



5º CONGRESO FORESTAL
ESPAÑOL

5º Congreso Forestal Español

Montes y sociedad: Saber qué hacer.

REF.: 5CFE01-495

Editores: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León
Ávila, 21 a 25 de septiembre de 2009
ISBN: 978-84-936854-6-1
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Uso de Compuestos Semioquímicos Repelentes en el Manejo de Escolítidos: el caso de *Ips sexdentatus* (Boern)

ETXEBESTE LARRAÑAGA, I.^{1,2} y PAJARES ALONSO, J. A.¹

¹ Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales, E. T. S. II. AA., Universidad de Valladolid, Avd. Madrid 44, 34071 Palencia

² Correo electrónico: .inaki@goisolutions.net.

Resumen

La elección de un material hospedante en condiciones idóneas es quizás la decisión más importante a la que se enfrentan los escolítidos cuando inician su dispersión. Aunque otro tipo de estímulos pueden también intervenir, estos coleópteros confían casi exclusivamente en las señales químicas olfativas para la localización de este material (compuestos semioquímicos). Tras más de cuatro décadas desde que el efecto de la verbenona en la regulación del nivel de ataque de las especies norteamericanas *Dendroctonus frontalis* y *D. brevicomis* fuera descrito, la respuesta a numerosos compuestos repelentes ha sido estudiada en muchas de las especies de escolítidos causantes de daños en el sector forestal, con el fin de desarrollar estrategias sostenibles que posibiliten un control más efectivo del daño. A pesar de que existe un número relativamente grande de sustancias con actividad repelente descritas en la literatura, es la verbenona la que más atención ha recibido en el manejo de escolítidos asociados a las coníferas. Aunque este terpeno perdió interés durante la pasada década debido a la inconsistencia de los resultados obtenidos en el manejo real de focos de infestación por escolítidos, estudios recientes están contribuyendo a dilucidar su mecanismo de acción. Por otro lado, si bien el barrenillo grande del pino, *Ips sexdentatus* (Col.: Scolytinae) es una de las plagas más destructivas en las masas mediterráneas de coníferas, apenas hay estudios que aborden su manejo mediante el uso de repelentes. Se presenta aquí una síntesis de los últimos avances en el uso de este tipo de compuestos en relación al manejo de *I. sexdentatus*, así como la exposición y análisis de los resultados obtenidos en recientes experimentos de campo con repelentes sobre este perforador.

Palabras clave

Verbenona, Perforadores de pinos, Tratamientos curativos y preventivos, Manejo integrado de plagas

1. Introducción

Los barrenillos y los “escarabajos de ambrosia”, o Scolytinae *sensu lato* (Curculionidae), probablemente constituyen uno de los grupos de mayor importancia ecológica de entre los escarabajos (COGNATO & GRIMALDI, 2009). Más de 6000 especies en 220 géneros han sido descritas, y aunque no hay una estimación definitiva, hay constancia de que más de 500 especies a lo largo del planeta se alimentan sobre coníferas del género *Pinus* (SEYBOLD *et al.*, 2006). Muchos clados del grupo han coevolucionado junto a las coníferas desde el inicio del Mesozoico, hace 250 millones de años (FARRELL, 1998), y tienen una relación muy estrecha con sus hospedantes, siendo la gran mayoría hospedantes de una o muy pocas especies relacionadas (WOOD, 1982). Esa relación se refleja en una gran variedad de asociaciones con micro-hábitats que incluyen la colonización de las piñas



(*Conophthorus* spp.), ramillos y pequeñas ramas (*Pityophthorus* spp.), grandes ramas y parte superior del tronco (*Ips* spp., *Orthotomicus* spp., *Pityogenes* spp., *Pityokteines* spp.), fuste (*Dendroctonus* spp., *Ips* spp., *Hylurgops* spp.), parte baja del tronco, cuello de la raíz y raíces principales (*Dendroctonus* spp., *Hylurgus* spp., *Hylastes* spp., *Tomicus* spp.), mientras que los escarabajos de ambrosia (*Gnathotrichus* spp., *Trypodendron* spp., y *Xyleborus* spp.) colonizan el xilema. Muchas de estas especies colonizan también las partes que caen al suelo, como ramas o copas rotas, o los tocones que quedan tras las talas o los derribos naturales. Además de esta dispersión espacial relacionada con la anatomía del hospedante, estas especies también se distribuyen temporalmente, así algunos géneros (e. g., *Dendroctonus*, *Ips*) prefieren los árboles sanos o en declive reciente, mientras que otros géneros (e. g., los llamados escarabajos del cambium rancio, *Hylurgops* o *Hylastes*) prefieren colonizar árboles en un estado más avanzado de deterioro (SEYBOLD *et al.*, 2006). Debido a su capacidad de matar a su hospedante, los escolítidos más agresivos pueden influenciar la distribución de edades, tamaños y especies arbóreas, siendo un factor significativo en la sucesión forestal (WOOD, 1982), aunque en condiciones endémicas la mayoría de estos barrenillos sólo colonizan aquellos árboles que se encuentren muertos o debilitados. Sin embargo, cuando se dan eventos que aumentan la cantidad de material hospedante, como vendavales, incendios o una deficiente gestión forestal, pueden producirse estallidos poblacionales de tipo epidémico, que permiten la agregación numérica suficiente para atacar árboles sanos (LIEUTIER *et al.*, 2004). Es principalmente esta característica la que especies como el barrenillo grande del pino (*Ips sexdentatus* Boern.), pasen a ser consideradas plagas forestales en aquellas situaciones en las que la pérdida de árboles en pie no esté contemplada en la gestión de la masa. Así por ejemplo en Italia, *I. sexdentatus* es considerada como la segunda plaga forestal más importante, tras la procesionaria (LOZZIA, 1995), aunque quizá los ejemplos más claros de la problemática que este insecto puede suponer se hayan dado recientemente en España y Francia.

Del 26 al 28 de diciembre del año 1999 las tormentas Lothar y Martin arrasaron grandes extensiones a lo largo de Europa. Sólo en el sur-oeste de Francia, más de 27 millones de metros cúbicos de *Pinus pinaster* Ait. (el equivalente a tres años de producción maderera) fueron abatidos por vientos que llegaron a los 200 km/h (JACTEL *et al.*, 2001). Nueve años más tarde, el 24 de enero de 2009, la tormenta Klaus, volvió a golpear el Golfo de Vizcaya, incidiendo sobre todo en la región de las Landas. Las primeras evaluaciones de daños realizadas por agentes del IFN francés entre el 29 de enero y el 13 de febrero, indican 42.3 millones de metros cúbicos de madera derribadas en 680.000 hectáreas afectadas, entorno al 15% de la madera en pie, la gran mayoría (88 %), *P. pinaster* (<http://www.ifn.fr>).

Tras las tormentas del año 1999, los gestores fueron incapaces de retirar muchos de los árboles caídos debido a que fue logísticamente imposible, y durante el siguiente verano las poblaciones de *I. sexdentatus* aumentaron peligrosamente. Para el 2001 las poblaciones del escolítido estaban en condiciones atacar masivamente árboles sanos en numerosos puntos de la región. Si bien las autoridades francesas cuentan con la experiencia de lo ocurrido hace nueve años, y existe una gran concienciación de lo importante que es la pronta retirada de la madera caída, es de esperar que las poblaciones del barrenillo grande vuelvan a incrementarse hasta el punto que puedan afectar a los pies que hayan quedado en pie tras el paso de Klaus.

Una situación similar ocurrió en la provincia de Guadalajara a consecuencia del gravísimo incendio de La Riba de Saelices en 2005. Tras el incendio, los gestores ordenaron la retirada del material susceptible de cría de *I. sexdentatus* que tuvo que ser paralizada dada la protesta que se generó en la comunidad local que creía excesiva la actuación. Al año



siguiente, las poblaciones del barrenillo estallaron hasta niveles difícilmente controlables, y tras agotar el material de cría dañado, el ataque se dirigió hacia los árboles sanos. Cuatro años después la situación sigue sin estar totalmente controlada (SPCAN, 2009).

Cuando se cumplen cincuenta años del aislamiento de la primera feromona, y en torno a los cuarenta años de los trabajos pioneros en los complejos feromonales de escolítidos (SILVERSTEIN *et al.*, 1966), la necesidad de enfocar desde un marco ecológico la comprensión de la ecología química de los escolítidos, para así poder implementar estas potentes herramientas en el manejo integral de plagas es hoy más evidente que nunca (BORDEN, 1989; PAYNE & BILLINGS, 1989; SEYBOLD *et al.*, 2006), ya que si bien los primeros años de investigaciones con infoquímicos [*sensu* DICKE & SABELIS (1988)] prometían el desarrollo de herramientas muy prácticas para el manejo, el desarrollo de tales herramientas se ha visto ralentizado por la falta de conocimiento y comprensión del sistema. Existe, sin embargo, un número razonable de tácticas en uso que conllevan el manejo por infoquímicos (BORDEN, 1995).

Una de las alternativas más estudiadas dentro de las tácticas que emplean infoquímicos es el uso de inhibidores. Por definición, estos compuestos son infoquímicos que interfieren con la agregación y/o inducen a la dispersión, y son indistintamente conocidos por inhibidores, disruptores, repelentes o antiagregativos (VITÉ & BAADER, 1990). A la par que las tácticas que emplean atrayentes, el uso de repelentes ha permitido el desarrollo de métodos que podrían permitir una mejor gestión de los daños ocasionados por *I. sexdentatus*.

2. Objetivos

El presente trabajo pretende revisar los procesos en los que se fundamentan el uso de repelentes en el manejo de escolítidos, y evaluar el conocimiento en este campo en referencia al barrenillo grande del pino, *I. sexdentatus*, subrayando el análisis de los resultados obtenidos recientemente en experimentos de campo con repelentes sobre este perforador.

3. Metodología

La elaboración de este trabajo se basa en la recopilación de la información publicada en los artículos en él citados. Se ha intentando sintetizar la información de forma que se introduzcan los fundamentos en los que se basa la gestión mediante infoquímicos inhibidores de tal forma que faciliten la comprensión de los compuestos evaluados para la gestión integral del barrenillo grande del pino.

4. Resultados y discusión

La elección del material hospedante

La disponibilidad de los sustratos de cría de los escolítidos se les presenta de manera discontinua tanto en el espacio como en el tiempo a lo largo de bosques de varias especies (ATKINS, 1966), por lo que los barrenillos han de detectar y localizar el hábitat correcto, la especie hospedante correcta y el árbol más susceptible dentro de una masa forestal con la mayor precisión y brevedad posible (RAFFA & BERRYMAN, 1987; BYERS, 1995; SCHLYTER & BIRGERSSON, 1999), siendo sin duda esta fase la más peligrosa en la vida de los barrenillos, con mortalidades que pueden llegar hasta el 80% (BYERS, 1996). En el proceso de esa selección, utilizan señales visuales (STROM *et al.*, 2001), olfatorias (WOOD, 1982) y gustativas (MCNEE *et al.*, 2003). Sin embargo, son los estímulos olfatorios los que se consideran más importantes en este proceso, y los que han concentrado la mayor parte de los

estudios dirigidos a conocer y a manipular el comportamiento de estos insectos (WOOD, 1982; PAYNE & BILLINGS, 1989; HAYES & STROM, 1994).

Durante estas fases, y especialmente en bosques mixtos, un escolítido de coníferas no sólo detectará señales químicas de hospedantes adecuados, sino también de hospedantes no adecuados y de no hospedantes (ZHANG & SCHLYTER, 2004). BORDEN (1997) y SCHLYTER & BIRGERSSON (1999) han propuesto hipótesis complementarias para la secuencia de la toma de decisiones que debe tomar un escolítido de coníferas en busca de hospedante dentro de un bosque (Figuras 1 y 2). El análisis de las decisiones clave que los escolítidos deben tomar durante el proceso de selección, revela que las siguientes señales negativas pueden ser explotadas en potenciales tácticas para el control de perforadores de coníferas: (i) los volátiles más comunes que se emiten a través de las hojas (y en menor medida desde la corteza) de las angiospermas (*green leaf volatiles*, GLVs), indicadores de hábitats con no hospedantes; (ii) volátiles específicos de la corteza que señalizan angiospermas no hospedantes, como el *trans*-conoflorín, 3-octanol, 1-octen-3-ol, y algunos benzenoides emitidos desde la corteza de *Betula* spp., *Populus* spp., y *Acer* spp. (BORDEN *et al.*, 1998; SCHLYTER & BIRGERSSON, 1999; HUBER & BORDEN, 2001); y (iii) volátiles indicando hospedantes no idóneos, como verbenona o acetofenona emitida por coespecíficos (PURESWARAN *et al.*, 2000b; ERBILGIN *et al.*, 2007), sinomonas de escolítidos heteroespecíficos (BYERS, 1995; BORDEN, 1997) y monoterpenos de hospedantes resistentes (VITÉ & BAADER, 1990; ERBILGIN & RAFFA, 2000; BYERS *et al.*, 2004).

Infoquímicos repelentes en la gestión de escolítidos

Si bien los conocimientos actuales cubren las cuatro principales decisiones que los escolítidos han de afrontar a la hora seleccionar el hospedante (Figuras 1 y 2), el conocimiento de los compuestos involucrados en el sistema ha ido expandiéndose desde los niveles de idoneidad del hospedante hacia los demás niveles. Así, poco tiempo después de los primeros avances en las feromonas de escolítidos, RUDINSKY (1968) descubrió la asombrosa existencia de una “máscara feromonal” en *Dendroctonus pseudotsugae*, que fue poco después identificada como la feromona antigregativa específica MCH (3,2-metilciclohex-2-en-1-ona; KINZER *et al.*, 1971). Pronto le siguió el descubrimiento de la

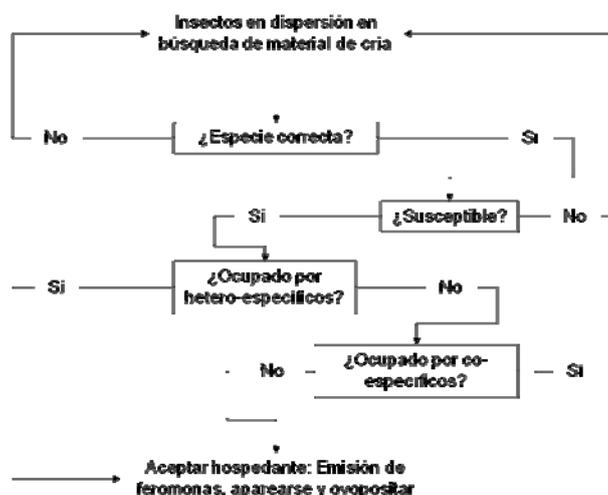


Figura 1. Hipotético árbol de decisiones de Borden (1997) en el que un escolítido debe tomar cuatro decisiones críticas por las que rechaza los hospedantes de especies erróneas o hospedantes no adecuados, tomando decisiones de tipo “lo tomas o lo dejas” antes de atacar o no un hospedante adecuado.



Figura 2. Secuencia hipotética de decisiones que un escoltido de coníferas ha de tomar para encontrar (1) el hábitat correcto, (2) la especie correcta de hospedante y (3) un árbol hospedante idóneo para la colonización (SCHLYTER & BIRGERSSON, 1999; ZHANG & SCHLYTER, 2004). GLV, volátiles de hojas verdes; MT, monoterpenos; MT-Ox, monoterpenos oxigenados; Vn, verbenona; tC, trans-conofoforín.

verbenona (4,6,6-trimetilbicyclo[3.1.1]-hept-3-en-2-ona; PITMAN & VITÉ, 1969), de carácter multifuncional (RUDINSKY, 1973), e identificada en relación a muy diversos géneros de escoltidos. En la actualidad se considera que este compuesto tiene un efecto inhibitorio general (BORDEN *et al.*, 2003), especialmente en los insectos floépagos que consumen floema fresco (LINDGREN & MILLER, 2002b). Se produce por diversas vías, incluyendo la autooxidación del monoterpeno oxigenado α -pineno (que se encuentra en el floema de los pinos) en la ausencia de escoltidos (HUNT *et al.*, 1989; FLECHTMANN *et al.*, 1999), por los mismos barrenillos (RUDINSKY *et al.*, 1974), y principalmente por la conversión metabólica del *trans*-verbenol por levaduras y microorganismos asociados al tracto intestinal de escoltidos (LEUFVEN *et al.*, 1984). La función principal de la verbenona en la dinámica poblacional no está totalmente aclarada, aunque se cree que la inhibición que produce ha podido evolucionar como respuesta a la degradación del tejido del hospedante (LINDGREN & MILLER, 2002b) y a la competición intraespecífica (BORDEN *et al.*, 1987), quizá al detectarse como un umbral en el balance entre la emisión de verbenona y de compuestos atrayentes (RAFFA & BERRYMAN, 1983; PURESWARAN *et al.*, 2000a; BENTZ *et al.*, 2005).

A pesar del tiempo transcurrido desde el descubrimiento de la verbenona, y de que sea uno de los compuestos más estudiados en relación al manejo de brotes de escoltidos, su aplicación se ha visto frenada por resultados inconsistentes en estudios de manejo de brotes en rodales a lo largo de diferentes años, zonas y especies hospedantes (BENTZ *et al.*, 1989; AMMAN *et al.*, 1991). Sin embargo, estudios recientes han logrado superar estas inconsistencias aumentando las dosis empleadas (BORDEN *et al.*, 2003; BENTZ *et al.*, 2005; PROGAR, 2005), concluyendo que, por ejemplo para *D. ponderosae*, existe un umbral del nivel de ataque por encima del cual la verbenona deja de ser efectiva (PROGAR, 2003). Utilizando una de las tácticas que *a priori* parecen más eficaces, “empujar-tirar” (para un resumen de la técnica ver COOK *et al.*, 2007), se han conseguido resultados prometedores para *D. ponderosae* (LINDGREN & BORDEN, 1993) y la protección completa de una masa protegida de *P. torreyana* atacada por *I. paraconfusus* (SHEA & NEUSTEIN, 1995). En el caso de *I. sexdentatus*, KOHNLE (1991) y MEYER (1993) detectaron la presencia de la verbenona en su tracto intestinal, si bien fue diez años más tarde cuando se demostró que el

insecto es capaz de detectarla (JACTEL *et al.*, 2001). Para entonces la primera prueba en campo ya se había realizado en Portugal, con resultados positivos, aunque con metodología y resultados criticables (PAIVA *et al.*, 1988). Más adelante, KOHNLE *et al.* (1992a; 1992b) no consiguieron demostrar la repelencia del componente en varias experiencias. Finalmente, en una publicación reciente, se ha hallado una relación lineal entre el número de capturas y la dosis empleada de verbenona (ROMON *et al.*, 2007), y si bien tanto las capturas como las dosis empleadas son muy bajas, la relación observada y la respuesta de otros escolítidos en el mismo experimento concuerdan con las últimas hipótesis formuladas para describir la relación de la verbenona con la degradación del sustrato (LINDGREN & MILLER, 2002b, a).

Con el fin de establecer una metodología para la aplicación de la verbenona en la gestión de *I. sexdentatus*, nuestro grupo comenzó a experimentar con diferentes dosis y situaciones en 2006. Los primeros resultados indicaron que tanto a bajas dosis (2 mg/día) como a altas (40 mg/día), la inhibición de la feromona de agregación, era abrumadora, reduciéndose las capturas en torno al 80% en trampas cebadas con la feromona de agregación (ETXEBESTE *et al.*, 2007). Inicialmente no se consiguió proteger trozas de *P. sylvestris* con difusores de verbenona de baja emisión, pero en recientes experimentos de campo, y utilizando difusores de alta emisión se han obtenido resultados muy positivos al proteger pilas de trozas y árboles en pie del ataque de *I. sexdentatus* (no publ.). Se plantea a partir de estos resultados el manejo de focos activos mediante la técnica de “empujar-tirar”.

En el mismo nivel de la toma de decisiones (Figuras 1 y 2), se encuentran aquellas señales que indican la no idoneidad del hospedante debido a la ocupación de heterospecíficos. Así una señal química que sea inhibidora para la especie atacante principal, puede ser atrayente para otra especie competidora que pueda acabar desplazándola (BORDEN *et al.*, 1992). Por ejemplo, se cree que el (-) ipsdienol emitido por machos de *I. sexdentatus* colonizando trozas de *P. sylvestris* es el responsable de la inhibición de la llegada de *I. acuminatus* (KOHNLÉ *et al.*, 1986). Un componente muy similar presente en muchas de las mezclas de las feromonas agregativas de los Ipini, el ipsenol, atrae a *Pytiokteines curvidens* pero repele a *I. typographus*, mucho más agresivo que el primero (VITÉ & BAADER, 1990). Este compuesto ha sido también citado como repelente de *I. sexdentatus* (VITÉ *et al.*, 1974), si bien experiencias posteriores no han podido confirmarlo (KOHNLÉ *et al.*, 1992b). Finalmente, se ha apuntado que compuestos como el *m*-menta-4,6-dien-8-ol (FRANCKE *et al.*, 1995), el terpinoleno (KOHNLÉ *et al.*, 1992b) o la ipsdienona (KOHNLÉ *et al.*, 1992a), señalizan la no idoneidad del hospedante por indicar que el hospedante se halla vigoroso, y han conseguido reducir las capturas del barrenillo grande del pino en estudios de trampeo.

En lo referente al habitat o las especies de no hospedantes, WILSON *et al.* (1996) demostraron que una mezcla de los alcoholes C₆ (Z)-3-hexenol y (Z)-2-hexenol, emitidos a ~ 8mg/día, reducía los ataques de *D. ponderosae* a árboles cebados con atrayentes. Varios experimentos más han demostrado que otros volátiles de no hospedantes (NHVs) pueden proteger a *P. contorta* (HUBER & BORDEN, 2001; BORDEN *et al.*, 2003). Los estudios con NHVs en Europa han conseguido resultados prometedores en una batería de especies de escolítidos (e. g. ZHANG *et al.*, 1999; ZHANG & SCHLYTER, 2003; POLAND *et al.*, 2004) y, en particular para *I. sexdentatus* se ha descrito una mezcla de NHVs que reducen significativamente la captura en trampa y el número de ataques por troza. (JACTEL *et al.*, 2001).



En un intento de reforzar los efectos de varios repelentes de varios niveles de la toma de decisiones del insecto, el uso conjunto de NHVs con verbenona ha obtenido fuertes repelencias en *I. typographus* (JAKUS et al., 2003). En el caso de *I. sexdentatus*, nuestro grupo ha realizado un único experimento preliminar combinando el uso de *trans*-conoflorín y verbenona. Si bien los resultados en trampa fueron muy esperanzadores, la combinación no fue capaz de evitar la colonización de trozas de *P. sylvestris* por el barrenillo a las tasas de emisión estudiadas (ETXEBESTE et al., 2007).

5. Conclusiones e investigaciones futuras

El manejo de plagas forestales mediante el uso de infoquímicos supone una alternativa muy interesante a las técnicas más tradicionales. Además, responde a la creciente necesidad del uso de métodos sostenibles, específicos e inoocuos para otros organismos, en el manejo de plagas. De hecho, su carácter específico hace que las actuaciones mediante el uso infoquímicos sean muy precisas en la mayoría de los casos. Por otro lado, esa especificidad provoca un incremento de los costes de la producción de los componentes de las mezclas empleadas, aunque cuando existe el suficiente conocimiento de la mezcla de infoquímicos para transmitir un determinado mensaje, y cuando este mensaje es bien comprendido en su contexto natural, el uso de este tipo de herramientas se vuelve muy efectivo (BORDEN, 1997).

Si bien la identidad de algunos repelentes y los mecanismos por los que funcionan son parcialmente conocidos, las investigaciones futuras deberán consolidar las hipótesis por las que se describen estos procesos. De particular interés es la formulada por ZHANG & SCHLYTER (2003), por la que se postula que una masa mixta contiene una mayor diversidad de volátiles que dificultan la localización de los hospedantes para los escolítidos, haciendo más improbable el desarrollo de estallidos poblacionales. Las experiencias que se planteen en el futuro deberán seguir estudiando el complejo bouquet odorífero en el bosque para desarrollar protocolos de uso de los compuestos con efectividad reconocida.

6. Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el MEC, dentro del Programa Nacional de Investigación mediante los proyectos “*Gestión sostenible de los escolítidos perforadores de las coníferas*” (AGL 2004-07507-X04-04) y “*Métodos sostenibles para el manejo de escolítidos perforadores de pinos*” (AGL 2007-61152). El autor es beneficiario de una beca financiada por un convenio entre la UVa y la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla y León.

7. Bibliografía

AMMAN, G. D.; THIER, R. W.; WEATHERBY, J. C.; RASMUSSEN, L. A. & MUNSON, A. S. (1991). Optimum Dosage of Verbenone to Reduce Infestation of Mountain Pine-Beetle in Lodgepole Pine Stands of Central Idaho. *Usda for Serv Int R(446)*: 1-6.

ATKINS, M. D. (1966). Behavioural Variation among Scolytids in Relation to Their Habitat. *Can Entomol* 98(3): 285-288.

BENTZ, B. J.; KEGLEY, S.; GIBSON, K. & THIER, R. (2005). A test of high-dose verbenone for stand-level protection of lodgepole and whitebark pine from mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) attacks. *J Econ Entomol* 98(5): 1614-21.

BENTZ, B. J.; LISTER, C. K.; SCHMID, J. M.; MATA, S. A.; RASMUSSEN, L. A. & HANEMAN, D. (1989). Does verbenone reduce pine beetle attacks in susceptible stands of ponderosa pine? *USDA Forest Service Research Note*: RM-485.

BORDEN, J. H. (1989). Semiochemicals and bark beetle populations: Exploitation of natural phenomena by pest management strategists. *Ecography* 12(4): 501-510.

BORDEN, J. H. (1995). From Identifying Semiochemicals to Developing a Suppression Tactic: a Historical Review. Application of semiochemicals for management of bark beetle infestations - proceedings of an informal conference. Annual meeting of the Entomological Society of America, 1993 December 12-16, Indianapolis, IN, USDA, Forest Service, Intermountain Research Station.

BORDEN, J. H. (1997). Disruption of semiochemical-mediated aggregation in bark beetles. *Insect Pheromone Research: New Directions*. CARDÉ, R. T. & MINKS, A. K. New York, Chapman and Hall: 421-438.

BORDEN, J. H.; CHONG, L. J.; EARLE, T. J. & HUBER, D. P. W. (2003). Protection of lodgepole pine from attack by the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera : Scolytidae) using high doses of verbenone in combination with nonhost bark volatiles. *Forest Chron* 79(3): 685-691.

BORDEN, J. H.; DEVLIN, D. R. & MILLER, D. R. (1992). Synomones of two Sympatric Species Deter Attack by the Pine Engraver, *Ips pini* (Coleoptera, Scolytidae). *Can J Forest Res* 22(3): 381-387.

BORDEN, J. H.; RYKER, L. C.; CHONG, L. J.; PIERCE, H. D.; JOHNSTON, B. D. & OEHLISCHLAGER, A. C. (1987). Response of the Mountain Pine-Beetle, *Dendroctonus-Ponderosae* Hopkins (Coleoptera-Scolytidae), to 5 Semiochemicals in British-Columbia Lodgepole Pine Forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 17(2): 118-128.

BORDEN, J. H.; WILSON, I. M.; GRIES, R.; CHONG, L. J.; PIERCE, J., HAROLD D. & GRIES, G. (1998). Volatiles from the bark of trembling aspen, *Populus tremuloides* Michx. (Salicaceae) disrupt secondary attraction by the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae). *Chemoecology* 8(2): 69-75.

BYERS, J. A. (1995). Host-Tree Chemistry Affecting Colonization in Bark Beetles. *Chemical Ecology of Insects 2*. CARDÉ, R. T. & BELL, W. J. New York, Chapman and Hall: 154-213.

BYERS, J. A. (1996). An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecol Model* 91(1-3): 57-66.

BYERS, J. A.; ZHANG, Q. H. & BIRGERSSON, G. (2004). Avoidance of nonhost plants by a bark beetle, *Pityogenes bidentatus*, in a forest of odors. *Naturwissenschaften* 91(5): 215-219.

COGNATO, A. I. & GRIMALDI, D. (2009). 100 million years of morphological conservation in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Syst. Entomol.* 34(1): 93-100.

- COOK, S. M.; KHAN, Z. R. & PICKETT, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu Rev Entomol* 52: 375-400.
- DICKE, M. & SABELIS, M. W. (1988). Infochemical Terminology: Based on Cost-Benefit Analysis Rather than Origin of Compounds? *Functional Ecology* 2(2): 131-139.
- ERBILGIN, N.; GILLETTE, N. E.; MORI, S. R.; STEIN, J. D.; OWEN, D. R. & WOOD, D. L. (2007). Acetophenone as an anti-attractant for the western pine beetle, *Dendroctonus brevicomis* LeConte (Coleoptera : Scolytidae). *J Chem Ecol* 33(4): 817-823.
- ERBILGIN, N. & RAFFA, K. F. (2000). Opposing effects of host monoterpenes on responses by two sympatric species of bark beetles to their aggregation pheromones. *J Chem Ecol* 26(11): 2527-2548.
- ETXEBESTE, I.; MARTÍN, A. B.; PÉREZ, G.; DÍEZ, J. J. & PAJARES, J. A. (2007). Six-toothed bark beetle (*Ips sexdentatus* Boern., Col.: Scolytidae) response to antiaggregative semiochemicals on funnel trapping and log colonization studies. Natural enemies and other multi-scale influences on forest insects, 9th September - 14th September 2007, Vienna, Austria.
- FARRELL, B. D. (1998). "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? *Science* 281(5376): 555-559.
- FLECHTMANN, C. A. H.; DALUSKY, M. J. & BERISFORD, C. W. (1999). Bark and ambrosia beetle (Coleoptera : Scolytidae) responses to volatiles from aging loblolly pine billets. *Environmental Entomology* 28(4): 638-648.
- FRANCKE, W.; BARTELS, J.; MEYER, H.; SCHRODER, F.; KOHNLE, U.; BAADER, E. & VITÉ, J. P. (1995). Semiochemicals from Bark Beetles - New Results, Remarks, and Reflections. *J Chem Ecol* 21(7): 1043-1063.
- HAYES, J. L. & STROM, B. L. (1994). 4-Allylanisole as an Inhibitor of Bark Beetle (Coleoptera, Scolytidae) Aggregation. *J Econ Entomol* 87(6): 1586-1594.
- HUBER, D. P. W. & BORDEN, J. H. (2001). Protection of lodgepole pines from mass attack by mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, with nonhost angiosperm volatiles and verbenone. *Entomol Exp Appl* 99(2): 131-141.
- HUNT, D. W. A.; BORDEN, J. H.; LINDGREN, B. S. & GRIES, G. (1989). The Role of Autoxidation of Alpha-Pinene in the Production of Pheromones of *Dendroctonus-Ponderosae* (Coleoptera, Scolytidae). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 19(10): 1275-1282.
- JACTEL, H.; VAN HALDER, I.; MENASSIEU, P.; ZHANG, Q. H. & SCHLYTER, F. (2001). Non-host volatiles disrupt the response of the stenographer bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera:Scolytidae), to pheromone-baited traps and maritime pine logs. *Integrated Pest Management Reviews* 6: 197-207.
- JAKUS, R.; SCHLYTER, F.; ZHANG, Q. H.; BLAZENEC, M.; VAVERCAK, R.; GRODZKI, W.; BRUTOVSKY, D.; LAJZOVA, E.; TURCANI, M.; BENGTSSON, M.; BLUM, Z. & GREGOIRE, J. C. (2003). Overview of development of an anti-attractant based



technology for spruce protection against *Ips typographus*: From past failures to future success. *Anz Schadl-J Pest Sc* 76(4): 89-99.

KINZER, G. W.; FENTIMAN, A. F.; FOLTZ, R. L. & RUDINSKY, J. A. (1971). Bark Beetle Attractants - 3-Methyl-2-Cyclohexen-1-One Isolated from *Dendroctonus-Pseudotsugae* Coleoptera-Scolytidae. *Journal of Economic Entomology* 64(4): 970-&.

KOHNLE, U. (1991). Verhaltensmodifizierende Duftstoffe in der Aggregation von Borkenkäfern der Gattung *Ips* DeGeer (Col., Scolytidae). Freiburger Waldschutz-Abhandlungen, Herausgegeben vom Forstzoologischen Institut. Freiburg im Breisgau, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br.: 156.

KOHNLE, U.; DENSBORN, S.; DUHME, D. & VITÉ, J. P. (1992a). Bark Beetle Attack on Host Logs Reduced by Spraying with Repellents. *J Appl Entomol* 114(1): 83-90.

KOHNLE, U.; KOPP, S. & FRANCKE, W. (1986). Inhibition of the Attractant Pheromone Response in *Ips acuminatus* (Gyll) by *Ips sexdentatus* (Boerner) (Coleoptera, Scolytidae). *J Appl Entomol* 101(3): 316-319.

KOHNLE, U.; MEYER, M. & KLUBER, J. (1992b). Formulation of Population Attractant for the Pine Bark Beetle, *Ips sexdentatus* (Col, Scolytidae). *Allg Forst Jagdztg* 163(5): 81-87.

LEUFVEN, A.; BERGSTROM, G. & FALSEN, E. (1984). Interconversion of Verbenols and Verbenone by Identified Yeasts Isolated from the Spruce Bark Beetle *Ips-Typographus*. *J Chem Ecol* 10(9): 1349-1361.

LIEUTIER, F.; DAY, K. R.; BATTISTI, A.; GRÉGOIRE, J.-C. & EVANS, H. F., Eds. (2004). Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.

LINDGREN, B. S. & BORDEN, J. H. (1993). Displacement and Aggregation of Mountain Pine Beetles, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera, Scolytidae), in Response to Their Antiaggregation and Aggregation Pheromones. *Can J Forest Res* 23(2): 286-290.

LINDGREN, B. S. & MILLER, D. R. (2002a). Effect of verbenone on attraction of predatory and woodboring beetles (Coleoptera) to kairomones in lodgepole pine forests. *Environ Entomol* 31(5): 766-773.

LINDGREN, B. S. & MILLER, D. R. (2002b). Effect of verbenone on five species of bark beetles (Coleoptera : Scolytidae) in lodgepole pine forests. *Environ Entomol* 31(5): 759-765.

LOZZIA, G. C. (1995). Monitoring and control of *Ips sexdentatus* Boerner using synthetic pheromones. *Bolletino di Zoolgia agraria e di Bachicoltura* 27(1): 71-84.

MCNEE, W. R.; BONELLO, P.; STORER, A. J.; WOOD, D. L. & GORDON, T. R. (2003). Feeding response of *Ips paraconfusus* to phloem and phloem metabolites of *Heterobasidion annosum*-inoculated ponderosa pine, *Pinus ponderosa*. *J Chem Ecol* 29(5): 1183-1202.

MEYER, H. (1993). Identifizierung und Synthese flüchtiger Inhaltsstoffe holzschädigender Käfer. Department Chemie. Hamburg, Universitaet Hamburg.

- PAIVA, M. R.; PESSOA, M. F. & VITÉ, J. P. (1988). Reduction in the Pheromone Attractant Response of *Orthotomicus erosus* (Woll) and *Ips sexdentatus* Boern (Col, Scolytidae). *J Appl Entomol* 106(2): 198-200.
- PAYNE, T. L. & BILLINGS, R. F. (1989). Evaluation of (S)-Verbenone Applications for Suppressing Southern Pine-Beetle (Coleoptera, Scolytidae) Infestations. *Journal of Economic Entomology* 82(6): 1702-1708.
- PITMAN, G. B. & VITÉ, J. P. (1969). Aggregation Behavior of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera - Scolytidae) in Response to Chemical Messengers. *Can Entomol* 101(2): 143-149.
- POLAND, T. M.; DE GROOT, P.; BURKE, S.; WAKARCHUK, D.; HAACK, R. A. & NOTT, R. (2004). Semiochemical disruption of the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Coleoptera : Scolytidae). *Environ Entomol* 33(2): 221-226.
- PROGAR, R. A. (2003). Verbenone reduces mountain pine beetle attack in lodgepole pine. *West J Appl For* 18(4): 229-232.
- PROGAR, R. A. (2005). Five-year operational trial of verbenone to deter mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*; Coleoptera : Scolytidae) attack of lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Environ Entomol* 34(6): 1402-1407.
- PURESWARAN, D. S.; GRIES, R.; BORDEN, J. H. & PIERCE, H. D. (2000a). Dynamics of pheromone production and communication in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, and the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera : Scolytidae). *Chemoecology* 10(4): 153-168.
- PURESWARAN, D. S.; GRIES, R.; BORDEN, J. H. & PIERCE, J., HAROLD D. (2000b). Dynamics of pheromone production and communication in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, and the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae). *Chemoecology* 10(4): 153-168.
- RAFFA, K. F. & BERRYMAN, A. A. (1983). The Role of Host Plant-Resistance in the Colonization Behavior and Ecology of Bark Beetles (Coleoptera, Scolytidae). *Ecol Monogr* 53(1): 27-49.
- RAFFA, K. F. & BERRYMAN, A. A. (1987). Interacting Selective Pressures in Conifer-Bark Beetle Systems: a Basis for Reciprocal Adaptations? *Am Nat* 129(2): 234-262.
- ROMON, P.; ITURRONDOBEITIA, J. C.; GIBSON, K.; LINDGREN, B. S. & GOLDARAZENA, A. (2007). Quantitative association of bark beetles with pitch canker fungus and effects of verbenone on their semiochemical communication in monterey pine forests in Northern Spain. *Environ Entomol* 36(4): 743-750.
- RUDINSKY, J. A. (1968). Pheromone-Mask by Female *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk an Attraction Regulator (Coleoptera - Scolytidae). *Pan-Pac Entomol* 44(3): 248-&.
- RUDINSKY, J. A. (1973). Multiple functions of the southern pine beetle pheromone verbenone. *Environ Entomol* 2(4): 511-514.



RUDINSKY, J. A.; MORGAN, M. E.; LIBBEY, L. M. & PUTNAM, T. B. (1974). Antiaggregative pheromone for the mountain pine beetle, and a new arrestant of the southern pine beetle. *Environmental Entomology* 3: 90-98.

SCHLYTER, F. & BIRGERSSON, G. (1999). Forest beetles. Pheromones of non-lepidopteran insects associated with agricultural plants. HARDIE, J. & MINKS, A. K. Wallingford, CABI Publishing: XI, 466s.

SEYBOLD, S.; HUBER, D.; LEE, J.; GRAVES, A. & BOHLMANN, J. (2006). Pine monoterpenes and pine bark beetles: a marriage of convenience for defense and chemical communication. *Phytochemistry Reviews* 5(1): 143-178.

SHEA, P. J. & NEUSTEIN, M. (1995). Protection of a Rare Stand of Torrey Pine from *Ips paraconfusus*. Application of semiochemicals for management of bark beetle infestations - proceedings of an informal conference. Annual meeting of the Entomological Society of America, 1993 December 12-16, Indianapolis, IN, USDA, Forest Service, Intermountain Research Station.

SILVERSTEIN, R. M.; RODIN, J. O. & WOOD, D. L. (1966). Sex attractants in frass produced by male *Ips confusus* in ponderosa pine. *Science* 154: 509-510.

SPCAN (2009). Acta del IV Taller sobre Complejos Feromonales de Insectos Forestales Perforadores Subcorticales. Murcia, SPCAN, DGMNyPF, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

STROM, B. L.; GOYER, R. A. & SHEA, P. J. (2001). Visual and olfactory disruption of orientation by the western pine beetle to attractant-baited traps. *Entomol Exp Appl* 100(1): 63-67.

VITÉ, J. P. & BAADER, E. (1990). Present and Future Use of Semiochemicals in Pest-Management of Bark Beetles. *J Chem Ecol* 16(11): 3031-3041.

VITÉ, J. P.; BAKKE, A. & HUGHES, P. R. (1974). Sex Attractant of Bark Beetles, *Ips sexdentatus*. *Naturwissenschaften* 61(8): 365-366.

WILSON, I. M.; BORDEN, J. H.; GRIES, R. & GRIES, G. (1996). Green leaf volatiles as antiaggregants for the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae). *J Chem Ecol* 22(10): 1861-1875.

WOOD, D. L. (1982). The Role of Pheromones, Kairomones, and Allomones in the Host Selection and Colonization Behavior of Bark Beetles. *Annu Rev Entomol* 27: 411-446.

ZHANG, Q. H. & SCHLYTER, F. (2003). Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 101(2): 299-310.

ZHANG, Q. H. & SCHLYTER, F. (2004). Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agr Forest Entomol* 6(1): 1-19.

ZHANG, Q. H.; SCHLYTER, F. & ANDERSON, P. (1999). Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle, *Ips typographus*. *J Chem Ecol* 25(12): 2847-2861.