
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIOTECNOLOGÍA

**VARIACIÓN BIANUAL DE COMPUESTOS ORGÁNICOS
VOLÁTILES DE *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) EN
RESPUESTA A LA HERBIVORÍA Y SU POTENCIAL COMO
ATRAYENTE DE LA DEFOLIADORA *Atta mexicana*
(Hymenoptera: Formicidae)**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN BIOTECNOLOGÍA

PRESENTA:

BIÓL. EXP. JOSÉ MANUEL SANDOVAL MORENO

DIRECTORA

DRA. SUSANA VALENCIA DÍAZ

CO-DIRECTOR

DR. MACDIEL EMILIO ACEVEDO QUIROZ

La presente tesis de maestría fue realizada en el laboratorio de Botánica Estructural (LBE) del Centro de Investigación en biotecnología (CEIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM).

Este trabajo se realizó con apoyo del Programa para el Desarrollo Profesional Docente (PRODEP, No. carta de liberación **DSA/103.5/1516986**) otorgada a la Dra. Susana Valencia Díaz y la beca de maestría otorgada al Biól. Exp. José Manuel Sandoval Moreno por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) no. 828599/618798.

Citar como: **Sandoval-Moreno J. M.** 2019. Variación bianual de compuestos orgánicos volátiles de *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) en respuesta a la herbivoría y su potencial como atrayente de la defoliadora *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae). Tesis de Maestría. Centro de Investigación en Biotecnología. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

DEDICATORIA

Primero a Dios por permitirme llegar y culminar mis estudios de Maestría.

A mis padres Teo y Lamberto por apoyarme siempre en todos los proyectos que me he propuesto, por sus consejos, sus regaños pero sobre todo por tener la confianza y la fe en mí de que lograría mis objetivos.

A mis abuelos María y Santiago, dos personas hermosas que me quieren y aman como yo a ellos.

A mis hermanos, David, Yair, Ricardo y Humberto y mi cuñada Copytzi, por apoyarme cuando lo necesitaba.

A mis peques, Vale, Paul, Dylan y Oliver, por llenarme de energía y alegría cuando están cerca de mí y hacerme olvidar lo estresante que era la tesis.

AGRADECIMIENTOS

A mi Directora de Tesis, Dra. Susana Valencia Díaz, por apoyarme en todos los sentidos, por estar al pendiente de lo que se necesitaba y por haber confiado en mí en la realización de este proyecto, ¡Gracias Doctora!

Al Dr. Macdiel Emilio Acevedo Quiroz (Co-Director), por la confianza no solo en este proyecto, sino por la amistad de varios años y por el apoyo en todo momento ¡ Gracias Mac;

Al comité tutorial:

Dra. Irene de la Concepción Perea Arango, por sus correcciones y sugerencias en los tutorales, además por su confianza para formar parte del Laboratorio de Botánica Estructural.

Dr. Alejandro Flores Palacios, por su apoyo en los análisis estadísticos, sugerencias y observaciones en los tutorales, y correcciones en la redacción del documento.

Dr. Víctor Manuel Hernández Velázquez por sus sugerencias y observaciones en los bioensayos en el olfatómetro con las hormigas *A. mexicana*, además por sus comentarios en los tutorales.

También al Dr. Federico Castrejón Ayala, por el apoyo brindado y la confianza para realizar los bioensayos de olfatometría en su laboratorio.

Dr. José de Jesús Arellano García, por sus comentarios y sugerencias en los seminarios de laboratorio.

Biol. Fernanda Cristina Barrera Garduño, por el apoyo brindado en los tramites académicos y administrativos.

A mis compañeros y amigos de laboratorio: Gabriela Carmona Castro, Víctor Manuel Vergara Martínez, , Carlos Andrés García Arce, Angelica Lucia Martínez Aguilar, José Luis López Ángeles, Lilibeth Serrano, Leticia Morales , Olivia Barbosa, Vivian Ángeles, Rogelio Reyes, Jorge Mundo Ariza, Carmen García Méndez y Karina Olivera Melesio, por sus consejos y observaciones a lo largo del proyecto, además de ser parte de esta pequeña familia.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
MARCO TEÓRICO.....	5
Compuestos orgánicos volátiles (COV's)	5
-Clasificación de los COV's.....	5
Variación de compuestos orgánicos volátiles.	9
-Cambios temporales.....	10
-Cambios estacionales	10
- Mecanismo de defensa vegetal y herbivoría.....	11
Kairomonas	15
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.	17
Fitoquímica de <i>I. murucoides</i>.....	20
<i>Atta mexicana</i> F. Smith (Hymenoptera: Formicidae).....	21
JUSTIFICACIÓN.....	25
HIPÓTESIS.....	25
OBJETIVO GENERAL.....	25
OBJETIVOS PARTICULARES.....	25
ESTRATEGÍA EXPERIMENTAL	26
METODOLOGÍA.....	27
Sitio de colecta.....	27
Composición interanual de compuestos orgánicos volátiles	28
Correlación de la temperatura y precipitación de los años 2016 y 2017 de la zona de estudio San Andrés de la Cal, Morelos (Estación Meteorológica Automática-Tepoztlán)	30
Atracción de COV's contra <i>A. mexicana</i>.....	30
RESULTADOS.....	33
Composición interanual de los compuestos orgánicos volátiles	33

Condiciones ambientales en San Andrés de la Cal, Morelos (CONAGUA) 2016 y 2017	36
Ensayo de volátiles como kairomonas contra <i>Atta mexicana</i>.	41
<i>Elección de sustrato para la supervivencia de la hormiga obrera <i>Atta mexicana</i>.</i>	41
DISCUSIÓN	43
<i>Variación temporal de COV's</i>	43
<i>Efecto de la herbivoría</i>	45
<i>Ensayos olfatómetro</i>	49
<i>Compuestos potencialmente útiles en agroecología</i>	50
CONCLUSIONES	52
PERSPECTIVAS	53
BIBLIOGRAFÍA	54
ANEXO	70
APÉNDICE 1	70
APÉNDICE 2	73
APÉNDICE 3	76
APÉNDICE 4	78
APÉNDICE 5	80
APÉNDICE 6	81

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Clasificación de compuestos orgánicos volátiles.....	5
Figura 2. Biosíntesis de terpenos y clasificación.....	6
Figura 3. Biosíntesis de compuestos fenólicos.....	7
Figura 4. Biosíntesis de compuestos ácidos grasos.....	8
Figura 5. Emisiones locales y sistémicas contra la herbivoría.....	11
Figura 6. Vía de señalización para la inducción de inhibidor de proteinasa.....	13
Figura 7. Ruta biosintética del ácido jasmónico.....	14
Figura 8. Floración de <i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.....	18
Figura 9. Hembra de <i>Ogdoecosta biannularis</i> ovipositando.....	19
Figura 10. Hormiga <i>Atta mexicana</i> obrera.....	23
Figura 11. Ciclo biológico de <i>Atta mexicana</i>	24
Figura 12. Mapa de la vegetación de la zona de estudio.....	27
Figura 13. Equipo de hidrodestilación.....	29
Figura 14. Diferentes sustratos ofertados para la supervivencia de <i>Atta mexicana</i>	31
Figura 15. Esquema general y medidas del olfatómetro.....	32
Figura 16. Olfatómetro de cinco caras.....	32
Figura 17. Diagrama de Venn de la colecta 2016.....	33
Figura 18. Diagrama de Venn de la colecta 2017.....	34
Figura 19. Gráfica análisis multidimensional.....	36
Figura 20. Condiciones ambientales del mes de junio de los años 2016 y 2017.....	38

Figura 21. Gráfica de los componentes principales de las colectas 2016 y 2017.....	39
Figura 22. Correlación de compuestos activos y condiciones ambientales.....	40
Figura 23. Porcentaje de supervivencia de la hormiga <i>Atta mexicana</i>	41

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Compuestos orgánicos volátiles utilizados como kairomonas.....	16
Tabla 2. Clasificación taxonómica de <i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult.....	18
Tabla 3. Clasificación taxonómica de <i>Ogdoecosta biannularis</i> (Boheman).....	19
Tabla 4. Compuestos químicos de <i>Ipomoea murucoides</i>	20
Tabla 5. Estudios biológicos de <i>Ipomoea murucoides</i>	21
Tabla 6. Taxonomía de <i>Atta mexicana</i>	22
Tabla 7. Compuestos de cada tratamiento y compartidos.....	35
Tabla 8. Condiciones ambientales de los años 2016 y 2017.....	37
Tabla 9. Correlación de los compuestos activos y condiciones ambientales.....	40 y 41
Tabla 10. Resultados bioensayos de volátiles contra <i>Atta mexicana</i>	42

RESUMEN

Ipomoea murucoides (Convolvulaceae) es una especie con una gran diversidad de metabolitos secundarios con diferentes funciones biológicas. Se han realizado estudios que evidencian una relación entre el grado de folivoría y la actividad insecticida y alelopática de extractos de hojas, atribuyéndose a compuestos inducidos no volátiles. En este trabajo se determinó la variación bianual (2016 y 2017) de los compuestos orgánicos volátiles (COV's) de *I. murucoides* en relación con la herbivoría y con las condiciones climáticas de la zona de estudio. Además, se determinó si los COV's funcionan como atrayentes de la hormiga defoliadora considerada plaga *Atta mexicana*. Se obtuvieron aceites esenciales de hojas con diferente grado de herbivoría (sin herbivoría, herbivoría < 20%, herbivoría > 20%) y daño mecánico. Estos se obtuvieron por arrastre de vapor y su contenido se analizó por medio de cromatografía de gases-acoplado a espectrometría de masas. Los datos de las condiciones ambientales se solicitaron a CONAGUA. En el caso de las hormigas, se realizaron ensayos de atracción mediante el empleo de volátiles en un olfatómetro de cinco brazos, donde cada brazo representó un tratamiento correspondiente a cada nivel de herbivoría y daño mecánico.

El año 2016 hubo 48 compuestos químicos y en 2017 se registró 65. En 2016 hubo menor temperatura respecto al 2017. La precipitación en el 2016 fue mayor que en 2017 comparación con 2017. Se inferir la existencia de compuestos preformados o constitutivos ya que ocho compuestos estuvieron siempre presentes independientemente de los factores ambientales interanuales y de la herbivoría. No se observó atracción por parte de los aceites esenciales obtenidos de *I. murucoides* hacia *A. mexicana* posiblemente por la presencia de compuestos con reporte de actividad repelente como lo fue eudesm-7(11)-en-4-ol encontrado en hojas con herbivoría < 20%, nerolidol y espatulenol presente en hojas con herbivoría > 20% y α -cadinol presente en hojas sin herbivoría y con daño mecánico. Por último se destaca la presencia de varios compuestos con reportes de actividad biológica como insecticidas, antifúngicos, antimicrobianos, alelopáticos y antioxidantes, lo cual podría ser punto de partida para la búsqueda de nuevos bio-herbicidas y bio-insecticidas.

Palabras clave: Aleloquímicos, análisis de componentes principales, bio-insecticidas, infoquímicos, kairomonas, metabolómica.

INTRODUCCIÓN

Las plantas emiten compuestos orgánicos volátiles (COV's), los cuales están conformados por terpenos, derivados de ácidos grasos, compuestos aromáticos, alcoholes y aldehídos (Bautista-Lozada *et al.*, 2012). Los COV's son importantes para la planta, ya que actúan como señales químicas para organismos de la misma o diferente especie. Estas moléculas se liberan por los estomas, las cutículas de las hojas cuando sufren algún daño en la superficie foliar y a través de glándulas (tricomas) (Niinemets y Reichsten 2003). Los pesos moleculares de los COV's varían de 100-200 Da; lo que facilita su volatilización a temperatura ambiente, cabe mencionar que la velocidad de liberación de COV's a través de los estomas es menor respecto a tejidos de la planta dañados por herbivoría (Schoonhoven *et al.*, 2005).

Los COV's pueden ser constitutivos o inducidos al formar parte del mecanismo de defensa que las plantas exhiben ante el daño por patógenos y herbívoros (Vivanco *et al.*, 2005), por lo que estos compuestos varían en respuesta a la herbivoría, tal como se encontró en plantas de *Solanum lycopersicum* cuando era consumida por *Spodoptera litura* (Raghava *et al.*, 2010). Lo mismo se ha evidenciado con compuestos no volátiles, donde no sólo la herbivoría *per se* genera cambios en el metaboloma de la planta, sino que dependiendo de la densidad del herbívoro (estimador del grado de herbivoría) ocurren diferentes patrones metabolómicos (Ossipov *et al.*, 2014, Ponzio *et al.*, 2017, Ocampo-Antonio 2017). En COV's no existen estudios previos que indiquen que como influye el grado de herbivoría en su variación.

La síntesis de COV's también depende factores abióticos como la luz y temperatura: Durante los meses de menor temperatura y exposición a la luz solar, hay una disminución en la producción de COV's (Figueiredo, *et al.*, 2008). Se ha encontrado que al medir la emisión de monoterpenos de hojas de diez especies mediterráneas en condiciones de luz (1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{m}^{-1}$ PAR) y oscuridad, ocurre una mayor tasa de emisión de volátiles en *Quercus* sp. y *Pinus pinea* en condiciones de luz. Específicamente la producción de ocimeno en *P. pinea*, fue dependiente de la luz (Owen *et al.*, 2002).

Por otro lado, Valares Masa (2011) determinó que hay un incremento en diterpenos y flavonoides cómo 3-7-di-O-metilkamferol de *Cistus ladanifer* (Cistaceae) cuando la

temperatura es mayor en los meses estivales. En un estudio realizado por Leyva *et al.*, (2007), se muestra que la emisión de p-metilanisol por flores de *Cananga odorata* (Annonaceae) decrece cuando la temperatura desciende en el mes de octubre pero se incrementa en el mes de marzo con las altas temperaturas. Las variaciones anuales de factores abióticos influirán entonces en la composición de COV's de las plantas, sobre todo de aquellas especies caducifolias donde la generación de hojas ocurre solo en verano.

Los COV's son aleloquímicos que de acuerdo con la clasificación de Nordlund y Lewis (1976) pueden desempeñar funciones de alomona (+/-, disuasor alimentario), kairomona (-/+ atrayente) o sinomona (+/+, interacciones tritróficas) en las interacciones que mantienen con organismos de diferente especie. El conocimiento de la función y variación temporal y por herbivoría de los COV's puede ser una base para su potencial empleo en el ámbito de control de plagas (Cortesero *et al.*, 2000).

El género *Ipomoea* es fuente de compuestos tóxicos como las resinas glicosídicas y alcaloides pirrolizidínicos. *Ipomoea tricolor* y las arbóreas *I. pauciflora* e *I. murucoides* sintetizan metabolitos secundarios que actúan como alomonas y son potencialmente útiles en el control de malezas e insectos (Lilia-Chérigo 2006, 2008, 2009, León-Rivera *et al.*, 2005, 2013, Valencia-Díaz *et al.*, 2010, 2013, Corona-Castañeda *et al.*, 2013, Flores-Palacios *et al.*, 2015, Ocampo-Antonio 2017). Al respecto, se ha reportado que el extracto diclorometánico de la corteza de *I. murucoides* posee propiedades alelopáticas. En dicho extracto se encontró que el ácido palmítico y el fitol pudieran ser responsables de dicha actividad, al inhibir la germinación de semillas de la epífita *Tillandsia recurvata* (Valencia-Díaz *et al.*, 2010). También se ha encontrado que *I. murucoides* posee propiedades insecticidas, Vera-Curzio *et al.*, (2009) determinaron la toxicidad de extractos metanólicos de partes aéreas de *I. murucoides* hacia *Spodoptera frugiperda* (Lepidóptera) generando una reducción en el peso del tercer (76.3%) y quinto instar (74.6%) de este insecto. Por otra parte, extractos metanólicos aumentaron el tiempo que el insecto permanece en pupa (Toledo 2000). Asimismo, Ocampo-Antonio (2017) encontró que extractos hexánicos de hojas de *I. murucoides* con diferente grado de herbivoría tiene una relación directa con la actividad insecticida. Por consiguiente, realizó un experimento modificando la dieta de larvas de *S. frugiperda* con extracto hexánico, diclorometánico o metanólico de hojas con diferente grado

de herbivoría (sin daño, con daño mecánico, herbivoría < 20% y herbivoría > 20%). El alimento racionado con el extracto hexánico de hojas con herbivoría > 20%, causó una mortalidad del 50% a los 7 días en las larvas. *Ipomoea murucoides* también causa mortalidad en *Spodoptera frugiperda* cuando extractos hexánicos y metanólicos de esta especie son añadidos a una dieta merídica que consume el insecto en diferentes etapas de desarrollo (Vera-Curzio *et al.*, 2009, Ocampo-Antonio 2017).

Pero especies arbóreas del género *Ipomoea* también tienen reportes de ser atrayentes para insectos plaga. Romero-Nápoles (1990), reporta que plántulas de *Ipomoea intrapilosa* al ser sembradas en cultivos de maíz funcionan como atrayentes de la hormiga *Atta mexicana*, es decir podrían emitir COV's con actividad de kairomona. En la familia Convolvulaceae, se tienen reportes que extractos de *Ipomoea batatas* funcionan como kairomonas de áfidos (Palaniswami *et al.*, 2000) Pudiera ser posible que otras especies arbóreas con funciones alelopática e insecticida, como *I. murucoides*, funcionen también como atrayentes a través de la emisión de COV's, y que estos compuestos varíen en relación con la herbivoría y la temporalidad.

La hormiga *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae) es uno de los herbívoros generalistas que provoca mayor tasa de defoliación (Márquez-Luna 1996 y Fernández *et al.*, 2015), las hojas, peciolo y flores de las plantas les sirven para cultivar el hongo (*Leucoagaricus gongylophorus*) que le proveerá alimento (Vigueras *et al.*, 2017). Son consideradas una plaga debido a que la defoliación que realizan impacta de manera negativa la calidad y/o rendimiento de cultivos (Fernández *et al.*, 2015).

A pesar de la importancia de los COV's en las interacciones de las plantas, no se han realizado estudios de los COV's de *I. murucoides* que aborden su actividad como atrayente (kairomona) hacia plagas, específicamente *A. mexicana*. Así mismo, no se ha investigado la variación de COV's de *I. murucoides* en función de la temporalidad y el grado de herbivoría; por lo que en este trabajo se propone a) determinar patrones de variación temporal de COV's de *I. murucoides* en función del grado de herbivoría, y b) determinar el potencial como atrayente de los COV's de *I. murucoides* hacia *A. mexicana*.

MARCO TEÓRICO

Compuestos orgánicos volátiles (COV's)

Los COV's son una mezcla compleja de compuestos químicos con propiedades fisicoquímicas que les dan características distintivas, como lo es el olor, color, volatibilidad y viscosidad (Pichersky y Gershenzon 2002).

Las plantas los emiten a través de sus tejidos aéreos y subterráneos y su función es la de brindar protección, actuar como infoquímicos en las interacciones bióticas que median (i.e. interacciones tritróficas), así como formar parte de la composición atmosférica, ya que contribuyen a la formación de aerosoles y por lo tanto, modifican la temperatura ambiental (Bautista-Lozada *et. al.* 2012).

-Clasificación de los COV's

La mayoría de los COV's son productos o subproductos de rutas metabólicas primarias. En general, tienen propiedades lipofílicas y bajo peso molecular, pero varían en su volatilidad y coeficiente de difusión. Esta última propiedad indica la facilidad con la que un soluto en particular se mueve en un disolvente determinado, por lo tanto, el paso de cada compuesto desde el interior de la hoja hacia la atmósfera depende de este valor (Bautista *et. al.* 2012).

Las plantas emiten mezclas de compuestos volátiles que pueden clasificarse en tres grupos: 1) terpenos (también conocidos como isoprenoides), 2) fenilpropanoides/benzenoides (compuestos fenólicos), y 3) derivados de ácidos grasos (volátiles de hoja verde) (Figura 1).

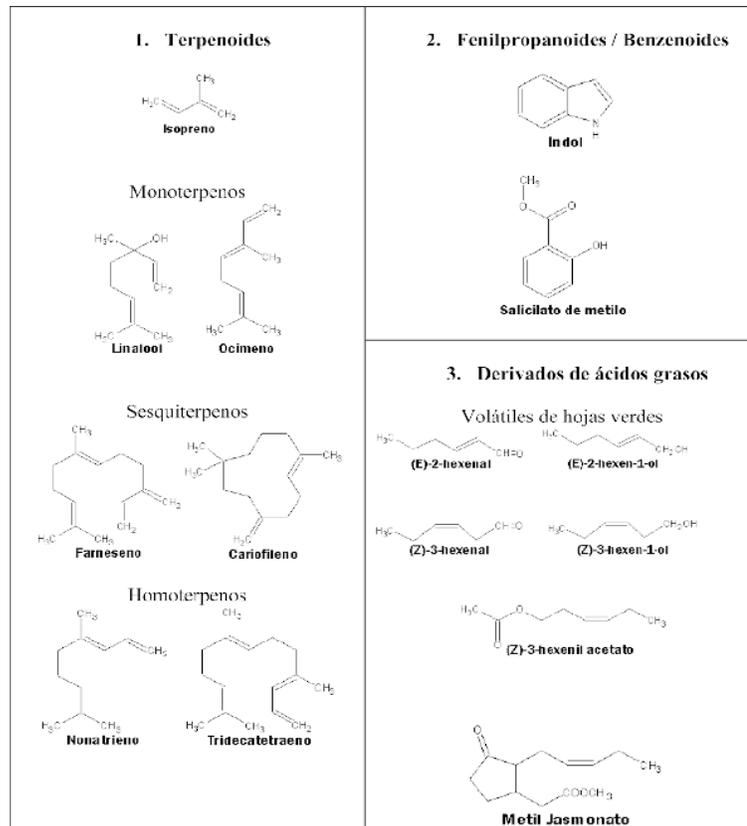


Figura 1. Clasificación de los Compuestos Orgánicos Volátiles (COV's) de acuerdo con su ruta metabólica (Rojas y Malo 2012).

Terpenos.

Los terpenos se biosintetizan a partir de metabolitos primarios en al menos dos formas diferentes (Figura 2). En la ruta del ácido mevalónico, tres moléculas de acetil-CoA se unen de manera gradual para formar ácido mevalónico. Este intermediario clave de seis carbonos se pirofosforila, descarboxila y deshidrata para producir isopentenil pirofosfato (IPP). El IPP es el bloque de construcción activado de cinco carbonos de los terpenos. También se puede formar a partir de intermedios de la glucólisis o el ciclo de reducción de carbono fotosintético a través de un conjunto separado de reacciones denominado vía del fosfato de metileritritol (MEP) que opera en los cloroplastos y otros plastos. El gliceraldehído-3-fosfato y dos átomos de carbono derivados del piruvato se combinan para generar un intermedio que finalmente se convierte en IPP.

El isopentenil pirofosfato y su isómero, el difosfato de dimetilalilo (DPP), son los bloques de construcción de cinco carbonos activados de la biosíntesis del terpeno que se unen

para formar moléculas más grandes. Primero, el IPP y el DPP reaccionan para dar geranil difosfato (GPP), el precursor de 10 carbonos de casi todos los monoterpenos (Figura 2). GPP puede unirse a otra molécula de IPP para dar el compuesto de 15 carbonos farnesil difosfato (FPP), el precursor de casi todos los sesquiterpenos. La adición de otra molécula de IPP proporciona el compuesto de 20 carbonos, el geranylgeranfospato (GGPP), el precursor de los diterpenos. Finalmente, el FPP y GGPP pueden dimerizarse para dar los triterpenos (C₃₀) y los tetraterpenos (C₄₀), respectivamente (Taiz y Zeiger, 2002; Rojas y Malo, 2012).

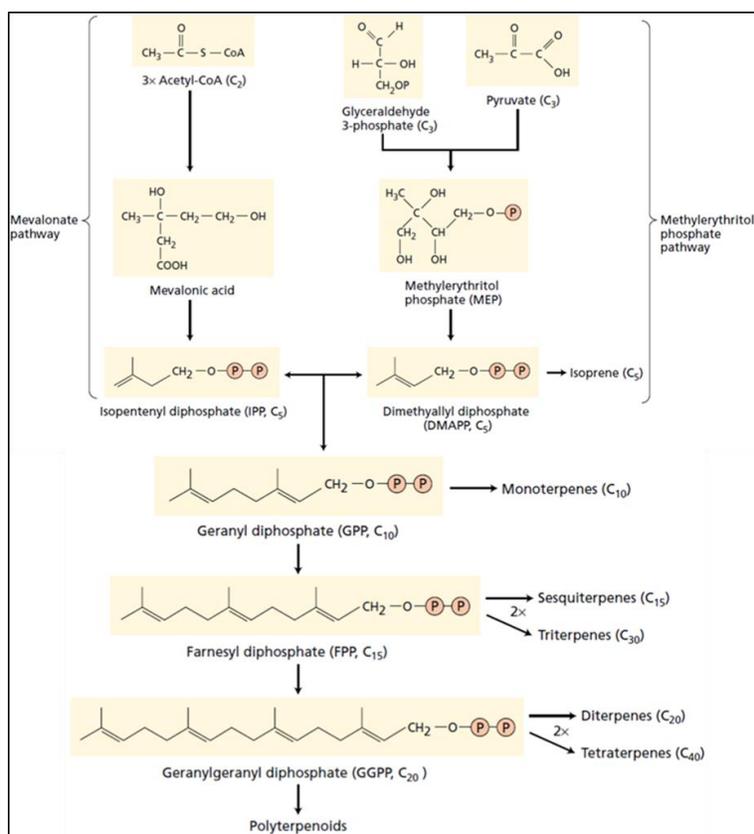


Figura 2. Síntesis de terpenos y su clasificación según las unidades de isopreno que contienen (Taiz y Zeiger 2002).

Compuestos fenólicos.

La vía del ácido shikímico convierte los precursores simples de carbohidratos derivados de la glucólisis y la vía de la fosfatasa de pentosa a los aminoácidos aromático (Figura 3). Las clases más abundantes de compuestos fenólicos secundarios en plantas se derivan de la fenilalanina a través de la eliminación de una molécula de amoníaco para formar ácido cinámico. Esta reacción es catalizada por la fenilalanina amoniaco liasa (PAL), quizás

la enzima más estudiada en el metabolismo secundario de las plantas. La PAL está situada en un punto de ramificación entre el metabolismo primario y secundario, por lo que la reacción que cataliza es un paso regulador importante en la formación de muchos compuestos fenólicos. La actividad de PAL aumenta por factores ambientales, como niveles bajos de nutrientes, luz e infección por hongos. El punto de control parece ser el inicio de la transcripción. La invasión fúngica, por ejemplo, desencadena la transcripción del Ácido ribonucleico mensajero (ARNm) que codifica para PAL, aumentando así la cantidad de PAL en la planta, que luego estimula la síntesis de compuestos fenólicos. La regulación de la actividad de PAL en plantas se hace más compleja por la existencia en muchas especies de múltiples genes de codificación PAL, algunos de los cuales se expresan solo en tejidos específicos o solo bajo ciertas condiciones ambientales. Las reacciones posteriores a las catalizadas por PAL condujeron a la adición de más grupos hidroxilo y otros sustituyentes. El ácido trans-cinámico, el ácido *p*-cumárico y sus derivados son compuestos fenólicos simples llamados fenilpropanoides porque contienen un anillo de benceno y una cadena lateral de tres carbonos (Taiz y Zeiger, 2002).

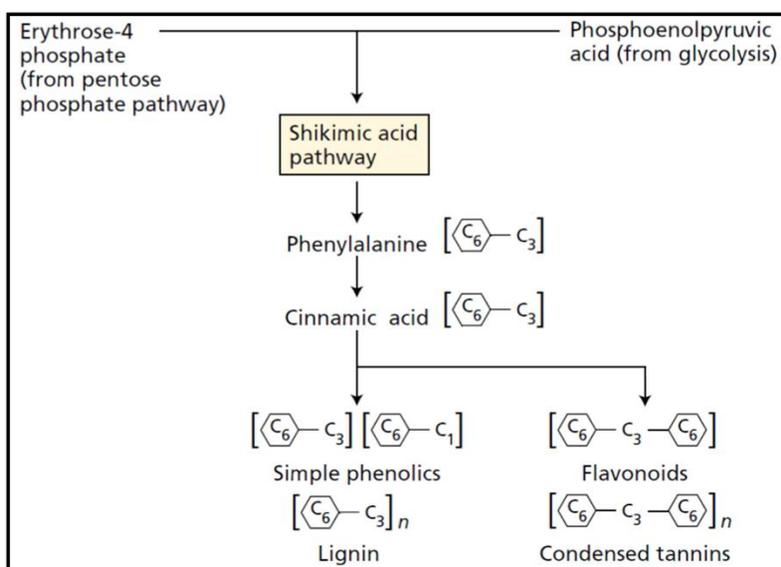


Figura 3. Los compuestos fenólicos se biosintetizan de diferentes maneras, la mayoría de los fenólicos se derivan, al menos en parte, de la fenilalanina, un producto de la vía del ácido shikímico (Taiz y Zeiger 2002).

Compuestos ácidos grasos/lipoxigenasa (volátiles de hoja verde).

La síntesis tiene lugar en tres compartimentos subcelulares: primero en el cloroplasto, luego en el peroxisoma, y finalmente el citoplasma (Figura 4). Comienza con la liberación de la fosfolipasa A1 del ácido linolénico. La oxigenación del ácido linolénico es catalizada por la 13-lipoxigenasa. El ácido 13-hidroperoxi-9,11,15-octadecatrienoico resultante se deshidrata por el óxido de aleno sintetasa a un intermedio de óxido de aleno inestable antes de la ciclación, guiada por óxido de aleno ciclasa, dando origen a el ácido *cis* (+)-oxofitodienoico (*cis*-OPDA). El *cis*-OPDA puede metabolizarse aún más, mediante la reducción del doble enlace del anillo catalizado por la OPDA reductasa, produciendo un intermedio de ciclopentanona. Este intermediario se somete luego a tres rondas de β -oxidación, que producen el miembro de la familia jasmonato más conocido, el regulador de 12 carbonos ácido jasmónico (JA). (Figura 4) (Larrieu y Vernoux, 2016).

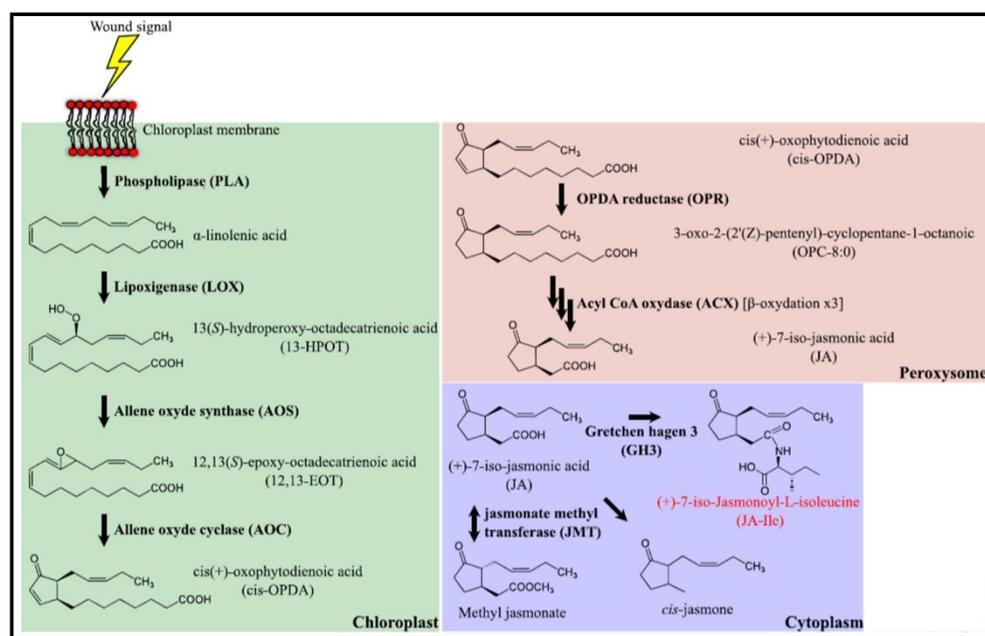


Figura 4. La biosíntesis de las JA se realiza en tres compartimentos celulares diferentes (cloroplasto, peroxisoma y citoplasma) (Larrieu y Vernoux 2016).

Variación de compuestos orgánicos volátiles.

Como se ha mencionado la variación en la producción y emisión de los COV's puede estar influido por factores temporales y bióticos, como la herbivoría.

-Cambios temporales.

Se pueden distinguir dos tipos de cambios temporales en las plantas: ontogénicos y estacionales. La ontogenia se refiere a los cambios de desarrollo genéticamente programados que tienen lugar durante la vida de una planta (maduración y cambio de fase). Mientras que los cambios estacionales se refieren a cambios fisiológicos en la planta como consecuencia de la variación en el tiempo de factores abióticos como la temperatura, luz, agua, nutrientes, entre otros. En los cambios ontogénicos, las concentraciones de metabolitos secundarios disminuyen conforme ocurre la maduración de la hoja, y su concentración permanece relativamente constante en las hojas maduras, mientras que en los cambios estacionales la variación de metabolitos secundarios está en función de las condiciones ambientales cíclicas (Kamatou *et al.*, 2007; Koricheva y Barton, 2012).

-Cambios estacionales

La variación de las emisiones de COV's puede ser inducida por diferentes factores, por ejemplo, la emisión de monoterpenos varía en respuesta a cambios en la temperatura, ya que tienen funciones de protección contra altas temperaturas internas foliares que pueden afectar el proceso de la fotosíntesis (Niinemets y Reichstein 2003, Koricheva y Barton 2012). Mu *et. al.* (2018), encontraron que el incremento en la temperatura provocó que plantas de *Quercus ilex* emitieran más terpenos (α -pineno y el limoneno), mientras que en condiciones de sequía hubo mayor emisión de α -pineno. La emisión de limoneno fue mayor contra el estrés hídrico, más evidente al mediodía del verano, destacando que los compuestos terpenoides son característicos en las defensas contra el estrés abiótico que sufren las plantas. Por lo general la emisión de COV's es mayor en verano respecto a invierno. Se prevé que las tasas de emisión de isopreno de noviembre a abril sean muy bajas, relacionándolo con las condiciones ambientales (Guenther 1997).

Las variaciones en el rendimiento y composición de los aceites se correlacionan con la herbivoría, parámetros meteorológicos y el ataque de patógenos fúngicos, particularmente en los meses de lluvia. Así, la producción de aceite esencial y la de los metabolitos secundarios en general dependen de las condiciones climáticas (Figueiredo *et al.*, 2008).

Se ha comparado la producción y la actividad de aceites esenciales de *Salvia lanceolata*, *S. africana-lutea* y *S. africana-caerulea* (Lamiaceae), colectadas en diferentes estaciones. Por ejemplo el rendimiento en peso fresco más alto se obtuvo para *S. africana-caerulea* (0.19%) recolectada en invierno, mientras que las especies colectadas en primavera *S. africana-lutea* y *S. lanceolata* tuvieron un rendimiento de 0.20% y 0.11% respectivamente. Por otro lado estas especies exhibieron actividad biológica diferencial contra *Plasmodium falciparum* y células epiteliales de riñón (Kamatou *et al.*, 2008).

- Mecanismo de defensa vegetal y herbivoría

Las plantas pueden poseer mecanismos constitutivos de defensa que proveen, de forma pasiva, resistencia contra patógenos. Los mecanismos de resistencia constitutiva se pueden dividir en mecanismos de defensa físicos o estructurales que presentan modificaciones morfológicas en la planta, como espinas, púas, tricomas, migración de semilla a nuevos hábitats, o reemplazo de partes, presencia de capas gruesas de cutícula, deposición de ceras; y en mecanismos de defensa químicos, que se caracterizan por la acumulación de compuestos tóxicos en las células vegetales (Loaiza *et al.*, 2007; Madriz K., 2002).

A diferencia de la defensa constitutiva, los mecanismos inducidos de defensa, también llamados como resistencia inducida, se activan como respuesta a interacciones con patógenos, plantas parásitas y herbívoros. La resistencia inducida es un mecanismo activo de defensa que involucra cambios en el metabolismo provocados por la expresión diferencial de genes. El ataque de patógenos es una condición desfavorable que generalmente activa una serie de mecanismos de defensa cuyo fin es detener, aminorar o contrarrestar la infección. Por su parte, después de haber sido atacada por un herbívoro, la planta libera COV's de las estructuras secretoras internas (vacuolas) y externas (tricomas) donde los sintetizan y almacenan. Otros COV's son sintetizados al momento del daño (aldehídos, alcoholes y volátiles de hojas verdes) o *de novo* horas o días después del daño (generalmente terpenos). Los COV's inducidos horas o días después de iniciado el daño funcionan como señales de comunicación en interacciones tritróficas (Loaiza *et al.*, 2007; Madriz K., 2002).

Por otra parte dentro de las emisiones provocadas por herbivoría, existen emisiones locales en el sitio del daño para repeler al herbívoro, si el daño persiste la planta empieza a sintetizar volátiles de forma sistémica en hojas que no han sido dañadas y de este modo atraer a insectos parasitoides o depredadores de los herbívoros, lo que facilita el control poblacional de los herbívoros (Figura 5) (Rojas y Malo 2012).

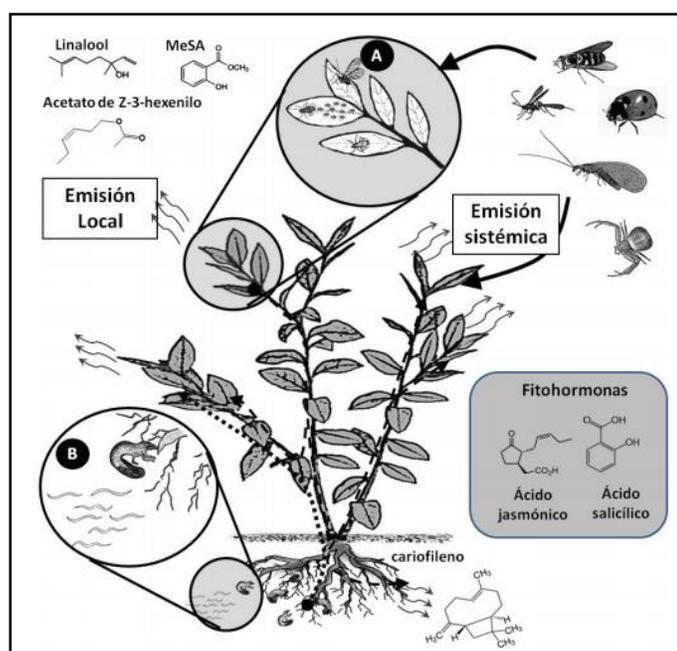


Figura 5. La planta cuenta con dos tipos de emisiones: locales, en la que se emiten volátiles de respuesta pronta y sistémica en el cual se sintetizan en hojas no dañadas atrayendo a insectos parasitoides y depredadores (Rojas y Malo 2012).

La herbivoría es una forma de depredación en la que la presa es la planta, este estrés inicia la señalización de los mecanismos de defensa de la planta, las cuales producen metabolitos secundarios, que influyen en el comportamiento, crecimiento o la supervivencia de los herbívoros. Estas defensas químicas pueden actuar como repelentes o toxinas contra herbívoros, o pueden reducir la digestibilidad de los tejidos de la planta (Boyd, 2012).

Las plantas responden de manera diferente al daño causado por herbívoros respecto al daño mecánico, como el que causa el viento en condiciones naturales. Durante la herbivoría suceden cambios en la expresión de genes en las plantas después de la síntesis

inducida de proteínas y la mayoría de los metabolitos secundarios de defensa (Camarena Gutiérrez, 2009)

El daño del herbívoro desencadena una vía de señalización compleja, donde los inhibidores de proteínasa y algunas otras defensas que no están presentes de forma continua en las plantas, se sintetizan solo después del ataque inicial de herbívoros o patógenos. Por ejemplo en los tomates, la alimentación de insectos conduce a la rápida acumulación de inhibidores de proteínasa en toda la planta, incluso en áreas no dañadas lejos del sitio de alimentación inicial. La producción sistémica de inhibidores de proteínasa en plantas de tomate jóvenes se desencadena por una secuencia compleja de eventos:

1. Las hojas de tomate heridas sintetizan la prosistemina, una proteína precursora (200 aminoácidos).
2. La prosistemina se procesa proteolíticamente para producir el polipéptido corto (18 aminoácidos) llamado sistemina, la primera hormona polipeptídica descubierta en las plantas.
3. La sistemina se libera de las células dañadas en el apoplasto.
4. La sistemina se transporta fuera de la hoja herida a través del floema.
5. En las células diana, se cree que la sistemina se une a un sitio en la membrana plasmática e inicia la biosíntesis del ácido jasmónico, un regulador del crecimiento de las plantas que tiene efectos de gran alcance.
6. El JA finalmente activa la expresión de los genes que codifican los inhibidores de la proteínasa. Otras señales, como ácido abscísico (ABA), ácido salicílico (SA) y fragmentos de pectina de las paredes celulares de las plantas dañadas también parecen participar en esta cascada de señalización de heridas, pero sus funciones específicas aún no están claras (Figura 6) (Taiz y Zeiger, 2002).

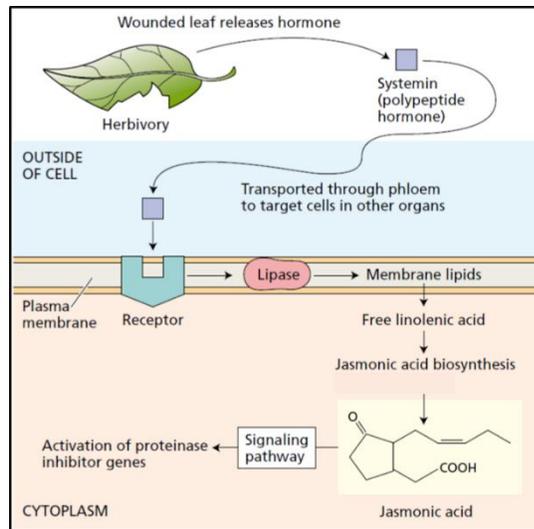


Figura 6. Vía de señalización propuesta para la inducción rápida de la biosíntesis del inhibidor de la proteinasa en plantas de tomate heridas (Taiz y Zeiger 2002).

Los herbívoros masticadores activan predominantemente las respuestas de defensa mediadas por ácido jasmónico (JA) (Figura 7), mientras que los insectos que se alimentan de floema, como las moscas blancas y los áfidos, activan las respuestas mediadas por ácido salicílico (SA). Peng-Jun *et al.*, (2012) plantea que los herbívoros inductores de ácido salicílico (SA) atenúan la atracción de los enemigos carnívoros de los atacantes que inducen la vía de señalización del JA, ya que la inducción de la ruta del SA interfiere con la emisión de COV's relacionado con JA, y viceversa.

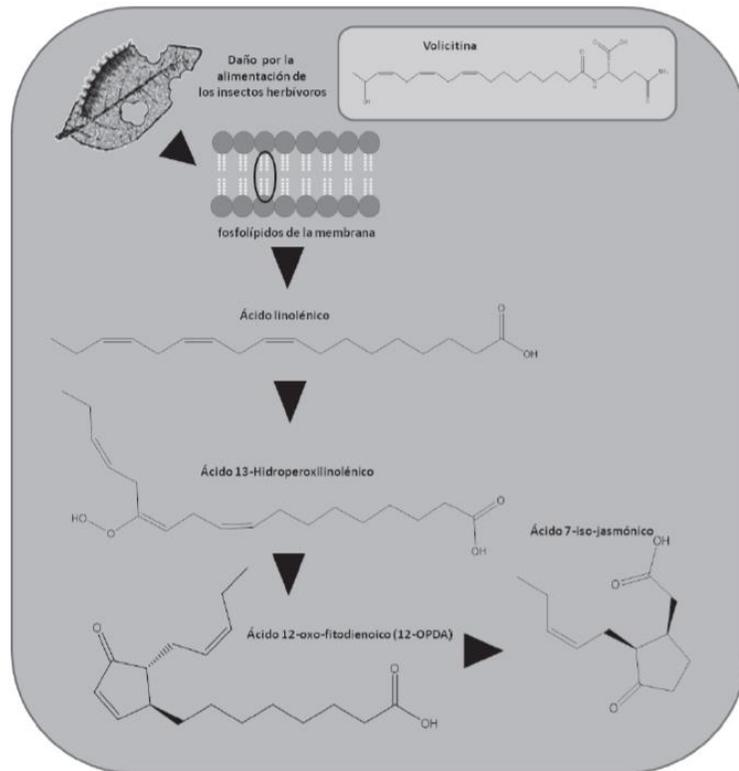


Figura 7. Ruta biosintética del ácido jasmónico involucrada en la respuesta del elicitor volicitina que está presente en el regurgito de larvas de *Spodoptera exigua* (Rodríguez-Saona C., 2012).

Kairomonas

Son sustancias químicas que al ser liberadas por una especie influye en el comportamiento o desarrollo de otros individuos de diferente especie (Díaz *et al.*, 2012).

Las kairomonas pueden ser utilizadas como feromonas sexuales, cebos para trampas de monitoreo o para perturbar el comportamiento de ubicación del hospedero (Tabla 1).

En el estudio realizado por Suckling y El-Sayed (2017) se demostró que la mezcla de ácido acético, fenilacetnitrilo, alcohol bencílico y 2-feniletanol atrajo polillas machos y hembras de varias plagas de *Tortricidae*, en especial *Spilonota ocellana* en huertas de manzana, encontrándose así una opción de uso como kairomonas.

Las kairomonas también atraen insectos para que ovipositen, tal es el caso de las hembras apareadas de *Pieris rapae*, que fueron atraídas por los volátiles de la col *Brassica*

oleracea var. *capitata* L. en comparación con el control (sin volátil), sin embargo, las hembras vírgenes no fueron atraídas, sugiriendo que cambios posteriores al apareamiento ocurren a nivel de comportamiento, donde las hembras se vuelven más receptivas a los COV's de la planta huésped. El estudio reveló que el comportamiento de búsqueda de hospedadores de la hembra *P. rapae* además de mejorar rápidamente después del apareamiento, aumenta gradualmente con el envejecimiento, lo que contribuye al uso de COV's vegetales para la selección de hospedadores en hembras (Itoh *et al.*, 2017).

Tabla 1. Compuestos orgánicos volátiles utilizados como kairomonas contra plagas.

ESPECIE	VOLÁTIL	PLAGA	COMPUESTO	REFERENCIA
<i>Cymbopogon nardus</i>	*-Aceite esencial	<i>Bactrocera diversa</i> y <i>B. zonata</i>	Metil eugenol	Malo y Rojas 2012
<i>Malus domestica</i> L	*-Volátiles de fruta	<i>Rhagoletis pomonella</i>	Hexanoato de butilo	Malo y Rojas 2012
<i>Archangelica officianalis</i>	&-Aceite esencial de raíz	<i>Ceratitis rosa</i>	α -copaeno	Díaz y Castrejón 2012
<i>Melaleuca leucadendron</i>	&-Aceite esencial	<i>Ceratitis rosa</i>	Acetato de terpinol	Díaz y Castrejón 2012
<i>Zea mays</i> (BH-660)	*-Volátiles de polen	<i>Anopheles arabiensis</i>	Benzaldehído, nonanal, <i>p</i> -cimeno, limoneno y α -pineno	Wondwosen <i>et al.</i> , 2017
Árboles manzano	#-Volátiles de hojas dañadas	<i>Spilonota ocellana</i>	Fenilacetnitrilo, alcohol bencílico y 2-feniletanol	Suckling <i>et al.</i> , 2017
<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> L.	&-Volátiles de hoja	<i>Pieris rapae</i>	Nonanal y decanal	Itoh <i>et al.</i> , 2017
<i>Persea americana</i>	+ -Compuestos sintéticos	<i>Xyleborus glabratus</i>	α -copaeno y quercivorol	Kendra <i>et al.</i> , 2016
<i>Solanum tuberosum</i> , var. Princesa	&-Volátiles de flores	<i>Tecia solanivora</i>	fenilacetato de metilo, fenilacetaldehído y 2-feniletanol	Karlsson <i>et al.</i> , 2017
<i>Solanum lycopersicum</i> y <i>Spinacea oleracea</i>	#-Volátiles de raíz	<i>Meloidogyne incognita</i>	Tridecano, 2-isopropil-3-metoxipirazina, 2-(metoxi)-3-(1-metilpropil) pirazina, sabineno y salicilato de metilo	Murungi <i>et al.</i> , 2018

Continuación.

ESPECIE	VOLÁTIL	PLAGA	COMPUESTO	REFERENCIA
Árboles manzano	#-Compuestos sintéticos	<i>Cydia pomonella</i>	(E, Z) -2,4 decadienoato, sulfuro de n-butilo y ácido acético	Jaffe <i>et al.</i> , 2018
<i>Anacardium occidentale</i>	+Volátiles de hoja	<i>Pseudotheraptus wayi</i>	(E)- β -ocimeno, (Z)- β -ocimeno, aloocimeno, y (Z) butirato-3- hexenilo	Egonyu <i>et al.</i> , 2013
<i>Camellia sinensis</i>	#-Compuestos sintéticos	<i>Euwallacea forficatus</i>	α -copaeno y quercivorol	Kendra <i>et al.</i> , 2017

*-Kairomona atrayente oviposición. +-Kairomona atrayente apareamiento. #-Kairomona atrayente alimentario. &-Kairomona atrayente hospedero.

Con base en lo anterior, el presente trabajo tiene por objeto la identificación de un compuesto o mezcla de compuestos involucrados en la quimioatracción hacia *A. mexicana*, considerada una plaga de interés agrícola importante, para su manejo o control.

***Ipomoea murucoides* Roem. & Schult.**

La familia Convolvulaceae incluye 40 géneros, dentro de los cuales se enlistan más de 1,500 especies. Tienen una distribución cosmopolita, aunque alcanza su mayor diversificación en latitudes intertropicales, particularmente en regiones que presentan temporadas secas. Se pueden identificar árboles, arbustos, lianas, con más frecuencia enredaderas volubles, plantas herbáceas rastreras o erectas, en ocasiones parásitas de otros vegetales, frecuentemente con látex (Carranza, 2007).

Las especies del género *Ipomoea* tienen propiedades tóxicas contra algunos insectos plaga de interés agronómico, como la mosquita blanca (*Trialeurodes vaporariorum*) y el gusano cogollero del maíz (*S. frugiperda*) (Toledo, 2000).

Ipomoea murucoides (Tabla 2) se distribuye desde el occidente y centro de México hasta Guatemala. Se encuentra a una altura entre 1,400-2,450 m s.n.m., florece de octubre a marzo (Figura 1). Es una especie arbórea de 2 a 8 m de altura, el tronco es de hasta 40 cm de diámetro; tallos jóvenes densamente lanuginosos, los maduros lisos y grisáceos, ramificados, de madera blanda, con presencia de látex; tallos floríferos longitudinalmente surcados, de 5 a 8 mm de diámetro; peciolos de 1 a 3 cm, ovario cónico, glabro, 2-locular, 4-ovulado, estilo

de 4 a 4.5 cm de largo, estigma 2-globoso; cápsula ovoide, de más o menos 2.5 cm de longitud, 2-locular, 4-valvar, con 4 semillas; semillas romboides, de 11 a 12 mm de longitud, de color café oscuro, setosas en sus bordes laterales, con pelos blancos de más o menos 15 mm de longitud (Rzedowski 2005, Carranza, 2007).

Tabla 2. Clasificación taxonómica de *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult (Carranza 2007).

Reino:	Plantae
División:	Magnoliophyta
Clase:	Magnoliopsida
Orden:	Solanales
Familia:	Convolvulaceae
Género:	<i>Ipomoea</i>
Especie:	<i>murucoides</i>



Figura 8. Flor de *Ipomoea murucoides*, en la imagen se observa cáliz pubescente, una característica distintiva de la especie.

En la medicina tradicional las infusiones de hojas, corteza y flores se utilizan para tratar las inflamaciones y contra las picaduras de escorpión (León *et al.*, 2005). En el estado de México y Morelos se utiliza para tratar problemas de la piel y contra la caída del cabello; en Michoacán contra el salpullido; y en Oaxaca para sacar “clavillos” y tratar la disípela. De

igual manera es utilizada para disminuir el dolor e inflamación por golpes musculares (Biblioteca digital de la Medicina Tradicional Mexicana, UNAM. 2009).

Un estudio realizado por Tello (2005), demuestra la capacidad de *O. biannularis* (Tabla 3) para desarrollar su ciclo completo en *I. muruoides* sin sufrir efectos por los metabolitos secundarios tóxicos que sintetiza (i. e. alcaloides pirrolizidínicos). Lo anterior demuestra la capacidad de estos insectos de ingerir y almacenar cantidades significativas de diferentes compuestos químicos que posiblemente utilizan como fuente de reserva para su hibernación y/o para que las hembras protejan sus huevos (Figura 9) y con ello conferirles protección contra sus depredadores. Cabe mencionar que *Ipomoea muruoides* es consumida principalmente por el crisomélido *Ogdoecosta biannularis*, el cual puede llegar a provocar defoliaciones severas es esta especie (Tello, 2005).

Tabla 3. Taxonomía de *Ogdoecosta. biannularis* (Boheman) (CONABIO-Ordóñez-Reséndiz 2014).

Reino:	Animalia
Phyllum:	Arthrtopoda
Clase:	Insecta
Orden:	Coleoptera
Familia:	Chrysomelidae
Género:	<i>Ogdoecosta</i>
Especie:	<i>biannularis</i>



Figura 9. Hembra de *O. biannularis* ovipositando en hojas de *I. muruoides*.

Fitoquímica de *I. murucoides*.

Los metabolitos secundarios, en particular los alcaloides, fenoles, flavonoides y taninos, son compuestos químicos que por lo general intervienen en las interacciones ecológicas entre la planta y su ambiente. Se sintetizan cuando las plantas están en condiciones adversas, entre ellas, el ataque por herbívoros, microorganismos y la presencia de diferentes especies que compiten por luz, agua y nutrientes (Cabrera-Carrión *et al.*, 2017).

Se han realizado varios estudios sobre la fitoquímica de *I. murucoides* (Tabla 4), por ejemplo, se ha encontrado que las raíces de esta especie presentan glicósidos pentasacáridos llamados murucinas I-V (León *et al.*, 2005). Por otro lado, en flores de esta especie se han aislado los pentasacáridos llamados murucoidinas I-V, XII-XVI, XVII-XIX, estoloniferina I, además de dos ácidos glicosídicos: el ácido simónico B y el ácido operculínico A (Chérigo y Pereda 2006, Chérigo *et al.*, 2009, Corona *et al.*, 2013). En exudados de corteza se identificaron las murucoidinas XIX-XX (León *et al.*, 2013).

Por otro lado, un estudio sobre daño externo (i. e. epifitismo, daño intencional) causado a ramas de *I. murucoides* provocó una variación en la composición química de extractos diclorometánicos de corteza respecto a ramas que no sufrieron daño alguno, en ellos se exhibió una mayor concentración de compuestos con propiedades alelopáticas como el ácido palmítico, además del escualeno que es un compuesto con propiedades atrayentes de insectos depredadores y el 1-hexadecanol, compuesto volátil de defensa (Flores-Palacios *et al.*, 2015).

Tabla 4. Compuestos químicos encontrados en diferentes tejidos de *Ipomoea murucoides*.

<i>TEJIDO</i>	<i>COMPUESTO</i>	<i>REFERENCIA</i>
<i>Raíces</i>	Murucinas I-V	León-Rivera <i>et al.</i> , 2005
<i>Flores y resina</i>	Murucoidinas I-V, ácidos simónico B y el ácido operculínico A	Chérigo y Pereda-Miranda, 2006
<i>Flores</i>	Murucoidinas XII-XVI	Chérigo L. <i>et al.</i> , 2009
<i>Flores</i>	Murucoidinas III, V, y XVII-XIX	Corona-Castañeda <i>et al.</i> , 2013
<i>Corteza</i>	Murucoidinas XIX y XX.	León-Rivera <i>et al.</i> , 2013

Continuación.

TEJIDO	COMPUESTO	REFERENCIA
<i>Corteza</i>	Escualeno y 1-hexadecanol.	Flores-Palacios <i>et al.</i> , 2015

Además de los estudios fitoquímicos, la planta cuenta con reportes biológicos (Tabla 5), en el cual se han reportado propiedades insecticidas contra el insecto *Spodoptera frugiperda* (Toledo 2000; Vera-Curzio *et al.*, 2009), y propiedades alelopáticas contra la germinación de la semilla de la epífita *Tillandsia recurvata* (Valencia-Díaz *et al.*, 2010).

Tabla 5. Estudios biológicos con diferentes extractos de *Ipomoea murucoides*.

TEJIDO/EXTRACTO	ACTIVIDAD	REFERENCIA
Extracto metanólico	Aumento del estado pupal de <i>Spodoptera frugiperda</i>	Toledo, 2000
Extracto metanólico de hoja	Mortalidad del 46.16% de larvas de <i>Spodoptera frugiperda</i>	Vera-Curzio <i>et al.</i> , 2009
Extracto diclorometánico de corteza	Inhibición de la germinación del 51.77% de <i>Tillandsia recurvata</i>	Valencia-Díaz <i>et al.</i> , 2010
Extracto hexánico y metanólico de hojas con herbivoría	Supervivencia del 41.12% de <i>Spodoptera frugiperda</i>	Ocampo-Antonio, 2017

***Atta mexicana* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae).**

Las hormigas son un grupo de himenópteros sociales de gran diversidad, tanto taxonómico como funcional. Todas sus especies pertenecen a la familia Formicidae. De acuerdo al estudio realizado por Rojas (2001), *A. mexicana*, se encuentra distribuida en gran parte del territorio mexicano, estando presente en 19 estados, afectando los cultivos de papaya en el Estado de Veracruz y de maíz en el Estado de Morelos.

Atta mexicana (Tabla 6) es considerada una plaga severa de cultivos de jamaica (*Hibiscus sabdariffa* L.) por su capacidad de defoliación. De acuerdo con Pérez-Torres *et al.*,

(2009), que estudiaron más de 1,800 ejemplares, esta especie es una de las plagas principales en cultivos en el municipio de Chiuatla de Tapia, Puebla.

Tabla 6. Taxonomía de *Atta mexicana* F. Smith (CONABIO-Rojas, 2001).

Reino:	Animalia
Phylum:	Arthtopoda
Clase:	Insecta
Orden:	Hymenoptera
Familia:	Formicidae
Género:	<i>Atta</i>
Especie:	<i>mexicana</i>

Conocida comúnmente como “hormiga arriera” o “cortadora de hojas”, ocasiona daños al follaje, su acción es más intensa cuando las plantas están en sus primeras etapas de desarrollo en donde llegan a defoliar hasta una superficie de 10 m² en una noche. Los daños de esta plaga se caracterizan por cortes en las hojas del ápice hacia la base, dejando únicamente los tallos más gruesos (Morales, 2012).

Las hormigas obreras cortan fragmentos de hojas tiernas y suculentas u hojas completas con alto contenido de nutrimentos y bajo en compuesto potencialmente peligrosos para el cultivo del hongo *Leucoagaricus gongylophorus* (Vigueras *et al.*, 2017). El corte y traslado de hojas presenta una alternancia estacional: nocturno durante el verano y diurno durante el invierno (Mintzer, 1979), para proporcionar el sustrato a hongos que cultivan en sus nidos. La actividad forrajera varía dependiendo de los requerimientos nutricionales de cada colonia, de la estación y de las condiciones de vegetación disponible (Farji, 1993).

Todas las hormigas son consideradas como altamente sociales, presentan castas, división de trabajo, traslapamiento de generaciones y cuidado social como ocurre en otros grupos de insectos (e.g. abejas y termitas) (Márquez 1996, Ríos-Casanova, 2013).

Las obreras tienen una división del trabajo que está en relación con la edad y tamaño que presentan. Así se distinguen cuatro categorías de hormigas obreras (Figura 10). Las **mínimas**, que presentan la menor talla (0.6 a 1.2 mm longitud de la cabeza), encargadas de

cuidar a las larvas, el jardín de hongos y la limpieza general. Las **medianas** (1.9 a 3.0 mm longitud de la cabeza), encargadas de la excavación, búsqueda de recursos, corte de vegetales, transporte y masticado de hojas, son las más abundantes. Las **máximas** (4.9 a 6 mm longitud de la cabeza), que también excavan, cuidan a los descendientes, recolectan sustrato y mantienen los caminos limpios de obstáculos. Finalmente, los **soldados** que protegen y patrullan la colonia y los caminos (Márquez, 1996).



Figura 10. *A. mexicana* obrera, vista lateral y dorsal.

Sobre su ciclo de vida, existen muchas variantes de acuerdo con las diferentes especies de hormigas; sin embargo, el ciclo de vida general consiste en 3 estados: el estado de **fundación**, el cual se lleva a cabo después del vuelo nupcial de las hembras y machos reproductores de la colonia. Cuando la colonia ha madurado y ha producido nuevas hembras y machos reproductores dejan el nido para formar nuevas colonias, al cual se le denomina estado **reproductivo** (Ríos-Casanova 2013). Por lo general el ciclo de vida completo de la hormiga es de 4 a 7 meses, desde el huevo hasta la etapa adulta en el caso de las obreras (Figura 11).



Figura 11. Ciclo biológico de *A. mexicana*.

La especie se ha catalogado como plaga de interés agrícola, ya que afecta los cultivos de papaya (*Carica papaya* L.) (Mora Aguilar *et al.*, 1998), jamaica (*Hibiscus sabdariffa* L.) (Pérez-Torres *et al.*, 2009, Morales Uriel 2012), la plántula de moringa (*Moringa oleífera*) defoliando los tallos y peciolos (Valdés-Rodríguez *et al.*, 2015) y maíz (*Zea mays*) (Romero-Nápoles 1990).

JUSTIFICACIÓN

Las emisiones de COV's en plantas desempeñan un papel activo en la interacción entre herbívoros y plantas vecinas, con lo cual estos COV's pueden servir para un control más sostenible y equilibrado de plagas de insectos en los agroecosistemas. Es por ello que el conocimiento de la variación bianual de los COV's en respuesta a las condiciones ambientales y el grado de herbivoría permitirá detectar patrones de cambios metabólicos y por último la emisión de compuestos o mezcla de compuestos servirán como potenciales kairomonas para la hormiga *A. mexicana* debido a la práctica tradicional del manejo de esta hormiga en cultivos de maíz.

HIPÓTESIS

Los COV's de *I. muruoides* variaran de acuerdo con el año de colecta y al grado de herbivoría, y el compuesto o mezcla de compuestos de los aceites esenciales de las hojas con herbivoría actuaran como kairomona de *A. mexicana*.

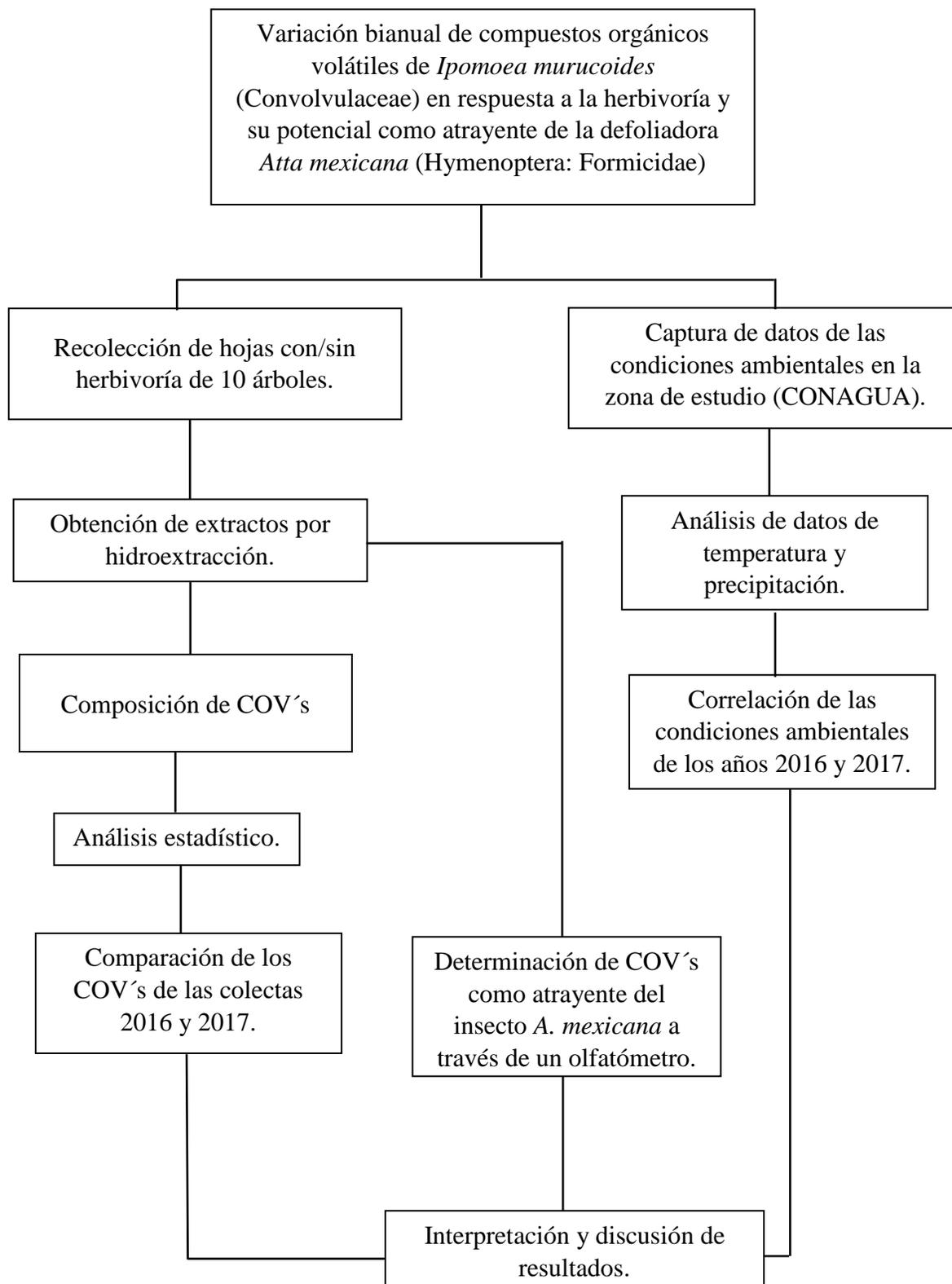
OBJETIVO GENERAL

- Determinar patrones de variación bianual (2016-2017) de COV's de *I. muruoides* en función del grado de herbivoría, así como su potencial como kairomona en *A. mexicana*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la composición de los COV's de hojas con diferente grado de herbivoría de *I. muruoides* colectadas en los años 2016 y 2017.
- Correlacionar la temperatura y precipitación de los años 2016 y 2017 en la zona de estudio con la diversidad de COV's de hojas con diferente grado de herbivoría de *I. muruoides*.
- Determinar experimentalmente a través de un olfatómetro si los COV's emitidos por la planta *I. muruoides* sirven como atrayentes de la hormiga *A. mexicana*.

ESTRATEGÍA EXPERIMENTAL



METODOLOGÍA

Sitio de colecta

El sitio de colecta se encuentra en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos (18°57'22.2" W, 99°06'50.2" N, 1495 m s.n.m., Figura 12), la precipitación anual es de 1,098 mm y la temperatura media de 12°C y 18°C (Ruiz-Rivera, 2001). El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio, el cual se caracteriza por tener un dosel abierto, árboles de baja estatura y su vegetación pierde las hojas en sequía (Rzedowski, 1978). En la zona de estudio predominan las especies *Sapium macrocarpum* (Euphorbiaceae), *Bursera fagaroides*, *B. glabrifolia*, *B. copallifera* (Burseraceae), *Ipomoea pauciflora* (Convolvulaceae) y *Quercus obtusata* (Fagaceae) (Vergara-Torres, *et al.*, 2010)

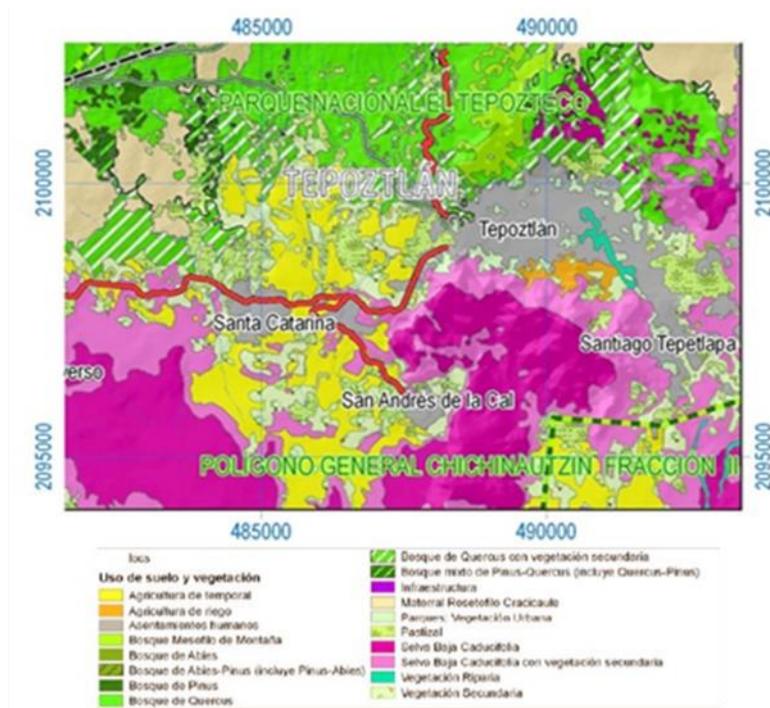


Figura 12. Mapa de vegetación y tipo de suelo del parque nacional el Tepozteco (Imagen tomada de Vergara-Torres *et al.*, 2010).

Composición interanual de compuestos orgánicos volátiles

Para determinar la composición interanual de los COV's, en el mes de junio de 2016 y 2017 (comienzo del verano) se realizó la colecta de hojas con diferente grado de herbivoría con base en la metodología descrita por Ocampo-Antonio (2017), en la cual se colectan hojas sin herbivoría, con herbivoría (< 20% y >20% de lámina foliar) y hojas sin herbivoría sometidas a daño mecánico. Para el daño mecánico se hicieron perforaciones de 6.25 mm con una perforadora comercial.

Para evitar la pérdida de COV's, la colecta de hojas se realizó a las 7:00 h del día. Lo anterior debido a que en las primeras horas del día ocurre una expulsión de COV's a través de los estomas, esta expulsión es abrupta y es consecuencia de la acumulación nocturna de estos compuestos (Niinemets y Reichstein, 2003). Posteriormente las hojas colectadas se embolsaron herméticamente y se colocan en una hielera para ser transportadas al Laboratorio de Botánica Estructural del Centro de Investigación en Biotecnología de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, lugar donde se obtuvieron los aceites esenciales.

De las hojas con diferente grado de herbivoría, daño mecánico y sin herbivoría se obtuvieron los aceites esenciales por hidrodestilación (arrastre de vapor). Esta técnica consiste en una vaporización selectiva del aceite esencial respecto de otros compuestos (que por su bajo peso molecular y su densidad inferior al agua facilita su separación). A lo largo de la destilación, se tendrán las fases inmiscibles orgánica y acuosa. La condición más importante para que este tipo de destilación pueda ser aplicado es que el aceite esencial es insoluble en agua, ya que el producto destilado (aceite esencial) formará una fase inmiscible al agua al condensarse, por lo cual se permitirá su separación fácilmente, el punto de ebullición permanecerá constante mientras ambos líquidos (aceite esencial y agua) estén presentes en la fase líquida (Paredo-Luna *et al.*, 2009).

Para la obtención de aceites esenciales, se pesaron 140 g de hojas colectadas (sin herbivoría, herbivoría menor al 20%, herbivoría mayor al 20% y con daño mecánico) en una báscula analítica (ADAM, modelo Nimbus). Posteriormente las muestras se colocaron en un matraz bola de 500 mL, se le añadió 300 mL de agua destilada y se conectó a una trampa clewenger a través de la cual circulaba un refrigerante. El matraz se colocó en una mantilla

de calentamiento a una temperatura constante de 225 °C, hasta lograr la ebullición durante 4 h (Figura 13). Los aceites esenciales se colectaron con una micropipeta y se transfirieron a tubos eppendorf, que fueron centrifugados a 1,000 rpm por 5 min. Lo anterior para separar trazas de agua que pudiera haber quedado entre los aceites esenciales al momento de la recolección.



Figura 13. Equipo de hidrodestilación, 1: Mantilla de calentamiento, 2: Matraz bola, 3: Trampa clewenger, 4: Refrigerante, 5: Aceites esenciales colectados en la trampa clewenger.

Los aceites esenciales se analizaron en el Centro de Investigaciones Químicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, donde a través de cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masas (CG-EM) se determinó la composición de COV's. Con la finalidad de determinar la variación interanual de los COV's de *I. murucoides*, la metodología descrita se realizó, en los años 2016 y 2017.

Del total de compuestos detectados por CG-EM en los años 2016 y 2017, se realizó un análisis multivariado de escalamiento multidimensional, donde a partir de la construcción de una matriz de presencia/ausencia se calcularon distancias de Jaccard entre los compuestos

(EstimateS 9, Windows). Con dichas distancias se realizó un análisis para conocer la similitud entre los tratamientos de herbivoría de los dos años.

Para determinar si el tipo de herbivoría forma patrones de asociación con base en sus constituyentes y si esto correlaciona con los diferentes tratamientos se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Se usaron como variables los diferentes tratamientos (hojas s/herbivoría, herbivoría <20%, >20% y daño mecánico), además de las condiciones ambientales (temperatura, precipitación y radiación solar) de la zona de estudio. El análisis de componentes principales estuvo basado en una matriz de correlaciones. Consideramos como significativas aquellas variables que se correlacionaban con al menos 0.7 de correlación. Los compuestos se etiquetaron con letras para abreviar los compuestos.

Correlación de la temperatura y precipitación de los años 2016 y 2017 de la zona de estudio San Andrés de la Cal, Morelos (Estación Meteorológica Automática-Tepoztlán)

Se analizaron los datos de las condiciones ambientales (temperatura, precipitación y radiación solar) de la zona de estudio (San Andrés de la Cal, Morelos). Se solicitaron a la CONAGUA los datos de las condiciones ambientales de la Estación Meteorológica Automática-Tepoztlán, se analizaron los datos del mes de junio del año 2016 y 2017, que es la temporada de inicio de lluvias y el comienzo de la producción de hojas de *I. murucoides*.

Atracción de COV's contra *A. mexicana*

Antes de realizar las pruebas de olfatometría, se realizó la colecta de hormigas obreras, a las cuales se les realizó pruebas preliminares para la elección del alimento para la supervivencia. Se les ofreció como alimento: miel, atún, suelo (sustrato del nido de colecta), setas, agua y una mezcla de suelo, agua y setas (Figura 14). Esto permitió determinar el alimento ideal para mantener vivas a las hormigas, y en condiciones homogéneas, antes de realizar las pruebas en el olfatómetro. .

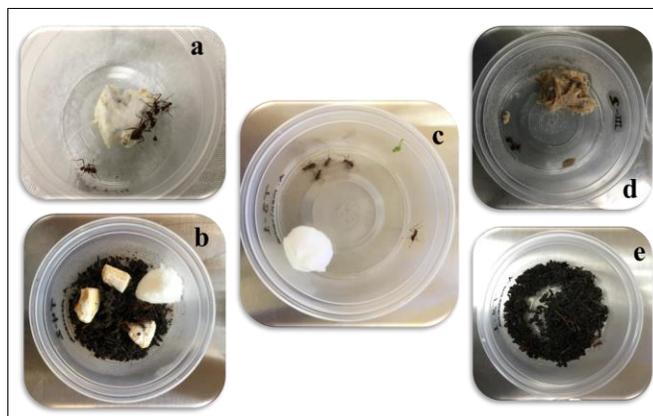


Figura 14. Diferentes alimentos ofertados para la supervivencia de la hormiga obrera *Atta mexicana*. **a:** Setas, **b:** mezcla, **c:** agua, **d:** atún y **e:** suelo.

Una vez elegido el mejor alimento se evaluó el potencial atrayente de los COV's de *I. murucoides*, se midió la preferencia de las hormigas obreras de *A. mexicana* en un olfatómetro de cinco brazos (Figura 15) hacia los aceites esenciales obtenidos de hojas de *I. murucoides* (sin herbivoría, herbivoría < 20%, herbivoría > 20% y daño mecánico) más un control, el cual consistió en papel filtro con agua destilada. En cada brazo del olfatómetro se colocó un cm² de papel filtro con 1μL de cada uno de los cuatro aceites esenciales provenientes de los tratamientos ya mencionados. Posteriormente se colocó una hormiga al centro del olfatómetro y se sometió a una prueba activa, la cual consistió en generar flujo de aire del exterior hacia el interior por medio de una bomba de vacío conectada a un flujómetro (Cole Parmer, modelo PMR1-010295) a un flujo de 1.5 L/min⁻¹ y en cada brazo se colocó una lámina de carbón activado para la filtración del aire del exterior, el olfatómetro fue colocado en una caja de color blanco para evitar sesgos por el color (Figura 16). Una vez realizado el experimento con tres hormigas, se limpiaban los brazos del olfatómetro con alcohol etílico al 60 % y enseguida se colocaba nuevamente papel filtro más aceite esencial de manera aleatoria, los brazos también se intercambiaban de forma aleatoria. La prueba se consideraba terminada una vez que la hormiga hacía la elección y/o pasaban tres minutos. Se registró la frecuencia de preferencia de las hormigas hacia algún tratamiento y el tiempo en que hacían esta elección.

Los datos se analizaron con una prueba de χ^2 (Zar, 2010), donde se evaluó la preferencia de las hormigas a través de la frecuencia de visitas en cada uno de los cuatro

tratamientos de herbivoría y el control, incluyéndose en el análisis, además, aquellas hormigas que no mostraron preferencia alguna. También se registró el tiempo en que las hormigas hacían su primera elección. Estos datos se analizaron con un análisis de varianza no-paramétrico de Kruskal-Wallis. En caso de diferencias en alguno de los tratamientos, éstas se detectaron utilizando la prueba de Z, donde cualquier valor mayor que 1.96 fue considerado significativo estadísticamente

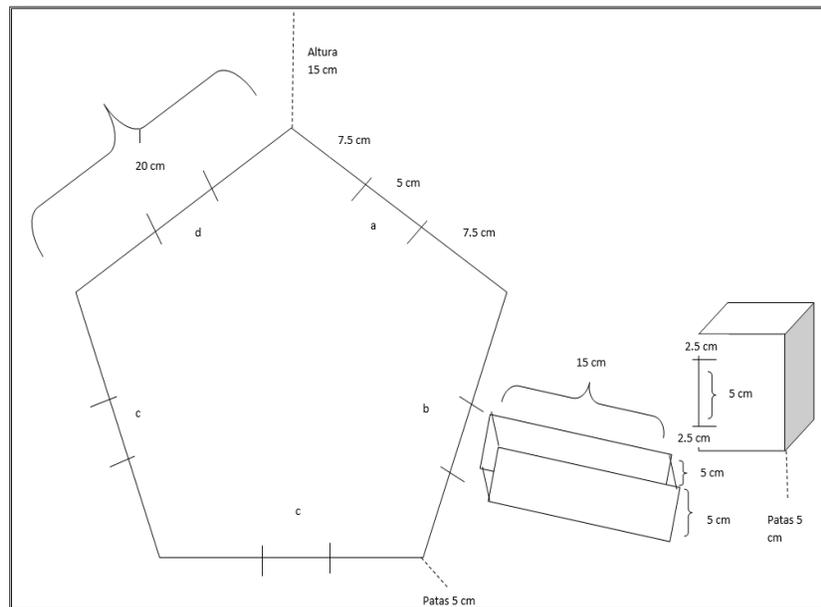


Figura 15. Esquema general y medidas del olfatómetro.

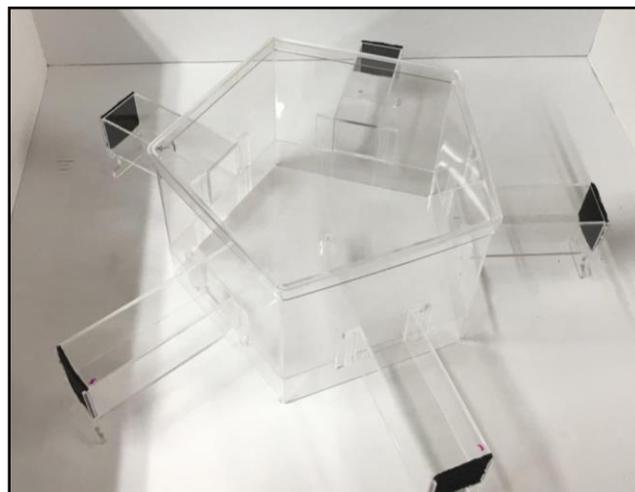


Figura 16. Olfatómetro de cinco brazos, con un diámetro por lado de 20 cm y 20 cm de altura, en cada brazo se colocó una lámina de carbón activado para la filtración del aire del exterior.

RESULTADOS

Composición interanual de los compuestos orgánicos volátiles

De los aceites esenciales de 2016, se detectaron 48 compuestos por cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masas (CG-EM), los cuales se etiquetaron con letras para los posteriores análisis (Apéndice 1). En ese año, 22 compuestos se compartieron en todos los tratamientos; cinco compuestos se encontraron sólo en el tratamiento de hojas sin herbivoría, 4 compuestos en hojas con herbivoría $H > 20\%$ y sólo un compuesto se encontró en hojas con daño mecánico (Figura 17). Por otra parte, el tratamiento de hojas sin herbivoría compartió al menos un compuesto con los tratamientos de herbivoría $>20\%$ y daño mecánico. En las hojas con herbivoría ($< 20\%$ y $> 20\%$) comparten tres compuestos diferentes al resto, y un solo compuesto se encontró en hojas con herbivoría $> 20\%$ y daño mecánico. Se presentaron dos compuestos que se comparten con los tratamientos de hojas sin herbivoría, herbivoría $< 20\%$ y daño mecánico. En este análisis se destaca que seis compuestos se encontraron en hojas que sufrieron algún daño, como los son herbivoría $< 20\%$, herbivoría $> 20\%$ y daño mecánico.

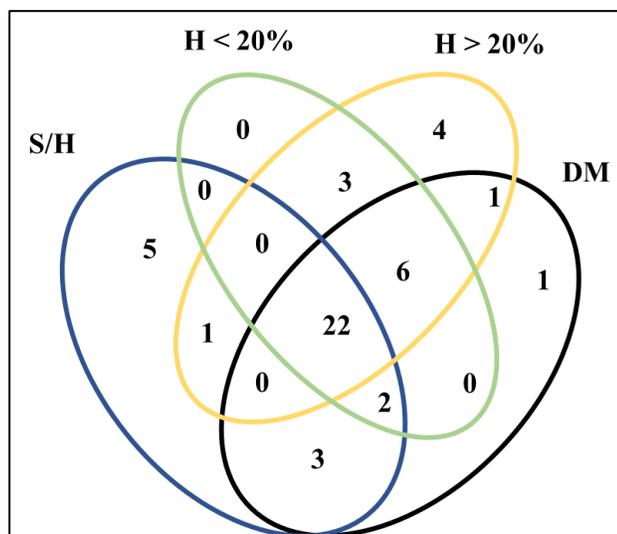


Figura 17 Agrupación de 48 compuestos en cuatro muestras de aceites esenciales provenientes de hojas colectadas en el 2016. SH = sin herbivoría, DM = daño mecánico, $H < 20\%$ = herbivoría menor a 20% y $H > 20\%$ = herbivoría mayor a 20%.

Para los aceites esenciales de las muestras colectadas en el año 2017 se detectaron 65 compuestos, 14 de ellos estuvieron en todos los tratamientos (Figura 18). Todos los tratamientos tuvieron al menos un compuesto exclusivo, los tratamientos de hojas sin herbivoría presentaron 11 compuestos, mientras que los tratamientos de hojas con herbivoría presentaron más compuestos con respecto a la colecta del año anterior (herbivoría < 20% = 6 y herbivoría > 20% = 9). En hojas con daño mecánico sólo se encontró un compuesto diferente al resto. En los tratamientos de hojas sin herbivoría y herbivoría < 20% se encontraron siete compuestos similares. Las hojas con herbivoría presentaron tres compuestos en común con el 2016. Las hojas sin herbivoría y daño mecánico comparten dos compuestos similares. Las hojas con daño mecánico comparten compuestos similares con las hojas con herbivoría; un compuesto con herbivoría < 20% y tres compuestos similares con herbivoría > 20%. Se encontraron tres compuestos similares en los tratamientos de herbivoría y daño mecánico. En el caso de las hojas sin herbivoría, herbivoría < 20% y > 20% comparten dos compuestos similares. Por último, las hojas sin herbivoría, herbivoría < 20% y daño mecánico presentaron tres compuestos similares (Tabla 7).

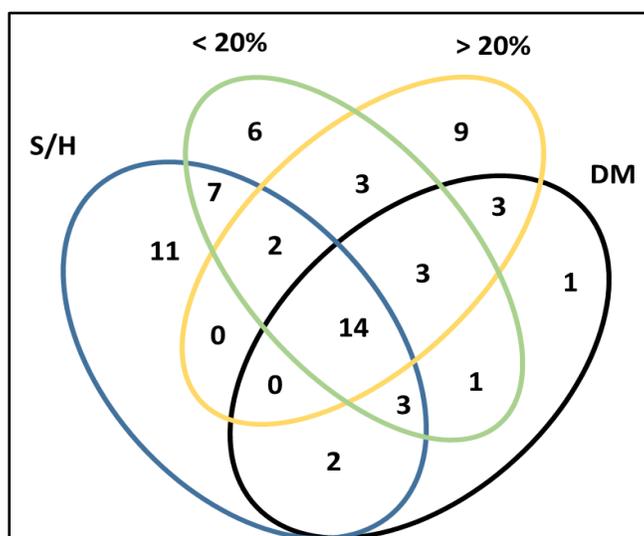


Figura 18. Agrupación de 65 compuestos en cuatro tratamientos diferentes de hojas colectadas en el 2017. SH = sin herbivoría, DM = daño mecánico, < 20% = herbivoría menor a 20% y >20% = herbivoría mayor a 20%.

Se obtuvo una diferencia en las emisiones de COV's en los dos años, ya que en el 2016 se identificaron 48 compuestos y en el año 2017 65 (Tabla 7).

Tabla 7. Tabla representativa del número de compuestos que se identificaron en cada tratamiento y los compuestos que se comparten.

No.	Tratamientos	Año 2016	Año 2017
1	Compuestos compartidos	22	14
2	Sin Herbivoría	5	11
3	Herbivoría <20%	0	6
4	Herbivoría >20%	4	9
5	Daño Mecánico	1	1
6	Sin Herbivoría y Herbivoría <20%	0	7
7	Sin Herbivoría y Herbivoría > 20%	1	0
8	Sin Herbivoría y Daño Mecánico	3	2
9	Herbivoría < 20% y Herbivoría >20%	3	3
10	Herbivoría <20% y Daño mecánico	0	1
11	Herbivoría >20% Daño Mecánico	1	3
12	Sin Herbivoría, Herbivoría <20% y Herbivoría >20%	0	2
13	Sin Herbivoría, Herbivoría < 20% y Daño Mecánico	2	3
14	Sin Herbivoría, Herbivoría >20% y Daño Mecánico	0	0
15	Herbivoría < 20%, Herbivoría > 20% y Daño mecánico	6	3
Total		48	65

Del total de compuestos identificados, 25 compuestos cuentan con reporte biológico, destacando varios compuestos con actividad de atrayente (semioquímico), insecticida y repelente (Apéndice 2).

El análisis de escalamiento multidimensional separó en dos dimensiones a los 8 tratamientos (estrés = 0.025, 2 años x 4 tratamientos de herbivoría, Gráfica #). La dimensión uno separa por años, se observa del lado derecho los tratamientos de la colecta del 2017 y del lado izquierdo se agrupan lo de la colecta 2016, lo que quiere decir que hay similitud en los

compuestos que comparten dentro de años. Por otro lado, la segunda dimensión separa al tratamiento de sin herbivoría 2016 y agrupa al resto de los tratamientos (2016), al mismo tiempo los tratamientos del 2017 se separan, lo que significa que no hay suficiente similitud entre los compuestos de cada tratamiento (Figura 19).

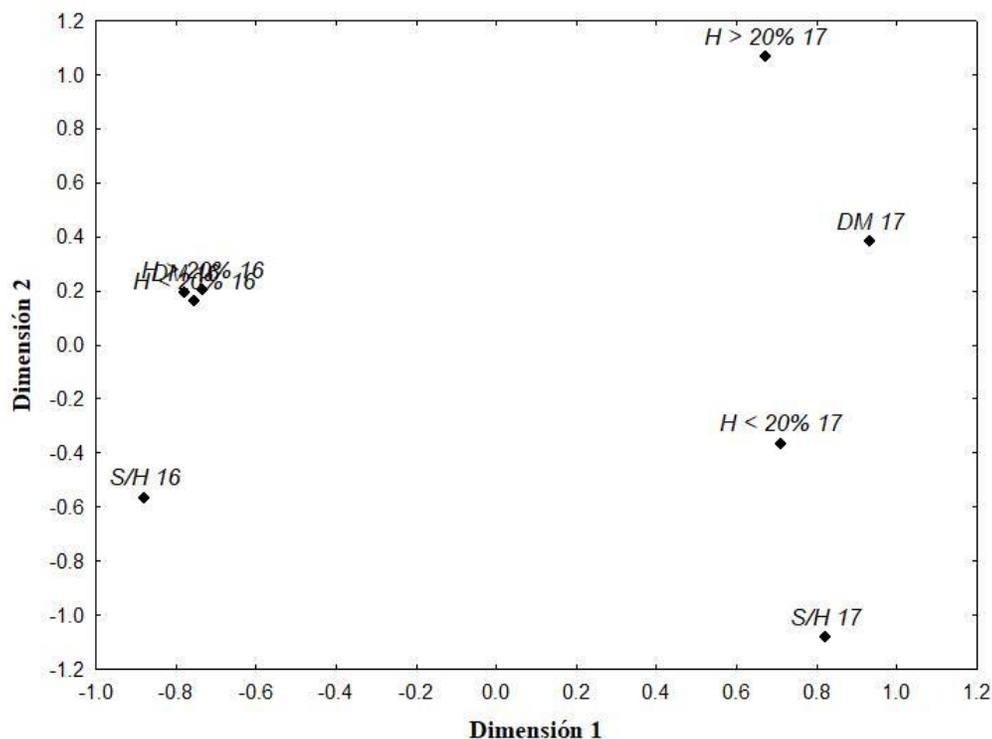


Figura 19. Gráfica del análisis multidimensional, en el cual la dimensión 1 separa por año a los tratamientos y la dimensión 2 separa por tratamientos a la colecta del año 2017.

Condiciones ambientales en San Andrés de la Cal, Morelos (CONAGUA) 2016 y 2017

Se analizaron las condiciones ambientales del mes de junio del 2016 y 2017. Para el 2016 se registró una temperatura promedio de 22.37 ± 0.88 °C, destacando que el día 9 registró la mayor temperatura (23.79 ± 5.48 °C) y el día 22 la menor temperatura (20.58 ± 3.92 °C). Además, se registró una precipitación de 335.87 mm y una radiación solar promedio de $35,199.87 \pm 8,590.59$ W, siendo el día 17 el que presentó la mayor radiación solar ($45,861 \pm 2,471.09$ W) y el día 22 la menor ($13,748 \pm 1,238.02$ W).

Para junio del 2017, el promedio de temperatura fue de 23.06 ± 0.91 °C, siendo el día 22 con la temperatura más alta (24.60 ± 4.47 °C) y el día 28 la más baja (21.18 ± 3.42 °C).

La precipitación fue de 205.65 mm y la radiación solar promedio de $34,403.36 \pm 6,588.18$ W, donde el día 21 presentó la mayor radiación solar ($45,620 \pm 2,334.42$ W) y el día 1 la menor ($21,1149 \pm 1,307.93$ W).

Por último, se realizó la comparación del mes de junio del año 2016 y 2017 (Figura 20). En este análisis el mes de junio del año 2016 registro una menor temperatura ($22.37 \pm 0.88^{\circ}\text{C}$) en comparación al año 2017 el cual registró una temperatura de $23.06 \pm 0.91^{\circ}\text{C}$; además se comparó las precipitaciones de ambos años (mes de junio), encontrándose que en el año 2016 se registró una mayor precipitación (335.87 mm), en comparación del año 2017 (205.65 mm), la misma tendencia se repitió con la radiación solar, ya que en el año 2016 tuvo un promedio de 35199.87 ± 8590.59 W, en contraste con la del 2017 que fue de 34403.37 ± 6588.18 W (Tabla 8).

Tabla 8. Tabla resumida de las condiciones ambientales de ambos años (2016 y 2017).

CONDICIONES AMBIENTALES			
FECHA	TEMPERATURA (°C)	PRECIPITACIÓN (mm)	RADIACIÓN SOLAR (W)
JUNIO 2016	22.37 ± 0.88	335.87	35199.87 ± 8590.59
JUNIO 2017	23.07 ± 0.91	205.65	34403.37 ± 6588.18

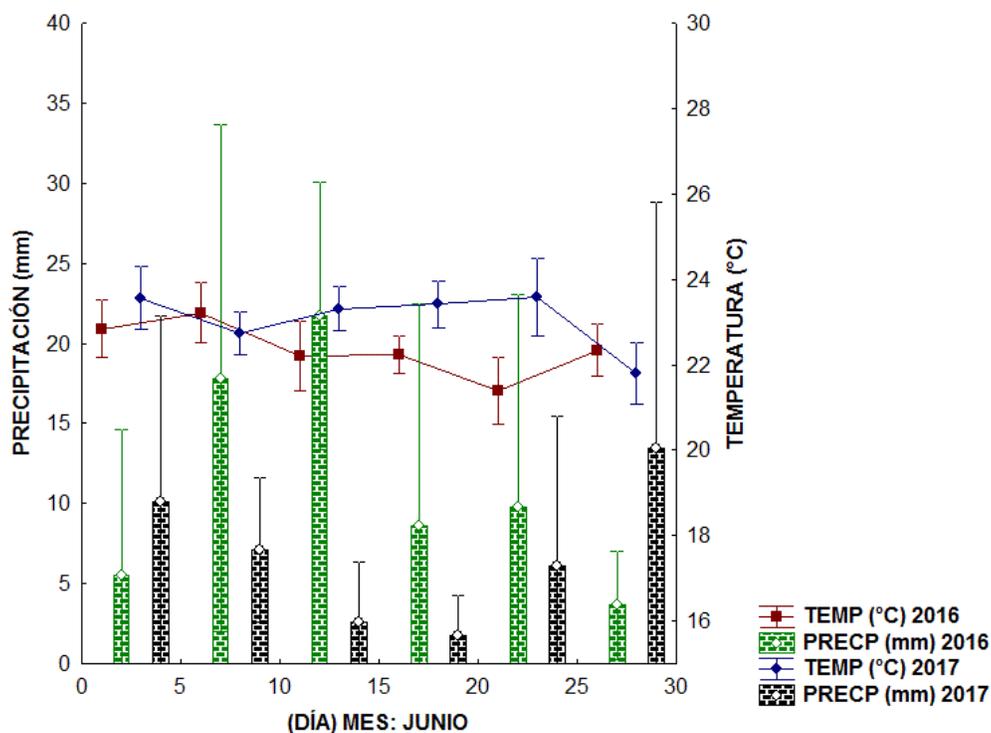


Figura 20. Gráfica de las condiciones ambientales del mes de junio de los años 2016 y 2017, las barras representan las precipitaciones (mm) y las líneas la temperatura (°C).

El análisis de componentes principales (CP, Figura 21), arrojó dos componentes que explican en total 58.30% de la varianza, con el CP1 (33.17% de la varianza) correlacionaron los tratamientos de herbivoría de acuerdo al año en que fueron colectadas las hojas, en el año 2016 correlacionó de manera positiva, mientras que el año 2017 correlacionó negativamente con este componente. El CP2 que representa 25.13% de la varianza, separó a los tratamientos con base en el grado de herbivoría. Aquí se observa un patrón en ambos años, ya que los compuestos que conforman los tratamientos sin herbivoría provocan la separación de éste respecto a los otros tratamientos. En el otro extremo se observa que, en ambos años, los tratamientos de hojas con herbivoría > 20% se separan también. En medio de ambos tratamientos, encontramos sobrelapados a herbivoría < 20% y daño mecánico.

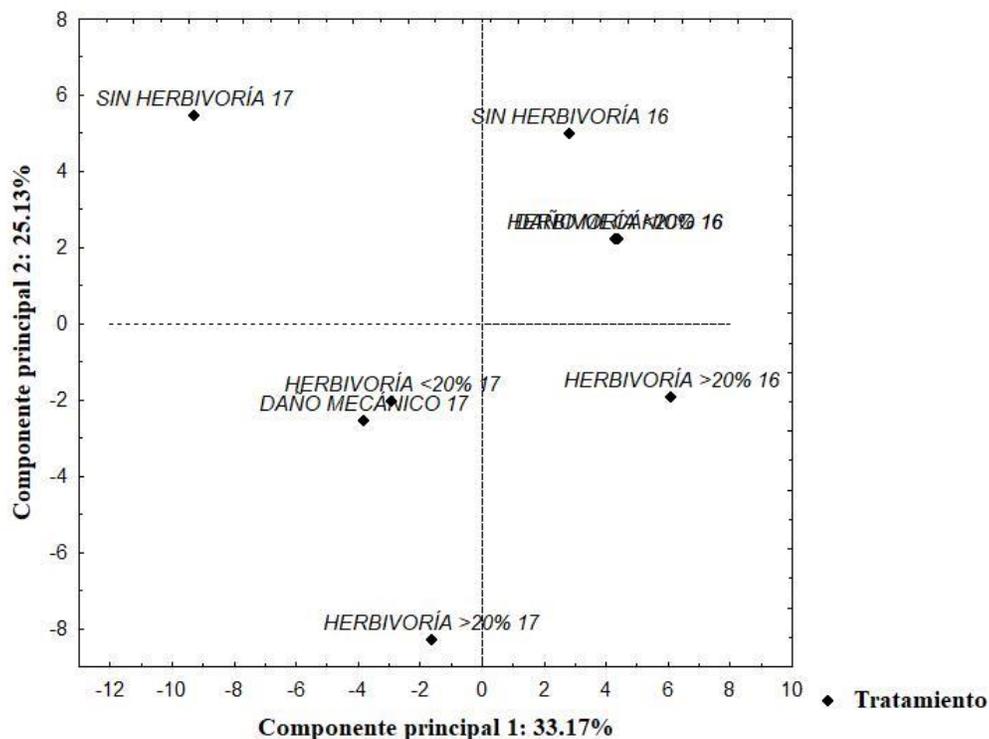


Figura 21. Gráfica de los componentes principales de las colectas 2016 y 2017, en el cual se observa que los grupos de sin herbivoría y herbivoría >20% se separan del resto.

También se realizó un gráfico de correlación con los diferentes compuestos (Figura 22), en el cual treinta y nueve compuestos presentaron una correlación significativa con el CP1 (16 correlación positiva y 23 correlación negativa) y 24 para el CP2 (11 correlación positiva y 13 correlación negativa) (Apéndice 4 tabla de correlación). De los ochos compuestos que se compartían entre todos los tratamientos en ambos años, siete presentaron una correlación significativa (Tabla 9).

Al igual los dos compuestos que se repitieron en el tratamiento de hojas sin herbivoría en ambos años presentaron una correlación positiva con el CP2, los cuatro compuestos que se presentaron en hojas con herbivoría > 20% presentaron una correlación negativa con el CP2 y los 2 compuestos que se compartieron con los tratamientos con daño (herbivoría < 20%, > 20% y DM) presentaron una correlación negativa con el CP2 (Tabla 9). Destacando que varios de estos compuestos cuentan con reporte de actividad biológica (Apéndice 2).

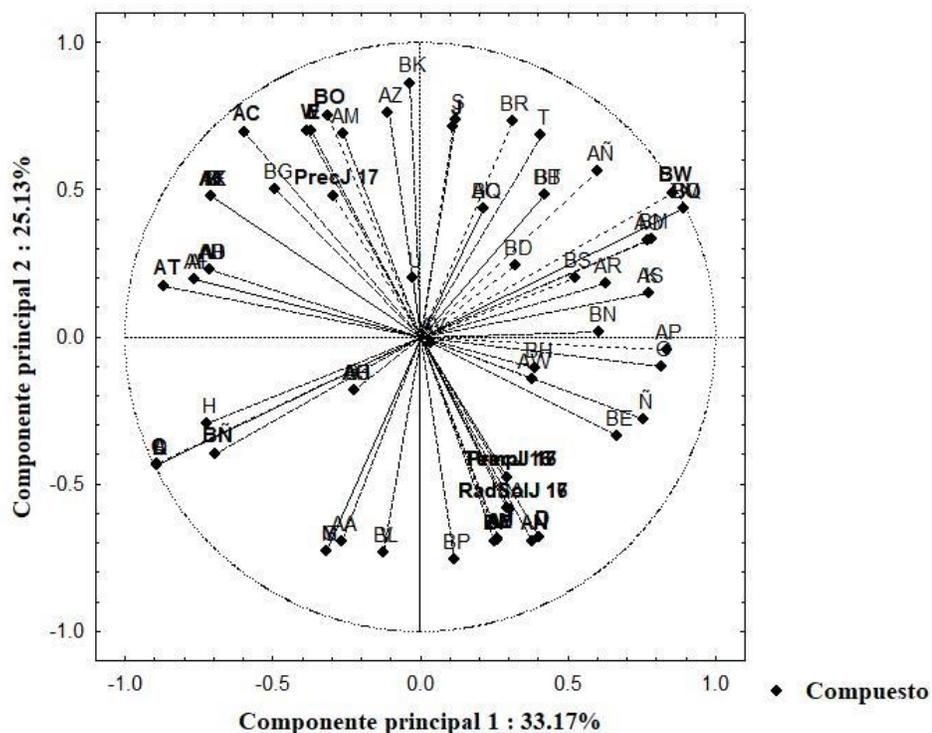


Figura 22. Gráfica de correlación de los diferentes compuestos, en color rojo se muestran las condiciones ambientales (temperatura, precipitación y radiación solar).

Tabla 9. Tabla de correlación de los compuestos con reporte de actividad biológica y condiciones ambientales (correlación significativas en negritas).

No.	CLAVE	COMPUESTO	CORRELACIÓN	
			CP1	CP2
1	J	Copaeno	0.113	0.715
2	AC	τ -Elemeno	-0.597	0.695
3	AT	α -Muuroleno	-0.867	0.170
4	BÑ	Cubenol	-0.694	-0.398
5	BO	τ -Muurolol	-0.314	0.750
6	BW	Fitol	0.857	0.489
7	E	(Z)-3-Hexen-1-ol	-0.369	0.700
8	W	Chamigreno	-0.382	0.700
9	AU	Nerolidol	0.262	-0.688
10	AY	Óxido de cariofileno	0.263	-0.688
11	BF	Espatuleno	0.254	-0.696

Continuación.

No.	CLAVE	COMPUESTO	CORRELACIÓN	
			CP1	CP1
12	D	2-Hexenal	0.403	-0.680
13	AN	Elixeno	0.380	-0.693
14	TempJ 16	TempJ 16	0.293	-0.479
15	PrecJ 16	PrecJ 16	0.293	-0.479
16	RadSolJ 16	RadSolJ 16	0.304	-0.584
17	TempJ 17	TempJ 17	0.293	-0.479
18	PrecJ 17	PrecJ 17	-0.293	0.479
19	RadSolJ 17	RadSolJ 17	0.304	-0.584

Ensayo de volátiles como kairomonas contra *Atta mexicana*.

Elección de sustrato para la supervivencia de la hormiga obrera *Atta mexicana*.

Atta mexicana logró mayor supervivencia (46.66%) cuando fue alimentada con agua (Figura 23).

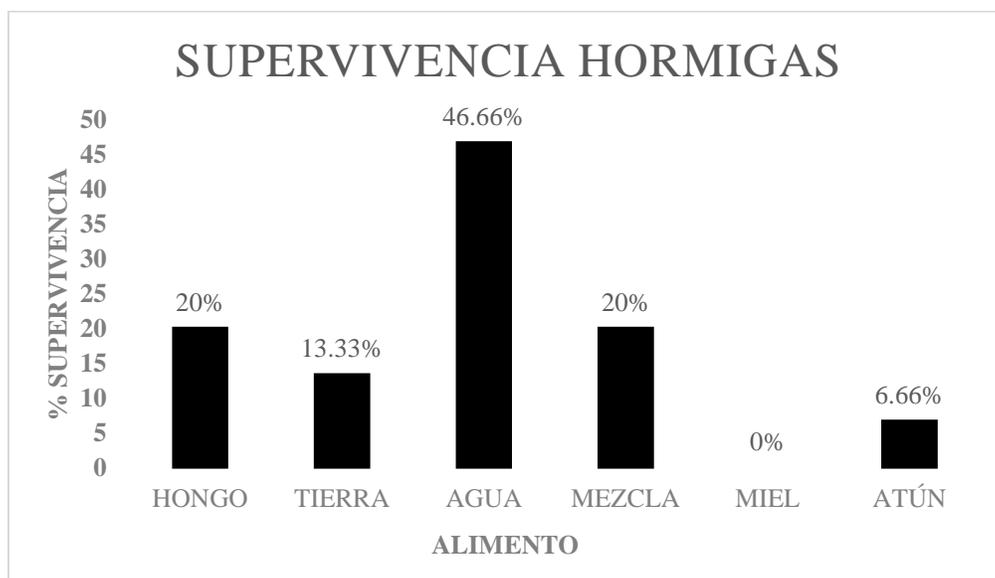


Figura 23. Se muestra en la gráfica que el mayor porcentaje se supervivencia fue con el tratamiento con agua.

Se realizó un análisis de χ^2 en el cual no se observó preferencia hacia *A. mexicana* hacia los aceites esenciales provenientes de los distintos tratamientos ($\chi^2= 27.28, P > 0.05$). En el tratamiento de aceites de hojas sin herbivoría se obtuvo una respuesta de 13 hormigas, en herbivoría < 20% 12 hormigas, herbivoría > 20% 14 hormigas y en daño mecánico siete hormigas, en el control respondieron 15 hormigas y 19 hormigas no presentaron ninguna respuesta (Tabla 10).

Tabla 10. Resultado de los bioensayos de volátiles contra *A. mexicana*, en el cual no se obtuvo una diferencia significativa contra el control ($\chi^2= 27.28, P > 0.05$).

TRATAMIENTO	FRECUENCIA
SIN HERBIVORÍA	13
HERBIVORÍA < 20%	12
HERBIVORÍA > 20%	14
DAÑO MECÁNICO	7
CONTROL	15
SIN RESPUESTA	19
TOTAL	80

Por último se realizó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis para evaluar el tiempo de elección de las hormigas a los diferentes tratamientos, en el cual no se encontró alguna diferencia significativa entre los diferentes tratamientos al momento de la elección ($H= (4, N= 61)= 1.708, P > 0.05$).

DISUCUSIÓN

En este trabajo se corrobora que el metaboloma de hojas de una especie de árbol caducifolio, varía de acuerdo a las condiciones ambientales imperantes en el tiempo, pero se demuestra por primera vez que el grado de herbivoría influye en los metabolitos que presenta, pudiendo esto estar relacionado con los mecanismos de defensa vegetal ya que se presentaron varios compuestos con reporte de actividad biológica.

Las emisiones de COV's juegan un papel importante en las interacciones planta-insecto, por ejemplo; atrayentes de polinizadores, parasitoides, depredadores, etc. Esta información es de gran valor ya que eventualmente esta actividad ecológica podría tener aplicación en la industria agrícola (ejemplo bio-insecticidas, atrayentes de plagas, interrupción en el apareamiento, etc.). Pero que debido a su gran variabilidad causado por factores bióticos y abióticos es importante conocer como varía la emisión de COV's en el tiempo y en respuesta a las interacciones que una especie de planta mantiene con sus herbívoros. *Ipomoea murucoides* es un buen sistema para hacer estudios de este tipo debido a sus antecedentes antiherbívoros, alelopáticos y atrayentes.

Los COV's, al igual que los compuestos no volátiles son susceptibles a cambios bióticos y abióticos. En este estudio se demuestra que la composición de estos compuestos varía dependiendo de la herbivoría y entre los dos años de estudio. No obstante, el número de compuestos detectados fue diferente entre años.

Variación temporal de COV's

En este trabajo, se evidencia que las plantas exhiben una gran plasticidad en su composición química en respuesta a cambios ambientales; lo anterior debido a que entre años no se detectaron la misma cantidad de compuestos en los aceites esenciales. No obstante, se puede inferir la existencia de compuestos preformados o constitutivos ya que hubo ocho compuestos compartidos en todos los tratamientos en ambos años. Lo cual indica que su emisión fue independiente de los factores ambientales interanuales y del tratamiento de herbivoría. Estos compuestos cuentan con reporte biológico, por ejemplo los compuestos copaeno, cariofileno, τ -murolol con propiedades de atrayente que le pueden servir a la planta para atraer parasitoides o depredadores para su defensa (Niogret *et al.*, 2011, Flint *et al.*, 1979, Lago *et al.*, 2006), además el compuesto cubenol tiene reportes de atrayente e

insecticida, en este caso puede presentar doble función en la defensa constitutiva de *I. murucoides* (Espinoza *et al.*, 2016; Lago *et al.*, 2006; Dua *et al.*, 2008).

Además, los compuestos α -muurolol y patchulol que se compartían en 2016 con todos los tratamientos no se presentaron en 2017 infiriendo que estos compuestos varían en respuesta a la interanualidad ya que estos compuestos obtuvieron una correlación positiva (0.8) solo con los tratamientos del 2016.

Por otro lado, en el caso de hojas sin herbivoría y hojas con daño mecánico compartieron en ambos años el compuesto δ -elemeno, este último reportado como antioxidante en el ensayo de 1,1-difenil-2-picrilhidrazilo (DPPH) (Faccim de Brum *et al.*, 2012). Otro compuesto fue el α -cadinol el cual cuenta con reportes de actividad alelopática del aceite esencial de *Cleome droserifolia* ya que afectan la germinación de *Trifolium repens* y tres malezas (*Cuscuta trifolii*, *Melilotus indicus* y *Chenopodium murale*) (Abd El-Gawad *et al.*, 2018), y actividad repelente contra *Ixodes ricinus* del aceite esencial de *Conyza dioscoridis* (El-Seedi *et al.*, 2017), el cual puede explicar la emisión de semioquímicos de forma constitutiva entre estos dos tratamientos para repeler herbívoros y disminuir el número de malezas.

En relación con las condiciones ambientales, en el mes de junio del año 2016 presentó una temperatura más baja que el año 2017 y una precipitación más alta que el 2017, es probable que la mayor diversidad de COV's en el año 2017 sea atribuida al estrés abiótico que enfrentaron las plantas de *I. murucoides*. Lo anterior se relaciona con los trabajos realizados por Keaton *et al.*, 2018, quienes encuentran que a mayor temperatura y menor humedad la planta emite mayor número de volátiles para su defensa. Así mismo, una baja humedad, debido a que bajas precipitaciones, y alta incidencia de radiación solar, provoca emisión de COV's que reducen daños a las membranas celulares causados por especies reactivos de oxígeno generado en condiciones ambientales estresantes en verano (Mu *et al.* 2018). Otro trabajo que menciona que el estrés abiótico provoca la mayor emisión de COV's es el de Rivas-Ubach y colaboradores (2013), en el cual sometieron a estrés por herbivoría y a sequía a la especie *Quercus ilex* demostrando que en condiciones de sequía emitía el mayor número de COV's en comparación contra la herbivoría, pero además la sequía aumentó indirectamente el grado de herbivoría, posiblemente porque la planta asignó recursos para

contrarrestar el estrés por sequía que contra el daño de los herbívoros. Además, cuando *Solanum lycopersicum* se sometió experimentalmente a altas temperaturas hubo un aumento en sus emisiones de monoterpenos (2-careno y limoneno), sesquiterpenos (α -humeleno y Δ -elemeno) y de (Z)-3-hexenol y (E)-2-hexenal (Copolovici *et al.*, 2012). La combinación de factores abióticos puede generar en mayor medida la emisión de COV's ya que el calentamiento simultáneo y la radiación UV elevada en el álamo (*Populus tremula*) aumentan la emisión de COV's., la temperatura aumentó la emisión de isoprenos en un 56% y en combinación con la radiación solar en un 223% (Maja *et al.*, 2016). Por otro lado la combinación de factores abióticos y bióticos representar una amenaza mayor a la planta que enfrentarlos de forma individual. Un ejemplo de emisión de COV's ocasionado por la herbivoría y la temperatura es el compuesto Z-3-hexen-1-ol, el cual se reportó en 2010 (Webster *et al.*, 2010), la planta *Vicia faba* era sometida a herbivoría por *Aphis fabae*, el cual se emitió en mayores cantidades al medio día. En el caso del estrés hídrico en la planta *Vicia faba* emite COV's para atraer al parasitoide *Trissolcus basalidis* cuando se somete a estrés hídrico severo en comparación cuando se compararon con plantas vigorosas, además si se realiza una combinación con estrés hídrico severo más herbivoría, se presenta una mayor atracción del parasitoide (Salerno *et al.*, 2017). Con base a los reportes, se sugiere que el aumento de COV's en *I. murucoides* es resultado de las condiciones ambientales, sin embargo, también es posible que la herbivoría juegue un papel fundamental en su emisión, ya que se encontraron diferentes compuestos con propiedades insecticidas y repelentes, que la planta emite como compuestos claves para su defensa, ya sea como repelentes o como atractivos de insectos depredadores o parasitoides.

Efecto de la herbivoría

Las plantas dañadas por insectos herbívoros modifican la emisión normal o constitutiva de volátiles. El volumen de la emisión de COV's y su proporción en la mezcla cambia con respecto a las plantas no dañadas o dañadas mecánicamente. Además, se ha observado que los volátiles liberados varían de acuerdo con la especie de la planta, al tipo de alimentación del herbívoro que produce el ataque, e incluso varían en función de la etapa de desarrollo del insecto (Schoonhoven, 2005). La liberación de los volátiles inducidos no ocurre de manera simultánea e inmediata después del daño. Los primeros en aparecer son los

volátiles de hoja verde, mientras que otros como los terpenos se liberan varias horas después del daño (Bautista *et al.*, 2012). En este trabajo aportamos evidencia de que la herbivoría sobre *Ipomoea murucoides* inicia cambios en su metaboloma que podrían estar relacionados con el mecanismo de defensa de plantas de esta especie ya que los resultados indicaron claramente que la herbivoría agrupa diferentes compuestos químicos

De los compuestos que comparten estos tratamientos, varios presentan propiedades repelentes e insecticida que se pueden relacionar con emisiones inducidas para su defensa. Existe evidencia que los principales COV's en ser emitidos durante un daño por herbivoría son los volátiles de hoja verde y después aparecen los compuestos terpenoides (Rojas y Malo 2012), esto se relaciona con el trabajo de Copolovici *et al.*, (2011) donde los principales COV's de *Alnus glutinosa* inducidos contra el herbívoro *Cabera pusaria*, fueron los volátiles de hoja verde que alcanzaron su punto máximo en el día 1 después de iniciar la alimentación larvaria, y que fue seguido por un aumento en las emisiones de monoterpenos en los días 2 y 3.

En el caso de hojas con herbivoría > 20% en la colecta 2016 se presentaron cuatro compuestos con reporte de actividad biológica los cuales se repitieron en 2017, tal es el caso del compuesto nerolidol, el cual fue identificado en volátiles de plantas de tomate sometido a herbivoría por larvas de *Tuta absoluta*, repeliendo a las polillas a que ovipositen (Anastasaki *et al.*, 2018). Los compuestos espatulenol y óxido de cariofileno presentan actividad repelente contra *Tribolium castaneum*. (You *et al.*, 2015). El compuesto β -cubebeno se reporta con actividades alelopáticas contra la germinación de esporas del hongo *Penicillium expansum* y actividad larvicida contra *Aedes albopictus* (Basak y Guha, 2015; Mathew y Thoppil, 2011). Además, compuesto fue β -cadineno presente en volátiles de *Capsicum annuum*, repele a la plaga económicamente importante *Bemisia tabac* (Saad *et al.*, 2015). Por último, el compuesto β -eudesmol cuenta con reportes de actividad repelente y toxica contra *Tribolium castaneum* y repelente contra *Aedes aegypti* (Guo *et al.*, 2019; Yusufoglu *et al.*, 2018), además posee la capacidad de absorber la luz UV en el rango de longitud de onda de 200-370 nm (Shao *et al.*, 2018) sugiriendo que puede presentar la capacidad de protección de la radiación solar en la planta.

Las hojas con herbivoría (< 20% y > 20%) compartieron tres compuestos en la colecta 2016 y en 2017 de ellos solo un compuesto se repitió; el viridiflorol, reportado como insecticida contra larvas de *Spodoptera littoralis* y adultos de *Tribolium castaneum*, así como actividad alelopática contra *Triticum aestivum*, *Raphanus sativus*, *Solanum lycopersicum* y *Trigonella foenum-graecum* (Khedher *et al.*, 2017). El compuesto β -elemeno que se compartía con todos los tratamientos en 2016, en la colecta 2017 solo se compartió entre los tratamientos con herbivoría, destacando que este compuesto cuenta con reportes de actividad alelopática contra *Cenchrus echinatus* L., actividad repelente contra la oviposición de *Tuta absoluta* en plantas de tomate, actividad insecticida contra *Callosobruchus maculatus* y actividad antioxidante contra la inhibición de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) (Elshamy *et al.*, 2019; Barthélémy *et al.*, 2017; Adelani *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2017), esto sugiere que la presencia de estos COV's en *I. muruoides* es debida al estrés sometido por la herbivoría.

El compuesto germacreno D, identificado en los tratamientos de hojas sin herbivoría, herbivoría < 20% y daño mecánico presenta reportes de actividad insecticida contra *Anopheles gambiae*, *Culex quinquefasciatus* y *Aedes aegypti*, actividad repelente contra *Triatoma rubrofasciata*, además cuando la planta *Origanum vulgare* L. era sometida a estrés hídrico aumentaba el contenido de aceites esenciales y del compuesto germacreno D, (Ravi y Sita, 2007; Blythe *et al.*, 2016; Satyal *et al.*, 2019; Reza *et al.*, 2017). El trabajo realizado por Giuliani *et al.*, (2018), analizaron los COV's de los aceites esenciales *Salvia verticillata* en los años 2015 y 2016 emitidos de aceites esenciales, prevaleciendo germacreno D el cual lo relacionaron con la atracción de la abeja *Apis mellifera*. Por lo cual, este compuesto presenta varias funciones tanto ecológicas como biológicas que también se puede relacionar con las interacciones tritróficas en las especies que se encuentran en la zona de estudio. Otro compuesto fue el cariofileno el cual cuenta con reportes de actividad repelente e insecticida contra *Culex quinquefasciatus*, *Spodoptera littoralis*, *Musca domestica* y *Aedes aegypti*, además cuando a la planta *Lippia graveolens* se le aplicaba ácido jasmónico aumentaba el contenido de terpenos (entre ellos el cariofileno), el cual puede explicar la emisión de terpenos para la protección contra el estrés biótico ya que el ácido jasmónico es un compuesto que activa la biosíntesis de compuestos de defensa en la planta (Benelli *et al.*, 2018; Pandiyan *et al.*, 2019), además cuanta reportes que se relaciona con la emisión inducida por el estrés abiótico como altas temperaturas, sequías y heladas (Copolovici *et al.*, 2012). Al final el

compuesto γ -muuroleno se reportó en 1996 como un compuesto atrayente (kairomona) de la mezcla de la planta *Cajanus cajan* contra la orientación y oviposición de *Helicoverpa armígera*, además cuenta con reportes de actividad insecticida contra *Aedes aegypti* y propiedades antifúngicas contra *Rhizoctonia solani*, *Collectotrichum gloeosporioides*, *Fusarium solani* y *Ganoderma austral* (Hartlieb y Rembold, 1996; Cheng *et al.*, 2005; Albuquerque *et al.*, 2004). Estos reportes nos indica que existen diferentes compuestos que presentan propiedades diversas como las defensas ejercidas contra la herbivoría (herbivoría < 20%) y emisiones constitutivas que pueden atraer o repeler (Germacreno D) a insectos herbívoros en *I. murucoides*.

En el caso de las hojas con daño (herbivoría < 20%, herbivoría > 20% y daño mecánico) en 2016 compartían seis compuestos, pero en 2017 disminuyó a tres, y repitiéndose solo dos, uno de ellos es 2-hexenal, característico de volátiles de hoja verde contra el estrés biótico. Este compuesto, además cuenta con reportes de atrayente para *Ectropis obliqua* (Zhang *et al.*, 2018). En otro estudio con plantas de *Manihot esculenta* infectadas por *Tetranychus gloveri*, insecto generalista, indujo la emisión de este compuesto como respuesta a la herbivoría (Pinto-Zevallos *et al.*, 2018). También se encontró que cuando *Spodoptera exigua* se alimentaba de hojas de maíz disminuía las emisiones de 2-hexenal demostrando la capacidad para suprimir o modificar las emisiones en esta planta (Jones *et al.*, 2019). Por último en trabajos realizado en *Arabidopsis thaliana* sobre expresión de genes contra el estrés, el compuesto 2-hexenal indujo principalmente genes responsables contra al estrés abiótico, como el calor y el estrés oxidativo (Yamauchi *et al.*, 2018). Por lo cual este compuesto se relacionar como respuesta a la herbivoría y en respuesta al estrés abiótico por las condiciones ambientales en la zona de estudio. El otro compuesto que se repitió es elixeno el cual cuenta con reportes insecticidas del aceite esencial de *Zanthoxylum schinifolium* contra el insecto *Sitophilus zeamais* (Wang *et al.*, 2011), además cuenta con reportes de actividad repelente contra los insectos *Tribolium castaneum* y *Liposcelis bostrychophila* después de que fueron sometidos a un tratamiento por 2 h contra el aceite esencial de *Glycosmis lucida* (Guo *et al.*, 2017). Por último; el compuesto τ -cadinol cuenta con reportes de actividad antifúngico y propiedades antioxidantes (Salah *et al.*, 2006; Mothana *et al.*, 2011; Cheng *et al.*, 2012; Zardi-Bergaoui *et al.*, 2017).

En hojas con daño mecánico de las colectas 2016 y 2017 sólo se presentó un compuesto en común, se trata del compuesto α -eudesmol, el cual cuenta con reportes de actividad alelopática contra las malezas *Dactyloctenium aegyptium* y *Rumex dentatus* reduciendo la germinación de sus semillas 84.62% y 54.29% respectivamente (Abd El-Gawad *et al.*, 2019). Con respecto a nuestra investigación se sugiere que este compuesto puede ser emitido de forma constitutiva ya que se ha demostrado que el daño mecánico no puede presentar la misma respuesta por la actividad de herbivoría ya que se necesitaría de inductores para activar las defensas inducidas los cuales se pueden encontrar en la saliva de insectos al momento de realizar el daño (Bautista *et al.*, 2012). Además, el daño por herbivoría y daño mecánico en la planta desencadenan diferentes reacciones. Por ejemplo, se realizó la comparación del daño por herbivoría (*Spodoptera littoralis*) y mecánico en plantas de *Phaseolus lunatus*, en el cual se evidenció que las señales químicas de los herbívoros son responsables de la inducción de los primeros eventos de señalización implicados en la defensa vegetal (Bricchi *et al.*, 2010). Uno de los primeros elicitors descubiertos por la herbivoría fue la volicitina (Alborn *et al.*, 1997). Este compuesto fue identificado en las secreciones orales de *Spodoptera exigua*. Cuando se aplicaba a las hojas dañadas de las plántulas de maíz (*Zea mays*), la volicitina inducía a las plántulas a emitir compuestos volátiles que atraen a las avispas parásitas (*Cotesia marginiventris*) enemigos naturales de las orugas. Otro elicitor se encontró en el regurgitante del saltamonte *Schistocerca americana* llamado caeliferina el cual se probó en hojas dañadas mecánicamente de maíz el cual provocó la emisión de COV's (Alborn *et al.*, 2007).

En nuestro estudio se puede relacionar la emisión de estos compuestos por la herbivoría ocasionada por el insecto especialista *Ogdoecosta biannularis*, ya que se tiene la hipótesis de que algunas plantas solo utilizan compuestos claves para su defensa y atraer insectos parasitoides o depredadores que le ayuden a su protección (Kim *et al.*, 2018). Esto es posible ya que estos compuestos fueron identificados en los mismos tratamientos (hojas con herbivoría) y puede ser una respuesta al estrés que es sometido.

Ensayos olfatómetro

Varias hormigas eligieron los tratamientos de herbivoría > 20% posiblemente porque eran atraídas por algún compuesto con propiedades atrayentes tal es el caso del espatulenol,

ya que existen reportes en la especie *Atta sexdens* la cual fue atraída por terpenos del aceite esencial de *Eucalyptus cloesiana* destacando el compuesto espatulenol (Batista-Pereira *et al.*, 2006). Pero la mayoría de las hormigas no presentaron alguna respuesta significativa con todos los tratamientos ya que la mayoría no presentaba alguna respuesta o preferían el control, esto puede ser posible por el alto número de compuestos insecticidas que se presentaron en todos los tratamientos, tal es el caso del compuesto germacreno D el cual presenta propiedades insecticida y repelente el cual se presentó en hojas sin herbivoría, herbivoría < 20% y daño mecánico. Además, en un estudio con la hormiga *Acromyrmex rugosus* cuando defolió durante 40 días a la planta *Ocimum gratissimum* aumentando 126% la emisión de Germacreno D (Tozin *et al.*, 2017), posiblemente para repeler a la hormiga y disminuir el daño que provocaba a la planta. Por otro lado muchas especies de *Atta* prefieren la cantidad de nutrientes en lugar si la planta es vigorosa o no; por ejemplo, *Atta colombica* prefirió coleccionar hojas de *Piper marginatum* estresadas por sequía que coleccionar en plantas saludables. Las plantas estresadas presentaban osmolitos ricos en azúcares y prolina, esta última puede ser utilizada como alimento y proveer de energía a las defoliadoras durante el corte (Meyer *et al.*, 2006). Por último, se destaca que varios compuestos presentaron propiedades antifúngicas (γ -muuroleno, τ -cadinol y 2-hexenal) el cual puede influir en la elección de la hormiga ya que utilizan los volátiles para ubicar el material vegetal que utilizaran para el cultivo de su hongo del cual se alimentan y posiblemente este factor pudo influir al momento de la elección en el olfatómetro, ya que la mayoría de las hormigas presentaron una respuesta negativa hacia todos los tratamientos.

Compuestos potencialmente útiles en agroecología

En nuestro estudio se identificaron diferentes compuestos con propiedades insecticidas y alelopáticos, los cuales pueden ser candidatos a la producción de bio-insecticidas, tal es el caso de los compuestos viridiflorol, guial, γ -cadineno, eudesm-7(11)-en-4-ol, espatulenol, germacreno D, cariofileno y elixeno, destacando que el compuesto cubenol se encontró en todos los tratamientos demostrando que este compuesto es emitido de forma constitutiva, además que es un compuesto que se encuentra de forma comercial e *Ipomoea murucoides* sería un candidato para la producción de este compuesto. Por otra parte,

varios compuestos que pueden ser útiles para repeler a insectos al momento de la oviposición son eudesm-7(11)-en-4-ol, Nerolidol, β -cadineno, β -eudesmol y α -cadinol. Se ha demostrado que *Ipomoea murucoides* presenta varios compuestos con actividad alelopática que pueden utilizarse contra la inhibición de malezas o plantas parasitas, tal es caso de los compuestos β -cubebeno. α -eudesmol. β -elemeno y viridiflorol. Esto demuestra la capacidad de esta planta de emitir varios compuestos que tengan funciones diferentes para su defensa y que pueden servir para la comunicación intra e interespecífica con otras plantas.

CONCLUSIONES

En este trabajo se evidenció la variación en la riqueza de COV's en los dos años de estudio y entre el grado de herbivoría. La variación de COV's depende de las condiciones ambientales de los años de colecta de hojas. Se registraron compuestos relacionados con la defensa vegetal (insecticida y repelente), cuando las hojas de *I. murucoides* habían sido consumidas más del 20%, se detectaron espatulenol, nerolidol y óxido de cariofileno. Hubo compuestos que siempre estuvieron presentes en los años y en cualquier tratamiento de herbivoría y/o daño mecánico, tal fue el caso de copaeno, τ -elemeno, α -muuroleno, globulol, cubenol, τ -muurolol y fitol. Estos compuestos tienen reportes de tener actividad atrayente.

Ipomoea murucoides no ejerció atracción hacia *A. mexicana* a través de los aceites esenciales obtenidos de hojas con los distintos niveles de herbivoría y daño mecánico, posiblemente por la actividad repelente, insecticida y fungicida de algunos compuestos que constituían los aceites. *Ipomoea murucoides* tiene un alto potencial para la producción y obtención de compuestos activos.

PERSPECTIVAS

- Continuar los análisis con los datos del año 2018 y los análisis de las condiciones ambientales para establecer los patrones de las emisiones provocadas por factores bióticos y abióticos.
- Realizar nuevos ensayos en el olfatómetro con diferentes insectos de interés agrícola, ya que se encontraron diferentes compuestos con actividades potencialmente atractivas.
- Establecer la producción de compuestos potencialmente activos de la planta *Ipomoea murucoides*.

BIBLIOGRAFÍA

- Abd El-Gawad A., El-Amier Y., Bonanomi G. 2018. Allelopathic Activity and Chemical Composition of *Rhynchosia minima* (L.) DC. Essential Oil from Egypt. *Chem Biodivers.* 15(1).
- Abd El-Gawad A., El-Amier Y., Bonanomi G. 2018. Essential oil composition, antioxidant and allelopathic activities of *Cleome droserifolia* (Forssk.) Delile. *Chem. Biodiversity* 15 (12).
- Abouzeid S., Beutling U., Surup F, Abdel Bar FM., Amer MM., Badria FA., Yahyazadeh M., Brönstrup M., Selmar D. 2017. Treatment of *Vinca minor* leaves with Methyl Jasmonat extensively alters the pattern and composition of indole alkaloids. *J. Nat. Prod.* DOI: 10.1021/acs.jnatprod.7b00424
- Adelani S., Olutoyin O., Oluwole M., Olatunji G. 2017. Insectifugal and insecticidal potentials of two tropical botanical essential oils against cowpea seed bruchid. *Environ Sci Pollut Res* 24:19785–19794.
- Alborn H., Hansen T., Jones T., Bennett D., Tumlinson J., Schmelz E., Teal P. 2007. Disulfooxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 104(32):12976-81.
- Alborn H., Turlings T., Jones T., Stenhagen G., Loughrin J., Tumlinson J. 1997. An Elicitor of Plant Volatiles from Beet Armyworm Oral Secretion. *Science* 276 (5314): 945-949.
- Alburquerque M., Silveira E., De A Uchoa D., Lemos T., Souza E., Santiago G., Pessoa O. 2004. Chemical Composition and Larvicidal Activity of the Essential Oils from *Eupatorium betonicaeforme* (D.C.) Baker (Asteraceae). *J. Agric. Food Chem.* 52, 6708-6711.
- Anastasaki E., Drizou F., Milonas P. 2018. Electrophysiological and Oviposition Responses of *Tuta absoluta* Females to Herbivore-Induced Volatiles in Tomato Plants. *Journal of Chemical Ecology* 44(3):288-298.
- Andrys D., Adaszyńska-Skwirzyńska M., Kulpa D. 2017. Jasmonic acid changes the composition of essential oil isolated from narrow-leaved lavender propagated in *in vitro* cultures. *Natural Product Research.*

- Arias de López M., Jines A. 2011. Principales insectos plaga y benéficos del mango, piña y guanábana. Ecuador. *Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias*. Manual No. 87.
- Arroyo F., Moreno J., Daza P., Boianova L., Romero F. 2007. Antifungal Activity of Strawberry Fruit Volatile Compounds against *Colletotrichum acutatum*. *J. Agric. Food Chem.* 55, 5701-5707.
- Ávalos García A., Pérez-Urria C. E. 2009. Metabolismo secundario de plantas. *Reduca (Biología). Serie Fisiología Vegetal.* 2 (3): 119-145.
- Baldwin I., Kessler A., Halitschke R. 2002. Volatile signaling in plant-plant-herbivore interactions: what is real? *Current opinion in plant Biology* 5(4): 351-354.
- Baldwin, I. T., Schultz, J. C. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 221, 277-279.
- Barthélémy B., Bawin T., Boullis A., Heukin S., Lognay G., Verheggen F., Francis F. 2018. Oviposition deterrent activity of basil plants and their essential oils against *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Environ Sci Pollut Res* 25:29880–29888.
- Basak S., Guha P. 2015. Modelling the effect of essential oil of betel leaf (*Piper betle* L.) on germination, growth, and apparent lag time of *Penicillium expansum* on semi-synthetic media. *International Journal of Food Microbiology* 215: 171–178
- Batista-Pereira L., Fernandes J., da Silva M., Vieira P., Bueno O., Correa A. 2006. Electrophysiological Responses of *Atta sexdens rubropilosa* Workers to Essential Oils of *Eucalyptus* and its Chemical Composition. *Z Naturforsch C.* 61 (9-10):749-55.
- Bautista-Lozada A., Bravo-Monzón A. E., Espinoza-García F. J. 2012. Importancia Ecológica de la Emisión de los Compuestos Volátiles Vegetales. *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. El Colegio de la Frontera Sur. México. 446 p.
- Benelli G., Pavela R., Drenaggi E., Maggi F. 2019. Insecticidal efficacy of the essential oil of jambú (*Acmella oleracea* (L.) R.K. Jansen) cultivated in central Italy against filariasis mosquito vectors, houseflies and moth pests. *J Ethnopharmacol*: 229:272-279.

- Blythe E., Tabanca N., DEmirci B., Tsikolia M., Bloomquist J., Bernier U. 2016. Lantana montevidensis Essential Oil: Chemical Composition and Mosquito Repellent Activity against *Aedes aegypti*. *Nat Prod Commun*:11(11):1713-1716.
- Bricchi I., Leitner M., Foit M., Mithöfer A., Boland W., Maffei M. 2010. Robotic mechanical wounding (MecWorm) versus herbivore-induced responses: early signaling and volatile emission in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.). *Planta*. 232(3):719-29.
- Burhan O., Kenan Y., Yakup O. 2015. Effects of Pre-Harvest Methyl Jasmonate Treatments on Bioactive Compounds and Peel Color Development of “Fuji” Apples. *International Journal of Food Properties*, 18:5, 954-962, DOI: 10.1080/10942912.2014.911312
- Camarena Gutiérrez G. 2009. Señales en la interacción planta insecto. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15 (1): 81-85.
- Carranza E. 2007. Familia Convolvulaceae: flora del bajío y de regiones adyacentes. *Instituto de Ecología, A. C., Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán*, Fascículo 151, 1-2, 74-75 pp.
- Chen J., Wang R., Wang T., Ding Q., Khalil A., Xu S., Lin A., Yao H., Xie W., Zhu Z., Xu J. 2017. Antioxidant Properties of Novel Dimers Derived from Natural β -Elemene through Inhibiting H₂O₂-Induced Apoptosis. *ACS Med Chem Lett*; 8(4):443-448.
- Cheng S., Chung M., Lin C., Wang Y., Chang. 2012. Phytochemicals from *Cunninghamia konishii* Hayata Act as Antifungal Agents. *J Agric Food Chem*. 60(1):124-8.
- Cheng S., Lin H., Chang S. 2005. Chemical Composition and Antifungal Activity of Essential Oils from Different Tissues of Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*). *J. Agric. Food Chem*. 53, 614-619.
- Chérigo L., Pereda-Miranda R. 2005. Resin Glycosides from the Flowers of *Ipomoea murucoides*. *Journal of Natural Products*, 69(4), 595-599.
- Chérigo L., Pereda-Miranda R., Gibbons S. 2009. Bacterial resistance modifying tetrasaccharide agents from *Ipomoea murucoides*. *Phytochemistry* 70: 222-227.

- Copolovici L., Kännaste A., Pazouki L., Niinemets Ü. 2012. Emissions of green leaf volatiles and terpenoids from *Solanum lycopersicum* are quantitatively related to the severity of cold and heat shock treatments. *Journal of Plant Physiology* 169: 664–672.
- Copolovici L., Kännaste A., Rimmel T., Vislap V., Niinemets Ü. 2011. Volatile Emissions from *Alnus glutinosa* Induced by Herbivory are Quantitatively Related to the Extent of Damage. *J Chem Ecol* 37:18–28.
- Coral F., Bacca T., Dias L. 2012. Efecto atractivo de los volátiles de un terpenoide a insectos asociados a *Coffea arabica* L. (Rubiaceae). *Boletín Científico Centro de Museos de Historia Natural* 16(2): 78-86.
- Corona-Castañeda B., Chérigo L., Fragoso-Serrano M., Gibbons S., Pereda-Miranda R. 2013. Modulators of antibiotic activity from *Ipomoea murucoides*. *Phytochemistry*. 95, 277-283.
- Cortesero A. M., Stapel J. O., Lewis W. J. 2000. Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biological Control* 17, 35–49.
- Coto D. Saunders J. 2003. Insectos plaga de cultivos perennes con énfasis en frutales en América Central. Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigaciones y Enseñanzas.
- De Rzedowski G. C., Rzedowski J. colaboradores. (2005). Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª. Ed., 1ª reimp., Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro (Michoacán), 587-588 pp.
- Díaz F., Castrejón V. 2012. El papel de los semioquímicos en el manejo de las moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae). Temas selectos en ecología química de insectos. Tapachula, Chiapas, México. *El Colegio de la Frontera Sur* Pp 401-426.
- Dua V. K., Alam M. F., Pandey A. C., Rai S., Chopra A. K., Kaul V. K., Dash A. P. 2008. Insecticidal Activity of *Valeriana Jatamansi* (Valerianaceae) Against Mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 24(2):315-318.
- Egonyu J., Ekesi S., Kabaru J., Irungu L., Baldwyn T. 2013. Cashew Volatiles Mediate Short-Range Location Responses in *Pseudotheraptus wayi* (Heteroptera: Coreidae). *Environmental Entomology*, 42(6):1400-1407.

- El-Seedi H., Azeem M., Khalil N., Sakr H., Khalifa S., Awang K., Saeed A., Farag M., Alajmi M., Palsson K., Borg-Karlson A. 2017. Essential oils of aromatic Egyptian plants repel nymphs of the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae). *Exp Appl Acarol* 73:139–157.
- Elshamy A., Abd-ElGawad A., El Gendy A., Assaeed A. 2019. Chemical characterization of *Euphorbia heterophylla* L. essential oils and their antioxidant activity and allelopathic potential on *Cenchrus echinatus* L. *Chemistry & Biodiversity* DOI: 10.1002/cbdv.201900051
- Espinoza J., Urzúa A., Tampe J., Parra L., Quiroz A. 2016. Repellent Activity of the Essential Oil from the Heartwood of *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin against *Aegorhinus superciliosus* (Coleoptera: Curculionidae). *Molecules* 21: 533.
- Faccim de Brum T., Augusti A., Kieling J., Guilherme T., Zadra M., Piana M., Forbrig A., Linde M. 2013. Composition and antioxidant capacity of the essential oil of leaves of *Vitex megapotamica* (Sprengel) Moldenke. *Natural Product Research*, 27 (8): 767-770.
- Farji Brener A. 1993. Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical. *Revista de Biología Tropical*. 41 (3): 897-899.
- Fernández F., Castro-Huertas V., Serna F. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Fauna de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Monografía No.5
- Fernández, F., Castro-Huertas, V., Serna, F. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Fauna de Colombia*, Monografía No.5, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia, 350p.
- Figueiredo A. C., Barroso J. G., Pedro. L. G., Scheffer J. C. 2008. Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour and fragrance journal*. 23: 213–226.
- Flint H. M., Salter S. S., Walters S. 1979. Caryophyllene: an Attractant for the Green Lacewing. *Environmental Entomology*, 8 (6): 1123-1125.

- Flores G., Ruiz del Castillo Ma. 2015. Variations in ellagic acid, quercetin and myricetin in berry cultivars after preharvest methyl jasmonate treatments. *Journal of Food Composition and Analysis*. 39 55–61
- Flores Hueso R. 2000. Efecto de la variedad de maíz sobre el desarrollo y susceptibilidad de larvas de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) A *Bacillus thuringiensis*. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Colima: p. 9-10.
- Flores-Palacios A., Corona-López AM., Ríos MY., Aguilar-Guadarrama B., Toledo-Hernández VH., Rodríguez-López V., Valencia-Díaz S. (2015). Is Allelopathic Activity of *Ipomoea murucoides* Induced by Xylophage Damage? *PLoS ONE*, 10(12).
- Garzón León J. 2016. Evaluación de la adición de compuestos químicos (feromonas y kairomonas) a trampas cromáticas, sobre la captura de trips plaga en un cultivo de flores de exportación. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia.
- Giuliani C., Ascrizzi R., Lupi D., Tassera G., Santagostini L., Giovanetti M., Flamini G., Fico G. 2018. *Salvia verticillata*: Linking glandular trichomes, volatiles and pollinators. *Phytochemistry* 155: 53–60.
- Granados-Sánchez D., Ruíz-Puga P., Barrera Escorcía H. 2008. Ecología de la Herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 14(1): 51-63.
- Guenther A. 1997. Seasonal and spatial variations in natural volatile organic compound emissions. *Ecological Applications*, 7(1), pp. 34–45.
- Guo S., Wang Y., Pang X., Geng Z., Cao J., Du S. 2019. Seven herbs against the stored product insect: Toxicity evidence and the active sesquiterpenes from *Atractylodes lancea*. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 169: 807–813
- Guo S., Zhang W., Yang K., Liang J., You C., Wang C., Li Y., Geng Z., Deng Z., Du S. 2017. Repellence of the main components from the essential oil of *Glycosmis lucida* Wall. ex Huang against two stored product insects. *Nat Prod Res*;31(10):1201-1204.

- Hartlieb E., Rembold H. 1996. Behavioral response of female *Helicoverpa (Heliothis) armigera* HB. (Lepidoptera: Noctuidae) moths to synthetic pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) kairomone. *Journal of Chemical Ecology* 22 (4).
- Hern A., Dorn S. 1999. Sexual dimorphism in the olfactory orientation of adult *Cydia pomonella* in response to α -farnesene. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 92: 63–72.
- Itoh Y., Okumura Y., Fujii T., Ishikawa Y., Ômura H. 2017. Effects of mating on host selection by female small white butterflies *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) *Journal of Comparative Physiology A*. 204(2):245-255.
- Jaffe B., Guédot C., Landolt P. 2018. Mass-Trapping Codling Moth, *Cydia pomonella* (Lepidopteran: Tortricidae), Using a Kairomone Lure Reduces Fruit Damage in Commercial Apple Orchards. *Journal of Economic Entomology* 20(10), 1–4.
- Jing L., Christelle R., Michael R., Marco C., Laurent M., Josep M., Michael J., Yonggen L., Jonathan G., Matthias E. 2015. Induced Jasmonate Signaling Leads to Contrasting Effects on Root Damage and Herbivore Performance. *Plant Physiology*, 167, 1100–1116.
- Jinxin L., Juan W., Xiaolei W., Dahui L., Jing L., Jianli L., Shujie L., Wenyuan G. 2016. Jasmonic acid and methyl dihydrojasmonate enhance saponin biosynthesis as well as expression of functional genes in adventitious roots of *Panax notoginseng* F.H. Chen. *Biotechnology and Applied Biochemistry* 64 (2): 225-238.
- Jones A., Seidl-Adams I., Engelberth J., Hunter C., Alborn H., Tumlinson J. 2019. Herbivorous Caterpillars Can Utilize Three Mechanisms to Alter Green Leaf Volatile Emission. *Environ Entomol.* 48(2):419-425.
- Juan-Baeza I., Martínez-Garza C., Del-Val E. 2015. Recovering More than Tree Cover: Herbivores and Herbivory in a Restored Tropical Dry Forest. *PLoS ONE*, 10(6).
- Kamatou G., Van-Zyl R., Van-Vuuren S., Figueredo A., Barroso J., Pedro L., Viljoen A. 2008. Seasonal variation in essential oil composition, oil toxicity and the biological activity of solvent extracts of three South African *Salvia* species. *South African Journal of Botany* 74 (2): 230-237.

- Karban R., Yang L. H., Edwards K. F. 2014. Volatile communication between plants that affects herbivory: a meta-analysis. *Ecology Letters* 17 44-52.
- Karlsson M., Proffitt M., Birgersson G. 2017. Host-plant location by the Guatemalan potato moth *Tecia solanivora* is assisted by floral volatiles. *Chemoecology* 27:187–198.
- Keaton W., Woods A., Kessler A. 2018. High levels of abiotic noise in volatile organic compounds released by a desert perennial: implications for the evolution and ecology of airborne chemical communication. *Oecologia* 188 (2): 367-379.
- Kendra P., Montgomery W., Schnell E., Deyrup M., Epsky N. 2017. Efficacy of α -Copaene, Cubeb, and Eucalyptol Lures for Detection of Redbay Ambrosia Beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Journal of Economic Entomology* 1-8.
- Kendra P., Owens D., Montgomery W., Narvaez T., Bauchan G., Schnell E., Tabanca N., Carrillo D. 2017. α -Copaene is an attractant, synergistic with quercivorol, for improved detection of *Euwallacea nr. fornicatus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *PLoS One* 13;12(6).
- Khedher, M., Khedher, S. B., Chaieb, I., Tounsi, S., Hammami, M. 2017. Chemical composition and biological activities of *Salvia officinalis* essential oil from Tunisia. *EXCLI journal*, 16, 160-173. doi:10.17179/excli2016-832
- Kim D., Goo Y., Cho J., Lee J., Lee D., Sin S., Kil Y., Jeong M., Ko K., Yang K., Kim G., Kim S., Kim K., Kim Y., Kim J., Shin E. 2018. Effect of volatile organic chemicals in *Chrysanthemum indicum* Linné on Blood Pressure and Electroencephalogram. *Molecules*, 23, 2063;
- Koricheva J., Barton K. 2012. The Ecology of Plant Secondary Metabolites. Capítulo 3. Editorial Cambridge University Press. Pp: 34-51.
- Lago J., Soares M., Batista-Pereira L., Silva M., Correa G., Fernandes J., Vieira P., Roque N. 2006. Volatile oil from *Guarea macrophylla* ssp. *tuberculata*: Seasonal variation and electroantennographic detection by *Hypsipyla grandella*. *Phytochemistry* 67: 589–594
- Larrieu A., Vernoux T. 2016. How does jasmonate signaling enable plants to adapt and survive?. *BMC Biology* 14:79

- León I., Enríquez R., Nieto D., Alonso, D., Reynolds W., Aranda E., Villa J. 2005. Pentasaccharide Glycosides from the Roots of *Ipomoea murucoides*. *Journal of Natural Products*, 68(8), 1141-1146.
- Leyva M. A., Ruiz C. A., Martínez J. R., Stashenko E. E. 2007. Variación anual de la composición química del aceite esencial de flores de ylang-ylang (*Cananga odorata* Hook Fill et Thomson, forma genuina). *Scientia et Technica* Año XIII, No 33. 151-153.
- Liu T, Wang CJ, Xie HQ., Mu Q. 2013. Guaiol--a naturally occurring insecticidal sesquiterpene. *Nat Prod Commun*; 8(10):1353-4.
- Livy W., Rodriguez-Saona C., Castle del Conte S. 2017. Methyl jasmonate induction of cotton: a field test of the ‘attract and reward’ strategy of conservation biological control. *AoB Plants*. 9(5), DOI: 10.1093/aobpla/plx035
- López-Pérez S., Zaragoza-Caballero S., S. Chaboo C. 2016. Revision of *Ogdoecosta* Spaeth 1990 with description of *Ogdoecosta paraflavomaculat* López-Pérez, sp. nov. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini) *Zootaxa* 4179 (3): 410-440.
- Madriz Ordeñana K. 2002. Mecanismos de defensa en las interacciones planta-patógeno. *Manejo Integrado de Plagas* 63, 22-32.
- Maja M., Kasurinen A., Holopainen T., Julkunen-Tiitto R., Holopainen J. 2016. The effect of warming and enhanced ultraviolet radiation on gender-specific emissions of volatile organic compounds from European aspen. *Science of the Total Environment* 547: 39–47.
- Marín-Loaiza C., Céspedes C. 2007. Compuestos volátiles de plantas. origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 30(4), 327-351.
- Maron J. L., Crone E. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B*. 273, 2
- Fernández, F., Castro-Huertas, V. Serna, F. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* *Atta*
- Márquez Luna J. 1996. Las hormigas “arrieras”, *Atta* Spp. (Hymenoptera: formicidae) de México. *DUGESIANA* 3(1): 33-45.

- Martínez-Esplá A., Valero D., Martínez-Romero D., Castillo S., Giménez Ma., García-Pastor Ma., Serrano M., Zapata P. 2017. Preharvest Application of Methyl Jasmonate as an Elicitor Improves the Yield and Phenolic Content of Artichoke. *J. Agric. Food Chem.* 65, 9247-9254
- Mathew J., Thoppil J. 2011. Chemical composition and mosquito larvicidal activities of *Salvia* essential oils. *Pharmaceutical Biology*; 49(5): 456–463
- Meyer S., Roces F., Wirth R. 2006. Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intraspecific and within-plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Functional Ecology* 20, 973–981.
- Mila-Arango R., Ramírez-Bribiesca E., Soto-Hernández R. M., Hernández-Mendo O., Torres-Hernández G., Mellado-Bosque M. A. 2014. Identificación y estudio fitoquímico de dos especies de caahuate en la intoxicación de cabras en una comunidad de la mixteca oaxaqueña. *Agricultura, Sociedad Y Desarrollo* 11-4 463-479.
- Mintzer, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leaf-cutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a Sonoran Desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 26: 364-372.
- Molina-Ochoa J., E. Carpenter J., A. Heinrichs E., E. Foster J. 2003. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: noctuidae) in the americas and caribbean basin: inventory. *Florida Entomologist* 86(3): 254-289.
- Mora Aguilera G., Téliz Ortíz D., Gutiérrez Espinoza A. 1998. Recursos Agrícolas del Trópico y Subtrópico Mexicano. México. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática/Colegio de Postgraduados.
- Morales Cruz U. 2012. Control de la hormiga (*Atta* spp.) en el cultivo de jamaica (*Hibiscus sabdariffa* L.). Monografía para obtener el título de Ingeniero Agrónomo. Unidad Laguna. Universidad Autónoma Agraria, Coahuila, México.
- Mothana R., Alsaid M., Al-Musayeib N. 2011. Phytochemical Analysis and *In Vitro* Antimicrobial and Free-Radical-Scavenging Activities of the Essential Oils from *Euryops arabicus* and *Laggera decurrens*. *Molecules*. 16(6):5149-58.
- Mu Z., Llusiá, Liu D., Ogaya R., Asensio D., Zhang., Peñuelas J. 2018. Seasonal and diurnal variations of plant isoprenoid emissions from two dominant species in

Mediterranean shrubland and forest submitted to experimental drought. *Atmospheric Environment* 191, 105-115.

- Murungi Lucy K, Kirwa Hillary, Coyne Danny, Teal Peter E. A., Beck John J., Torto Baldwyn. 2018. Identification of Key Root Volatiles Signaling Preference of Tomato Over Spinach by the Root Knot Nematode *Meloidogyne incognita*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 18;66(28):7328-7336.
- Niinemets Ü., Reichstein M. 2003. Controls on the emission of plant volatiles through stomata: sensitivity or insensitivity of the emission rates to stomatal closure explained. *Journal of Geophysical Research - Atmospheres* 108, 4208.
- Niogret J., Montgomery WS., Kendra PE., Heath RR., Epsky ND. 2011. Attraction and electroantennogram responses of male Mediterranean fruit fly to volatile chemicals from Persea, Litchi and Ficus wood. *J Chem Ecol.*;37(5):483-91.
- Nordlund D., Lewis W. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chem. Ecol*, 2:2 211-220.
- Ocampo Antonio D. 2017. Efecto de la herbivoría en la fitoquímica de hojas de *Ipomoea murucoides* Roem. Schult. y su relación con la actividad insecticida y alelopática. Tesis de Maestría. Centro de Investigación en Biotecnología. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Ordóñez-Reséndiz Ma. M. 2014. Catálogo de Autoridades Taxonómicas y base de datos curatorial de la familia Chrysomelidae en México. *Universidad Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza*. Informe final, SNIB-CONABIO. Proyecto No. HS003N. México, D. F.
- Owen S.M., Harley P., Guenther A., Hewitt C.N. 2002. Light dependency of VOC emissions from selected Mediterranean plant species. *Atmospheric Environment* 36 3147–3159.
- Palaniswami M. S., Sreeja V. G., Roshan C. J. 2000. A potent kairomone for the management of sweet potato weevil *Cylas formicarius* F. *Entomon* 25:4 269-280.
- Pandityan G., Mathew N., Munusamy S. 2019. Larvicidal activity of selected essential oil in synergized combinations against *Aedes aegypti*. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 174: 549–556.

- Peng-Jun Z., Colette B., Si-Jun Z., Tjeerd A., Joop J., Rieta G., Marcel D. 2012. Jasmonate and ethylene signaling mediate whitefly-induced interference with indirect plant defense in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* (2013).
- Peter J., Ekesi S., Kabaru J., Irungu L., Torto. 2013. Cashew Volatiles Mediate Short-Range Location Responses in *Pseudotheraptus wayi* (Heteroptera: Coreidae), *Environmental Entomology*, Vol. 42, Pp. 1400–1407
- Pichersky E., Gershenzon J. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*. 5:237–243
- Pinto-Zevallos D., Bezerra R., Souza S., Ambrogi B. 2018. Species- and density-dependent induction of volatile organic compounds by three mite species in cassava and their role in the attraction of a natural enemy. *Exp Appl Acarol*. 74(3):261-274
- Ponzio C., Papazian S., Albrechtsen B., Dicke M., Gols R. 2017. Dual herbivore attack and herbivore density affect metabolic profiles of *Brassica nigra* leaves. *Plant, Cell Environment* 40:8 1356-1367.
- Raghava T., Ravikumar P., Hegde R., Kush A. 2010. Spatial and temporal volatile organic compound response of select tomato cultivars to herbivory and mechanical injury. *Plant Science* 179 520–526.
- Ravi S., Sita P. 2007. Evaluation of mosquitocidal activity of essential oil and sesquiterpenes from leaves of *Chloroxylon swietenia* DC. *Parasitol Res* 101:413–418.
- Reza M., Craker L., Salami A., Nazeri V., Sang H., Maggi F. 2017. Effect of prolonged water stress on essential oil content, compositions and gene expression patterns of mono- and sesquiterpene synthesis in two oregano (*Origanum vulgare* L.) subspecies. *Plant Physiology and Biochemistry* 111: 119-128
- Rivas-Ubach A., Gargallo-Garriga A., Sardans J., Oravec M., Mateu-Castell L., Pérez-Trujillo M., Parella T., Ogaya R., Urban O., Peñuelas J. 2014. Drought enhances folivory by shifting foliar metabolomes in *Quercus ilex* trees. *New Phytologist* 202: 874–885.

- Rodríguez Hernández C. 2004. Plantas atrayentes de insectos plaga. *ciencias ambientales y agricultura*. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Pp. 203-234.
- Rodríguez-Saona C., Polashock J., Malo E. 2013. Jasmonate-mediated induced volatiles in the American cranberry, *Vaccinium macrocarpon*: from gene expression to organismal interactions. *Frontiers in Plant Science*. 4(115) DOI: 10.3389/fpls.2013.00115
- Rojas J., Malo E. 2012. Temas selectos en ecología química de insectos. Tapachula, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur.
- Rojas, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana*, (no. especial 1): 189–238.9
- Romero Ramírez L. 2014. Diseño del sistema “insectos de la república mexicana” una aplicación entomológica. Tesis de Maestría. Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Colegio De Postgraduados.
- Romero-Nápoles J. 1990. Morfología y biología de *Ogdoecosta biannularis* (Coleoptera: Chrysomelidae) en su huésped silvestre *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) en el Estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana* 78: 85-93.
- Saad K., Mohamad M., Hallett R., Idris A. 2015. Aphid-induced Defences in Chilli Affect Preferences of the Whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Scientific Reports* 3;5:13697.
- Salah K., Mahjoub M., Chaumont J., Michel L., Millet-Clerc J., Chraeif I., Ammar S., Mighri Z., Aouni M. 2006. Chemical composition and in vitro antifungal and antioxidant activity of the essential oil and methanolic extract of *Teucrium sauvagei* Le Houerou. *Nat Prod Res*. (12):1089-97.
- Salerno G., Frati F., Marino G., Ederli L., Pasqualini S., Loreto F., Colazza S., Centritto M. 2017. Effects of water stress on emission of volatile organic compounds by *Vicia faba*, and consequences for attraction of the egg parasitoid *Trissolcus basalus*. *J Pest Sci* 90:635–647.

- Satyal P., Viet H., Thi Hong N., Huy N., Hoang L., Van P., Anh T., Thi V., Setzer W. 2019. Chemical composition, Aedes mosquito larvicidal activity, and repellent activity against *Triatoma rubrofasciata* of *Severinia monophylla* leaf essential oil. *Parasitol Res*: 118(3):733-742.
- Schoonhoven Louis M., Van Loon Joop J.A., Dicke M. 2005. Insect-plant biology. Gran Bretaña. Segunda edición. Editorial Oxford University Press. Pp: 48-86
- Seong-Bum P., Jong Y., Jung Y., Chang-Ho A., Eung-Jun P., Yong E. 2017. Exploring genes involved in benzoic acid biosynthesis in the *Populus davidiana* transcriptome and their transcriptional activity upon methyl jasmonate treatment. *J Chem Ecol*. DOI: 10.1007/s10886-017-0903-3
- Sepúlveda-Jiménez G., Porta-Ducoin, H., Rocha-Sosa M. 2003. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:355-363.
- Shao H., Jiang Y., Pan F., Xie J., Qi J., Xiao H., Chen Y. 2018. Chemical composition, UV/vis absorptivity, and antioxidant activity of essential oils from bark and leaf of *phoebe zhennan* S. K. Lee & F. N. Wei. *Natural Product Research* 29: 1-4.
- Suckling D., El-Sayed A. 2017. Caterpillar-Induced Plant Volatiles Attract Adult Tortricidae. *Journal of Chemical Ecology* 43(5):1-6
- Taiz L., Zeiger E. 2002. Plant Physiology. Tercera edición. Editorial Sinauer Associates.
- Tello SD. 2005. Estudio del perfil químico de dos especies relacionadas tróficamente: *Ipomoea murucoides* ROEM. ET SCHULT. (Convolvulaceae) y *Ogdoecosta biannularis* BOH. (Coleóptera: Chrysomelidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Thanh-Tam H., Jong-Du L., Cheol-Seung J., Kee-Yoeup P., So-Young P. 2017. Improvement of biosynthesis and accumulation of bioactive compounds by elicitation in adventitious root cultures of *Polygonum multiflorum*. *Appl Microbiol Biotechnol*. DOI: 10.1007/s00253-017-8629-2

- Toledo E. 2000. Propiedades insectiles de algunas especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) del estado de Morelos. Tesis profesional. Universidad Autónoma de México. Escuela Nacional de Estudios Profesionales. México. Pp 47.
- Tozin L., Mayo M., Rodrigues M. 2017. Herbivory by leaf-cutter ants changes the glandular trichomes density and the volatile components in an aromatic plant model. *AoB Plants*. 9(6).
- Ulubelen A., Topcu G., Eris C., Sönmez U., Kartal M., Kurucu S., Kurucu Bozok-Johansson C. 1994. Terpenoids from *Salvia sclarea*. *Phytochemistry*. Vol 36. No. 4. pp. 971 -974.
- Valares Masa C. (2011). Variación del metabolismo secundario en plantas debido al genotipo y al ambiente. Tesis de Doctorado Universidad de Extremadura. España.
- Valencia S., Flores A., Rodríguez V., Jiménez A. 2013. Inhibitory effects of barks chemicals of host *Ipomoea murucoides* on seed germination of epiphyte *Tillandsia recurvata*. *Allelopathy Journal*, 32(1), 91-100.
- Valencia S., Flores A., Rodríguez V., Ventura E., Jiménez A. 2010. Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvate*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*, 26(6), 571-581.
- Valencia-Díaz S., Corona-López A., Toledo-Hernández V., Flores-Palacios A. 2014. Is branch damage by xylophages related to the presence of epiphytes? *Arthropod-Plant Interactions*, 8(1), 25-32.
- Vera Curzio L. G, Hernandez Velazquez V. M., Leon Rivera I., Guevara Fefer P., Aranda Escobar E. 2009. Biological Activity of Methanolic Extracts of *Ipomoea murucoides* Roem et Schult on *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith. *Journal of Entomology*, 6: 109-116.
- Vergara-Torres C. A., Pacheco-Álvarez M. C., Flores-Palacios A. 2010. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of Central Mexico. *J. Trop. Ecol.* 26: 563–570.
- Viguera G., Paredes-Hernández D., Revah S., Valenzuela J., Olivares-Hernández R., Le Borgne S. 2017. Growth and enzymatic activity of *Leucoagaricus gongylophorus*, a mutualistic fungus isolated from the leaf-cutting ant *Atta mexicana*, on cellulose and lignocellulosic biomass. *Letters in Applied Microbiology*. 65, 173-181.

- Vivanco J., Cosio E., Loyola V., Flores H. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y ciencia*.
- Wang C., Yang K., Zhang H., Cao J., Fang R., Liu Z., Du S., Wang Y., Deng Z., Zhou L. 2011. Components and Insecticidal Activity against the Maize Weevils of *Zanthoxylum schinifolium* Fruits and Leaves. *Molecules*16, 3077-3088.
- Webster B., Gezan S., Bruce T., Hardie J., Pickett J. 2010. Between plant and diurnal variation in quantities and ratios of volatile compounds emitted by *Vicia faba* plants. *Phytochemistry* 71: 81–89.
- Wondwosen B., Hill S., Birgersson G., Seyoum E., Tekie H., Ignell R. 2017. A (maize) ing attraction: gravid *Anopheles arabiensis* are attracted and oviposit in response to maize pollen odours. *Malaria Journal* 16:39.
- Yamauchi Y., Matsuda A., Matsuura N., Mizutani M., Sugimoto Y. 2018. Transcriptome analysis of *Arabidopsis thaliana* treated with green leaf volatiles: possible role of green leaf volátiles as self-made damage-associated molecular patterns. *J. Pestic. Sci.* 43(3), 207–213.
- You CX., Guo SS., Zhang WJ., Yang K., Wang CF., Geng ZF., Du SS., Deng ZW., Wang YY. 2015. Chemical Constituents and Activity of *Murraya microphylla* Essential Oil against *Lasioderma serricorne*. *Nat Prod Commun*; 10(9):1635-8.
- Yu-Chang S., Kuan-Ping H., Eugene I., Chen-Lung H. 2013. Composition and in vitro Anticancer Activities of the Leaf Essential Oil of *Neolitsea variabilissima* from Taiwan. *Natural Product Communications* Vol. 8 (4).
- Yusufoglu H., Tabanca N., Bernier U., Li A., Ayman M., Ibrahim S., Demirci B. 2018. Mosquito and tick repellency of two *Anthemis* essential oils from Saudi Arabia. *Saudi Pharmaceutical Journal* 26: 860–864.
- Zardi-Bergaoui A., Ben Nejma A., Harzallah-Skhiri F., Flamini G., Ascriczzi R., Ben Jannet H. 2017. Chemical Composition and Biological Studies of the Essential Oil from Aerial Parts of *Beta vulgaris* subsp. *maritima* (L.) Arcang. Growing in Tunisia. *Chem Biodivers*.14(10).
- Zhang Y., Fu X., Cui H., Zhao L., Yu J., Li H. 2018. Functional Characteristics, Electrophysiological and Antennal Immunolocalization of General Odorant-Binding Protein 2 in Tea Geometrid, *Ectropis obliqua*. *Int J Mol Sci.* 19 (3) 875.

ANEXO

APÉNDICE 1

Tabla de las abreviaturas de los compuestos de las colectas 2016 y 2017 para los análisis estadísticos.

No.	NOMBRE DEL COMPUESTO	ID
1	D1	A
2	D2	B
3	D3	C
4	2-Hexenal	D
5	(Z)-3-Hexen-1-ol	E
6	D4	F
7	D5	G
8	D6	H
9	D7	I
10	Copaeno	J
11	α -Cubebeno	K
12	D8	L
13	D9	M
14	D10	N
15	β -Elemeno	Ñ
16	β -Cubebeno	O
17	D11	P
18	D12	Q
19	D13	R
20	Cariofileno	S
21	δ -Elemeno	T
22	γ -Muuroleno	U
23	D14	V
24	Chamigreno	W
25	α -Cariofileno	X
26	D15	Y
27	D16	Z
28	D17	AA
29	D18	AB
30	τ -Elemeno	AC
31	D19	AD
32	D20	AE
33	D21	AF
34	D22	AG

Continuación.

No.	NOMBRE DEL COMPUESTO	ID
35	D23	AH
36	D24	AI
37	D25	AJ
38	D26	AK
39	1H-Cyclopropa[a]naphthalene, 1a,2,3,5,6,7,7a,7b-octahydro-1,1,7,7a-tetramethyl-,[1aR-(1α,7α,7α,7bα)]-	AL
40	Germacreno D	AM
41	Elixeno	AN
42	α-Farneseno	AÑ
43	γ-Cadineno	AO
44	β-Cadineno	AP
45	α-Cedreno	AQ
46	γ-Gurjuneno	AR
47	Cadinadieno-1,4	AS
48	α-Muuroleno	AT
49	Nerolidol	AU
50	α-Eudesmol	AV
51	Globulol	AW
52	D27	AX
53	Óxido de cariofileno	AY
54	Bulnesol	AZ
55	Viridiflorol	BA
56	Ledol	BB
57	Guaiol	BC
58	1-Hydroxy-1,7-dimethyl-4-isopropyl,2,7-cyclodecadiene	BD
59	β-Eudesmol	BE
60	Espatulanol	BF
61	Naphthalenemethanol, decahydro-α,α,4a-trimethyl-8-methylene-,[2R-(2α,4α,8αβ)]	BG
62	12-Oxabicyclo[9.1.0]dodeca-3.7-diene, 1,5,5,8-tetramethyl-,[1R-(1R*,3E,7E,11R*)]-	BH
63	D28	BI
64	D29	BJ
65	1-Naphthalenol, decahydro-4a-methyl-8-methylene-2-(1-methylethyl)-,[1R-(1α,2β,4αβ,8αα)]-	BK
66	D30	BL
67	Selina-6-en-4-ol	BN
68	Eudesm-7(11)-en-4-ol	BM

Continuación.

No.	NOMBRE DEL COMPUESTO	ID
69	Cubenol	BÑ
70	τ -Muurolol	BO
71	τ -Cadinol	BP
72	α -Muurolol	BQ
73	α -Cadinol	BR
74	7R,8R-8-Hydroxy-4-isopropylidene-7-methylbicyclo[5.3.1]undec-1-ene	BS
75	1-Naphthalenemethanol, 1,4,4a,5,6,7,8,8a-octahydro-2,5,5,8a-tetramethyl-	BT
76	Patchulol	BU
77	2,6,10-Dodecatrien-1-ol,3,7,11,-trimethyl-,(E.E)-	BV
78	Fitol	BW

APÉNDICE 2

Compuestos con reporte de actividad biológica en los diferentes tratamientos y año de colecta.

No.	Compuesto	Año		Tratamiento	Actividad	Autor
		2016	2017			
1	Guaiol	+	-	S/H	Insecticida	Liu <i>et al.</i> , 2013
2	Bulnesol	+	+	S/H	Antimicrobiana	Mothana <i>et al.</i> , 2010
3	γ -cadineno	-	+	H < 20%	Insecticida contra <i>Sitophilus granarius</i> L y <i>Tenebrio molitor</i> L	Martínez <i>et al.</i> , 2018; Plata <i>et al.</i> , 2018
4	Eudesm-7(11)-en-4-ol	-	+	H < 20%	Insecticida y repelente a la oviposición contra <i>Aedes aegypti</i>	Vasantha <i>et al.</i> , 2017
5	Nerolidol	+	+	H > 20%	Repelente a la oviposición de <i>Tuta absoluta</i>	Anastasaki <i>et al.</i> , 2018
6	Espatulanol	+	+	H > 20%	Insecticida y repelente	You <i>et al.</i> , 2015
7	Óxido de cariofileno	+	+	H > 20%	Antimicrobiana	Ulubelen <i>et al.</i> , 1994
8	β -cubebeno	+	+	H > 20%	Alelopática contra <i>Penicillium expansum</i> y larvicida contra <i>Aedes albopictus</i>	Basak y Guha, 2015; Mathew y Thoppil, 2011
9	β -cadineno	+	+	H > 20%	Repelente contra <i>Bemisia tabac</i>	Saad <i>et al.</i> , 2015
10	β -eudesmol	+	+	H > 20%	Actividad repelente y toxica contra <i>Tribolium castaneum</i> , repelente contra <i>Aedes aegypti</i>	Guo <i>et al.</i> , 2019; Yusufoglu <i>et al.</i> , 2018
11	α -eudesmol	+	+	DM	Actividad alelopática contra <i>Dactyloctenium aegyptium</i> y <i>Rumex dentatus</i>	El-Gawad <i>et al.</i> , 2019
12	δ -elemeno	+	+	S/H y DM	Actividad antioxidante y larvicida contra <i>Aedes aegypti</i>	De Brum <i>et al.</i> , 2012; Escaline <i>et al.</i> , 2015
13	α -cadinol	+	+	S/H y DM	Repelente contra <i>Ixodes ricinus</i> y alelopática contra <i>Trifolium repens</i>	El-Seedi <i>et al.</i> , 2017; El-Gawad <i>et al.</i> , 2018
14	Viridiflorol	+	+	H < 20% y H > 20%	Insecticida y alelopático	Khedher <i>et al.</i> , 2017

Continuación.

No.	Compuesto	Año		Tratamiento	Actividad	Autor
		2016	2017			
15	β -elemeno	+	+	H <20% y H >20%	Alelopática contra <i>Cenchrus echinatus</i> L., e insecticida contra <i>Callosobruchus maculatus</i>	Elshamy <i>et al.</i> , 2019; Adelani <i>et al.</i> , 2017
16	Germacreno D	+	+	S/H, H < 20% Y DM	Insecticida contra <i>Anopheles gambiae</i> , <i>Culex quinquefasciatus</i> y <i>Aedes aegypti</i> y repelente contra <i>Triatoma rubrofasciata</i>	Kiran <i>et al.</i> , 2007; Blythe <i>et al.</i> , 2016
17	Cariofileno	+	+	S/H, H < 20% Y DM	Insecticida y repelente contra <i>Culex quinquefasciatus</i> , <i>Spodoptera littoralis</i> , <i>Musca domestica</i> y <i>Aedes aegypti</i>	Benelli <i>et al.</i> , 2018
18	γ -muuroleno	+	+	S/H, H < 20% Y DM	Atrayente <i>Helicoverpa armigera</i> , insecticida contra <i>Aedes aegypti</i> y antifúngicas contra <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Collectotrichum gloeosporioides</i> , <i>Fusarium solani</i> y <i>Ganoderma austral</i>	Hartlieb y Rembold, 1996; Cheng <i>et al.</i> , 2005; Albuquerque <i>et al.</i> , 2004
19	2-hexenal	+	+	H <20%, H >20% y DM	Atrayente contra <i>Ectropis obliqua</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2018
20	Elixeno	+	+	H <20%, H >20% y DM	Insecticida contra <i>Sitophilus zeamais</i> y repelente contra <i>Tribolium castaneum</i> y <i>Liposcelis bostrychophila</i>	
21	τ -cadinol	+	+	H <20%, H >20% y DM	Actividad antifúngico y propiedades antioxidantes	Salah <i>et al.</i> , 2006; Mothana <i>et al.</i> , 2011; Cheng <i>et al.</i> , 2012; Zardi <i>et al.</i> , 2017

Continuación.

No.	Compuesto	Año		Tratamiento	Actividad	Autor
		2016	2017			
22	Copaeno	+	+	TODOS	Atrayente contra <i>Ceratitis capitata</i>	Niogret <i>et al.</i> , 2011
23	Globulol	+	+	TODOS	Antimicrobiana	Tan <i>et al.</i> , 2008
24	Cubenol	+	+	TODOS	Insecticida, Semioquímico (atrayente)	Espinoza <i>et al.</i> , 2016; Lago <i>et al.</i> , 2006; Dua <i>et al.</i> , 2008
25	Fitol	+	+	TODOS	Antiinflamatorio y citotóxico	Avoseh <i>et al.</i> , 2015 ; Baccelli <i>et al.</i> , 2007

+: Presencia, -: Ausencia, S/H: Hojas sin herbivoría, H <20%: Hojas con herbivoría < 20%, H >20%: Hojas con herbivoría >20%, DM: Hojas con daño mecánico.

APÉNDICE 3

Tiempo de retención (min.) de los compuestos químicos identificados en los diferentes tratamientos de la colecta 2016.

No.	NOMBRE COMPUESTO	TRATAMIENTO			
		S/H	H <20%	H >20%	DM
1	2-Hexenal	-----	5.07	5.07	5.08
2	(Z)-3-Hexen-1-ol	5.11	-----	-----	-----
3	Copaeno	31.68	33.31	33.28	33.34
4	α -Cubebeno	-----	31.73	31.67	31.72
5	β -Elemeno	34.39	38.08	37.87	34.41
6	β -Cubebeno	35.47	34.22	37.07	34.24
7	Cariofileno	36.53	36.35	36.16	36.50
8	δ -Elemeno	36.86	36.92	36.68	36.88
9	γ -Muuroleno	-----	36.59	41.73	36.68
10	Chamigreno	37.13	-----	-----	-----
11	α -Cariofileno	38.12	38.12	38.07	38.13
12	τ -Elemeno	39.40	37.06	36.95	37.13
13	1H-Cyclopropa[a]naphtalene, 1a,2,3,5,6,7,7a,7b-octahydro-1,1,7,7a- tetramethyl-, [1aR-(1 $\alpha\alpha$,7 α ,7 $\alpha\alpha$,7b α)]-	-----	-----	40.64	-----
14	Germacreno D	41.26	41.01	-----	41.18
15	Elixeno	-----	41.57	41.13	41.67
16	α -Farneseno	42.07	41.98	-----	42.01
17	γ -Cadineno	42.23	42.31	41.81	42.14
18	β -Cadineno	42.85	42.23	41.93	42.31
19	α -Cedreno	43.07	-----	-----	-----
20	γ -Gurjuneno	43.21	44.53	44.23	43.14
21	Cadinadieno-1,4	-----	42.94	42.75	43.00
22	α -Muuroleno	43.30	43.21	43.04	43.25
23	Nerolidol	-----	-----	44.73	-----
24	α -Eudesmol	-----	-----	-----	45.18
25	Globulol	45.26	45.20	45.50	45.20
26	Óxido de cariofileno	-----	-----	45.46	-----
27	Bulnesol	45.92	0.00	-----	45.88
28	Viridiflorol	-----	46.06	-----	-----
29	Ledol	46.16	-----	-----	46.08
30	Guaiol	46.24	-----	-----	-----
31	1-Hydroxy-1,7-dimethyl-4-isopropyl,2,7- cyclodecadiene	46.51	46.48	46.17	46.47
32	β -Eudesmol	-----	46.63	46.54	46.64
33	Espatuleno	-----	-----	46.63	-----
34	Naphthalenemethanol, decahydro- $\alpha,\alpha,4a$ - trimethyl-8-methylene-, [2R-(2 α ,4 $\alpha\alpha$,8 $\alpha\beta$)]	46.70	-----	-----	-----

35	12-Oxabicyclo[9.1.0]dodeca-3.7-diene, 1,5,5,8-tetramethyl-,[1R-(1R*,3E,7E,11R*)]-	-----	46.97	46.89	-----
-----------	--	-------	-------	-------	-------

Continuación.

No.	NOMBRE COMPUESTO	S/H	TRATAMIENTO		
			H <20%	H >20%	S/H
36	1-Naphthalenol, decahydro-4a-methyl-8-methylene-2-(1-methylethyl)-,[1R-(1 α ,2 β ,4a β ,8a α)]-	47.51	47.43	47.33	47.45
37	Selina-6-en-4-ol	-----	47.53	47.45	-----
38	1-Naphthalenol, decahydro-1,4a-dymethyl-7-(1-methylethylidene)-,[1R-(1 α ,4a β ,8a α)]-	47.80	46.92	47.89	47.75
39	Cubenol	47.99	47.14	47.05	47.53
40	τ -Muurolol	49.09	48.96	48.86	49.01
41	τ -Cadinol	-----	-----	48.82	48.94
42	α -Muurolol	49.25	49.15	49.08	49.19
43	α -Cadinol	49.67	49.54	49.44	49.60
44	7R,8R-8-Hydroxy-4-isopropylidene-7-methylbicyclo[5.3.1]undec-1-ene	50.12	-----	51.14	-----
45	1-Naphthalenemethanol, 1,4,4a,5,6,7,8,8a-octahydro-2,5,5,8a-tetramethyl-	50.52	-----	-----	50.47
46	Patchulol	51.42	51.36	51.31	51.38
47	2,6,10-Dodecatrien-1-ol,3,7,11,-trimethyl-,(E.E)-	53.51	53.40	53.35	53.44
48	Fitol	72.43	72.39	72.35	72.50

APÉNDICE 4

Tiempo de retención (min.) de los compuestos químicos identificados en los diferentes tratamientos de la colecta 2017.

No.	NOMBRE COMPUESTO	TRATAMIENTO			
		S/H	H <20%	H >20%	S/H
1	D1	3.58	3.59	3.59	3.58
2	D2	3.67	3.68	3.68	3.68
3	D3	3.72	3.76	3.76	3.75
4	2-Hexenal	-----	4.89	4.89	4.88
5	(Z)-3-Hexen-1-ol	4.98	-----	-----	-----
6	D4	29.74	29.70	29.68	29.67
7	D5	-----	-----	30.35	30.38
8	D6	30.44	30.45	30.42	-----
9	D7	30.54	30.54	-----	-----
10	Copaeno	33.35	33.30	33.28	33.27
11	D8	33.65	33.61	33.58	33.57
12	D9	-----	-----	33.75	33.73
13	D10	33.87	-----	-----	-----
14	β -Elemeno	-----	33.81	41.33	-----
15	β -Cubebeno	-----	-----	38.18	-----
16	D11	35.44	-----	-----	-----
17	D12	35.56	35.38	35.31	35.24
18	D13	35.66	-----	-----	-----
19	Cariofileno	36.51	36.43	-----	36.29
20	δ -Elemeno	31.14	36.75	-----	0.00
21	γ -Muuroleno	36.95	36.85	-----	36.77
22	D14	-----	-----	37.33	-----
23	Chamigreno	37.60	-----	-----	-----
24	D15	-----	-----	39.12	39.13
25	D16	39.20	-----	-----	-----
26	D17	-----	39.25	39.26	-----
27	D18	39.38	39.38	-----	-----
28	τ -Elemeno	41.53	37.42	36.79	37.28
29	D19	39.44	39.43	-----	-----
30	D20	39.63	0.00	-----	-----
31	D21	39.90	0.00	-----	39.94
32	D22	-----	40.08	-----	-----
33	D23	-----	40.15	-----	-----
34	D24	40.36	-----	-----	40.35
35	D25	40.46	40.45	-----	-----
36	D26	40.52	-----	-----	-----
37	1H-Cyclopropa[a]naphtalene, 1a,2,3,5,6,7,7a,7b-octahydro-1,1,7,7a- tetramethyl-, [1aR-(1a α ,7a α ,7b α)]-	-----	-----	40.39	-----

Continuación.

No.	NOMBRE COMPUESTO	TRATAMIENTO			
		S/H	H <20%	H >20%	S/H
39	Elixeno	-----	41.38	41.04	41.30
40	γ -Cadineno	-----	42.09	-----	-----
41	β -Cadineno	-----	-----	42.35	-----
42	γ -Gurjuneno	-----	44.48	-----	44.44
43	α -Muuroleno	43.48	43.41	43.33	43.30
44	Nerolidol	-----	-----	44.87	0.00
45	α -Eudesmol	-----	-----	-----	45.10
46	Globulol	45.25	45.10	45.44	44.85
47	D27	45.40	-----	-----	-----
48	Óxido de cariofileno	-----	-----	45.43	-----
49	Bulnesol	46.00	-----	-----	-----
50	Viridiflorol	-----	45.94	45.19	-----
51	1-HydroXy-1,7-dimethyl-4-isopropyl,2,7-cyclodecadiene	45.19	45.12	45.10	-----
52	β -Eudesmol	-----	-----	46.69	-----
53	Espatulanol	-----	-----	48.48	-----
54	Naphthalenemethanol, decahydro- $\alpha,\alpha,4a$ -trimethyl-8-methylene-, [2R-(2 α ,4 $\alpha\alpha$,8 $\alpha\beta$)]	46.79	46.73	-----	-----
55	12-Oxabicyclo[9.1.0]dodeca-3.7-diene, 1,5,5,8-tetramethyl-, [1R-(1R*,3E,7E,11R*)]-	-----	47.03	-----	-----
56	D28	47.08	-----	-----	-----
57	D29	-----	47.31	-----	-----
58	1-Naphthalenol, decahydro-4a-methyl-8-methylene-2-(1-methylethyl)-, [1R-(1 α ,2 β ,4 $\alpha\beta$,8 $\alpha\alpha$)]-	47.50	47.45	47.00	47.42
59	D30	-----	-----	47.43	-----
60	Eudesm-7(11)-en-4-ol	-----	45.46	-----	-----
61	Cubenol	47.96	48.51	48.48	48.47
62	τ -Muurolol	49.09	48.98	48.93	48.90
63	τ -Cadinol	-----	48.75	48.72	48.70
64	α -Cadinol	49.86	49.83	-----	-----
65	Fitol	71.84	71.81	71.80	71.79

APÉNDICE 5

Tabla de correlación de los compuestos químicos del CP.

No.	COMP.	CP1	CP2	No.	COMP.	CP1	CP2
1	A	-0.892	-0.435	43	AO	0.769	0.327
2	B	-0.892	-0.435	44	AP	0.836	-0.047
3	C	-0.891	-0.438	45	AQ	0.216	0.437
4	D	0.403	-0.680	46	AR	0.630	0.180
5	E	-0.369	0.700	47	AS	0.774	0.151
6	F	-0.893	-0.433	48	AT	-0.867	0.170
7	G	-0.318	-0.729	49	AU	0.262	-0.688
8	H	-0.722	-0.295	50	AV	0.035	-0.022
9	I	-0.713	0.228	51	AW	0.377	-0.144
10	J	0.113	0.715	52	AX	-0.711	0.480
11	K	0.775	0.150	53	AY	0.263	-0.688
12	L	-0.893	-0.433	54	AZ	-0.108	0.760
13	M	-0.318	-0.730	55	BA	0.297	-0.582
14	N	-0.711	0.480	56	BB	0.423	0.484
15	Ñ	0.755	-0.281	57	BC	0.216	0.437
16	O	0.819	-0.102	58	BD	0.324	0.243
17	P	-0.711	0.480	59	BE	0.668	-0.338
18	Q	-0.894	-0.431	60	BF	0.254	-0.696
19	R	-0.711	0.480	61	BG	-0.491	0.503
20	S	0.121	0.736	62	BH	0.391	-0.108
21	T	0.410	0.688	63	BI	-0.711	0.480
22	U	-0.026	0.202	64	BJ	-0.223	-0.181
23	V	-0.124	-0.731	65	BK	-0.034	0.862
24	W	-0.382	0.700	66	BL	-0.124	-0.731
25	X	0.893	0.435	67	BN	0.608	0.018
26	Y	-0.318	-0.730	68	BM	0.784	0.332
27	Z	-0.711	0.480	69	BÑ	-0.694	-0.398
28	AA	-0.265	-0.696	70	BO	-0.314	0.750
29	AB	-0.713	0.228	71	BP	0.115	-0.757
30	AC	-0.597	0.695	72	BQ	0.892	0.435
31	AD	-0.713	0.228	73	BR	0.313	0.731
32	AE	-0.711	0.480	74	BS	0.524	0.199
33	AF	-0.766	0.195	75	BT	0.423	0.484
34	AG	-0.223	-0.181	76	BU	0.893	0.435
35	AH	-0.223	-0.181	77	BV	0.893	0.435
36	AI	-0.766	0.195	78	BW	0.857	0.489
37	AJ	-0.713	0.228	79	TempJ 16	0.293	-0.479
38	AK	-0.711	0.480	80	PrecJ 16	0.293	-0.479
39	AL	0.264	-0.686	81	RadSolJ 16	0.304	-0.584
40	AM	-0.263	0.690	82	TempJ 17	0.293	-0.479

Continuación.

No.	COMP.	CP1	CP2	No.	COMP.	CP1	CP2
41	AN	0.380	-0.693	83	PrecJ 17	-0.293	0.479
42	AÑ	0.603	0.565	84	RadSolJ 17	0.304	-0.584

APÉNDICE 6

Precio de los compuestos químicos con reporte biológico.

No	Nombre compuesto	Fórmula molecular	Compuesto químico	Tratamiento identificado	Precio comercial (USD)
1	Guaiol	C ₁₅ H ₂₆ O	Sesquiterpeno	S/H	\$ 450.00 (10 mg)
2	γ-cadineno	C ₁₅ H ₂₄	Sesquiterpeno	H < 20%	\$ 1,600.00 (5 mg)
3	Eudesm-7(11)-en-4-ol	C ₁₅ H ₂₆ O	Sesquiterpeno	H < 20%	\$1,105.00 (5 mg)
4	Nerolidol	C ₁₅ H ₂₆ O	Sesquiterpeno	H > 20%	\$ 210.00 (250 mg)
5	β-eudesmol	C ₁₅ H ₂₆ O	Sesquiterpeno	H > 20%	\$1,400.00 (10 mg)
6	β-cubebeno	C ₁₅ H ₂₄	Sesquiterpeno	H > 20%	\$ 960.00 (10 mg)
7	β-elemeno	C ₁₅ H ₂₄	Sesquiterpeno	H < 20% y H > 20%	\$ 225.00 (10 mg)
8	Viridiflorol	C ₁₅ H ₂₆ O	Sesquiterpeno	H < 20% y H > 20%	\$ 345.00 (100 mg)
9	Germacreno D	C ₁₅ H ₂₄	Sesquiterpeno	S/H. H < 20% y DM	\$ 300.00 (5 mg)
10	Cubenol	C ₁₅ H ₂₆ O	Sesquiterpeno	S/H. H < 20%, H > 20% y DM	\$ 275.00 (100 mg)
11	2-hexenal	C ₆ H ₁₀ O	Aldehído	H < 20% , H > 20% y DM	\$ 110.00 (50 g)

S/H= Sin herbivoría, H < 20%= Herbivoría < 20%, H > 20%= Herbivoría > 20% y DM= Daño mecánico.

*Precios consultados el día 20 de abril de 2019 en la página Toronto Research Chemicals: <https://www.trc-canada.com/>



Universidad Autónoma del Estado de
Morelos
Centro de Investigación en Biotecnología



Cuernavaca, Morelos a 06 de mayo de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dra. Susana Valencia Díaz (Tutor principal)
Dr. Macdiel Emilio Acevedo Quiroz (Co Tutor)
Dr. Víctor Manuel Hernández Velázquez
Dra. Irene de la Concepción Perea Arango
Dr. Alejandro Flores Palacios

Tesis: "VARIACIÓN BIANUAL DE COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES DE *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) EN RESPUESTA A LA HERBIVORÍA Y SU POTENCIAL COMO ATRAYENTE DE LA DEFOLIADORA *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae)

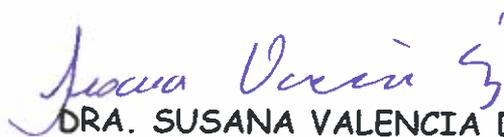
Alumno que la presenta a revisión: **JOSE MANUEL SANDOVAL MORENO**

Programa: MAESTRIA EN BIOTECNOLOGIA

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DRA. SUSANA VALENCIA DIAZ



Universidad Autónoma del Estado de
Morelos
Centro de Investigación en Biotecnología



Cuernavaca, Morelos a 26 de Abril del 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dra. Susana Valencia Díaz (Tutor principal)
Dr. Macdiel Emilio Acevedo Quiroz (Co Tutor)
Dr. Víctor Manuel Hernández Velázquez
Dra. Irene de la Concepción Perea Arango
Dr. Alejandro Flores Palacios

Tesis: "VARIACIÓN BIANUAL DE COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES DE *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) EN RESPUESTA A LA HERBIVORÍA Y SU POTENCIAL COMO ATRAYENTE DE LA DEFOLIADORA *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae)

Alumno que la presenta a revisión: **JOSE MANUEL SANDOVAL MORENO**

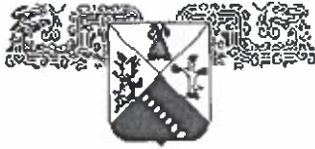
Programa: MAESTRIA EN BIOTECNOLOGIA

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. MACDIEL EMILIO ACEVEDO QUIROZ



Universidad Autónoma del Estado de
Morelos
Centro de Investigación en Biotecnología



Cuernavaca, Morelos a 06 de mayo de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dra. Susana Valencia Díaz (Tutor principal)
Dr. Macdiel Emilio Acevedo Quiroz (Co Tutor)
Dr. Víctor Manuel Hernández Velázquez
Dra. Irene de la Concepción Perea Arango
Dr. Alejandro Flores Palacios

Tesis: "VARIACIÓN BIANUAL DE COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES DE *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) EN RESPUESTA A LA HERBIVORÍA Y SU POTENCIAL COMO ATRAYENTE DE LA DEFOLIADORA *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae)

Alumno que la presenta a revisión: **JOSE MANUEL SANDOVAL MORENO**

Programa: MAESTRIA EN BIOTECNOLOGIA

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. ALEJANDRO FLORES PALACIOS



Universidad Autónoma del Estado de
Morelos
Centro de Investigación en Biotecnología



Cuernavaca, Morelos a 06 de mayo de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dra. Susana Valencia Díaz (Tutor principal)
Dr. Macdiel Emilio Acevedo Quiroz (Co Tutor)
Dr. Víctor Manuel Hernández Velázquez
Dra. Irene de la Concepción Perea Arango
Dr. Alejandro Flores Palacios

Tesis: "VARIACIÓN BIANUAL DE COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES DE *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) EN RESPUESTA A LA HERBIVORÍA Y SU POTENCIAL COMO ATRAYENTE DE LA DEFOLIADORA *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae)

Alumno que la presenta a revisión: JOSE MANUEL SANDOVAL MORENO

Programa: MAESTRIA EN BIOTECNOLOGIA

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DRA. IRENE DE LA CONCEPCION PEREA ARANGO



Universidad Autónoma del Estado de
Morelos
Centro de Investigación en Biotecnología



Cuernavaca, Morelos a 06 de mayo de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dra. Susana Valencia Díaz (Tutor principal)
Dr. Macdiel Emilio Acevedo Quiroz (Co Tutor)
Dr. Víctor Manuel Hernández Velázquez
Dra. Irene de la Concepción Perea Arango
Dr. Alejandro Flores Palacios

Tesis: "VARIACIÓN BIANUAL DE COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES DE *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) EN RESPUESTA A LA HERBIVORÍA Y SU POTENCIAL COMO ATRAYENTE DE LA DEFOLIADORA *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae)

Alumno que la presenta a revisión: **JOSE MANUEL SANDOVAL MORENO**

Programa: MAESTRIA EN BIOTECNOLOGIA

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. VICTOR MANUEL HERNANDEZ VELAZQUEZ