribuyeron al azar en una jaula de plástico (1 m de ancho x 1 m de alto x 2 m de largo) cubierto por todos lados con tela antiáfido. La infestación con adultos de mosca blanca se realizó cuando las plantas de soya estaban en la etapa vegetativa V2-V3. Se colectaron 800 adultos sin sexar de mosca blanca, utilizando un aparato succionador bucal fabricado exprofeso; fueron liberados en la caja con plantas para que tuvieran la elección de ovipositar en los dos genotipos por un tiempo de 7 días y posteriormente fueron retirados. Catorce días después de la infestación fue colectado el trifolio correspondiente al segundo nudo del tallo de la planta, y con la ayuda de un microscopio estereoscopio OLYMPUS SZ51 se realizó el conteo de huevecillos por cm^2 .

Densidad de tricomas. Se realizó un ensayo con cuatro repeticiones, cada repetición consistió de cuatro plantas en una maceta de plástico. Cuando las plantas de soya estaban en la etapa vegetativa V2-V3, se contabilizó y midió la longitud de tricomas por mm^2 en la parte media del envés del trifolio correspondiente al segundo nudo del tallo de la planta. La densidad de tricomas fue calculada como el promedio de tricomas presentes. El número de tricomas se contabilizó utilizando un microscopio estereoscopio OLYMPUS SZ51; y la longitud de tricomas se determinó, utilizando un microscopio compuesto OLYMPUS CX21LED acoplado a una cámara Eye-Piece Camera AM4023X, departamento de parasitología agrícola, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN).

Ensayo de Obtención del Perfil de Compuestos Volátiles.

Se realizaron cuatro colectas de compuestos volátiles a temperatura de 25 ± 5 °C. Variedad Nainari y línea experimental; plantas sanas en etapa vegetativa V2-V3 y plantas en etapa vegetativa V6-V7 infestadas con huevecillos y ninfas de mosca blanca.

Microextracción en fase sólida (MEFS). En una caja de acrílico se depositaron cuatro macetas, cada una con cuatro plantas de soya. En una parte lateral de la caja se colocó un ventilador para originar una corriente de aire, y en el otro extremo se colocó la fibra para que adsorbiera los compuestos volátiles emitidos por las plantas. La colecta de los compuestos volátiles se realizó utilizando fibras grises (SUPELCO) 50/30 μm (DVB/CAR/PDMS) por un periodo de 15 horas; posteriormente se retiró la fibra con los compuestos volátiles adsorbidos y se depositó en un desecador para trasladarla al equipo de cromatografía de gases-espectrometría de masas (CG-EM).

Cromatografía de gases-espectrometría de masas. Los compuestos volátiles aislados por MEFS de las plantas de soya, se analizaron en un equipo Agilent Technologies 7890A GC system., equipado con una columna HP-FFAP (columna capilar 30 m de largo, 0.25 mm de diámetro y 0.25 μm de espesor). Las condiciones empleadas durante el análisis de las muestras fueron: temperatura del inyector y del detector de 180 °C y 230 °C respectivamente. Se estableció una temperatura inicial del horno de 30 °C, hasta llegar a una temperatura final de 230 °C. El gas acarreador fue helio grado cromatográfico (INFRA S.A.), con un flujo de 0,8 mL/min. Se insertó la fibra en el puerto de inyección del cromatógrafo de gases con un tiempo de desorción de 15 minutos y lectura total de 30 minutos. Los compuestos volátiles de soya se identificaron por comparación espectral de los picos del cromatograma de iones totales de las muestras, con los compuestos de referencia de la biblioteca NIST11 instalada en el MassHunter CG-EM.

La técnica de microextracción en fase sólida, cromatografía de gases-espectrometría de masas (CG-EM) e identificación de compuestos volátiles, se realizaron en el laboratorio de Fitobioquímica del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN (CINVESTAV), unidad Irapuato, Guanajuato, México.

Análisis Estadístico.

Los resultados de preferencia de oviposición de *B. tabaci*, de longitud y cantidad de tricomas en las dos variedades de soya fueron evaluados estadísticamente por pares con la prueba *t* (*t*-test) de medias individuales (GraphPad Prism version 5 for Windows, GraphPad Software, La Jolla, California USA).

Resultados y Discusión

Para los tres ensayos de preferencia de oviposición de libre elección, el promedio obtenido de huevecillos por cm² fue menor en la variedad Nainari, que en la línea experimental. En el ensayo 1 fue de 13.7 y 28.4, ensayo 2 de 4.1 y 15.1, ensayo 3 de 4.3 y 19.1 en la variedad Nainari y línea experimental, respectivamente (Fig. 1). Estos resultados fueron altamente significativos estadísticamente en los tres diferentes bioensayos.

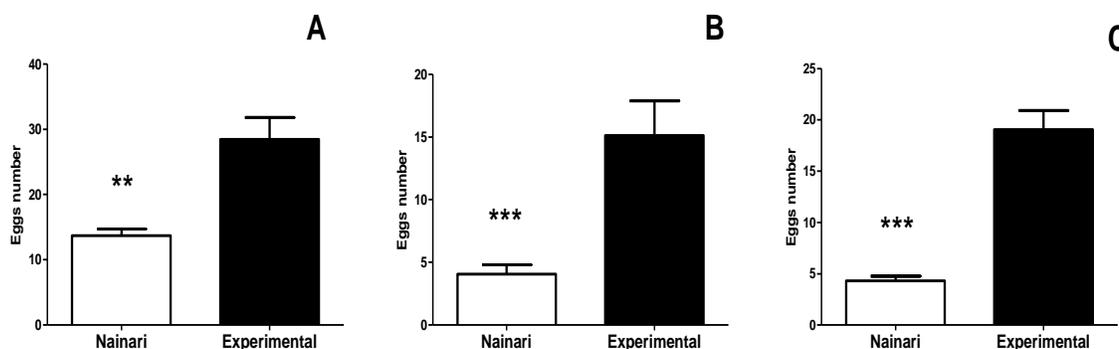
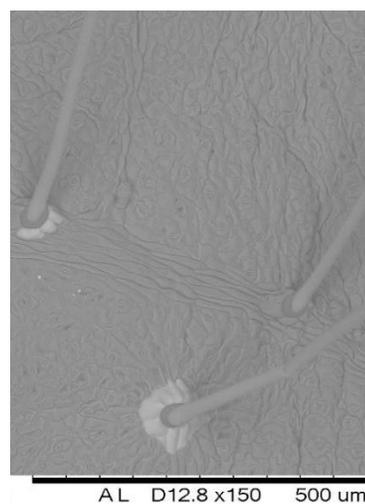
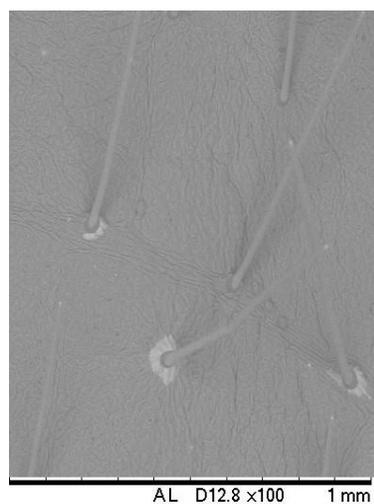


Fig. 1. Promedio de preferencia de oviposición de mosca blanca en dos genotipos de soya. A) Agosto 2017; B) Marzo 2018 y C) Octubre 2018. Promedio de huevecillos ± SE, *n*= 4.

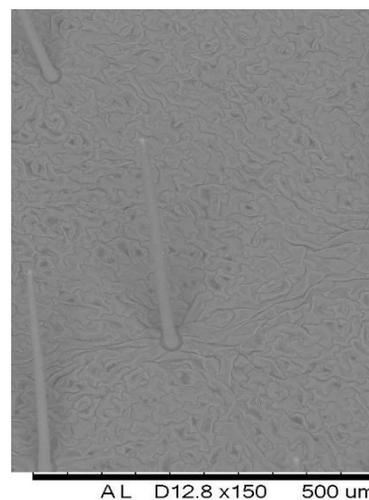
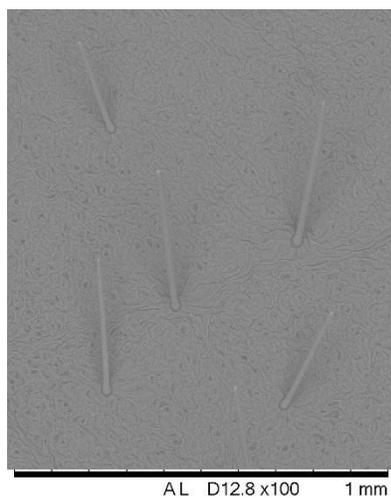
Estos resultados nos respaldan lo reportado por (Fregoso y Baltazar 2014, Rodríguez et al. 2017), quienes mencionan a la variedad Nainari como tolerante a mosca blanca. Se observó que a menor temperatura en los ensayos: A) (19.2 ± 8 °C), B) (16.1 ± 8 °C) y C) (19.1 ± 8 °C); disminuye la

oviposición de huevecillos en los dos genotipos evaluados, por lo que se considera que las temperaturas influyen directamente en la oviposición de mosca blanca. Sin embargo, en estos tres bioensayos se demuestra que la preferencia de oviposición de mosca blanca resulta menor en la variedad Nainari y estadísticamente significativa.

La densidad de tricomas presente en la parte media del envés del trifolio de los dos genotipos, en promedio fue de 6.5 y 6.8 en la variedad Nainari y en la línea experimental, respectivamente (Fig. 2). La longitud de tricomas fue ligeramente superior en la línea experimental que en la variedad Nainari, con promedios de 342 y 311 micras respectivamente (Fig. 3).



A



B

Fig. 2. Electron-micrografía de tricomas presentes en la parte media del envés de trifolios en dos Genotipos de soya. A) Variedad Nainari, B) línea experimental. Laboratorio de microscopia electrónica, Parasitología Agrícola-UAAAN.

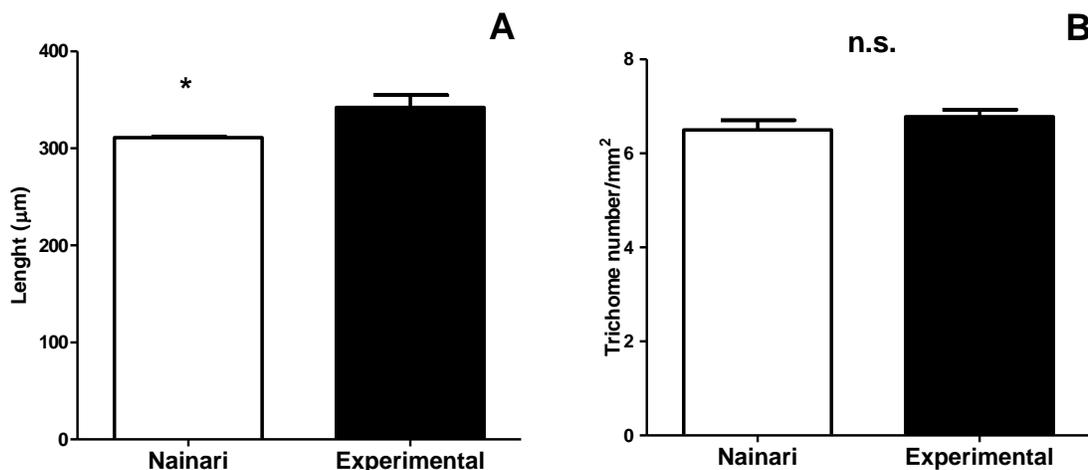


Fig. 3. Longitud de tricomas en dos genotipos de soya (A) y cantidad de tricomas/ mm^2 (B).

La densidad y longitud de los tricomas generalmente se consideran uno de los mecanismos involucrados en la susceptibilidad o resistencia de los genotipos de soya al ataque de la mosca blanca. Vieira et al. (2011), en estudios realizados determinó que la gran cantidad y más largos tricomas en las hojas del genotipo de soya IAC Holambra Stewart, pueden ser rasgos importantes para la colonización de insectos, ayudando a los adultos a permanecer en la superficie de la hoja y evitar ser arrastrados por el viento.

En otro estudio se menciona que el establecimiento de mosca blanca en genotipos de soya, puede estar relacionado con el alto número de tricomas en las hojas, aunque también otros factores pueden influir en su establecimiento (Baldin et al. 2017). También en estudios realizados en berenjena *Solanum melongena*, en análisis químicos de hojas, revelaron que la variedad altamente susceptible poseía una mayor concentración de nitrógeno, glucosa, aminoácidos y bajo contenido de humedad; la variedad resistente poseía alta

cantidad de componentes fenólicos. Concluyen que la combinación de nutrición y químicos defensivos, están asociados con el establecimiento de ninfas y adultos de la mosca blanca en plantas de berenjena (Hasanuzzaman et al. 2018).

Sin embargo, los resultados similares obtenidos en densidad y longitud de tricomas en los dos genotipos evaluados, sugieren que las diferencias en oviposición de mosca blanca no están directamente asociadas a la densidad y longitud de tricomas para cada genotipo de soya evaluado. Por lo tanto, las diferencias encontradas en preferencia de oviposición, pueden deberse a otros mecanismos inducidos en la planta que aún no hemos contemplado.

La mosca blanca es una de las plagas de cultivos más importantes en el mundo, porque manipula la señalización de defensa de las plantas. Con la infestación de mosca blanca, las plantas producen ácido salicílico que actúa como defensas para patógenos; en contraste, las defensas dependientes del ácido jasmónico se suprimen gradualmente, haciendo que las plantas sean más susceptibles a los insectos, incluidas la mosca blanca. Así también, las plantas responden al ataque de insectos con la liberación de una mezcla de compuestos volátiles inducidos (Zhang et al. 2019). Utilizando microextracción en fase sólida y cromatografía de gases-espectrometría de masas, fueron capturados diferentes compuestos volátiles en plantas sanas de soya (Cuadro 1). Fueron determinados 5 compuestos en la variedad Nainari y en la línea experimental.

Cuadro 1. Perfil de Compuestos Volátiles de Soya en Planta Sanas.

No.	Compuesto*	RT (min)	Variedad Nainari	Línea Experimental	% del total
1	cis-3-Hexenyl acetate	6.17		+++	15.96
2	cis-3-Methyl-1,3- Pentadiene	6.29		+++	24.73
3	4-Methyl-1,3-pentadiene	6.46	+++		8.30
4	cis-3-Hexenyl valerate	6.59	+++		9.54

5	cis-2-Hexen-1-ol	8.46	++		1.80
6	9-Ethyl-9-heptyloctadecane	10.5	++		1.23
7	Tetradecane	10.51		++	1.67
8	Tridecane	11.32		++	0.95
9	2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)-4-(1-oxopropyl) phenol	16.10	++	++	2.21

* Compuestos comparados en NIST (NIST, 2019). RT (tiempo de retención). + área del pico 10^5 , ++ área 10^6 , +++ área 10^7 .

Los compuestos identificados fueron comparados con reportes realizados en soya y en otras plantas. Schlaeger et al. (2018), realizaron pruebas con olfatómetro para evaluar la respuesta conductual de mosca blanca (*B. tabaci*) hacia compuestos orgánicos volátiles producidos por plantas, obteniéndose diferentes resultados: repelencia o evitación hacia (*R*)-Limonene y Limonene; de preferencia con (*R*)-Limonene; (*E*)-Caryophyllene y Limonene; de atracción hacia 3-Hexen-1-ol (cis-3-Hexenyl acetate) y Limonene y otros compuestos; sugieren realizar más investigaciones en el sistema olfativo de mosca blanca para identificar compuestos volátiles que puedan ser usados en su control. Por otro lado, Tetradecano es conocido como atrayente de parasitoides; Silveira et al. (2018), mencionan que avispas parasitoides *Encarsia desantisi* fueron atraídas por la mezcla de volátiles defensivos sintéticos, que imitaban a plantas de melón infestadas de mosca blanca *B. tabaci*, induciendo defensas en plantas de melón y mediando en interacciones tritóficas.

En plantas de la variedad Nainari y de la línea experimental, infestadas con huevecillos y ninfas de mosca blanca, fueron determinados 8 compuestos en la variedad Nainari y 7 en la línea experimental; siendo comunes tres compuestos: M-Xilene, 1-Octen-3-ol y 2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)-4-(1-oxopropyl) phenol (Cuadro 2).

Cuadro 2. Perfil de Compuestos Volátiles de Soya en Plantas Infestadas.

No	Compuesto	RT (min)	Variedad Nainari	Línea Experiment al	% del total
1	M-Xilene	4.32	+	++	0.35
2	1-Octen-3-ol	5.99	+++	++++	8.48
3	D-Limonene	6.18		+++	11.43
4	Cedrene	12.22	++		0.79
5	Propanoic acid, 2-methyl-, 2-methylpropyl ester	12.46	+++		4.26
6	3-methylnonane	12.59	++		3.21
7	Longifolene	12.72	++		2.43
8	Caryophyllene	12.94		++	0.72
9	2,5-Cyclohexadiene-1,4- dione, 2,6-bis(1,1- dimethylethyl)-	13.77	+		2.33
10	Alpha-Farnesene	14.67		++	2.10
11	Pentanoic acid, 2,2,4- trimethyl-3- carboxyisopropyl, isobutyl ester	15.67		++	4.82
12	2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)- 4-(1-oxopropyl) phenol	16.12	+++	++	4.73

* Compuestos comparados en NIST (NIST, 2019). RT (tiempo de retención). + área 10^5 , ++ área 10^6 , +++área 10^7 , ++++ área 10^8 .

En plantas de los dos genotipos infestadas con huevecillos y ninfas de mosca blanca, se incrementó la cantidad de compuestos identificados. Boué et al. (2003), en semillas de soya de distintas etapas de madurez, encontraron el compuesto 1-Octen-3-ol usando microextracción en fase sólida. El compuesto 1-Octen-3-ol tiene propiedad de localización de hospederos por la chinche

kudzu *Megacopta cribrari* en soya, por lo que podría ser evaluado en estudios posteriores en campo para un manejo integral de la plaga *M. cribrari* (Yang et al. 2019).

También Michereff et al. (2011), determinó alta producción de compuestos volátiles α -farneseno, en estudios realizados sobre volátiles emitidos por el daño de herbívoros en plantas resistentes, comparado con plantas susceptibles de soya. En experimentos de laboratorio, con una variedad de trigo *Triticum aestivum* L., (E) - β -farneseno (E β f), es usado en un nivel tritrófico, para repeler poblaciones de áfidos *Sitobion avenae* (Fabricius), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Metopolophium dirhodum* (Walker); al aumentar la búsqueda de alimento para un enemigo natural de los pulgones, el parasitoide *Aphidius ervi* (Bruce et al. 2015).

El compuesto 2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)-4-(1-oxopropyl) phenol, fue determinado en la variedad Nainari y línea experimental, en plantas intactas e infestadas con huevecillos y ninfas de mosca blanca; existen reportes de su presencia en *Toona sinensis* (A. Juss.) Roem., el cual es utilizado en la medicina tradicional china (Mu et al. 2007). Aunque en nuestros ensayos el compuesto fue detectado en todos los análisis, podemos decir que no interviene en la respuesta de soya a mosca blanca.

Este estudio abre la posibilidad de realizar otras investigaciones que involucren experimentos con tubos de Y en el olfatómetro con volátiles por separado, además con estudios de electroantenografía pudieran determinar la función del volátil en el adulto de mosca blanca para determinar el rol específico que tienen los compuestos identificados, pudiendo ser repelencia, atrayente o relación planta-patógeno o planta-planta. Es importante señalar que los genotipos de soya con algún tipo de resistencia o repelencia a mosca blanca, pueden ser usados como herramienta en un programa integrado de plagas o como fuente de resistencia en programas de fitomejoramiento.

En conclusión, la preferencia de oviposición de *Bemisia tabaci* (Gennadius) es menor en el genotipo de soya variedad Nainari que en la línea experimental. La longitud y densidad de tricomas presentes en genotipos de

soya variedad Nainari y una línea experimental, no están asociados a las diferencias de oviposición de mosca blanca.

El perfil de compuestos volátiles en plantas sanas muestra diferencias cualitativas en los compuestos detectados entre las dos variedades de soya, quizás se puede especular que estas diferencias pudieran estar involucradas en la preferencia de oviposición. Por otro lado, al momento de realizar infestaciones en ambas variedades se encontró diferencias entre compuestos emitidos como respuesta hacia el insecto, quizás estos compuestos pudieran estar siendo biosintetizados por alguna ruta de respuesta defensiva en el cultivo de soya.

Con el propósito de ampliar y complementar la información obtenida de los compuestos volátiles en los dos genotipos de soya, se recomienda realizar investigaciones posteriores de los compuestos volátiles, para dirigir la información obtenida hacia otras posibles aplicaciones.

Referencias Citadas

- Baldin, E.L.L., P.L. Cruz, R. Morando, I.F. Silva, J.P.F. Bentivenha, L.R.S. Tozin, and T.M. Rodrigues. 2017. Characterization of Antixenosis in Soybean Genotypes to *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) Biotype B. *Journal of economic entomology*. 110: 1869-1876.
- Boué, M.S., Y.S. Shih, H.C. Carter-Wientjes, and E.T. Cleveland. 2003. Identification of Volatile Compounds in Soybean at Various Developmental Stages Using Solid Phase Microextraction. *Journal of agricultural and food chemistry*. 51: 4873-4876.
- Bruce, T.J.A., G.I. Aradottir, L.E. Smart, J.L. Martin, J.C. Caulfield, A. Doherty, C.A. Sparks, C.M. Woodcock, M.A. Birkett, J.A. Napier, H.D. Jones, and J.A. Pickett. 2015. The first crop plant genetically engineered to release an insect pheromone for defence. *Scientific Reports*. 5: 11183.
- Cortez, M.E., C.F.G. Rodríguez, C.J.L. Martínez, y C.J. Macías. 2005. *Tecnología de Producción y Manejo de la Mosca Blanca de la Hoja*

- Plateada en el Cultivo de Soya en el Norte de Sinaloa. INIFAP-CIRNO. Campo Experimental Valle del Fuerte. Folleto Técnico Núm. 25. Los Mochis, Sinaloa, México. 52.
- FAO, 2018. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>. Consultado el 29 de noviembre de 2018.
- Fregoso, T.L.E., y B.J.C. Baltazar. 2014. Avances de evaluación de variedades de soya para el ciclo primavera-verano en Santiago Ixcuintla, Nayarit. INIFAP-CIRPAC. Campo Experimental Santiago Ixcuintla. Folleto Técnico Núm. 26.
- Hasanuzzaman, A.T.M., M.N. Slam, F.H. Liu, H.H. Cao, and T.X. Liu. 2018. Leaf Chemical Compositions of Different Eggplant Varieties Affect Performance of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) Nymphs and Adults. *Journal of economic entomology*. 111: 445-453.
- Marín, L.J.C., y C.L. Céspedes. 2007. Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista fitotecnia mexicana*. 30: 327-351.
- Michereff, M.F.F., R.A. Laumann, M. Borges, F.M. Michereff, I.R. Diniz, A.L.F. Neto, and M.C.B. Moraes. 2011. Volatiles mediating a plant-herbivore-natural enemy interaction in resistant and susceptible soybean cultivars. *Journal of chemical ecology*. 37: 273-285.
- Mu, R., X. Wang, S. Liu, X. Yuan, S. Wang, and Z. Fan. 2007. Rapid Determination of Volatile compounds in *Toona sinensis* (A. Juss.) Roem. by MAE-HS-SPME followed by GC-MS. *Chromatographia*. 65: 463-467.
- NIST, 2019. National Institute of Standards and Technology. U.S. Department of Commerce. 2019. <https://webbook.nist.gov/chemistry/name-ser/>. Consultado el 17 de agosto del 2019.
- Ochoa, E.X.M., A.J.A. Cantúa, M.N.A. Aguilera, y C.L. Montoya. 2011. Guía para producir soya en el sur de Sonora. INIFAP-CIRNO. Campo Experimental Norman E. Borlaug. Folleto para productores Núm. 41. Ciudad Obregón, Sonora, México. 32.

- Peñaflor, M.F.G.V., and J.M.S. Bento. 2013. Herbivore-Induced Plant Volatiles to Enhance Biological Control in Agriculture. *Neotropical entomology*. 42: 331-343.
- Rodríguez, C.F.G., S.P. Manjarrez, M.E. Cortez, A.R.H. Saucedo, H.V. Valenzuela, G.D. González, T.J.A. Garzón, y F.S. Velarde. 2017. Guayparime S-10, nueva variedad de soya resistente a mosca blanca y geminivirus para Sinaloa. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*. 8: 241-245.
- SIAP, 2018. Servicio de Información Agrícola y Pecuaria. Avance de Siembras y Cosechas Resumen nacional por estado de Sonora. http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalCultivo.do. Consultado el 23 de noviembre del 2018.
- Schlaeger, S., J.A. Pickett, and M.A. Birkett. 2018. Prospects for management of whitefly using plant semiochemicals, compared with related pests. *Pest management science*. 74: 2405-2411.
- Silveira T.A., P.A. Sanches, L.C.F. Zazycki, T.C.L. Costa, M.F.G. Cabezas, A.P. Favaris, H.F. Goulart, J.M.S. Bento, and A.E.G. Santana. 2018. Phloem-feeding herbivory on flowering melon plants enhances attraction of parasitoids by shifting floral to defensive volatiles. *Arthropod plant interactions*. 12: 751-760
- Vieira, S.S., A.F. Bueno, M.I.C. Boff, R.C.O.F. Bueno, and C.B. Hoffman-Campo. 2011. Resistance of Soybean Genotypes to *Bemisia tabaci* (Genn.) Biotype B (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotropical entomology*. 40: 117-122.
- Ward, A.R., M.G. Paulraj, T. Ahmad, A.H. Buhro, B. Hussain, S. Ignacimuthu, and H.C. Sharma. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant signaling and behavior*. 7: 1306-1320.
- Yang, L., X.P. Hu, S. Allan, H. Alborn, and U.R. Bernier. 2019. Electrophysiological and Behavioral Responses of the Kudzu Bug, *Megacopta cribraria* (Hemiptera: Plataspidae) to Volatile Compounds

from Kudzu and Soybean Plants. *Journal of agricultural and food chemistry*. 67: 4177-4183.

Zhang, P.J., J.N. Wei, C. Zhao, Y.F. Zhang, C.Y. Li, S.S. Liu, M. Dicke, X.P. Yu, and T.C.J. Turlings. 2019. Airborne host–plant manipulation by whiteflies via an inducible blend of plant volatiles. *PNAS*. 116: 7387-7396.

CONCLUSIÓN GENERAL

Los compuestos orgánicos volátiles de las plantas son productos o subproductos de rutas metabólicas primarias. En base a su origen biosintético, los compuestos orgánicos volátiles se dividen en cuatro principales vías metabólicas: del shikimato-fenilalanina, del ácido mevalónico (MVA), del metileritritol fosfato (MEP) y de la lipoxigenasa (LOX). En el contexto internacional y en México, la extracción e identificación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas, se realiza mayormente por microextracción en fase sólida y cromatografía de gases y espectrometría (MEFS-CGEM).

En México, en la actualidad existen grupos de investigadores en universidades y centros de investigación, trabajando en la determinación y aplicación de los compuestos orgánicos volátiles de las plantas.

La preferencia de oviposición de *Bemisia tabaci* (Gennadius) es menor en el genotipo de soya variedad Nainari que en la línea experimental. La longitud y densidad de tricomas presentes en genotipos de soya variedad Nainari y una línea experimental, no están asociados a las diferencias de oviposición de mosca blanca.

El perfil de compuestos volátiles en plantas sanas muestra diferencias cualitativas en los compuestos detectados entre las dos variedades de soya, quizás se puede especular que estas diferencias pudieran estar involucradas en la preferencia de oviposición. Por otro lado, al momento de realizar infestaciones en ambas variedades se encontró diferencias entre compuestos emitidos como respuesta hacia el insecto, quizás estos compuestos pudieran estar siendo biosintetizados por alguna ruta de respuesta defensiva en el cultivo de soya. De esta manera, se acepta la hipótesis “plantas de soya liberan compuestos volátiles en respuesta a infestaciones de mosca blanca”.

Con el propósito de ampliar y complementar la información obtenida de los compuestos volátiles en los dos genotipos de soya, se recomienda realizar investigaciones posteriores de los compuestos volátiles, para dirigir la información obtenida hacia otras posibles aplicaciones.