

Manual de Sistemas
Cuarentenarios para
Plagas Agrícolas
2016

A7

Mecanismos de defensa en las plantas

María Josefina Ruiz y María Teresa Vera

El contenido de este capítulo ha sido provisto por el o los autores arriba mencionado/s. La EEAOC no es responsable de las opiniones aquí vertidas.



ESTACIÓN EXPERIMENTAL
AGROINDUSTRIAL
OBISPO COLOBRES
Tucumán | Argentina

Universidad Nacional de Tucumán
FACULTAD DE AGRONOMÍA Y ZOOTECNIA
SECRETARÍA DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN



Introducción

Las plantas terrestres son fuente de alimento de al menos un millón especies de insectos de diversos grupos taxonómicos, los cuales utilizan varias estrategias alimenticias para obtener nutrientes de éstas. Es por ello que en plantas e insectos herbívoros coevolucionan el sistema de defensa (plantas) y el contraataque (insecto) en forma altamente sofisticada en lo que se llama una “carrera armamentista”. En este proceso, las plantas desarrollan mecanismos que reducen el consumo y los herbívoros desarrollan mecanismos para aumentarlo (Price 1997, Agrawal & Heil 2012). Las defensas que desarrollan las plantas pueden directas o indirectas, físicas, morfológicas o químicas y expresarse en forma constante o ante la presencia del herbívoro (Howe y Jander 2008). El conocimiento de estas defensas, así como la respuesta por parte del insecto, es utilizado con éxito para el manejo de plagas.

De acuerdo a Nuñez-Farfán *et al.* 2007, resistencia es la respuesta de la planta, inducida o constitutiva, contra el herbívoro para evitar o reducir el daño ocasionado. Estas respuestas tienen bases genéticas y presentan diferentes efectos en el desempeño, tanto de la planta como del enemigo (Rausher 1996, 2001; Rosenthal y Kotanen 1994; Stowe 1998; Strauss y Agrawal 1999, Vivanco *et al.* 2005). Los compuestos involucrados en los mecanismos de defensa químicos son sintetizados mediante diferentes vías metabólicas, no existentes en los animales. Como resultado, se producen grandes cantidades de compuestos químicos que en principio no presentan un rol específico o esencial en la planta. Al conjunto de estas vías metabólicas se las conoce como metabolismo secundario, y a sus productos como metabolitos secundarios. Estos metabolitos secundarios son los que intervienen en las interacciones ecológicas entre la planta y su ambiente. A diferencia de los metabolitos primarios, los secundarios, tienen una distribución restringida a solo una especie vegetal o a un grupo de ellas. Las concentraciones de estos productos varían incluso dentro de la planta, siendo mayores en las frutas y semillas (Hoy *et al.* 1998). Los compuestos que ejercen efectos repelentes, antinutritivos, o tóxicos sobre los herbívoros son comúnmente llamados defensas directas (Howe y Jander 2008). Los rasgos de las plantas que confieren resistencia a los insectos también pueden clasificarse de acuerdo a la manera en que se regulan, así entonces las defensas constitutivas son aquellas toxinas y otras barreras defensivas que son producidas por la

planta independientemente de que los herbívoros estén presentes mientras que las que se sintetizan frente a la presencia del insecto o del daño que este ocasione, se llaman defensas inducidas (Howe y Jander 2008).

Metabolitos secundarios

Muchas de las funciones de los metabolitos secundarios son aún desconocidas. El estudio de estas sustancias fue iniciado por químicos orgánicos del siglo XIX y de principios del siglo XX, que estaban interesados en estas sustancias por su importancia como drogas medicinales, venenos, saborizantes, pegamentos, aceites, ceras, y otros materiales utilizados en la industria. El proceso para obtener metabolitos secundarios de los extractos vegetales es variable; se pueden obtener extractos acuosos (Bautista *et al.* 2002) o polvos (Bautista *et al.* 2003), o utilizar disolventes para obtener diferentes compuestos según su polaridad (Abou-Jawdah *et al.* 2002). En la actualidad, estos compuestos son buscados como alternativa a los productos de síntesis para el control de plagas (Isman 2006). Dentro de los derivados de las plantas aromáticas, se encuentran los aceites esenciales, de gran interés en la actualidad por la amplia información que existe sobre su participación en las interacciones ecológicas, especialmente la interacción planta-insecto (revisado en Regnault-Roger *et al.* 2012).

Aceites esenciales

Un aceite esencial es una mezcla compleja de componentes volátiles y se produce en 17.500 especies de plantas aromáticas superiores que pertenecen en su mayoría a unas pocas familias, incluyendo Myrtaceae, Lauraceae, Lamiaceae y Asteraceae. La síntesis y acumulación de aceites esenciales se asocian con la presencia de estructuras secretoras complejas tales como tricomas glandulares (Lamiaceae), cavidades secretoras (Myrtaceae, Rutaceae) y los conductos de resina (Asteraceae, Apiaceae). Dependiendo de las especies consideradas, los aceites esenciales se almacenan en varios órganos de la planta como ser las flores (bergamota naranja, *Citrus bergamia* Risso y Poit), hojas (hierba de limón, *Citronela* spp.; eucalipto, *Eucalyptus* spp.), madera (madera de sándalo, *Santalum* spp.), raíces (vetiver, *Chrysopogon zizanioides* [L.] Roberty), rizomas (jengibre, *Zingiber officinale* Rosc., cúrcuma, *Curcuma longa* L.), frutos (anís, *Pimpinella anisum* L.; cítricos en general) y semillas (nuez moscada, *Myristica fragrans* Houtt).

Los componentes de los aceites esenciales pertenecen principalmente a dos grupos fitoquímicos: terpenoides (monoterpenos y sesquiterpenos de bajo peso molecular) y, en menor medida, fenilpropanoides. Los terpenoides son componentes importantes de los aceites esenciales. Los monoterpenos son biosintetizados a través de la vía del fosfato metil eritritol en los plastos, que produce el pirofosfato de 5-carbono y precursores isopentenil dimetilalil pirofosfato, que se condensan a través de pirofosfato sintetasa geraniol para dar monoterpenos (10-carbono). Aunque pirofosfato isopentenil puede transferir entre compartimientos, los monoterpenos y diterpenos tienden a formarse en el plástido, donde se producen ciclasas como el fenchane, bornano, camphane, tuyona, y estructuras pinano anillo. Los sesquiterpenos (15-carbono) se forman a través de la vía del mevalonato en el citosol. Los monoterpenos presentes en los aceites esenciales pueden contener terpenos que son hidrocarburos (α -pineno), alcoholes (mentol, geraniol, linalool, terpinen-4-ol, p-mentano-3,8-diol), aldehídos (cinamaldehído, cuminaldehído), cetonas (tuyona), éteres [1,8-cineol (= eucaliptol)], y lactonas (nepetalactona). Los sesquiterpenos tienen una amplia variedad de estructuras. Los compuestos aromáticos son menos comunes y se pueden mencionar al carvacrol y cuminaldehído (Bernards 2010). Por último, dentro de los aceites esenciales en cítricos, se encuentran las cumarinas.

La expresión fisiológica del metabolismo secundario de la planta puede ser diferente en las diferentes etapas de su desarrollo (Boege y Marquis 2005). Las proporciones de monoterpenos dependen del ritmo circadiano y la temperatura (Hansted *et al.* 1994; Raguso y Pichersky 1999) y varían según la fase de la planta (Clark y Menari 1981). Gershenzon *et al.* (2000) mostraron que el limoneno y la mentona son los principales monoterpenos presentes en las hojas más jóvenes de menta, el contenido de limoneno disminuye rápidamente con el desarrollo, mientras que la mentona incrementa y luego disminuye en etapas posteriores como el mentol se convierte en el componente dominante. La acidez del suelo y el clima (calor, fotoperiodo, humedad) afectan directamente el metabolismo secundario de la planta y la composición de los aceites esenciales (Regnault-Roger *et al.* 2012).

Actividad insecticida de los aceites esenciales sobre los artrópodos

La mayoría de los trabajos publicados en los últimos 40 años sobre toxicidad de aceites esenciales en insectos documentan un efecto inmediato ya sea

por toxicidad aguda o por repelencia (revisado en Regnault-Roger *et al.* 2012). La rápida acción de los monoterpenos contra algunas plagas indica un modo de acción neurotóxico y existe evidencia de la interferencia con el neuromodulador octopamina (Enan 2001; Kostyukovsky *et al.* 2002) en algunos aceites y con canales del ácido gamma-aminobutírico en otros (Priestley *et al.* 2003). Asimismo, los aceites esenciales así como sus compuestos pueden ser tóxicos para los insectos mediante diferentes vías de penetración: la sustancia ingresa a través de la cutícula del insecto (contacto), a través del sistema respiratorio (efecto fumigante, Shaaya *et al.* 1997; Pascual-Villalobos 2002; Negahban *et al.* 2006; Kordali *et al.* 2006; López *et al.* 2008) o a través del aparato digestivo (Prates *et al.* 1998; Pungitore *et al.* 2005ab). Otros afectan la fisiología nutricional de los insectos al actuar como antialimentarios. Además, muchos aceites han demostrado ser altamente efectivos por su acción repelente o como disuasivos de la oviposición (Ogendo *et al.* 2008; Nerio *et al.* 2009; Ukeh *et al.* 2009; Ioannou *et al.* 2012).

La eficacia de un aceite esencial varía en función de su perfil fitoquímico y del insecto sobre el cual se evalúa la actividad. Así entonces, el eugenol, abundante en el clavo de olor (*Eugenia caryophyllata* L.), o cinamaldehído, abundante en la canela (*Cinnamomum verum* J. Presl.), ejercen toxicidad ovicida, larvicida y adulticida sobre el gorgojo del frijol, *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera) e inhibe su reproducción (Regnault-Roger y Hamraoui 1995). López *et al.* (2011), demostraron la actividad insecticida de los aceites de varias especies del género *Tagetes* L. (Asteracea, Helenieade) sobre adultos de *C. capitata* y la actividad repelente de los aceites de *T. minuta* L. y *T. filifolia* Lag. en adultos de *Triatoma infestans* Klug. Es así como en una búsqueda por productos específicos para ciertas especies numerosos trabajos documentan la bioactividad de estos compuestos frente a diferentes insectos plaga (Rice y Coats 1994; Seyoum *et al.* 2002; Rivera Amita *et al.* 2003; Dharmagadda *et al.* 2004; Bardón *et al.* 2007; Picollo *et al.* 2008)

Aceites esenciales y toxicidad en moscas de los frutos

Algunas frutas cultivadas también contienen compuestos secundarios que reducen el crecimiento o la supervivencia de las larvas de moscas de los frutos (Diptera: Tephritidae) (Seo *et al.* 1982; Greany *et al.* 1983). De hecho, este mecanismo es el que se atribuye como principal causante de la mala condición de hospedero de ciertos cítricos a varias especies de

tefrítidos. Cuando la mortalidad es alta y los adultos que emergen presentan malformaciones, se dice que es un mal hospedero o un hospedero pobre.

El principal mecanismo de resistencia que se le atribuye a los cítricos que no son hospederos o son malos hospederos es el de resistencia química. Back y Pemberton (1915) sugirieron que los cítricos, en particular el limón, ofrecen al menos tres mecanismos de resistencia: (1) las glándulas de aceite esencial en la cáscara que al romperse liberan un aceite tóxico para huevos y larvas de los primeros estadios; (2) la goma que invade los orificios hechos por el oviscapto de la hembra y encapsula los huevos; y (3) el endurecimiento de los tejidos circundantes al orificio de oviposición. Greany *et al.* (1983) indicaron que la resistencia del limón al ataque de *Anastrepha suspensa* (Schiner) estaría asociada al grosor de flavedo, a la alta concentración de terpenoides oxigenados, como el linalol y a la cantidad absoluta de aceite presente en la cáscara. Spitler *et al.* (1984) observaron una secreción en la superficie del limón que sella el orificio de penetración, condicionando la supervivencia del huevo o la larva. Salvatore (2003) demostró que *Ceratitis capitata* (Wiedemann) no se desarrolla en limones de árbol. Salvatore *et al.* (2004) determinaron que algunos componentes del aceite esencial como citral, linalol y citropteno (5-7 dimetoxicumarina) son tóxicos para la larva. Estudios realizados mediante bioensayos *in vitro* con larvas de *C. capitata*, demostraron que el aceite de limón es menos tóxico que los aceites de tres variedades de naranja dulce y que el de naranja agria, atribuyendo esto a la alta proporción de α -pineno y β -pineno (8,4% del total de aceite) (Papachristos *et al.* 2008). Papachristos y Papadopoulus (2009) propusieron que la combinación de la elasticidad y estructura de la cáscara y la resistencia mecánica evitan que las larvas alcancen la pulpa de la fruta, exponiendo a los huevos y las larvas del primer estadio a la acción de los compuestos tóxicos de la cáscara. Existen también trabajos que evalúan la toxicidad de aceites esenciales de otras especies vegetales en larvas y adultos de *C. capitata* mediante ensayos de fumigación, ingesta y aplicación tópica (Sanna-Pasino *et al.* 1999; López *et al.* 2011; Miguel *et al.* 2010; Benelli *et al.* 2012; Jofre Barud 2012). En *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann), también se analizó la toxicidad de los compuestos presentes en la cáscara de distintos cítricos y se observó la presencia de sustancias tóxicas (Ruiz *et al.* 2014). En dicho estudio, los extractos de limón “Eureka” y de pomelo “Foster Seedless” presentaron los mismos niveles de toxicidad en huevos y en larvas tanto cuando se evaluó la actividad fumigante como la toxicidad por

contacto. El extracto etéreo de la naranja “Valencia” presentó la misma actividad fumigante que la del limón en huevos, mientras que el aceite comercial de limón presentó menor toxicidad. Los extractos etéreos de limón correspondientes a diferentes años de cosecha presentaron distintos niveles de toxicidad, así como también diferencias en las cantidades relativas de algunos de sus compuestos. Estos resultados pueden ser explicados en parte debido a la presencia de ciertos compuestos mayoritarios en los extractos de la cáscara. Sin embargo, el hecho que el limón haya resultado igualmente tóxico que las otras especies, aún cuando los contenidos de limoneno hayan sido menores a los de las otras especies muestra la necesidad de contemplar también los compuestos minoritarios, que muchas veces presentan niveles de toxicidad elevados (como citral y citropteno) así como la posible acción sinérgica entre algunos compuestos.

Por su parte, en muchos frutos los compuestos defensivos desaparecen cuando la fruta madura con lo que aumenta su atractivo como sitio para la oviposición (McKey 1975, 1979; Ioanniu *et al.* 2012). Es por ello que las hembras de muchos tefritidos prefieren ovipositar en frutas que comienzan a madurar (Bateman y Sonleitner 1967; Seo *et al.* 1982). A lo largo de la maduración, las concentraciones de aldehídos alifáticos y que contienen oxígeno, los terpenos y sesquiterpenos aumentan (Harlander 1999). Asimismo, en las frutas cítricas maduras, la concentración de linalol del aceite de la cáscara disminuye y la de limoneno incrementa. Por ejemplo, el aceite de naranjas inmaduras contiene mayores concentraciones de linalol que el aceite de pomelos inmaduros. Así, Greany *et al.* (1983), demostraron que a medida que disminuye la concentración de linalol incrementa la susceptibilidad de naranjas y pomelos a *C. capitata* mientras que Ioannou *et al.* (2012), mostraron que esto afecta el comportamiento de oviposición.

Es así como el resultado de la interacción planta-insecto puede tener implicancias prácticas ya que puede llegar a determinar o condicionar el nivel de infestación máximo que puede llegar a tener un dado insecto en una determinada especie vegetal. La capacidad de los insectos fitófagos para ampliar su rango de hospederos depende de la especificidad del comportamiento de las larvas, de su fisiología digestiva, así como de la especificidad de oviposición del adulto (Fitt 1986). Además también dependerá de las estrategias de defensa de las plantas frente a dichos herbívoros (Nuñez-Farfán *et al.* 2007). En su conjunto, esto determinará la condición o no de hospedero así como la calidad del mismo.

Bibliografía recomendada

Abou-Jawdah, Y., Sobh, H. and Salameh, A. 2002. Antimycotic activities of selected plant flora, growing wild in Lebanon, against phytopathogenic fungi. *J. Agric. Food Chem.* 50: 3208-3213.

Agrawal, A. A., & Heil, M. 2012. Synthesizing specificity: multiple approaches to understanding the attack and defense of plants. *Trends in plant science*, 17(5), 239.

Back, E.A. and Pemberton, C.E. 1915. Susceptibility of citrus fruits to the attack of the Mediterranean fruit fly. *J. Agric. Res.* 3: 311-330.

Bardón, A., Borkosky, S., Ybarra, M. I., Montanaro, S. and Cartagena, E. 2007. Bioactive plants from Argentina and Bolivia. *Fitoterapia.* 78 (3): 227-231.

Bateman, M.A. and Sonleitner, F.J. 1967. The ecology of a natural population of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* L. The parameters of the pupal and adult populations during a single season. *Aust. J. Zool.* 15: 305-335.

Bautista, S., L Barrera, N., Bravo, L. and Bermúdez, T. 2002. Antifungal activity of leaf and stem extracts from various plant species on the incipient of *Colletotrichum gloeosporioides* of papaya and mango fruits after storage. *Rev. Mex. Fitopatol.* 20: 8-12.

Bautista, S., García, E., Barrera, L., Reyes C. and Wilson, C.L.. 2003. Seasonal evaluation of the postharvest fungicidal activity of powders and extracts of huamuchil (*Pithecellobium dulce*): action against *Botrytis cinerea*, *Penicillium digitatum* and *Rhizopus stolonifer* of strawberry fruit. *Postharv. Biol. Technol.* 29: 81-92.

Benelli, G., Flamini, G., Canale, A., Cioni, P.L. and Conti, B. 2012. Toxicity of some essential oil formulations against the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera Tephritidae). *Crop Prot.* 42:223-229.

Bernards, M.A. 2010. Plant natural products: a primer. *Can. J. Zool.* 88:601-14.

Boege, K. and Marquis, R.J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends Ecol. Evol.* 20: 441-448.

Clark, R.J. and Menary, R.C. 1981. Variations in composition of peppermint oil in relation to production areas. *Econ. Bot.* 35: 59-69.

Dharmagadda, V.S., Naik, S. N., Mittal, P.K. and Vasudevan P. 2004. Larvicidal activity of *Tagetes patula* essential oil against three mosquito species. *Biores. Technol.* 96:1235-1240.

Enan, E.E. 2001. Insecticidal activity of essential oils: Octopaminergic sites of action. The ESA 2001 Annual Meeting: An Entomological Odyssey of ESA San Diego. CA. USA. D0579.

Fitt, G.P. 1986. The influence of a shortage of hosts on the specificity of oviposition behaviour in species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae). *Physiol Entomol.* 11: 133-143.

Gershenson, J., McConkey, M.E., Croteau, R.B. 2000. Regulation of monoterpene accumulation in leaves of peppermint. *Plant Physiol.* 122: 205-213.

Greany, P.D., Styer, S.C., Davis, P.L. Shaw, P.E. and Chambers D.L. 1983. Biochemical resistance of citrus to fruit flies. Demonstration and elucidation of resistance to the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Entomol. Exp. Appl.* 34: 40-50.

Hansted, L., Jakobsen, H.B. and Olsen, C.E. 1994. Influence of temperature on the rhythmic emission of volatiles from *Ribes nigrum* flowers *in situ*. *Plant Cell Environ.* 17: 1069-1072.

Harlander, S. 1999. En: Reineccius G (ed) *Source Book of Flavors*, 2nd edn. Aspen.

Howe, G.A. and Jander, G. 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 59: 41-66.

Hoy, C.W., Head, G.P. and Hall, F.R. 1998. Spatial heterogeneity and insect adaptation to toxins. *Annu. Rev. Entomol.* 43:571-94.

Ioannou, C.S., Papadopoulos, N.T., Kouloussis, N.A., Tananaki, C.I. and Katsoyannos, B. I. 2012. Essential oils of citrus fruit stimulate oviposition in the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Physiol. Entomol.* 37: 330-339.

Isman, M.B. 2006. Botanical insecticides, deterrents and repellents in modern agriculture and an increasingly regulated world. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 45-66.

Jofre Barud, F.B. 2012. Influencia de los aceites esenciales de dos plantas nativas de San Juan sobre diferentes comportamientos de la mosca de los frutos *Ceratitis capitata* Wiedemann. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de San Juan.

Kordali, S., Aslan, I., Calmasur, O. and Cakir, A. 2006. Toxicity of essential oils isolated from three *Artemisia* species and some of their major components to granary weevil, *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *Ind. Crop. Prod.* 23: 162-170.

Kostyukovsky, M., Rafael, i A., Gileadi, C., Demchenko, N., and Shaaya, E. 2002. Activation of octopaminergic receptors by essential oil constituents isolated from aromatic plants. *Pest Manag. Sci.* 58:1101-6.

López, M.D., Jordán, M.J. and Pascual-Villalobos, M.J. 2008. Toxic compounds in essential oils of coriander, caraway and basil active against stored rice pests. *J. Stored Prod. Res.* 44: 273-278.

López, S.B., López, M.L., Aragon, L.M., Tereschuk, M.L., Slanis, A.C., Feresin, G.E., Zygadlo, J.A. and Tapia, A.A. 2011. Composition and anti-insect activity of essential oils

from *Tagetes L.* species (*Asteraceae*, *Helenieae*) on *Ceratitis capitata* Wiedemann and *Triatoma infestans* Klug. *J. Agric. Food Chem.* 59: 5286-5292.

McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. *Coevolución o/ animals and plants* (Ed. por L. E. Gilbert y P. H. Raven). University of Texas Press. Austin. Texas, pp. 159-191.

McKey, D.B. 1979. The distribution of secondary compounds with in plants. In: Rosenthal GA, Janzen DH (eds) *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, pp. 55-133.

Miguel, M.G., Almeida, M.L., Goncalves, M.A., Figueiredo, A.C., Barroso, J.G. and Pedro, L.M. 2010. Toxic effects of three essential oils on *Ceratitis capitata*. *J. Ess. Oil Bear. Plants* 13: 191-199.

Negahban, M., Moharrampour, S. and Sefidkon, F. 2006. Chemical composition and insecticidal activity of *Artemisia scoparia* essential oil against three coleopteran stored-product insects. *J. Asia-Pacific Entomol.* 9(4): 381-388.

Nerio, L.S., Olivero-Verbel, J. and Stashenko, E. 2009. Repellent activity of essential oils from seven aromatics plants grown in Colombia against *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera). *J. Stored Prod. Res.* 45: 212-214.

Núñez-Farfán, J., Fornoni, J. and Valverde, P.L. 2007. The Evolution of Resistance and Tolerance to Herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 541-66.

Ogendo, J.O., Kostyukovsky, M., Ravid, U., Matasyoh, J.C., Deng, A.L., Omolo, E.O., Kariuki, S.T. and Shaaya, E. 2008. Bioactivity of *Ocimum gratissimum L.* oil and two of its constituents against five insect pests attacking stored food products. *J. Stored Prod. Res.* 44(3): 328-334.

Pascual-Villalobos, M.J. 2002. Antiinsect activity of bufadienolides from *Urginea maritima* (L.) Baker

(Liliaceae). En: Janick, J. y A. Whipkey (eds.). *Trends in new crops and new uses. Strength in diversity*. ASHS Press, Alexandria, VA, USA.564-566.

Papachristos, D.P. and Papadopoulos, N.T. 2009. Are citrus species favorable hosts for the Mediterranean fruit fly? A demographic perspective. *Entomol. Exp. Appl.* 132: 1-12.

Papachristos, D.P., Kimbaris, A.C., Papadopoulos, N.T. and Polissiou, M.G. 2009. Toxicity of citrus essential oils against *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) larvae. *Ann. Appl. Biol.* 155: 381-389.

Picollo, M.I., Vassena, C., Casadio, A., Massimo, J. and Zerba, E. 2008. Laboratory studies of susceptibility and resistance to insecticides in *Pediculus capitis* (Anoplura: Pediculidae). *J. Med. Entomol.* 35: 814-817.

Prates, H.T., Santos, J.P., Waquil, J.M., Fabris, J.D., Oliveira, A.B. and Foster, J.E. 1998. Insecticidal activity of monoterpenes against *Rhyzopertha dominica* (F.) and *T. castaneum* (Herbst). *J. Stored Prod. Res.* 34, 243-249.

Price, P.W. 1997. *Insect Ecology*. Third edition. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA.

Priestley, C.M., Williamson, E.M., Wafford, K.A. and Sattelle, D.B. 2003. Thymol, a constituent of thyme essential oil, is a positive allosteric modulator of human GABA receptors and a homo-oligomeric GABA receptors from *Drosophila melanogaster*. *Br. J. Pharmacol.*, 140: 1363-1372.

Pungitore, C.R., García, M., Gianello, J.C., Sosa, M.E. and Tonn, C.E.. 2005. Insecticidal and Antifeedant Effects of *Junellia aspera* (Verbenaceae) Triterpenes and Derivatives on *Sitophilus oryzae* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Stored Prod. Res.* 41: 433-443.

Pungitore, C.R., García, M., Gianello, Tonn, C.E. and Sosa, M.E 2005. Lethal and sublethal effects of tripernes from *Junellia*

aspera (Verbenaceae) on the grain storage insect *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 64: 45-51.

Raguso, R.A. and Pichersky, E. 1999. New perspectives in pollination biology: floral fragrances. A day in the life of a linalool molecule: chemical communication in a plant-pollinator system. Part 1: linalool biosynthesis in flowering plants. *Plant Species Biol.* 14: 95-120.

Rausher, M.D. 1996. Genetic analyses of coevolution between plants and their natural enemies. *Trends Genet.* 12: 212-217.

Regnault-Roger, C. y Hamraoui, A. 1995. Fumigant toxic activity and reproductive inhibition induced by monoterpenes upon *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera), bruchid of kidney bean (*Phaseolus vulgaris L.*). *J. Stored Prod. Res.* 31: 291-99.

Regnault-Roger, C., Vincent, C. and Arnason, J. 2012. Essential oils in insect control: low-risk products in a highstakes world. *Annu. Rev. Entomol.* 57: 405-424.

Rice, J.P. and Coats, R.C. 1994. Insecticidal properties of several monoterpenoids to the housefly (Diptera: Muscidae), red flour beetle (Coleoptera: Tenebrionidae), and southern corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 87: 1172-1179.

Rivera Amita, M.M., Carballo Guerra, C. Milanés Figueredo, M. Ramos Gálvez, S.R. y Orama Velazco, R.A. 2003. Efecto de plaguicidas de origen botánico sobre el áfido *Carolinaia cyperi* Ainslie. *Rev. Cubana Plant Med.* 8 (3). Disponible en línea en <http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1028-47962003000300009&lng=es&nrm=iso>. Consultado 23 de mayo de 2013.

Rosenthal, J. P. and Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 9: 145-148.

Ruiz, M.J., M.L. Juárez, R.A. Alzogaray, F. Arrighi, L. Arroyo, G.

Gastaminza, E. Willink, A. Bardón y M.T. Vera. 2014. Toxic Effect of Citrus Peel Constituents on *Anastrepha fraterculus* Wiedemann and *Ceratitis capitata* Wiedemann Immature Stages. J. Agric. Food Chem. 62: 10084-10091.

Salvatore, A. 2003. Desarrollo de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera) en limones en la provincia de Tucumán. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía y Zootecnia. Universidad Nacional de Tucumán.

Salvatore, A., Borkosky, S., Willink, E. and Bardón, A. 2004. Toxic effects of lemon peel constituents on *Ceratitis capitata*. J. Chem. Ecol., 30, 323-333.

Sanna-Passino, G., Bazzoni, E., Moretti, M.D.L. and Prota, R., 1999. Effects of essential oil formulations on *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Tephritidae) adult flies. J. Appl. Ent. 123, 145-149.

Seo, S.T., Farias, G., and Harris E.

J. 1982. Oriental fruit fly: Ripening of fruit and its effect on index of infestation of Hawaiian papayas. J. Econ. Entomol. 75: 173-178.

Seyoum, A., Pålsson, K., Kunga, S., Kabiru, E.W., Lwande, W., Killeen, G.F., Hassanali, A. and Knols, B.G.J. 2002. Traditional use of mosquito-repellent plants in western Kenya and their evaluation in semi-field experimental huts against *Anopheles gambiae*: ethnobotanical studies and application by thermal expulsion and direct burning. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 96: 225-231.

Shaaya, E., Kostjukovski, M., Eilberg, J. and Sukprakarn, C. 1997. Plant oils as fumigants and contact insecticides for the Control of stored-product insects. J. Stored Prod. Res. 33: 7-15.

Spitler, G.H., Armstrong, J.W. and Couey, H.M. 1984. Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status of commercial lemon. J. Econ.

Entomol. 77: 1441-1444.

Stowe, K. 1998. Experimental evolution of resistance in Brassica rapa: Correlated response of tolerance in lines selected for glucosinolate content. Evolution 52: 703-712.

Strauss, S.Y. and Agrawal, A. 1999. The ecology and evolution of tolerance to herbivory. Trends Ecol. Evol. 14: 179-185.

Ukeh, D.A., Birkett, M.A., Pickett, J.A., Bowman, A.S. and Mordue (Luntz), A.J. 2009. Repellent activity of alligator pepper, *Aframomum melegueta*, and ginger, *Zingiber officinale* against the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. Phytochemistry, 6, 751-758.

Vivanco, J. M., Cosio, E., Loyola-Vargas, V. M., y Flores, H. E. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. Investigación y Ciencia 341: 68-75.