

DEPARTAMENTO DE FISIOLÓGÍA
FACULTAD DE BIOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

Programa de doctorado de Fisiología
Bienio 2005-2007

**IDENTIFICACIÓN DE FEROMONAS Y PROTEÍNAS
IMPLICADAS EN LA PERCEPCIÓN FEROMONAL DE
LEPIDÓPTEROS PLAGA**

Memoria presentada por Patricia Acín Viu
para optar al título de Doctor
con mención europea

Tesis realizada en el Departamento de Química Biológica y Modelización Molecular del
Instituto de Química Avanzada de Cataluña (IQAC-CSIC) bajo la dirección de la Dra.
Carmen Quero López y la Dra. Glòria Rosell Pellisé

Directoras

Dra. Carmen Quero López
Dept. de Química Biológica y Modelización Molecular
ICAQ
CSIC

Dra. Glòria Rosell Pellisé
Dept. de Farmacología y Química Terapéutica
Facultad de Farmacia
Universidad de Barcelona

Tutora

Dra. Isabel Navarro Álvarez
Dept. de Fisiología
Facultad de Biología
Universidad de Barcelona

Doctoranda

Patricia Acín Viu

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. CONTROL DE PLAGAS DE INSECTOS

Entendemos como control de plagas la regulación o gestión de especies consideradas como plagas por ser perjudiciales para la salud humana, economía o medio ambiente. Dentro de estas especies, las correspondientes al orden de los insectos merecen una especial atención debido a los daños que ocasionan, no sólo en la salud pública, como vectores de varias enfermedades como son la malaria, el dengue u otras enfermedades de gran importancia o a nivel veterinario como la Leishmaniosis, sino también por la pérdidas que ocasionan en almacenados, agricultura y masas forestales.

Los primeros datos relacionados con el control de plagas de insectos se remontan al 4500 a.C, tiempo en el cual los sumerios ya utilizaban compuestos azufrados como insecticidas. Así mismo, las antiguas civilizaciones china y egipcia se valían igualmente de medios químicos para el control de las mismas¹. Pero no fue hasta los siglos XVIII y XIX cuando como consecuencia de la industrialización de la agricultura se amplió la utilización de sustancias químicas. El mayor auge de la lucha de tipo químico fue ya en el siglo XX con la introducción del diclorodifeniltricloroetano (DDT) empleado inicialmente durante la Segunda Guerra Mundial para la eliminación de los piojos como vectores transportadores del tifus². Posteriormente el empleo de este producto se extendió a la agricultura. Años más tarde, en 1960, se empezaron a hacer públicas las consecuencias derivadas de la utilización abusiva de este producto, como el declive de numerosas poblaciones de aves³. Posteriormente varios estudios correlacionaron la exposición al DDT con numerosos tipos de cáncer^{4, 5}. El problema principal de este compuesto radica en la acumulación del mismo en el tejido adiposo sin capacidad alguna de degradación. Por ello, el uso de DDT actualmente se encuentra prohibido en un gran número de países, aunque todavía se utiliza en muchos otros en vías de desarrollo para la eliminación de vectores transmisores de enfermedades.

Como consecuencia de la alta persistencia en el medio de este tipo de compuestos, la utilización de insecticidas organofosforados supuso una posible alternativa a los organoclorados. A pesar de esta ventaja, la toxicidad que conllevan es incluso mayor que la de los organoclorados, ya que actúan sobre el enzima acetilcolinesterasa inactivándolo de manera irreversible. Este enzima es de esencial importancia en el correcto funcionamiento de la actividad neurológica no solo en insectos, sino también en mamíferos, incluido el hombre. La aparición de otros compuestos menos tóxicos supuso un avance en el control de plagas, tal es el caso de los piretroides, compuestos sintéticos similares a las piretrinas, sustancias químicas producidas por las flores de crisantemo,

cuyo modo de acción es mantener los canales de sodio abiertos en la membranas neuronales de insectos. Los iones sodio entran constantemente al axón provocando así una excitación continua obteniendo como resultado final la paralización del insecto. Su utilización conjunta con butóxido de piperonilo convierte a los piretroides en un arma letal frente a los mismos, mediante la inhibición de los enzimas hidrolíticos responsables del metabolismo de las piretrinas, provocando así la acumulación de los piretroides. Las cantidades que se aplican resultan inofensivas para los seres humanos, además son fácilmente degradables y no afectan la calidad del agua, aunque por otro lado, presentan una acción de amplio espectro pudiendo ocasionar la muerte no sólo de insectos dañinos sino de otras especies consideradas beneficiosas, como las abejas⁶ o las incluidas en el orden Odonata⁷; así mismo resultan tóxicos para los peces⁸.

Como consecuencia del aumento de insectos resistentes a los diferentes compuestos químicos empleados, además de su toxicidad frente a varios organismos así como al medio ambiente, ha hecho necesario el desarrollo de otro tipo de técnicas que puedan paliar estos inconvenientes. Una de las herramientas más eficaces, es el llamado control integrado de plagas (*Integrated Pest Management*, IPM). Esta estrategia comprende varios métodos combinados (mecánicos, biológicos, químicos y de cultivo). El objetivo principal de esta estrategia, radica en la idea de disminuir el número de insectos nocivos con el fin de mantenerlos a niveles controlables, a diferencia del empleo de insecticidas descrito anteriormente, cuya idea se centraba en la eliminación de los mismos, ocasionando, como se ha podido comprobar, efectos secundarios como la disminución de otros organismos no diana. Para alcanzar este fin se basa en varias técnicas:

- Buenas prácticas agrícolas: Selección de las variedades que mejor crezcan en las condiciones locales, variación de cultivos, saneamiento, es decir, eliminación de las plantas enfermas para evitar la propagación de la infección, evitar plantar cultivos donde los niveles de población de su plaga sean elevados, etc.
- Monitoreo: Realización de observaciones regulares con el fin de observar los niveles de infestación.
- Control mecánico: Utilización de diversas técnicas con el fin de evitar que la plaga llegue a niveles no controlables; utilización de barreras o trampas para impedir su entrada.
- Control biológico: Empleo de insectos beneficiosos u otros organismos que se alimentan o son capaces de atacar a la plaga en cuestión. Entre estos últimos se encuentran los hongos, virus y nemátodos entomopatógenos.
- Control químico: Utilización de pesticidas sintéticos sólo en los casos en que sea necesario y sólo en momentos específicos del ciclo vital de la plaga. Varios de los

nuevos insecticidas empleados en la actualidad derivan de plantas o son sustancias naturales propias del insecto, como análogos de la hormona juvenil o compuestos sintéticos feromonales.

Dentro de los métodos de control utilizados, el uso de feromonas sexuales de insectos representa por su sensibilidad, especificidad y no toxicidad, una alternativa potencial a la utilización de insecticidas convencionales para el control de plagas de insectos.

1.2. FEROMONAS

Las feromonas son sustancias semioquímicas que liberadas por un miembro de una especie ocasionan un comportamiento específico en otro miembro de la misma especie⁹. Existen diversos tipos de feromonas, de pista, agregación, alarma, sexuales, etc. Dentro de ellas las feromonas de tipo sexual, encargadas de la localización del congénere para el consiguiente éxito reproductivo, han adquirido un enorme interés en el control integrado de plagas del orden Lepidoptera. Este orden incluye un amplio número de especies, responsables de grandes pérdidas económicas tanto a nivel agro-forestal así como de productos almacenados. El principal causante del daño es la larva, la cual es muy voraz además de polífaga en varias ocasiones, a esto cabe añadir el gregarismo en este estadio.

Desde la identificación de la primera feromona sexual, bombicol, de la especie *Bombyx mori*, por Butenandt y col.¹⁰, se ha determinado la composición feromonal de un gran número de especies¹¹⁻¹³.

Las feromonas pueden presentar diversas aplicaciones en el control de lepidópteros plaga en función del grado de infestación así como de las características de la zona a tratar.

- Monitorización: La utilización de feromonas sintéticas puede servir como indicación de la presencia y abundancia así como de la propagación de una especie. Esta táctica permite sopesar la condición de la especie plaga y decidir así las medidas de control más adecuadas para su regulación. La monitorización por feromonas es una de las medidas utilizadas tanto en plagas de cultivos e invernaderos¹⁴, productos almacenados¹⁵ y forestales¹⁶.

- Trampeo masivo: Este método consiste en la colocación de un alto número de trampas dotadas de una fuente de atracción feromonal a fin de atraer a los machos y en algunos casos un insecticida para evitar que escapen. La idea se basa en capturar un número elevado de machos para reducir así el índice de descendencias.

- Confusión sexual: Colocación en el cultivo de una serie de emisores de feromona de la especie a controlar, de forma que el ambiente quede saturado de feromona sintética y el macho no pueda localizar la pluma producida por la emisión feromonal de la hembra, evitando así la cópula.

1.3. SISTEMA OLFATIVO EN LEPIDÓPTEROS

Los estímulos olorosos se pueden dividir en dos grupos, los producidos por el insecto, implicados en la comunicación intraespecífica y los provenientes de la planta hospedadora, utilizados para la elección de un lugar adecuado para la alimentación y oviposición. El macho adulto de una polilla debe captar a gran distancia, las moléculas de feromonas emitidas por una hembra de su misma especie y en casos, olores emitidos por la planta donde se localiza la hembra o de la que se alimenta. Así mismo, la hembra necesita detectar diferentes estímulos olfativos de la planta hospedadora que le permita discernir la idoneidad de la misma así como la presencia de cohabitantes o competidores y en algunos casos, feromonas de corta distancia emitidas por el macho. La olfacción es pues primordial para la supervivencia de los miembros de este orden.

Las antenas son el órgano principal por el cual captan las partículas olorosas, estas estructuras están compuestas por unas unidades a modo de pelos denominadas sensilas, las cuales se encuentran invadas por una o más células receptoras¹⁷ (Figura 1.1). En la base de la sensila se hallan tres tipos de células auxiliares: tecógena, tormógena y tricógena, implicadas en la regulación de la composición iónica de la linfa sensilar. En lepidópteros, podemos encontrar varios tipos de sensilas, la mayoría de las cuales poseen función olfativa. Las más estudiadas han sido las tricoideas, sensilas largas y delgadas implicadas principalmente en la percepción de moléculas de feromona y también volátiles de plantas¹⁸. Existe una gran variación de este tipo de sensilas no sólo entre sexo y especies sino también según la localización antenal¹⁹. Así mismo también se ha demostrado la percepción de olores por parte de las sensilas basicónicas^{20, 21}, coelocónicas y auricilicas^{22, 23}.

Otros dos tipos de sensilas son las estilocónicas y caéticas, las primeras actúan como receptores de humedad y temperatura²⁴ y las caéticas se les considera quimiorreceptoras de contacto²⁵, o mecanorreceptoras²⁶. En la mayoría de especies, se aprecia dimorfismo sexual en cuanto a tipos, número y distribución de sensilas²⁷.

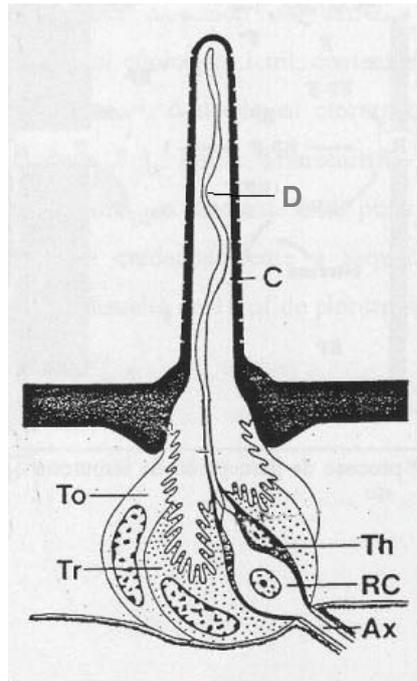


Figura 1.1. Morfología general de una sensila. C: Pared cuticular, D: Dendrita de una célula receptora, RC: Cuerpo celular, Ax: Axón, To: Célula tormógena, Tr: Célula tricógena, Th: Célula tecógena.

1.3.1. Fisiología de la percepción

La cutícula de la sensila posee una serie de poros por los que penetran las moléculas odoríferas. Una vez dentro, en la linfa sensilar, se unen a unas proteínas transportadoras llamadas proteínas de unión a moléculas odoríferas (*Odorant binding proteins*, OBPs), divididas en dos grupos, las proteínas de unión a feromona (*Pheromone binding proteins*, PBPs), cuando la molécula a la que se une es una feromona y las proteínas de unión a moléculas odoríferas generales (*General odorant binding proteins*, GOBPs) si se trata de olores más generales como son los volátiles de planta. Ambas clases están encargadas supuestamente, de transportar estas moléculas olorosas hasta las dendritas de las células receptoras²⁸. El mecanismo de unión de las distintas moléculas olorosas a los receptores olfativos ha sido objeto de estudio de varios autores. Desde que se tuvo conocimiento de que las distintas partículas de feromona que entraban por los poros sensilares se unían a unas moléculas transportadoras, las PBPs, han sido muchos los estudios emprendidos para la elucidación del mecanismo de unión con los receptores odoríferos, en especial los implicados en la percepción feromonal.

En 1995, Ziegelberger encontró que la PBP de *Antheraea polyphemus* se expresaba de dos formas, una forma reducida compuesta por uno o dos puentes disulfuro y una forma oxidada con tres puentes disulfuro²⁹. Según los experimentos in vitro realizados, se

sugirió que las moléculas de feromona que entraban en la linfa sensilar se unían mayoritariamente a la PBP en la forma reducida, la cual se encargaba de solubilizar y transportar estas moléculas hasta los receptores odoríferos. El complejo consistente en la molécula de feromona y la PBP se hipotetizó que podría llegar a unirse al receptor. La activación del receptor provocaba un cambio en su potencial y posteriormente la PBP pasaba a la forma oxidada, quedando incapaz de activar al receptor y liberando así la molécula de olor a la que estaba unida. Este modelo fue posteriormente apoyado por otros autores³⁰.

Por otra parte, estudios paralelos mediante resonancia magnética nuclear, observaron un mecanismo diferente, la PBP de la especie *B. mori* sufría un cambio conformacional dependiente del pH. A un pH mayor a 6 la PBP se encontraba en una forma neutra y a un pH inferior a 4.9 en una forma protonada³¹. Esta observación sumada al hecho que la PBP de *B. mori* no se una a la molécula de feromona a un pH menor a 5 incitó a pensar que el cambio conformacional de las PBPs estaba relacionado con una variación del pH³². Esta observación se ha confirmado en varios ensayos posteriores³³. Así pues, el modelo aceptado actualmente apoya que una vez las moléculas de feromona han entrado por los poros sensilares, son solubilizadas por las PBPs que las transportan hasta los receptores odoríferos. La superficie de las dendritas donde se localizan los receptores está cargada negativamente, esto provoca un potencial eléctrico de superficie que disminuye el pH, esta disminución de pH provoca el cambio conformacional de la PBP que libera la molécula de feromona que se une posteriormente al receptor³⁴ (Figura 1.2)

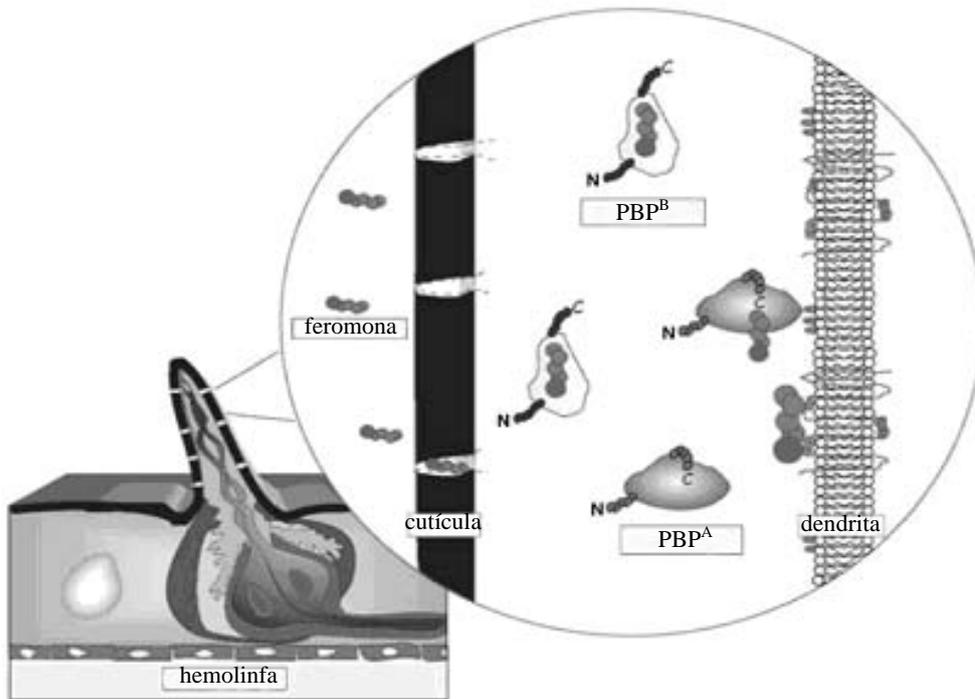


Figura 1.2. Esquema del modelo propuesto para el modo de acción de las PBP. Las feromonas entre otras moléculas entran a través de los poros sensoriales de la cutícula, posteriormente, en la linfa sensorial, son solubilizadas y encapsuladas por PBP (PBP^B) que las transportan a los receptores olfativos. Tras la interacción de zonas dendríticas cargadas negativamente, el complejo PBP-feromona sufre un cambio conformacional (PBP^A) y se libera la feromona. Finalmente esta molécula de feromona en el modelo propuesto, activaría al receptor provocando como consecuencia una despolarización³⁵.

Una vez unidas las moléculas de olor a los receptores localizados en las dendritas de las células receptoras, se produce una cascada de eventos dentro de las dendritas conocido como transducción, mediante la cual un mensaje molecular se transforma en una respuesta bioeléctrica. Así pues, la unión de la molécula olorosa con el receptor desencadena un cambio transitorio en la dendrita conocido como potencial receptor. Potenciales receptores ocasionados de manera simultánea pueden combinarse para dar un potencial generador, los cuales si superan un cierto umbral, desencadenan potenciales de acción que discurren por los axones de las neuronas³⁶. Los axones de estas células olfativas proyectan a través del nervio antenal hasta los lóbulos antenales (AL)³⁷, primer centro de procesamiento de la información olfativa. Los AL están compuestos por un gran número de neuropilos esféricas denominados glomérulos y de diferentes tipos de interneuronas³⁸. En los glomérulos se producen con frecuencia interacciones sinápticas entre las neuronas receptoras antenales y las interneuronas del AL³⁹. La mayoría de los glomérulos que se encuentran presentes en el AL son de tamaño similar y normalmente el número de los mismos es de 50⁴⁰. Estos glomérulos son sexualmente isomórficos, siendo la localización así como el número de los mismos altamente constante en ambos sexos tanto en polillas como en mariposas^{41, 42}. En

machos de especies adaptadas a la captación de feromonas de larga distancia parte de esta zona glomerular se ha transformado en el complejo macroglomerular (MGC)^{43, 44}, situado justo en la entrada del nervio antenal en el AL. EL MGC consiste de 2-6 glomérulos muy cercanos entre sí⁴⁵. Las hembras no poseen MGC, aunque en especies donde se ha observado que la hembra es capaz de detectar su propia feromona en sensilas específicas, se ha podido comprobar como los axones de las neuronas receptoras de los compuestos feromonales proyectan en un glomérulo situado así mismo en la entrada del nervio antenal en el AL donde el MGC del macho se encuentra localizado⁴⁶. Así pues los axones de las células receptoras olfativas que son estimuladas específicamente por compuestos feromonales o por antagonistas interespecíficos, transmiten la información de estas sustancias a los diferentes glomérulos⁴⁷, siendo la feromonal dirigida al complejo macroglomerular. En varias especies un tipo de célula receptora específica para un compuesto feromonal proyecta a un glomérulo determinado, sin embargo en otras especies, un mismo glomérulo del MGC puede recibir axones de neuronas receptoras específicas a diferentes compuestos feromonales⁴⁷. La información no feromonal por otro lado es dirigida hacia los glomérulos ordinarios en ambos sexos⁴⁸. Independientemente del tipo de olor, la señal informativa es transmitida con posterioridad a centros superiores del protocerebro, los cuerpos seta, a través de neuronas de proyección⁴⁹ donde se integra la información olorosa y se determina la acción a emprender. Esta señal es transferida a neuronas descendentes (ND), cuyo axón pasa a través del cordón nervioso ventral hasta llegar a varios órganos efectores (Figura 1.3). Las ND que transmitan señales desencadenantes del vuelo probablemente tendrán arborizaciones del axón en el ganglio torácico, mientras que neuronas mediadoras de la producción feromonal u oviposición llegarán hasta el ganglio terminal del cordón nervioso ventral⁴⁰.

En adición a la sensibilidad y selectividad, la orientación hacia la fuente feromonal requiere de un proceso dinámico de inactivación de la señal³⁵. Una vez la molécula de feromona ha interactuado con el receptor, debe ser inactivada con el fin de evitar la acumulación de estas moléculas en los receptores y su consiguiente saturación, para este fin, existen unos enzimas encargados de degradar las moléculas olorosas, enzimas degradadores de olores (*Odorant Degrading Enzymes*, ODEs), entre los que destacan las esterasas⁵⁰. Gracias a estos enzimas, la antena se mantiene sensible a la captación de nuevas moléculas entrantes, permitiendo de esta forma la detección de cambios en la concentración de las moléculas en una pluma feromonal o la pérdida momentánea de la misma.

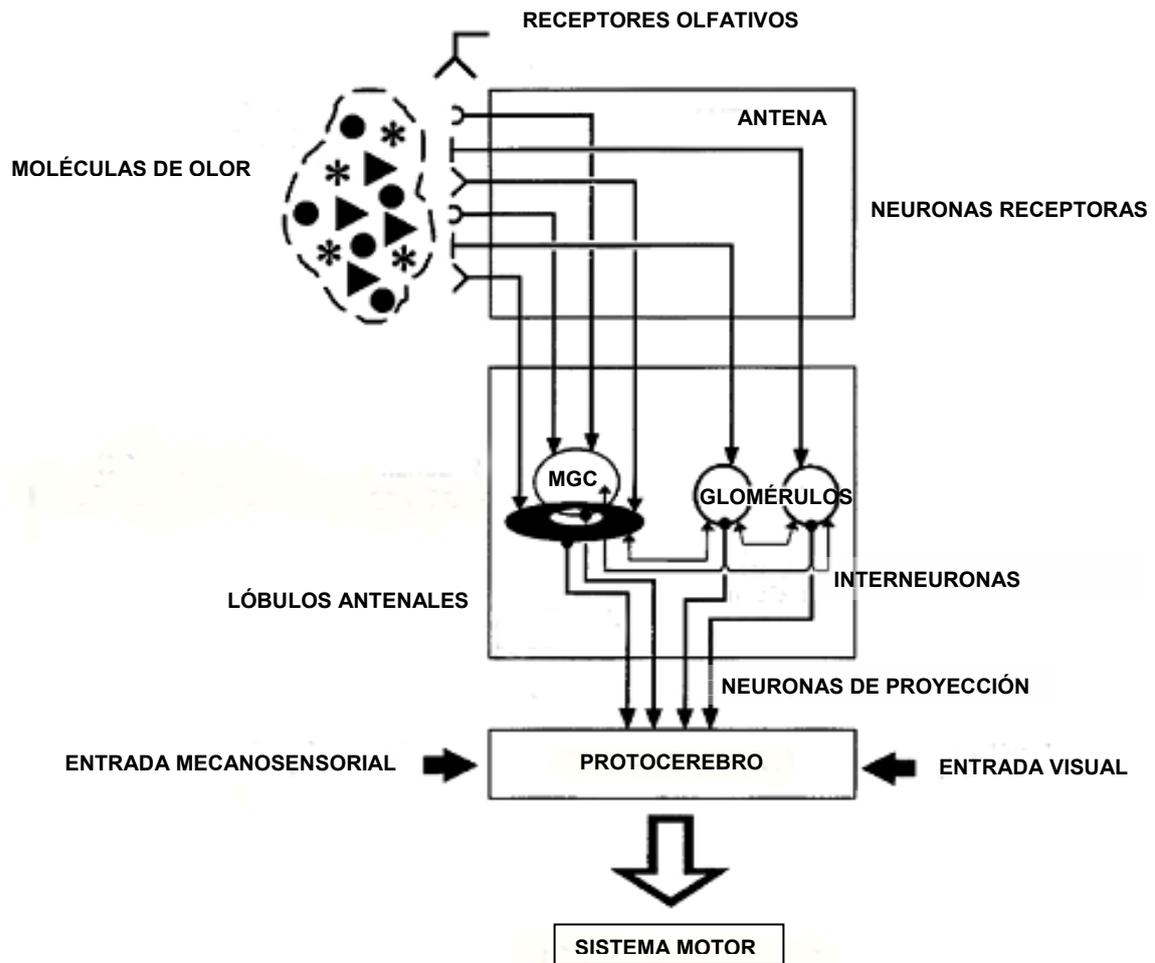


Figura 1.3. Diagrama esquemático de la integración olfativa en un lepidóptero. Las feromonas y otros semioquímicos son detectados por sensilas de la antena, donde el mensaje molecular es convertido en una respuesta bioeléctrica en las neuronas receptoras, la cual es transmitida a través del axón hasta los lóbulos antenales; según la naturaleza de la molécula odorífera la señal se transmite al MGC o a los glomérulos, donde se produce una sinapsis con interneuronas locales. Una vez procesada la información, pasa por neuronas de proyección hasta centros superiores del protocerebro como son los cálices de los cuerpos seta y aquí se traduce la información olfativa junto con otras modalidades de estímulos para llegar a una decisión que se emitida a continuación al sistema motor, ejecutor de la acción integrada en el cerebro⁵¹.

1.4. EVOLUCIÓN DE LA COMUNICACIÓN QUÍMICA EN EL ORDEN LEPIDOPTERA

El orden Lepidoptera se divide en 46 superfamilias (Anexo 9.1), de las cuales 33 se incluyen dentro de la división Ditrysia, caracterizadas por poseer dos aperturas genitales separadas y ser los más evolucionados. Estudios realizados en superfamilias arcaicas han intentado desvelar la evolución del sistema de comunicación química basado en feromonas. En la superfamilia más antigua, Micropterigidae, los miembros estudiados, poseen hábitos diurnos y no parecen emitir ninguna sustancia atrayente, con lo cual,

posiblemente se basan en el reconocimiento intraespecífico mediante la visión. El primer caso de atracción feromonal por parte de machos hacia la hembra se ha reportado en especies de la superfamilia Eriocranioidea, donde los primeros compuestos activos identificados consisten en alcoholes y cetonas de cadena corta (C_7-C_9)⁵². Estos compuestos no se han encontrado en la división Dytrisia, aunque ambos sexos presentan un par de glándulas en el quinto esternito abdominal. La superfamilia Hepialoidea supuso un avance evolutivo, puesto que se ha observado que las hembras emiten compuestos feromonales del segmento abdominal 8º en vez del 5º como en las superfamilias anteriores. En una de las familias de los Incurvarioidea, se ha observado el típico comportamiento de llamada en hembras, las cuales sacan el ovipositor durante este comportamiento, por lo que se supone que la glándula feromonal se encuentra situada en los segmentos abdominales terminales. Así mismo, los compuestos feromonales identificados son de cadena larga, similar a los encontrados en los Ditrysia.

1.4.1. División Ditrysia

Esta división comprende 3 superfamilias de mariposas (ropalóceros) y 31 de polillas. La localización de la pareja intraespecífica así como el apareamiento, a excepción de las mariposas, están típicamente mediados por las feromonas. Estas sustancias son emitidas por la hembra a través de una glándula localizada en la membrana intersegmental entre los segmentos abdominales 8º-9º⁵³. La hembra adopta una postura de llamada en la cual expone la glándula y emite la mezcla feromonal, que una vez percibida por el macho, provocará en él una serie de comportamientos típicos, como vibración de las antenas, rápido aleteo, inicio del vuelo y la orientación dentro de la pluma feromonal. Una vez ha entrado en la pluma, el macho inicia un patrón de vuelo zigzageante hasta que localiza la hembra⁵⁴, entonces se posa cerca de ella e inicia un comportamiento de cortejo el cual incluye una vibración de las alas y la exposición de los cercos sexuales y en algunas especies, la emisión de feromonas por parte del macho a fin de atraer la atención de la hembra para la consiguiente cópula^{55, 56}. Las feromonas de las hembras en esta división se han estudiado exhaustivamente en varias familias. Estos compuestos se pueden dividir en dos tipos: tipo I, alcoholes primarios y sus derivados (acetatos y aldehidos) de cadena larga ($C_{10}-C_{18}$) y tipo II que incluyen hidrocarburos polinsaturados y derivados epoxi de cadena más larga ($C_{17}-C_{23}$), identificados en grupos evolucionados como son las superfamilias Geometroidea y Noctuoidea⁵⁷.

Los compuestos feromonales utilizados dentro de una misma especie, género o incluso familia son muy similares en cuanto a la estructura química, esto indica el alto grado de conservación de este sistema de comunicación. Debido a esta gran similitud en grupos taxonómicamente cercanos, es imprescindible una cierta disparidad en la mezcla feromonal emitida a fin de conseguir un cierto aislamiento reproductivo. Existen innumerables mezclas feromonales basadas no sólo en la combinación de distintos compuestos feromonales sino también en la proporción de los mismos. Pero no solo la diversidad feromonal impide el cruzamiento entre especies, sino también el momento del día en que se emiten estos compuestos, así como las diferentes técnicas de búsqueda intraespecífica adquiridas.

Como se ha comentado anteriormente podríamos dividir a los lepidópteros más evolucionados en dos tipos: las conocidas como mariposas o ropalóceros y las polillas, las primeras tienen ciertas adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas a la vida diurna, mientras que las polillas están adaptadas especialmente a la vida nocturna. Una de estas diferenciaciones son las antenas, plumosas o filamentosas en las polillas y menos especializadas y acabadas en forma de bastón en las diurnas. Esto es principalmente debido a que las especies adaptadas a la noche necesitan de una gran superficie de captación de las sustancias emitidas por las hembras a gran distancia, las feromonas, a fin de poder reproducirse ya que la visión no es muy eficiente en horas de penumbra. Las mariposas sin embargo se basan fundamentalmente en estímulos visuales para localizar al sexo contrario, utilizando la mayoría de las veces de manera secundaria feromonas de corto alcance. Estas feromonas de corto alcance son normalmente sintetizadas y emitidas por el macho y se producen en escamas modificadas denominadas androconias²⁵. Las androconias están localizadas en la parte dorsal o ventral de las alas como ocurre en varias especies de las familias Pieridae y Nymphalidae^{58, 59}, en el tórax o en unas estructuras a modo de pelos en la base del abdomen como en la familia Danaidae⁶⁰. Estas feromonas emitidas por el macho provocan en la hembra un comportamiento de búsqueda del macho como acercamiento y atracción a corta distancia y/o aceptación por parte de la misma⁶¹. Así pues no sería eficaz la utilización de feromonas o la alteración del sistema de olfacción para el control de estas especies, que además, en comparación de la gran de especies de polillas consideradas plaga, el número de mariposas causantes de daños es reducido