

DESARROLLO DE UN CEBO FEROMONAL AGREGATIVO PARA *IPS SEXDENTATUS*

Iñaki Etxebeste Larrañaga ¹, Gonzalo Álvarez Baz ¹, Gema Pérez Escolar ², Ana Martín Hernández ² y Juan Pajares Alonso ¹

¹Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible CIFOR-INIA-UVa. Av. Madrid 44. 34071-PALENCIA (España). Correo electrónico: inaki@goisolutions.net

²Centro de Sanidad Forestal de Calabazanos. Junta de Castilla y León. 34190-VILLAMURIEL DE CERRATO (Palencia, España).

Resumen

La identificación y descripción de las señales químicas que intervienen en la agregación de los escolítidos permite mejorar las estrategias de su manejo integrado. *Ips sexdentatus* Börner. (Col.: Scolytinae) coloniza árboles del género *Pinus*, generando daños ocasionales. El efecto de los compuestos *cis*-verbenol, ipsenol, 2-metil-3-buten-2-ol (MB) y mirtenol sobre el principal componente de su feromona, el ipsdienol, ha sido evaluado con el objetivo de desarrollar un cebo feromonal mejorado. La mezcla triple entre ipsdienol, *cis*-verbenol, e ipsenol fue el tratamiento que mejores resultados obtuvo. Las capturas se vieron reducidas al combinar MB e ipsdienol. La emisión relativa entre ipsdienol, *cis*-verbenol e ipsenol también fue estudiada, y un ratio de 1:0,25:0,5 pudo establecerse como referencia. Se comprobó que el mirtenol no atrajo a casi ningún *I. sexdentatus* por sí solo, y tampoco se detectaron diferencias al emitirlo junto a los demás compuestos. Los depredadores *Thanasimus formicarius* L. y *Temnochila caerulea* Olivier fueron capturados en número muy elevado. Los resultados de este trabajo han permitido establecer un cebo funcional de referencia para *I. sexdentatus*, listo para usarse en su manejo.

Palabras clave: *Ipsdienol*, *Ipsenol*, *Cis-verbenol*, *2-metil-3-buten-2-ol*, *Mirtenol*, *Thanasimus formicarius*, *Temnochila caerulea*

INTRODUCCIÓN

La influencia en los ecosistemas forestales de los escolítidos (Curculionidae: Scolytinae) es considerada única, ya que pueden modificar la estructura de los bosques influyendo en el paisaje a la vez que pueden generar graves pérdidas económicas. El barrenillo grande (*Ips sexdentatus* Börner) coloniza árboles del género *Pinus* a lo largo del continente Euroasiático, teniendo un carácter generalmente secundario (GIL SÁNCHEZ Y PAJARES ALONSO, 1986). Se han registrado

daños puntualmente severos tras incendios o vendavales, como el estallido poblacional producido tras el derribo masivo de *Pinus pinaster* Aiton en el suroeste de Francia por el ciclón extratropical Klaus, que han supuesto daños en casi 4 millones de metros cúbicos de madera (EFI, 2010).

Muchas especies de escolítidos emiten feromonas de agregación que atraen a congéneres, tanto para la reproducción como para inducir ataques masivos (WOOD, 1982). La identificación y descripción de estas señales han permitido el desarrollo de estrategias de manejo mediante el uso

de compuestos semioquímicos sintéticos (VITÉ & BAADER, 1990; KOHNLE, 1991). En el caso de *I. sexdentatus*, gran parte de la investigación realizada ha sido dirigida a caracterizar y formular su feromona de agregación. Pocos años más tarde de que se describiese la primera feromona para el género *Ips*, se estableció el ipsdienol como principal compuesto activo de su mezcla feromonal (VITÉ et al., 1972; VITÉ et al., 1974). El efecto atrayente de este compuesto fue posteriormente demostrado en experimentos de campo (KLIMETZEK & VITÉ, 1986). Por otro lado, el ipsenol también ha sido descrito como compuesto activo para *I. sexdentatus* (VITÉ et al., 1972; KOHNLE, 1991), aunque la emisión conjunta con ipsdienol parecía inhibir la respuesta del escolítido (VITÉ et al., 1974; KOHNLE et al., 1992).

Aunque se conoce que *I. sexdentatus* es capaz de oxidar estéreo-selectivamente vapores de α -pineno a *trans*-verbenol, *cis*-verbenol y mirtenol (KOHNLE, 1991), no se han detectado verbenoles en los extractos intestinales de los machos del escolítido (KOHNLE, 1991; MEYER, 1993). El *cis*-verbenol es un compuesto común para los escolítidos, y si bien *I. sexdentatus* lo detecta, el efecto descrito en la mezcla feromonal ha sido tanto positivo como negativo en función de la dosis empleada (PAIVA et al., 1988; KOHNLE et al., 1992). El *trans*-verbenol parece ejercer un efecto similar (KOHNLE et al., 1992), mientras que no se ha descrito el efecto del mirtenol en esta especie. Por otro lado, el derivado isoprenoide 2-metil-3-buten-ol (MB) ha sido descrito como componente feromonal de otros escolítidos próximos a *I. sexdentatus* como *Ips typographus* L. (BAKKE et al., 1977) u *Orthotomicus erosus* (Wollaston) (GIESEN et al., 1984), si bien no ha sido descrito para el barrenillo grande. Aún así, este compuesto ha sido empleado en numerosas ocasiones como solvente y señal de larga distancia (KLIMETZEK & VITÉ, 1986; PAIVA et al., 1988).

Por lo tanto, no se ha establecido una mezcla feromonal de referencia para *I. sexdentatus*. El presente trabajo presenta los resultados obtenidos a lo largo de cuatro bioensayos realizados con el objetivo de definir y desarrollar un cebo efectivo y funcional para *I. sexdentatus*. Además se presentan y discuten los resultados de las respuestas registradas para dos de sus enemigos naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos para el desarrollo del cebo de *I. sexdentatus* se realizaron durante los periodos de vuelo de 2006, 2007 y 2008. Los dos primeros bioensayos se efectuaron en las proximidades de Otero de Bodas (Zamora, Castilla y León) en una masa compuesta principalmente de *P. pinaster*, con presencia de *Pinus sylvestris* L. en la cara Norte del área de estudio. La población de *I. sexdentatus* se hallaba en un nivel endémico. Por otro lado, los experimentos de 2007 y 2008 se emplazaron en Quintana del Castillo (León, Castilla y León). El área experimental estaba compuesta principalmente por una masa de *Pinus nigra salzmannii* J.F. Arnold y de bosquetes de *P. pinaster*. La zona había sufrido un incendio de grandes proporciones 2 años antes del inicio del experimento, lo que condujo a un incremento en la población de *I. sexdentatus*, que se mantenía elevada al inicio de los experimentos.

En cada uno de los ensayos los tratamientos se evaluaron en función del número de capturas de *I. sexdentatus* e insectos asociados en trampas multi-embudo tipo Lindgren compuestas por doce embudos (Contech Enterprises Inc., Columbia Británica, Canadá). Las trampas se colgaron de postes metálicos localizados a lo largo de pistas y cortafuegos. Los cebos empleados, fueron formulados por SEDQ S.L. (Barcelona, Cataluña) y fueron renovados al cabo de cuatro o seis semanas. Las posiciones experimentales se espaciaron al menos 75 m. En cada una de las áreas experimentales se definieron siete bloques experimentales espaciados un mínimo de 150 metros entre sí. En cada bloque se asignó al azar una posición experimental a cada tratamiento, procedimiento que se repitió regularmente durante los experimentos con el objetivo de minimizar la influencia posicional. Se efectuaron muestreos semanales.

Bioensayo 1. Del 27 de abril al 10 de agosto de 2006 se evaluó el efecto de la emisión conjunta de *cis*-verbenol (cV), MB e ipsenol (Ie) con ipsdienol (Id), el componente principal de la feromona de agregación de *I. sexdentatus*. Un total de cinco tratamientos (Id, Id+cV, Id+MB, Id+Is, e Is) fueron probados siguiendo un diseño de bloques completos al azar.

Bioensayo 2. Tomando en cuenta los resultados preliminares del bioensayo 1, tanto el tra-

tamiento Id+cV como el Id+Ie parecían mejorar el nivel de capturas de *I. sexdentatus*, por lo que se decidió añadir un nuevo tratamiento que evaluaba la interacción triple entre Id, cV e Ie.

Bioensayo 3. Tras los resultados de los dos primeros bioensayos, se estudió el efecto aditivo de la combinación de cV, Ie e Id entre el 16 de abril y el 16 de julio de 2007. Estableciendo la combinación Id+cV como referencia se evaluaron cinco tratamientos más: Id+cV+Ie(Ph) trató de replicar la mezcla triple del Bioensayo 2, incluyendo el emisor de ipsenol de la casa canadiense Pherotech In. (Columbia Británica, Canadá); Id+cV+Ie(v) trató de replicar los resultados del anterior, esta vez emitiendo ipsenol desde un vial; Id+0,25cV+0,1Ie, Id+0,25cV+0,5Ie, y Id+0,25cV+Ie se establecieron con el objetivo de establecer un ratio de referencia entre Id e Ie (1:0,1, 1:0,5 y 1:1 respectivamente).

Bioensayo 4. La posibilidad de mejorar el efecto atrayente del cebo desarrollado hasta el momento mediante la incorporación del mirtenol (My) a la mezcla se experimentó del 16 de abril al 11 de junio de 2008. Siete tratamientos evaluaron las mezclas dobles Id+cV, Id+Ie, e Id+My; las triples Id+Ie+My e Id+Ie+cV y la cuádruple Id+cV+Ie+My frente a la emisión del mirtenol en solitario (My).

Análisis estadístico. La suma total de insectos capturados a lo largo del periodo experimental por bloque y tratamiento fue utilizada como réplica de la variable experimental. Tomando en cuenta la naturaleza de los datos (frecuencias acumuladas), la variable respuesta fue ajustada frente a los factores de tratamiento y bloque y a una distribución de error de tipo Poisson en un modelo lineal generalizado (CRAWLEY, 2007). En aquellos análisis en los que se detectó un efecto significativo del factor tratamiento, se realizó un test de separación de medias utilizando el test HSD de Tukey, aplicando la corrección de Bonferroni al nivel de α . Tanto los cálculos como los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el entorno y lenguaje de programación estadístico R © (THE R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010).

RESULTADOS

En los bioensayos 1 y 2 tan sólo se registraron diferencias significativamente superiores cuando

el ipsenol se hallaba en la mezcla, mientras que este compuesto por sí solo no capturó apenas ningún individuo de *I. sexdentatus* (Figura 1). Por otro lado, *cis*-verbenol mejoró en algo el poder atractivo de la mezcla, si bien no significativamente, y su emisión conjunta con ipsenol e ipsdienol registró la mejor respuesta (Figura 1B). El bioensayo 3 (Figura 1C), constató el mejor resultado de la mezcla triple, aunque no se pudieron detectar diferencias entre los diferentes ratios Id:Ie evaluados. Una vez más, durante el bioensayo 4 (Figura 1D), fue la anterior mezcla triple la que mejores capturas obtuvo, mientras que el compuesto de interés en este ensayo, el mirtenol, no ejerció ninguna influencia significativa sobre el poder atrayente del ipsdienol ni de sus mezclas. La Tabla 1 resume las capturas de dos de los principales enemigos naturales de *I. sexdentatus*, *Thamasimus formicarius* L. (Col.: Cleridae) y *Temnochila caerulea* Olivier (Col.: Trogossitidae). Los resultados de los experimentos muestran que por un lado, *T. formicarius* es fuertemente atraído por aquellas mezclas en las que esté presente el ipsenol, mientras que el *cis*-verbenol parece ejercer el mismo efecto en *T. caerulea*. Los bajos o nulos niveles de capturas en algunos bioensayos, son probablemente debidos a las fechas en las que se realizaron los experimentos.

DISCUSIÓN

Si bien el ipsenol no atrajo por sí solo a prácticamente ningún *I. sexdentatus*, la emisión conjunta junto con ipsdienol parece sinergizar fuertemente la respuesta. Los resultados publicados anteriormente habían reconocido un papel repelente al ipsenol (VITÉ et al., 1974), cuando éste se emitía a niveles dos veces superiores al ipsdienol. Para el presente trabajo se han empleado ratios mucho menores (1:0,1), más acordes con la emisión registrada de este compuesto durante la fase agregativa de *I. sexdentatus* (MEYER, 1993). Si bien no se pudo establecer el ratio óptimo entre estos compuestos, las mejores respuestas se obtuvieron entre 1:0,5 y 1:0,1. El papel regulador de los compuestos semioquímicos en la competición intra- e interespecífica (KOHLE et al., 1988), hace suponer que las diferentes especies hayan desarrollado ratios específicos entre los componentes de sus feromonas.

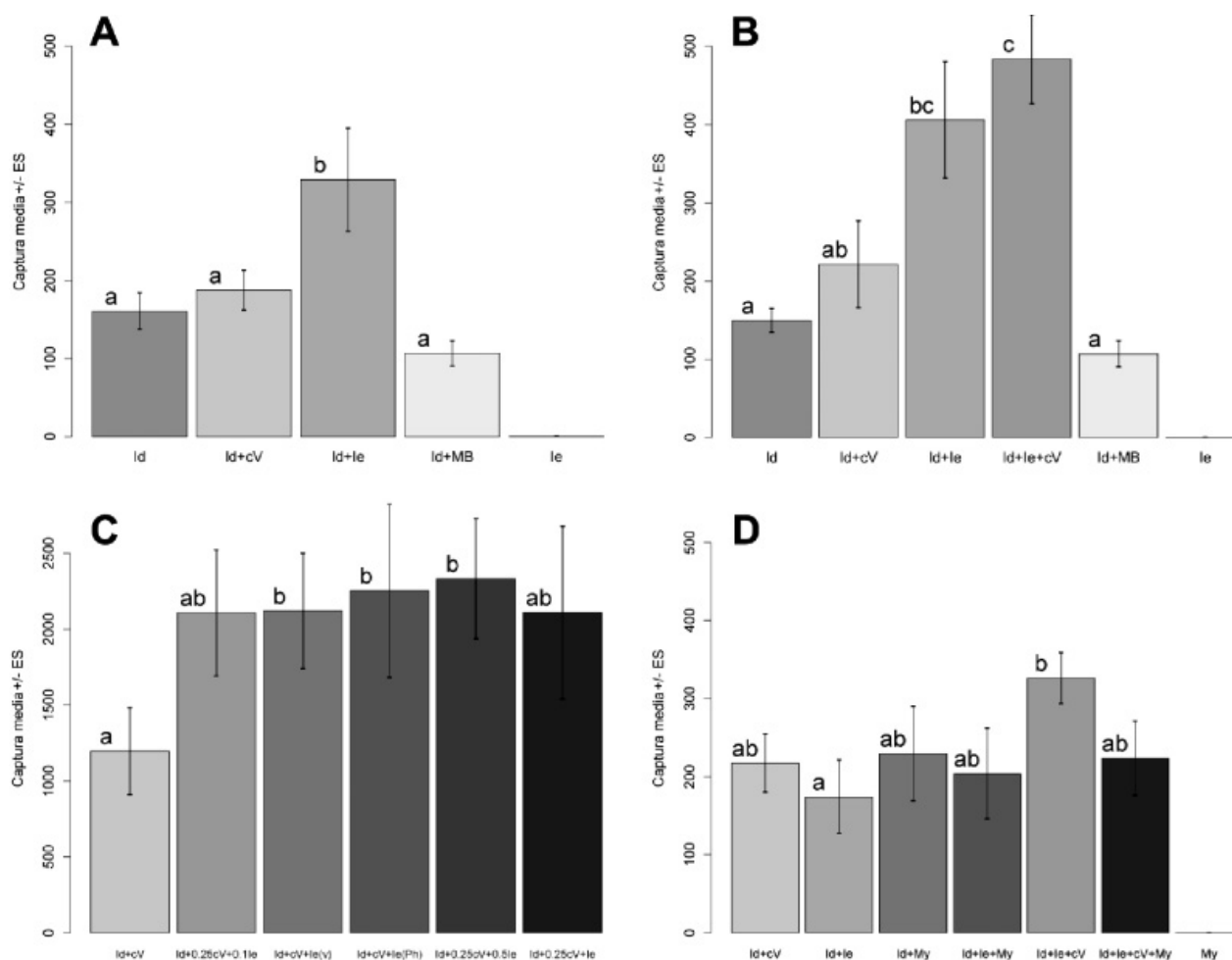


Figura 1. Diagramas de barras representando las medias acumuladas de las capturas de *Ips sexdentatus* \pm ES. A y B corresponden a los bioensayos 1 y 2 ($n = 7$). C y D corresponden a los bioensayos 3 ($n = 7$) y 4 ($n = 6$). C 0 = *cis-verbenol*; Id = *ipsdienol*; le = *ipsenol*; MB = 2-*metil-3-buten-2-ol*; M = *mirtenol*. Las barras que comparten la misma letra, no son diferentes significativamente (HSD de Tukey, ajuste de Bonferroni, $P < 0,05$)

Por otro lado, si bien no se detectaron diferencias significativas, el MB produjo un descenso de las capturas en los dos ensayos en los que fue evaluado. Este hemiterpenoide ha sido testado en numerosas ocasiones (SEREZ & SCHONHERR, 1985; PAIVA et al., 1988), sin que su papel en la mezcla feromonal haya sido determinado consistentemente. Aunque el *cis-verbenol* no haya sido detectado en *I. sexdentatus* (KOHNLÉ, 1991), su respuesta a este compuesto sí era conocida parcialmente (PAIVA et al., 1988; KOHNLE et al., 1992). Tomados en su conjunto, tanto los resultados presentes, como los anteriormente publicados, parecen indicar que este compuesto emitido en altas dosis puede jugar un papel de señal aleloquímica, inhibiendo la respuesta de *I. sexdentatus*. Finalmente, si bien el mirtenol es un compuesto

presente en grandes cantidades en el tracto intestinal de *I. sexdentatus* (FRANCKE et al., 1995), su efecto en el comportamiento del escoltado no había sido estudiado con anterioridad. La ausencia de efectos significativos en la respuesta registrada parece indicar que, al igual que ocurre con otras especies del género *Ips*, el mirtenol no tiene una actividad biológica definida, y es probablemente un subproducto de la oxidación del α -pineno.

La inclusión de determinados compuestos en la mezcla feromonal de *I. sexdentatus*, afectó significativamente la respuesta de *T. formicarius* y *T. caerulea* en relación al nivel de capturas con Id, dos depredadores con reconocido efecto sobre el escoltado (PAJARES et al., 2008). Respuestas similares han sido descritas para las mismas especies o del mismo género tanto en Europa como en el con-

Capturas medias por tratamiento \pm ES					
Tratamiento	<i>T. caerulea</i>	<i>T. formicarius</i>	Tratamiento	<i>T. caerulea</i>	<i>T. formicarius</i>
Bioensayo 1 (n=7)			Bioensayo 2 (n=7)		
<i>Id</i>	41,0 \pm 8,4 a	10,1 \pm 1,8 a	<i>Id</i>	5,4 \pm 1,5 a	0
<i>Id+cV</i>	117,0 \pm 26,0 b	11,6 \pm 2,8 a	<i>Id+cV</i>	13,6 \pm 6,9 a	0
<i>Id+Ie</i>	47,7 \pm 6,7 a	75,1 \pm 7,6 b	<i>Id+Ie</i>	6,9 \pm 2,5 a	0
<i>Id+MB</i>	42,6 \pm 12,9 a	5,3 \pm 1,4 a	<i>Id+Ie+cV</i>	8,6 \pm 3,0 a	0
<i>Ie</i>	27,0 \pm 9,6 a	18,1 \pm 2,4 a	<i>Id+MB</i>	2,7 \pm 0,8 a	0
			<i>Ie</i>	2,1 \pm 0,9 a	0
Bioensayo 3 (n=7)			Bioensayo 4 (n=6)		
<i>Id+cV</i>	18,4 \pm 6,0 ab	3,0 \pm 1,4 a	<i>Id+cV</i>	1,5 \pm 1,1 a	0,2 \pm 0,2 a
<i>Id+0,25cV+0,1Ie</i>	14,6 \pm 4,7 b	8,6 \pm 1,0 ab	<i>Id+Ie</i>	0,5 \pm 0,3 a	3,0 \pm 1,4 a
<i>Id+cV+Ie(v)</i>	27,1 \pm 7,8 ab	14,9 \pm 2,7 ab	<i>Id+My</i>	2,2 \pm 2,0 a	0,3 \pm 0,2 a
<i>Id+cV+Ie(Ph)</i>	26,6 \pm 4,9 ab	13,0 \pm 2,4 ab	<i>Id+Ie+My</i>	2,2 \pm 1,8 a	3,5 \pm 0,9 a
<i>Id+0,25cV+0,5Ie</i>	37,4 \pm 9,6 a	19,4 \pm 5,0 b	<i>Id+Ie+cV</i>	2,2 \pm 0,9 a	3,5 \pm 1,9 a
<i>Id+0,25cV+Ie</i>	28,7 \pm 8,8 ab	20,6 \pm 4,6 b	<i>Id+Ie+cV+My</i>	1,2 \pm 0,5 a	2,0 \pm 0,7 a
			<i>My</i>	0,3 \pm 0,2 a	0,0 \pm 0,0

Tabla 1. Capturas medias por tratamiento (\pm error estándar) de dos de los principales enemigos naturales de *I. sexdentatus*, *Temnochila caerulea* y *Thanasimus formicarius*. Los tratamientos que comparten las misma letra, no son diferentes significativamente dentro de cada especie (HSD de Tukey, ajuste de Bonferroni, $P < 0,05$)

tinente americano. Las elevadas capturas de estos enemigos deberían tomarse en cuenta en un contexto de manejo integral (MARTÍN *et al.*, 2012).

En su conjunto, los resultados presentados en el presente trabajo han contribuido al establecimiento de un cebo de referencia para *I. sexdentatus* (*Id+cV+Ie*), útil en el seguimiento y control de éste escolítido. Además, el uso combinado con compuestos antiagregativos como la verbenona (ETXEBESTE & PAJARES, 2011), puede facilitar la aplicación de otro tipo de estrategias, como por ejemplo, de tipo “empujar-y-tirar”, en la que a los insectos “empujados” por los repelentes se les “tira” hacia trampas cebadas con un cebo atractivo, maximizando la eficiencia (COOK *et al.*, 2007). Por otro lado, los trabajos venideros deberán tratar de refinar el ratio entre los componentes de la mezcla feromonal, así como indagar en su estereoisomería, para mejorar los cebos empleados, no sólo en la captura de la especie objetivo, sino también reduciendo la de insectos no dañinos.

Agradecimientos

Agradecemos especialmente a Estela Sánchez su colaboración y compañía, y a José

Manuel Heras (Servicios Territoriales, Zamora), Luís Miguel (Centro de Sanidad Forestal de Calabazanos, Palencia) y el resto de colaboradores por el apoyo en campo. Financiado por el M. E. C. mediante los proyectos “Gestión sostenible de los escolítidos perforadores de las coníferas” (AGL 2004-07507-C04-04) y “Métodos sostenibles para el control de los escolítidos de los pinos” (AGL 2007-61152).

BIBLIOGRAFÍA

- BAKKE, A.; FROYEN, P. & SKATTEBOL, L.; 1977. Field response to a new pheromonal compound isolated from *Ips typographus*. *Naturwissenschaften* 64(2): 98-99.
- COOK, S.M.; KHAN, Z.R. & PICKETT, J.A.; 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Rev. Entomol.* 52: 375-400.
- CRAWLEY, M.J. (2007). *The R book*. Wiley. VIII. Chichester.
- EFI (2010). *Destructive Storms in European Forests: Past and Forthcoming Impacts*. European Forest Institute. Atlantic European Regional Office - EFIATLANTIC: 138.

- ETXEBESTE, I. & PAJARES, J.A.; 2011. Verbenone protects pine trees from colonization by the six-toothed pine bark beetle, *Ips sexdentatus* Boern. (Col.: Scolytinae). *J. Appl. Entomol.* 135(4): 258-268.
- 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.
- GIESEN, H.; KOHNLE, U.; VITÉ, J.P.; PAN, M.L. & FRANCKE, W.; 1984. Investigations on the aggregation pheromone of the Mediterranean engraver beetle *Ips* (*Orthotomicus*) *erosus*. *J. Appl. Entomol.* 98(1): 95-97.
- GIL SÁNCHEZ, L.A. Y PAJARES ALONSO, J.A.; 1986. *Los escolítidos de las coníferas en la Península Ibérica*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Madrid, España.
- KLIMETZEK, D. & VITÉ, J.P.; 1986. The role of insect produced attractants on the aggregation behavior of the Mediterranean pine engraver beetle *Orthotomicus erosus*. *J. Appl. Entomol.* 101(3): 239-243.
- 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.; MEYER, M. & KLUBER, J.; 1992. Formulation of population attractant for the pine bark beetle, *Ips sexdentatus* (Col., Scolytidae). *Allg. Forst. Jagdztg.* 163(5): 81-87.
- KOHNLE, U.; VITÉ, J.P.; ERBACHER, C.; BARTELS, J. & FRANCKE, W.; 1988. Aggregation response of European engraver beetles of the genus *Ips* mediated by terpenoid pheromones. *Entomol. Exp. Appl.* 49(1-2): 43-53.
- MARTÍN, A.; ETXEBESTE, I.; PÉREZ, G.; ÁLVAREZ, G.; SÁNCHEZ, E. & PAJARES, J.; 2012. Modificaciones de trampas de feromonas para reducir su impacto sobre los enemigos naturales de escolítidos. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 36: 77-83.
- MEYER, H. (1993). *Identifizierung und Synthese flüchtiger Inhaltsstoffe holzschädigender Käfer*. Department Chemie. Hamburg, Universitaet Hamburg. 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.
- PAJARES, J.A.; HIDALGO, I.; PANDO, V.; DIEZ, J.J. Y PÉREZ, G.; 2008. Efectos de la depredación por adultos y por larvas de *Temnochila coerulea* y *Thanasimus formicarius* sobre la reproducción del escolítido de los pinos *Ips sexdentatus*. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 26: 19-26.
- SEREZ, M. & SCHONHERR, J.; 1985. Mass trapping of *Ips sexdentatus* (Boern) with the synthetic pheromone *Ipslure*. *Z. Angew. Entomol.* 100(1): 24-26.
- THE R DEVELOPMENT CORE TEAM; 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- VITE, 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.
- VITÉ, J.P.; BAKKE, A. & RENWICK, J.A.A.; 1972. Pheromones in *Ips* (Col., Scolytidae) - occurrence and production. *Can. Entomol.* 104(12): 1967-1975.
- WOOD, D.L.; 1982. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Rev. Entomol.* 27: 411-446.