



Scientia Agropecuaria

Web page: <http://revistas.unitru.edu.pe/index.php/scientiaagrop>

Facultad de Ciencias
Agropecuarias

Universidad Nacional de
Trujillo



REVIEW

Advances in understanding of the interaction between *Ceratocystis cacaofunesta* and *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) on cocoa trees

Avances en la comprensión de la interacción entre *Ceratocystis cacaofunesta* y *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) en árboles de cacao

Anderson Paladines-Rezabala¹ ; Anthony A. Moreira-Morrillo¹ ; Alejandro E. Mielles² ; Felipe R. Garcés-Fiallos^{1*} 

¹ Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Técnica de Manabí, Campus Experimental La Teodomira, km 13,5, Lodana, Santa Ana, Ecuador.

² Instituto de Investigación, Universidad Técnica de Manabí, Avenida Universitaria, Portoviejo, Ecuador.

* Corresponding author: felipe.garces@utm.edu.ec (F. R. Garcés-Fiallos).

Received: 6 January 2022. Accepted: 13 February 2022. Published: 28 February 2022.

Abstract

Cocoa (*Theobroma cacao* L.) is one of the main crops in Latin American and African countries, its almonds being marketed to produce chocolate. However, different biotic factors can negatively affect the crop production, especially on small farms where management by farmers is scarce or nonexistent. Lethal wilt (*Ceratocystis cacaofunesta* Engelbrecht & Harrington) together with beetle borers (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), continue to be the main problems affecting cocoa. It has been observed that both organisms interact intrinsically inside the trunks of cocoa trees. Despite the importance of this interaction, in general, the countless research and review articles carried out to date have focused mainly on studying each biotic factor separately or have been addressed in a general way. Thus, in this review we mainly focus on the interaction between the Lethal wilt and the borer beetles, especially how and which is the insect that transmits the disease in cocoa plants. Additionally, an exhaustive characterization of *Xyleborus ferrugineus* as a possible vector of *C. cacaofunesta* in cocoa trees has been made. From this review, we can say that *Ceratocystis* species still need to be fully identified and differentiated, a deeper understanding of the ecology of the scolythid *X. ferrugineus*, to study the interaction between *C. cacaofunesta* and vectors from the host response and generate new studies, and the chemical ecology of the fungus-vector-tree still needs to be understood.

Keywords: *Theobroma cacao* L.; Lethal wilt; black beetle; phytopathogen transmission; semiochemicals.

Resumen

El cacao (*Theobroma cacao* L.) es uno de los principales cultivos de países latinoamericanos y africanos, siendo comercializadas sus almendras para la elaboración de chocolate. Sin embargo, diferentes factores bióticos pueden afectar negativamente la producción del cultivo, especialmente en pequeñas fincas donde el manejo por parte de los agricultores es exigua o nula. El Mal del machete (*Ceratocystis cacaofunesta* Engelbrecht & Harrington) junto a coleópteros barrenadores (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), siguen siendo los principales problemas que aquejan el cacao. Se ha podido observar que ambos organismos interactúan intrínsecamente dentro de los troncos de árboles de cacao. A pesar de la importancia de esta interacción, por lo general, el número de artículos de investigación como de revisión realizados hasta la presente fecha, se han enfocado principalmente en estudiar cada factor biótico por separado, o han sido abordados de forma general. Así, en esta revisión objetivamos principalmente la interacción entre el Mal del machete y los coleópteros barrenadores, especialmente cómo y cuál es el insecto que transmite la enfermedad en plantas de cacao. Adicionalmente, se ha hecho una caracterización exhaustiva de *Xyleborus ferrugineus* como posible vector de *C. cacaofunesta* en árboles de cacao. A partir de esta revisión, nosotros podemos decir que aún falta identificar y diferenciar completamente las especies de *Ceratocystis*, comprender más a profundidad la ecología del escolítido *X. ferrugineus*, estudiar la interacción entre *C. cacaofunesta* y vectores a partir de la respuesta del huésped, y generar estudios en el campo de la ecología química del hongo-vector-árbol.

Palabras clave: *Theobroma cacao* L.; Mal del machete; escarabajo negro; transmisión del fitopatógeno; semioquímicos.

DOI: <https://dx.doi.org/10.17268/sci.agropecu.2022.004>

Cite this article:

Paladines-Rezabala, A., Moreira-Morrillo, A. A., Mielles, A., & Garcés-Fiallos, F. R. (2022). Avances en la comprensión de la interacción entre *Ceratocystis cacaofunesta* y *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) en árboles de cacao. *Scientia Agropecuaria*, 13(1), 43-52.

1. Introducción

El cacao (*Theobroma cacao* L.) es un producto agrícola de gran demanda a nivel mundial, siendo considerado de gran importancia dentro de la economía de países como Ecuador que lo exporta desde el año 1830 (Amores, 1999). La producción mundial de almendras de cacao alcanzó en 2019 las 4,787 t, destacándose Costa de Marfil, Ghana y Ecuador, con 45%, 17% y 7%, respectivamente, como los tres principales países productores de este rubro (Grohs & Grumiller, 2021; ICCO, 2021). En América Latina, Ecuador es el principal productor y exportador de cacao alcanzando una superficie plantada y un rendimiento de almendra de 590.579 ha y de 0,62 t ha⁻¹, respectivamente (INEC, 2021).

Como en todos los cultivos, el cacao puede ser afectado por un sinnúmero de fitopatógenos que causan la muerte de árboles, pudiendo de cierta manera manejarse con el establecimiento de nuevas plantaciones (Marelli et al., 2019). Entre los microorganismos que causan la muerte de árboles o unidades productivas de cacao, están *Lasiodiplodia theobromae* (Pat.) Griffon & Maul (Moreira-Morrillo et al., 2021), *Phytophthora* spp. (Cedeño-Moreira et al., 2020) y *Ceratocystis cacaofunesta* Engelbrecht & Harrington, anteriormente denominado *C. fimbriata* (Johnson et al., 2005). Este último fitopatógeno fue reportado por primera vez en Ecuador a inicios del siglo 20, causando Mal del machete en cacao (Rorer, 1918). Durante los 50's y 60's del siglo anterior, la enfermedad adquirió trascendencia epidémica, ocasionando la muerte de millones de plantas de cacao (Delgado & Suárez, 2003). Además, en el país se evidenció un incremento de la enfermedad especialmente en árboles de cacao tipo "criollo" con un daño total de 65.000 árboles (Delgado & Suárez, 2003; Desrosiers, 1957). Aunque en la actualidad se conozca la existencia de clones resistentes a la enfermedad (Amores, 1999; Delgado & Suárez, 2003a), una gran cantidad de fincas cacaoteras localizadas en Sudamérica poseen genotipos de cacao susceptibles a la enfermedad como el CCN-51 (de Oliveira et al., 2009).

El hongo *C. cacaofunesta* es un fitopatógeno que aparte de ser transmitido por herramientas, puede ser colocado en el interior de los tejidos de los árboles de cacao por insectos de la familia Curculionidae (Baker Engelbrecht et al., 2007). Si bien existe la posibilidad de que el hongo sea diseminado por escarabajos de la especie *Xyleborus ferrugineus* (Fabricius, 1801; Kendra et al., 2011), puede ser que otros géneros y especies estén también interactuando con el

microorganismo. En fincas cacaoteras pueden ser encontradas varias plantas con síntomas de Mal del machete, o mostrando únicamente algunas ramas secas, asociadas con perforaciones producidas por escoltídeos, tanto en época seca como lluviosa (Goitia & Rosales, 2001).

La alteración de componentes como ciclos de agua y nutrientes, desgaste de suelos, cambio climático, entre otros, exacerbaban la estabilidad a largo plazo de los procesos ecológicos, promoviendo diferentes enfoques para el manejo de los recursos agroforestales. Adicionalmente, el manejo de organismos considerados plagas, y la necesidad de obtener mejores rendimientos de productividad impulsan los estudios para entender los organismos depredadores, así como las interacciones mutualistas dentro de los agroecosistemas (Edmonds et al., 1982). Varios factores contribuyen con una dispersión acelerada de vectores de fitopatógenos i.e. alta densidad de árboles, composición de especies a las condiciones del sitio, condiciones ambientales y especialización de vector-patógeno con la especie vegetal (Ammar, 1994).

Las relaciones entre especies juegan un papel clave en la salud o tendencias destructivas de bosques o cultivos. Las interacciones patógeno-insecto y la comprensión del mecanismo de enfermedades transmitidas por insectos vectores son un importante foco de estudios (Brown, 2016; Hogenhout et al., 2008; Ng & Zhou, 2015).

A pesar de la importancia de ambos factores, tanto artículos de investigación como de revisión elaborados y publicados hasta la presente fecha, se han enfocado principalmente en estudiar cada factor biótico por separado. Así, la propuesta de nuestra revisión científica es estudiar la interacción entre el patógeno y los insectos, desarrollando incluso un ciclo que explique esta correlación en plantas de cacao.

2. Etiología del agente causal de Mal del machete

El género *Ceratocystis* sensu stricto incluye un alto número de especies de hongos fitopatógenos de plantas angiospermas y gimnospermas en diversas regiones del mundo (Mora-Silva et al., 2015). La taxonomía de *Ceratocystis* es algo ininteligible, siendo estudiada durante más de un siglo, y por ende ha sido objeto de cambios de nombre (de Beer et al., 2013; Wingfield et al., 1993). El fitopatógeno denominado inicialmente como *C. fimbriata*, fue descrito como un hongo parásito con peritecios negros y bases globosas con cuellos largos (cuerpos fructíferos sexuales) y masas mucilaginosas (pegajosas) de ascosporas en su ápice (Halsted, 1890; Wilken et al., 2014).

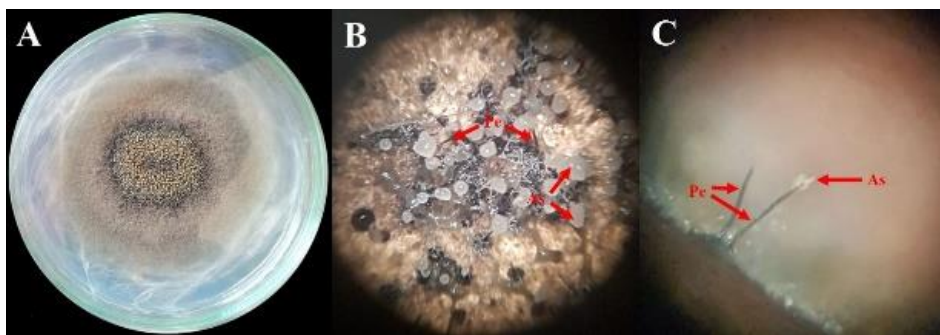


Figura 1. Colonia de *Ceratocystis cacaofunesta* sobre medio de cultivo papa dextrosa agar (A), y ascosporas hialinas (estructuras teleomórficas) acumuladas en una masa de color crema en el ápice del cuello de peritecios del patógeno (B y C). As: ascosporas. Pe: peritecios.

Estas características morfológicas son semejantes a las de especies del género *Ophiostoma*, principal fitopatógeno de especies forestales en el hemisferio norte. Tal vez por presentar estas semejanzas, y una ecología y asociación con insectos, es que ha existido a lo largo de los años una confusión constante en la descripción del patógeno (Wilken et al., 2014). De hecho, la relación entre *Ceratocystis* y *Ophiostoma* ha originado los términos "hongos ofiostomatoides" y "*Ceratocystis sensu lato*" (Spatafora & Blackwell, 1994; Wingfield et al., 2013).

A partir de diferentes estudios moleculares, se evidenció que especies de *Ceratocystis*, anteriormente contempladas como una sola especie, en realidad representan complejos de especies crípticas (Marin & Wingfield, 2006). A comienzos del presente siglo, se pudo verificar que el género *Ceratocystis* está formado por un complejo de especies definidas principalmente por el origen geográfico y los linajes asociados al huésped, separándose entre un complejo asiático, norteamericano y latinoamericano, destacándose dentro de este último a *C. cacaofunesta* (Baker Engelbrecht & Harrington, 2005; Harrington, 2000). A pesar de haber alcanzado un progreso considerable en este campo, se necesitan más estudios y nuevas herramientas taxonómicas para aclarar la estructura interna del género. Incluso la gran parte de la dificultad para comprender la ecología y fisiología del Mal del machete puede ser atribuido al fracaso común para identificar las diferentes especies de *Ceratocystis* (Ambrosio et al., 2013).

Ceratocystis cacaofunesta (sinónimos: *C. fimbriata* Ellis & Halsted 1890 y *Ceratostomella fimbriata* Ellis & Halsted 1890) fue descrito por primera vez en 2005 como una nueva especie dentro del clado latinoamericano del complejo *C. fimbriata*, clasificándose taxonómicamente dentro del Reino: Fungy; División: Ascomycota; Clase: Sordariomycetes; Orden: Microascales; y Familia: Ceratocystidaceae (Cabrera et al., 2016). *C. cacaofunesta* es un hongo especializado que causa marchitez o Mal del machete únicamente en plantas de cacao (Baker Engelbrecht & Harrington, 2005), siendo hasta el momento una de las enfermedades emergentes más importantes de este cultivo en América Latina (Ploetz, 2007).

El patógeno produce micelio septado, ramificado y de paredes lisas, inicialmente hialino y luego volviéndose pigmentado (Baker Engelbrecht et al., 2007; Baker Engelbrecht & Harrington, 2005), pudiendo su coloración ser observada en una colonia sobre medio de cultivo (Figura 1A). A partir de endoconidióforos desarrollados a partir micelio, el hongo produce durante el estado anamórfico esporas asexuales denominadas de conidios (Cabrera et al., 2016). Según Baker Engelbrecht & Harrington (2005), *C. cacaofunesta* produce también estructuras teleomórficas (sexuadas) denominadas de peritecios. Estas son superficiales o incrustadas en el sustrato, su base es color marrón oscuro a negro, globosos, de 95 a 305 µm de ancho, y de 100 a 275 µm de alto. Su cuello marrón es entre oscuro y negro, recto, de 310 a 1010 µm de largo, y de 20 a 45 µm de ancho en la base y de 12 a 25 µm de ancho en el ápice. Estas estructuras sexuadas producen ascas, y ascosporas hialinas, unicelulares, de 4,5 a 6,5 µm de largo x 3,5 a 5,5

µm de ancho, y de 3,0 a 4,0 µm de alto. Las esporas se acumulan en una masa de color crema en la punta del cuello (Figura 1B-C).

3. Síntomas ocasionados por *Ceratocystis cacaofunesta* en plantas de cacao

Los síntomas observados en plantas de cacao parecen depender del aislado de *C. cacaofunesta*. En condiciones controladas se ha encontrado que un aislado leve puede inducir síntomas moderados, mientras que un aislado agresivo puede causar afectaciones severas (Santos et al., 2013). Los síntomas típicos en genotipos susceptibles como el CCN-51 son hojas cloróticas y marchitez (Figura 2A). Al cortar longitudinalmente el tallo, también puede observarse decoloración vascular progresiva a lo largo del tiempo. Contrariamente, en genotipos resistentes como TSH 1188, los síntomas son más leves, observándose decoloración vascular únicamente alrededor del punto de inoculación, y sin síntomas aparentes.

En condiciones de campo, los árboles de cacao pueden presentar clorosis (amarillamiento) y marchitez (Figura 2B), pudiendo estas unidades productivas infectadas morir luego de varios meses o incluso años (Juzwik et al., 2011). En el tronco pueden observarse lesiones de color marrón con regiones más claras, asociadas a galerías elaboradas (Figura 2C-D) por insectos de la familia Curculionidae (Cabrera et al., 2016). Esta decoloración vascular se debe a la producción de conidios en las células parenquimatosas que rodean los vasos del xilema (Santos et al., 2013), y a medida que estas esporas se transportan hacia arriba a través del xilema, una mayor proporción de vasos pueden verse comprometidos inviabilizando el movimiento de agua y nutrientes, finalmente pudiendo observarse el síntoma característico de marchitez (Talboys, 1972).

4. Progreso de Mal del machete en árboles de cacao

Sobrevivencia (fuente de inóculo)

Los propágulos o unidades infectivas del patógeno que se encuentran en un determinado local y que son capaces de causar infección son denominados fuente de inóculo. Con respecto a *C. cacaofunesta* la fuente sería las plantas enfermas o muertas (Hayasaka et al., 2015), incluyendo sus raíces, troncos y ramas (Figura 3). Aunque otra de las fuentes puede ser el suelo contaminado con esporas de *C. fimbriata* (Cabrera et al., 2016; Marin et al., 2003), en un estudio reciente se encontró que ninguna de las raíces de *Acacia mangium* pudieron haber sido infectadas por el patógeno (Syazwan et al., 2021). Indicaron que tal vez, la fuente de inóculo del hongo en la capa superior del suelo pudo haber sido limitada por la rotación de siembra.

Diseminación

El patógeno puede ser diseminado mediante herramientas contaminadas como el machete, durante la poda y recolección de mazorcas (Hayasaka et al., 2015), incluso por esta razón es que se lo denominó "Mal del machete" (Figura 3). Sin embargo, la desinfección de esos instrumentos antes de ser usados es una buena medida de manejo para contrarrestar la diseminación del patógeno.

Otro factor diseminador de *C. cacaofunesta* lo integran primordialmente diferentes insectos barrenadores (Figura 3) del género *Xyleborus* spp. (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) (Delgado & Suárez, 2003b; Hinds, 1972), que pueden transmitir el patógeno a árboles sanos. La diseminación de esporas de otras especies como *Ophiostoma ulmi* transportadas en el exoesqueleto de *Scolytus scolytus* (Curculionidae) hacia hospederos sanos de olmo holandés (Boddy, 2016), sugiere que este comportamiento se podría dar en la interacción *X. ferrugineus* – *C. cacaofunesta*. Incluso las esporas del patógeno pueden seguir viables al pasar por el tracto intestinal de los escarabajos Ambrosia (Crone, 1962; Iton & Conway, 1961). Los barrenadores son atraídos por plantas enfermas, que empiezan a producir

volátiles específicos (Coitía & Rosales, 2001). Los escarabajos comienzan a construir innumerables galerías, iniciando cuando las hembras vírgenes vuelan hacia árboles sanos para seleccionar sitios de reproducción. Posteriormente, semioquímicos son emitidos (probablemente feromonas sexuales o de agregación, o inclusive volátiles del árbol hospedero) que atraen a los machos (Kendra et al., 2011). Algunos hongos pueden producir volátiles que sirven como atrayentes de insectos escarabajos ambrosía femeninos (Kendra et al., 2022). Diferentes especies de *Ceratocystis* producen una vasta diversidad de aromas frutales, pudiendo estos compuestos ser importantes dentro de la interacción patógeno – insectos vectores (Baker Engelbrecht et al., 2007; Baker Engelbrecht et al., 2004).



Figura 2. Síntomas de *Ceratocystis cacaofunesta* en plantas de cacao. A, Clorosis y marchitez en plántulas infectadas con un aislado de *C. cacaofunesta* en condiciones controladas. B, Marchitez en un árbol adulto de cacao en una finca cacaotera de la costa ecuatoriana. C-D, Corte longitudinal (C) y transversal (D) del tallo de un árbol adulto de cacao completamente marchito, mostrando decoloración vascular y galerías producidas por insectos de la familia Curculionidae. Las flechas rojas señalan las galerías.

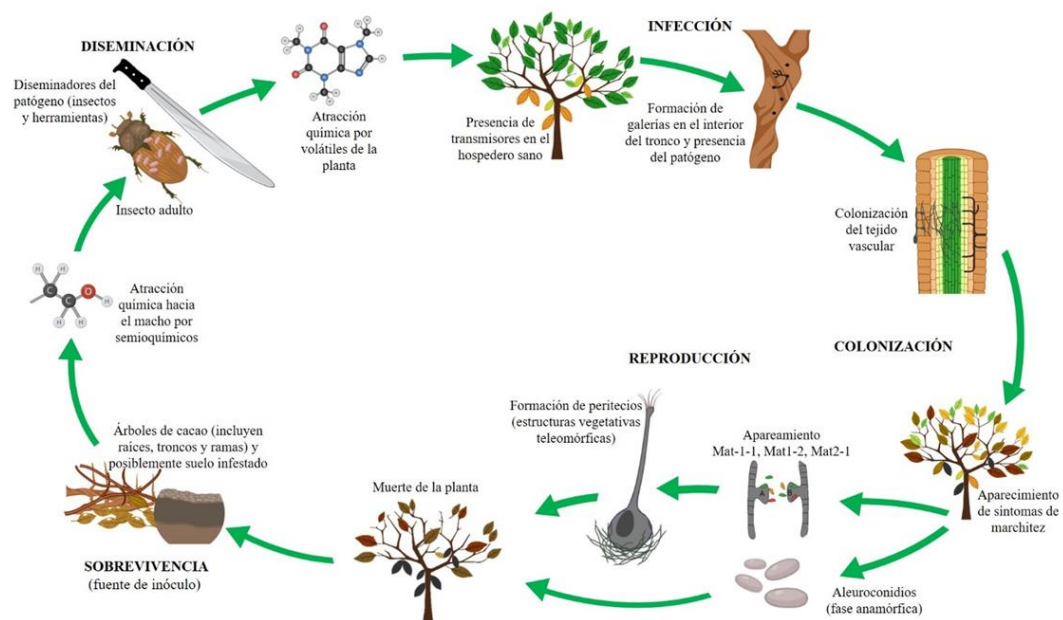


Figura 3. Ciclo de Mal del machete causado por *Ceratocystis cacaofunesta* en árboles de cacao.

Infección

Ceratocystis cacaofunesta (como todas las especies de *Ceratocystis*) no forma estructuras especializadas de penetración como apresorios o haustorios. Las raíces de árboles infectados de cacao con *C. cacaofunesta* muestran necrosis, lo que indicaría que este tejido es un punto de infección (Cabrera et al., 2016). De hecho, aleuroconidios transmitidos por el suelo a partir de raíces de árboles vecinos infectados (Figura 3) podrían infectar tejidos subterráneos de árboles sanos (Harrington, 2009). El hongo también puede penetrar el árbol de cacao a través de herramientas infectadas como el machete utilizadas durante la cosecha, o por heridas provocadas por algunos insectos (Santos et al., 2013).

Colonización

Algunas especies como *C. fimbriata* muestran dos etapas de colonización, una biotrofa y otra necrótrofa en tejidos vegetales (Sun et al., 2020). De hecho, en inoculaciones sin heridas en papa dulce se ha observado que la fase biotrófica se puede dar en inoculaciones sin heridas en hojas y tallos, con hifas invasoras tanto a nivel inter como intracelular, encontrándose esta última dentro de las células epidérmicas foliares sanas. Después de dicha etapa puede observarse una fase necrótrofica con presencia de muerte celular en hojas y venas infectadas. *Ceratocystis* spp. son patógenos colonizadores del xilema, siendo estos tejidos la primordial vía de infección (Harrington, 2000; Mora-Silva et al. 2015). A medida que el patógeno infecta de forma transversal los tejidos (Figura 3) a través de los vasos del xilema (Harrington, 2009; Santos et al., 2013), la planta de cacao puede presentar síntomas como marchitamiento tenue y clorosis (amarillamiento foliar). Sin embargo, la colonización puede ser diferente entre genotipos de cacao. Por ejemplo, tallos de genotipos resistentes a Mal del machete como el TSH1188 presenta poca colonización fúngica y una gran cantidad

de conidios sin germinar, mientras que se observa una liberación de ascosporas y una intensa colonización solo se observan en genotipos susceptibles como el CCN-51 (Santos et al., 2013). Estas diferencias se deben a un sistema de señalización rápido y mecanismos de defensa activados en las plantas resistentes (Mora-Ocampo et al., 2021).

A causa del intenso avance de la colonización en los tejidos por *C. cacaofunesta*, puede ser observado decoloración del tejido vascular, especialmente en plantas con marchitamiento, debido a una obstrucción de las células parenquimatosas que rodean los vasos de la xilema (Santos et al., 2013). Después del apareamiento de los primeros síntomas, la planta puede morir súbitamente entre 10 y 30 días después (Cabrera et al., 2016). Sin embargo, el período de colonización puede ser largo (entre 15 y 18 meses), pero una vez que la planta presenta los síntomas, esta muere repentinamente (Silva et al., 2012). Las hojas totalmente afectadas (muertas) por la enfermedad, pueden pasar adheridas a la planta (Figura 3) por mucho tiempo (Cabrera et al., 2016). Incluso, este síntoma hace que se lo diferencie de otros causados por fitopatógenos como *L. theobromae* (Moreira-Morrillo et al., 2021).

Reproducción

Al igual que otras especies del género *Ceratocystis*, *C. cacaofunesta* tiene un sistema de tipo de apareamiento bipolar (Harrington & McNew, 1997), a pesar de ser hongos homotálicos por el mecanismo de conmutación de acoplamiento unidireccional (Wallenius, 1960), sucediendo esto solo en aislados Mat-2 (Harrington & McNew, 1997). Recientemente, un análisis genómico mostró que el *loci* Mat-1 de *C. fimbriata* comprenden tres genes (*Mat-1-1*, *Mat1-2* y *Mat2-1*) con sus respectivos dominios similar a otros genes MAT de Ascomycota (Cabrera et al. 2016; Wilken et al. 2014).

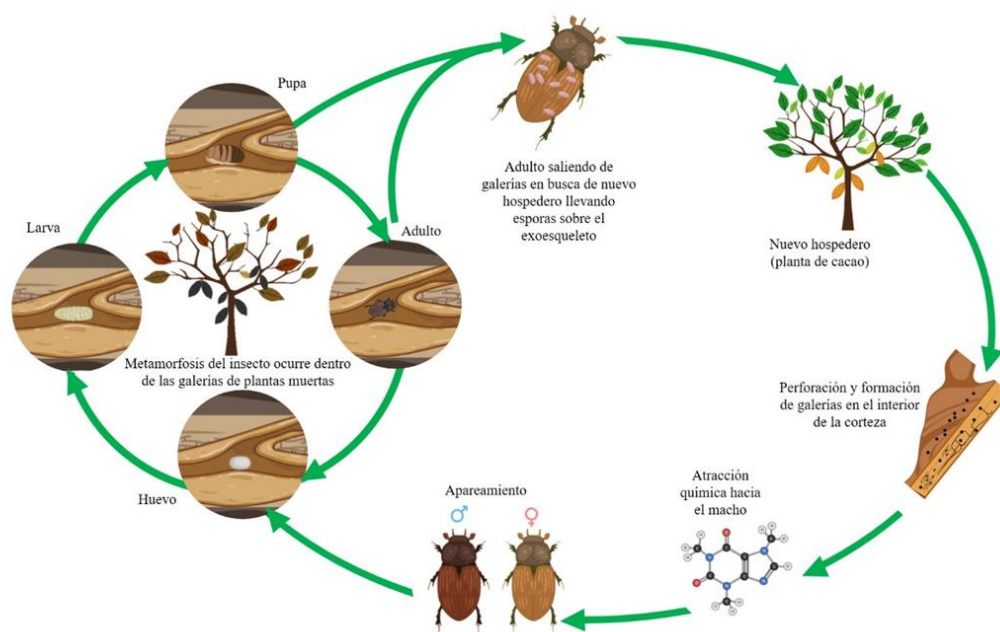


Figura 4. Ciclo de *Xyleborus ferrugineus* y su interacción con *Ceratocystis cacaofunesta* en el desarrollo de Mal del machete en plantas de cacao.

Sin embargo, el *loci* MAT de *C. fimbriata* exhibe una atípica organización con reordenamientos genéticos en la posición de genes individuales. Finalmente, *C. cacaofunesta* presenta un crecimiento óptimo cuando la temperatura oscila entre 18 y 28 °C, pudiendo producir ascosporas y micelio dentro del huésped, o aleuriocnidios en diferentes ambientes adversos como el suelo o los residuos vegetales (Syazwan et al., 2021).

4. Interacción vector–*Ceratocystis cacaofunesta* y árbol huésped

La aparición de insectos no son eventos aislados, realmente ellos responden a su acelerado crecimiento poblacional debido a densas poblaciones de huéspedes con limitadas capacidades defensivas, que convergen en una mayor afectación en la sanidad y productividad de las plantaciones a largo plazo junto a fitopatógenos (Schwalter & Filip, 1993). Inicialmente los insectos seleccionan a sus huéspedes con base en su compatibilidad bioquímica. No obstante, las plantas pueden presentar mecanismos de defensa al ataque de fitopatógenos, defoliadores, barrenadores etc., pero esta defensa está limitada a la disponibilidad de recursos y prioridades metabólicas de la planta (Bidart-Bouzat & Imeh-Nathaniel, 2008).

Según varios estudios, *X. ferrugineus* sería el principal vector conocido de *C. cacaofunesta*, volviéndose importante conocer y comprender la interacción entre el vector y el hongo. Probablemente la predisposición genética de algunos de los clones de cacao impulse su infección por el fitopatógeno (Sanches et al., 2008). Se sugiere también que químicos producidos en la corteza de huéspedes como defensa a depredadores, promueven la respuesta inductiva de otros escolítidos potenciales vectores de enfermedades como *Xylosandrus compactus* (Delgado & Couturier, 2017), varias especies de

Hypothenemus spp., *Cryptocarenum* spp., *Xyleborus* spp., *Coptoborus* spp., entre otros (Borden, 1997; Gillette & Fettig, 2021; Gitau et al., 2013; Pérez-De La Cruz et al., 2009; Pureswaran & Sullivan, 2012; Schiebe et al., 2011). Por ejemplo, ciertas estrategias defensivas atribuidas a compuestos específicos de la corteza se asocian negativamente con la probabilidad de infección (Cale et al., 2015).

Observaciones realizadas en Uganda en plantaciones agroforestales con café y cacao, sugieren que el barrenador de ramas (*Xylosandrus compactus*, Eichhoff, 1875) selecciona mayoritariamente árboles del segundo cultivo probablemente atraído por señales semioquímicas específicas emitidas por los árboles (Egonyu et al., 2017). Contrariamente, también se ha podido determinar que compuestos nitrogenados alcaloides como la cafeína producida en los cafetos y cacaoteros, tiene potentes efectos sobre la fisiología de depredadores, siendo tóxica para algunas especies de insectos y hongos (Freeman & Beattie, 2008). De cualquier manera, estos compuestos pueden atraer depredadores e incluso estimular la oviposición de insectos plagas como *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville, 1842) e *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867; Acevedo, 2020; Magalhães et al., 2008). Estos estudios parecen indicar que ciertos compuestos producidos por árboles de cacao como disuasivos para plagas, podrían ser señales químicas que *X. ferrugineus* identifica para seleccionar los árboles viables donde hospedarse, reproducirse y posteriormente dispersar patógenos como *C. cacaofunesta* hasta árboles sanos (Dickens et al., 1992; Doughari, 2015; Jactel et al., 2001; Reddy & Guerrero, 2004).

5. Características de *Xyleborus ferrugineus*

Todas las características y rasgos presentados sobre machos (♂) y hembras (♀) de *X. ferrugineus* en este

ítem, fueron obtenidos de **Beeman & Norris (1977)**, **Gomez et al. (2018)**, **Kingsolver & Norris (1977)** y **Rabaglia (2005)**. De forma general, los machos adultos haploides de *X. ferrugineus* son en promedio 0,535 mm menores en comparación a hembras diploides. En ambos sexos los élitros son pequeños, pero la longitud del pronoto en los machos es mayor que el de las hembras. En los apéndices de la cabeza se observan marcadas diferencias, especialmente en el ojo compuesto, el palpo labial y la sensilla del club de la antena. Las piezas bucales son típicamente escoltinas, con mandíbulas fuertemente esclerotizadas, aplanadas longitudinalmente y terminando distalmente como dos lóbulos romos. En ambos sexos, visto frontalmente las mandíbulas se muestran cerradas en relación con el labrum dorsalmente y se unen las sensillas cerca del margen frontal del labrum, y sus puntas distales se acercan o tocan las mandíbulas. El maxilar tiene un gran estribo rectangular, una lacinia delimitada por una densa fila de sensillas engrosadas y un palpo de tres segmentos. Puede ser encontrada una única diferencia realmente obvia en las piezas bucales entre machos y hembras adultos que está en el palpo labial de tres segmentos. En las hembras el primer segmento (proximal) tiene dos sensilla frontal ventral, y en los machos este segmento es relativamente menor que el de la hembra. Las antenas de los dos sexos son típicamente cilíndricas y consisten en un escapo relativamente largo, un pedicelo en forma de copa, tres (♂) o cuatro (♀) flagelos ahusados y un gran club terminal. Hay aproximadamente un 30% más de sensilla en el extremo del club de la hembra, comparado al macho.

Las diferencias morfológicas del pronoto entre ♂ y ♀ son el gran cuerno pronotal anterior (0,06 mm de largo) y la concavidad pronunciada directamente en el dorso-posterior del macho, el eje largo de la cresta está orientado de forma concéntrica y paralelo al margen lateral-anterior del pronoto donde las setas se arquean alejándose del cuerpo, y las setas y crestas están uniformemente distribuidas sobre la mitad anterior del pronoto femenino. Tanto en ♂ y ♀ el protórax ventral, las coxas y patas protorácicas tienen una forma aproximadamente elipsoidal y se acumulan entre sí en la línea media ventral. Los patrones de setales en las coxas son bastante similares entre los sexos, alrededor del borde de cada coxa se pueden visualizar de 6 a 9 setas con púas que apuntan hacia atrás, y de 7 a 11 más largas a lo largo del borde anterior, las setas más largas son posteroventrales, los fémures de cada sexo son anchos y aplanados, las tibias son espatuladas y tienen una cresta de seis a ocho protuberancias prominentes a lo largo del borde antero-distal (**Kingsolver & Norris, 1977**).

6. *Xyleborus ferrugineus* en el desarrollo de Mal del machete en la corteza de árboles de cacao


La propagación de marchitez o muerte regresiva en diferentes especies vegetales incluyen diferentes interacciones entre *Ceratocystis* spp. y sus vectores quienes suelen ser insectos generalistas como nitidúlidos, curculiónidos (Scolytinae), moscas, ácaros, hormigas y termitas (**Roux & Wingfield, 2009**). Sin embargo, los vectores comúnmente documentados son escarabajos de la corteza (**Figura 4**).

Efectivamente, la diseminación de *C. cacaofunesta* está asociada principalmente con escarabajos de la especie *X. ferrugineus* previamente descrito. Este coleóptero perfora y se introduce en troncos de cacao llevando consigo esporas del fitopatógeno, induciendo posteriormente una infección en galerías construidas por el insecto y finalmente la muerte de la planta. El proceso inicia cuando las hembras vírgenes vuelan hacia árboles para seleccionar sitios de reproducción. Posteriormente, semioquímicos son emitidos (probablemente feromonas sexuales o de agregación, o inclusive volátiles del árbol hospedero) que atraen a los machos (**Kendra et al., 2011**). También muchas especies del género *Ceratocystis* pueden generar una vasta diversidad de aromas frutales, que podrían también interesar a los insectos vectores (**Baker Engelbrecht et al., 2004; Iton & Conway, 1961**). De hecho, las interacciones hongo-vector, representan la adaptación evolutiva donde el hongo produce escancias con características afrutadas atractivas para potenciales vectores, quienes pueden transportar las esporas y ampliar el rango de infestación de la enfermedad (**Soulioti et al., 2015**). Finalmente, las ramas muertas producto del efecto del hongo son utilizadas para la reproducción de los barrenadores (**Beaver et al., 1989**).

La asociación entre *C. fimbriata* y escarabajos nitidúlidos (**Figura 4**) sugiere que estos coleópteros recogen involuntariamente las esporas viscosas del hongo de entre las heridas abiertas de árboles infestados, transportándolas y dispersándolas a nuevas heridas para liberar su sabia fresca (**Teviotdale & Harper, 1991**). Los escarabajos de la corteza (escoltidos) son los principales agentes de transmisión a larga distancia que introducen el patógeno en árboles sanos (**Schmidt, 2006**). La mayoría de las especies de esta subfamilia son beneficiosos para ecosistemas forestales ya que aceleran la descomposición de la madera muerta. Sin embargo, varias especies pueden ser muy perjudiciales en plantaciones siendo vectores de hongos como *Ceratocystis* spp., cuando son atraídos por el olor a etanol que emite la madera verde o ramas frescas recién cortadas (**Smith & Hulcr, 2015**).

Los escarabajos de la corteza (Curculionidae: Scolytinae) pueden tener relaciones de comensalismo y/o mutualismo con especies de *Ceratocystis* (**Figura 4**) que incluyen interacciones semioquímicas entre hospederos y hospedantes (**Raffa et al., 2007**). No obstante, en la asociación escarabajo-hongo no debe excluirse el árbol huésped, ya que si este está vivo será sujeto a nuevos ataques, convirtiéndose en una relación antagónica en lugar de mutualista (**Beaver et al., 1989**). Los escoltidos seleccionan los árboles huéspedes entre paisajes complejos en constante cambio o en plantaciones, ubicando categorías apropiadas de edad y tamaño, entre un rango relativamente estrecho de condiciones fisiológicas (**Raffa et al., 2016**). La elección del árbol incorrecto con un sistema de defensa sofisticado (plantas resistentes), reduciría las posibilidades de reproducción de la especie e incluso la muerte del escarabajo (**Tittiger & Blomquist, 2017**). Cuando el árbol es atacado por escoltidos, éste se defiende produciendo compuestos bioquímicos que son detectados por otros individuos de escarabajos de la misma especie quienes son atraídos al árbol, incluso estos

insectos pueden diferenciar entre los productos químicos del árbol y las feromonas producidas por los escarabajos (Raffa et al., 2007). Para que *Ceratocystis* pueda continuar su dispersión, sus esporas pueden flotar libremente en el aire y contaminar los potenciales vectores (escarabajos escolítidos) quienes depositarán las esporas en el interior de árboles sanos, que son vectores ideales debido a su comportamiento reproductivo (Bell & Mace, 1981).

Luego que los escarabajos  depositan sus huevos en el árbol elegido, de estos cuerpos eclosionan las larvas que excavan perpendicular al huevo, alimentándose del floema y formando nuevas galerías que terminan en cámaras donde las pupas completan su desarrollo (Smith & Hulcr, 2015; Kirkendall et al., 2015). Posteriormente, los adultos que emergen de los árboles enfermos o incluso muertos inician su viaje desde el xilema formando nuevos agujeros, o incluso utilizando viejos orificios que fueron creados por hembras para ovipositar al inicio de parasitismo (Gibbs, 1978). Debido a que las pegajosas esporas se encuentran en las cámaras pupales, al emerger los adultos del árbol huésped estos también se contaminan y continúan con la dispersión del hongo a nuevas plantas, ya que el hábito de los escarabajos adultos jóvenes de buscar árboles saludables para alimentarse (Bell & Mace, 1981). En nuevos árboles las esporas se desprenden del escarabajo durante el forrajeo y entran directamente en los vasos del xilema.

7. Control de Mal del machete con semioquímicos

El análisis químico de los sustratos de madera en diferentes tipos de plantaciones de importancia agrícola, han proporcionado evidencias del uso de varios semioquímicos atrayentes identificados principalmente de plantas hospederas. Los volátiles de la madera resultan más atractivos para especies insectiles como *X. glabratus*, vector de enfermedades fúngicas en árboles de aguacate (Kendra et al., 2011), así como para el control del marchitamiento en laurel que afecta miles de árboles en Norteamérica. Esta enfermedad ha matado más de 300 millones de bayas rojas y ha causado impactos ecológicos en todo el paisaje. Los escarabajos vectores de esta enfermedad responden fuertemente a los olores producidos por los árboles, además se han identificado otros compuestos que pueden usarse para atrapar a los escarabajos (Martini et al., 2015). Estas estrategias de control se pueden utilizar para desarrollar un sistema de "empujar y tirar", para el manejo de enfermedades fúngicas transmitidas por escarabajos en sistemas naturales o agrícolas como el de cacao.

8. Efectos a largo plazo

Las investigaciones de *Ceratocystis* spp se enfocan principalmente en el estudio de los efectos directos e inmediatos sobre las plantaciones de monocultivos. Sin embargo, poco se menciona de las secuelas o efectos a largo plazo, ocasionados por la infección del hongo. La mayoría de los árboles atacados por *Ceratocystis* mueren en su primer año posterior a la infección. Algunos síntomas pueden limitarse a una sección del árbol previamente infectada, manteniéndose el fitopatógeno en el árbol sin matarlo. Esto es particularmente problemático, especialmente para la comercialización de especies maderables

de importancia económica en Europa y Estados Unidos, ya que la madera presenta canchales que disminuyen su valor comercial (Bell & Mace, 1981).

Las evidencias proporcionadas en diferentes investigaciones sugieren que la incidencia de *Ceratocystis* spp., la asociación con insectos y su capacidad para infectar heridas, plantea importantes limitaciones a las plantaciones comerciales que requieren una cuidadosa selección y reproducción de especies vegetales resistentes o tolerantes al fitopatógeno. De no desarrollar estos genotipos en cultivos como cacao, la infección producida por *C. cacaofunesta* afectarían directamente la producción de mazorcas. Además, las heridas abiertas pueden servir como reservorios de insectos vectores menos activos que pueden ser precursores de otras enfermedades (Roux & Wingfield, 2009). En este sentido es importante considerar los factores ambientales y económicos en función de la biología del huésped y el comportamiento del fitopatógeno.

9. Conclusiones y perspectivas

A pesar de existir genotipos resistentes o tolerantes de cacao a Mal del machete, muchos de los genotipos establecidos en monocultivos presentan susceptibilidad a esta enfermedad como, por ejemplo, el CCN-51. El hongo *C. cacaofunesta* causante de la enfermedad puede ser transmitido por el escoltido *X. ferrugineus*, o incluso ser asociado con otros potenciales vectores. Emerge la necesidad de gestionar de manera efectiva el Mal del machete y sus impactos económicos negativos: (1) El género *Ceratocystis* es un complejo de especies crípticas al estar formado por diferentes especies definidas principalmente por el origen geográfico y los linajes asociados al huésped. Nuevas investigaciones deberían direccionarse en identificar claramente las especies de *Ceratocystis* y establecer las diferencias potencialmente importantes entre ellas. (2) Las interacciones entre *C. cacaofunesta* y vectores, las condiciones de monocultivo, y la fisiología y bioquímica de los árboles, pueden afectar de forma diferente la dispersión de las esporas del hongo. La falta de interpretación de los resultados en este contexto podría dificultar el progreso en la comprensión y el manejo eficaz de la enfermedad, por lo que se deberían realizar esfuerzos que contribuyan a una mejor comprensión de cada una de etapas de la enfermedad en el cultivo de cacao. (3) Se conoce muy poco de la ecología del escoltido *X. ferrugineus*, esto a pesar de ser un factor clave de la enfermedad. De esta manera, las futuras investigaciones deberían centrarse en la comprensión del ciclo de vida del escarabajo. (4) Nuestra revisión bibliográfica sugiere que factores ambientales, climáticos y bioquímicos de la corteza de árboles de cacao podrían ser una clave destacable para iniciar o limitar el ciclo de parasitismo, y posterior transmisión de *C. cacaofunesta* por vectores entre otros árboles de cacao sanos, lo cual justificaría ampliamente la necesidad de generar estudios en el campo de la ecología química del hongo-vector-árbol.

ORCID

A. Paladines-Rezabala  <https://orcid.org/0000-0003-4459-3699>

A. A. Moreira-Morrillo  <https://orcid.org/0000-0003-4060-3044>

A. E. Mieleles  <https://orcid.org/0000-0003-3299-0793>

F. R. Garcés-Fiallos  <https://orcid.org/0000-0002-1795-4439>

Referencias bibliográficas

- Acevedo, F. E. (2020). *Ecología química de interacciones entre plantas, insectos y controladores naturales de plagas herbívoras*. In P. Benavides & C. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano*. Cenicafé. 106-141.
- Ambrosio, A. B., do Nascimento, L. C., Oliveira, B. v., L Teixeira, P. J. P., Tiburcio, R. A., Toledo Thomazella, D. P., et al. (2013). Global analyses of *Ceratocystis cacaofunesta* mitochondria: From genome to proteome. *BMC Genomics*, 14(1), 1–16.
- Ammar E.D. (1994) Propagative Transmission of Plant and Animal Viruses by Insects: Factors Affecting Vector Specificity and Competence. In: Harris K.F. (eds) *Advances in Disease Vector Research*. *Advances in Disease Vector Research*, vol 10. Springer, New York, NY. 289–331.
- Amores, F. (1999). *La dificultad para establecer el rumbo tecnológico que han limitado el impacto económico de la investigación de cacao durante los últimos 50 años Quito-Ecuador*. Tesis de maestría. Universidad Internacional SEK pág. 188.
- Beaver, R., Wilding, N., Collins, N., Hammond, P., & Weber, J. (1989). *Insect-fungus interaction*. Academic Press, London. pp 121-143.
- Beeman, S. L., & Norris, D. M. (1977). Embryogenesis of *Xyleborus ferrugineus* (Fabr.) (Coleoptera, Scolytidae). II. Developmental rates of male and female embryos. *Journal of Morphology*, 152(2), 221–227.
- Bell, A. A., & Mace, M. E. (1981). Biochemistry and Physiology of Resistance. In M. E. Mace, A. A. Bell, & C. H. Beckman (Eds.), *Fungal Wilt Diseases of Plants*. Academic Press. 431–486.
- Bidart-Bouzat, M. G., & Imeh-Nathaniel, A. (2008). Global change effects on plant chemical defenses against insect herbivores. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(11), 1339–1354.
- Boddy, L. (2016). Pathogens of Autotrophs. In S. C. Watkinson, L. Boddy, & N. P. Money (Eds.), *The Fungi* (3.a ed., pp. 245–292). Academic Press.
- Borden, J. H. (1997) Disruption of Semiochemical-Mediated Aggregation in Bark Beetles. En: Cardé R.T., Minks A.K. (eds) *Insect Pheromone Research*. Springer, Boston, MA. 421-438.
- Brown, J. K. (2016). *Vector-mediated transmission of plant pathogens*. Am Phytopath Society.
- Cabrera, O. G., Molano, E. P. L., José, J., Álvarez, J. C., & Pereira, G. A. G. (2016) *Ceratocystis Wilt Pathogens: History and Biology-Highlighting C. cacaofunesta, the Causal Agent of Wilt Disease of Cacao*. In: Bailey B., Meinhardt L. (eds) *Cacao Diseases*. Springer, Cham. 383-428.
- Cale, J. A., Teale, S. A., Johnston, M. T., Boyer, G. L., Perri, K. A., & Castello, J. D. (2015). New ecological and physiological dimensions of beech bark disease development in aftermath forests. *Forest Ecology and Management*, 336, 99–108.
- Cedeño-Moreira, Á. V., Romero-Meza, R. F., Auhing-Arcos, J. A., Mendoza-León, A. F., Abasolo-Pacheco, F., & Canchignia-Martínez, H. F. (2020). Caracterización de *Phytophthora* spp. y aplicación de rizobacterias con potencial en biocontrol de la enfermedad de la mazorca negra en *Theobroma cacao* variedad CCN-51. *Scientia Agropecuaria*, 11(4), 503-512.
- Crone, L. J. (1962). *Symptoms, spread, and control of canker stain of Plane trees*. PhD Thesis. New Brunswick, New Jersey, USA. Rutgers University.
- de Beer, Z. W., Seifert, K. A., & Wingfield, M. J. (2013). A nomenclator for ophiostomatoid genera and species in the *Ophiostomatales* and *Microascales*. *CBS Biodiversity Series*, 12, 245–322.
- de Oliveira, B. F., Silva, S., & Damaceno, V. O. (2009). Identification of resistance source to *Ceratocystis* wilt in cacao seedlings. *Agrotropica*, 21(1) p. 83-88.
- Delgado, C., & Couturier, G. (2017). Primer registro de *Xylosandrus compactus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) sobre cacao en Perú. *Revista Colombiana de Entomología*, 43(1), 121–124.
- Delgado, R., & Suárez, C. (2003). Diferencias em agressividade entre aislamientos de *Ceratocystis fimbriata* de Ecuador y Brasil en cacao. *XII Seminario Nacional de Sanidad Vegetal*, 12.
- Desrosiers, R. (1957). *Developments in the control of witches' broom, monilia pod rot and ceratostomella diseases of cacao*. Conferencia Interamericana de Cacao. Bahía (Brasil). May 1956.
- Dickens, J. C., Billings, R. F., & Payne, T. L. (1992). Green leaf volatiles interrupt aggregation pheromone response in bark beetles infesting southern pines. *Experientia*, 48(5), 523–524.
- Doughari, J. (2015). An overview of plant immunity. *Plant Pathology & Microbiology*, 6(11), 322.
- Edmonds, R. L., Hawk, G. M., Long, J. N., Franklin, J. F., Emmingham, W. H., et al. (1982). *Analysis of coniferous forest ecosystems in the western United States*. US/IBP Synthesis Ser 14. Stroudsburg, PA: Hutchinson Ross Publishing Co. 419 p.
- Egonyu, J. P., Baguma, J., Ogari, I., Ahumuza, G., & Ddumba, G. (2017). Host preference by the twig borer *Xylosandrus compactus* (Coleoptera: Scolytidae) and simulated influence of sha-de trees on its populations. *International Journal of Tropical Insect Science*, 37, 183–188.
- Engelbrecht, C. J., Harrington, T. C., & Alfenas, A. (2007). *Ceratocystis* wilt of cacao - a disease of increasing importance. *Phytopathology*, 97(12), 1648–1649.
- Engelbrecht, C. J., & Harrington, T. C. (2005). Intersterility, morphology and taxonomy of *Ceratocystis fimbriata* on sweet potato, cacao and sycamore. *Mycologia*, 97(1), 57–69.
- Engelbrecht, C. J., Harrington, T. C., Steimel, J., & Capretti, P. (2004). Genetic variation in eastern North American and putatively introduced populations of *Ceratocystis fimbriata* f. *platani*. *Molecular Ecology*, 13(10), 2995–3005.
- Faccoli, M., & Santini, A. (2016). Dutch Elm Disease and Elm Bark Beetles: Pathogen–Insect Interaction. In Brown, J. K. (Ed.) *Vector-mediated transmission of plant pathogens*. American Phytopathology Society. 73–86.
- Franco, F. P., Túler, A. C., Gallan, D. Z., Gonçalves, F. G., Favaris, A. P., Peñafior, M. F. G. V., Leal, W. S., Moura, D. S., Bento, J. M. S., & Silva-Filho, M. C. (2021). Fungal phytopathogen modulates plant and insect responses to promote its dissemination. *The ISME Journal*, 15, 3522–3533.
- Freeman, B. C., & Beattie, G. A. (2008). An overview of plant defenses against pathogens and herbivores. *The Plant Health Instructor*.
- Gibbs, J. N. (1978). Intercontinental epidemiology of Dutch elm disease. *Annual Review of Phytopathology*, 16(1), 287–307.
- Gillette, N. E., & Fettig, C. J. (2021). Semiochemicals for bark beetle (Coleoptera: Curculionidae) management in western North America: where do we go from here? *The Canadian Entomologist*, 153(1), 121–135.
- Gitau, C. W., Bashford, R., Carnegie, A. J., & Gurr, G. M. (2013). A review of semiochemicals associated with bark beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) pests of coniferous trees: A focus on beetle interactions with other pests and their associates. *Forest Ecology and Management*, 297, 1–14.
- Goitia, W., & Rosales, C. J. (2001). Relación entre la incidencia de escolitidos y la necrosis del cacao en Aragua, Venezuela. *Manejo Integrado de Plagas*, 62(4), 65–71.
- Gomez, D. F., Rabaglia, R. J., Fairbanks, K. E. O., & Hulcr, J. (2018). North American *Xyleborini* north of Mexico: A review and key to genera and species (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *ZooKeys*, 768, 19.
- Grohs, H., & Grumiller, J. (2021). *Alles auf der Schokoladenseite? Nachhaltigkeit in der globalen und österreichischen Kakao- und Schokoladenwertschöpfungskette*.
- Halsted, B. D. (1890). Some fungous diseases of the sweet potato. *The Black Rot.*, 76, 7–14.
- Harrington, T. C. (2000). Host specialization and speciation in the American wilt pathogen. *Fitopatologia Brasileira*, 25, 262–263.
- Harrington, T. C. (2009). The genus *Ceratocystis*. Where does the oak wilt fungus fit? *Proceedings of the 2nd National Oak Wilt Symposium*, 166, 21e35.
- Harrington, T. C., & McNew, D. L. (1997). Self-fertility and unidirectional mating-type switching in *Ceratocystis coeruleus*, a filamentous ascomycete. *Current Genetics*, 32(1), 52–59.
- Hayasaka, D., Kuwayama, N., Takeo, A., Ishida, T., Mano, H., et al. (2015). Different acute toxicity of fipronil baits on invasive *Linepithema humile* supercolonies and some non-target ground arthropods. *Ecotoxicology*, 24(6), 1221–1228.
- Hinds, T. E. (1972). Insect transmission of *Ceratocystis* species associated with aspen cankers. *Phytopathology*, 62(2), 221–225.
- Hogenhout, S. A., Ammar, E.-D., Whitfield, A. E., & Redinbaugh, M. G. (2008). Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 46, 327–359.
- ICCO. (2021). *Quarterly bulletin of cocoa statistics, vol XLVII, no 2, Cocoa year 2020/2021*.
- INEC. (2021). Encuesta de Superficie y Producción Agropecuaria Continua 2020. INEC Ecuador.

- Iton, E. F., & Conway, G. E. (1961). Studies on a wilt disease of Cacao at River Estate. II. Some aspects of wind transmission.
- 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(3), 197–207.
- Johnson, J. A., Harrington, T. C., & Engelbrecht, C. J. B. (2005). Phylogeny and taxonomy of the North American clade of the *Ceratocystis fimbriata* complex. *Mycologia*, 97(5), 1067–1092.
- Juzwik, J., Appel, D. N., MacDonald, W. L., & Burks, S. (2011). Challenges and successes in managing oak wilt in the United States. *Plant Disease*, 95(8), 888–900.
- Kendra, P. E., Montgomery, W. S., Niogret, J., Peña, J. E., Capinera, J. L., et al. (2011). Attraction of the redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*, to avocado, lychee, and essential oil lures. *Journal of Chemical Ecology*, 37(9), 932–942.
- Kendra, P. E., Tabanca, N., Cruz, L. F., Menocal, O., Schnell, E. Q., & Carrillo, D. (2022). Volatile emissions and relative attraction of the fungal symbionts of tea shot hole borer (Coleoptera: Curculionidae). *Biomolecules*, 12(1), 97.
- Kingsolver, J. G., & Norris, D. M. (1977). External morphology of *Xyleborus ferrugineus* (Fabr.) (Coleoptera: Scolytidae). I. Head and prothorax of adult males and females. *Journal of Morphology*, 154(1), 147–156.
- Kirkendall, L. R., Biedermann, P. H. W., & Jordal, B. H. (2015). Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In *Bark beetles* (pp. 85–156). Elsevier.
- Magalhães, S. T. V., Guedes, R. N. C., Demuner, A. J., & Lima, E. R. (2008). Effect of coffee alkaloids and phenolics on egg-laying by the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella*. *Bulletin of Entomological Research*, 98(5), 483–489.
- Marelli, J. P., Guest, D., Bailey, B. A., Evans, H. C., Brown, J. K., Junaid, M., Barreto, R. W., Lisboa, D. O. & Puig, A. S. (2019). Chocolate under threat from old and new cacao diseases. *Phytopathology*, 109(8), 1331–1343.
- Marín, M., Castro, B., Gaitan, A., Preisig, O., Wingfield, B. D., & Wingfield, M. J. (2003). Relationships of *Ceratocystis fimbriata* isolates from Colombian coffee-growing regions based on molecular data and pathogenicity. *Journal of Phytopathology*, 151(7–8), 395–405.
- Marín, M., & Wingfield, M. J. (2006). A review of *Ceratocystis sensu stricto* with special reference to the species complexes *C. coerulescens* and *C. fimbriata*. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 59(1), 3045–3375.
- Martini, X., Hughes, M. A., Smith, J. A., & Stelinski, L. L. (2015). Attraction of redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*, to leaf volatiles of its host plants in North America. *Journal of Chemical Ecology*, 41(7), 613–621.
- Mora-Ocampo, I. Y., Pirovani, C. P., Luz, E. D. M. N., Rêgo, A. P. B., Silva, E., Rhodes-Valbuena, M., & Corrêa, R. X. (2021). *Ceratocystis cacaofunesta* differentially modulates the proteome in xylem-enriched tissue of cocoa genotypes with contrasting resistance to *Ceratocystis* wilt. *Plant*, 254(5), 1–29.
- Mora-Silva, W., Garcés-Fiallos, F. R., Suarez-Capello, C., Belezaca-Pinargote, C. E., Cedeño-Loja, P., & Vallejo, E. (2015). Factors influencing in the response of *Schizolobium parahybum* (Vell) Blake to *Ceratocystis paradoxa* and *C. moniliformis*. *Phyton, International Journal of Experimental Botany*, 84(1), 120–127.
- Moreira-Morrillo, A. A., Cedeño-Moreira, Ángel V., Canchignia-Martínez, F., & Garcés-Fiallos, F. R. (2021). *Lasiodiplodia theobromae* (Pat.) Griffon & Maul [(sin.) *Botryodiplodia theobromae* Pat] en el cultivo de cacao: síntomas, ciclo biológico y estrategias de manejo. *Scientia Agropecuaria*, 12(4), 653–662.
- Ng, J. C. K., & Zhou, J. S. (2015). Insect vector–plant virus interactions associated with non-circulative, semi-persistent transmission: current perspectives and future challenges. *Current Opinion in Virology*, 15, 48–55.
- Pérez-De La Cruz, M., Equihua-Martínez, A., Romero-Nápoles, J., Sánchez-Soto, S., García-López, E., et al. (2009). Escolítidos (Coleoptera: Scolytidae) asociados al agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Neotropical Entomology*, 38(5), 602–609.
- Ploetz, R. C. (2007). Cacao diseases: important threats to chocolate production worldwide. *Phytopathology*, 97(12), 1634–1639.
- Pureswaran, D. S., & Sullivan, B. T. (2012). Semiochemical emission from individual galleries of the southern pine beetle, (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), attacking standing trees. *Journal of Economic Entomology*, 105(1), 140–148.
- Rabaglia, R. J. (2005). The validity of *Xyleborus impressus* Eichhoff (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) as distinct from *Xyleborus ferrugineus* (Fabricius). *The Coleopterists Bulletin*, 59(2), 261–266.
- Raffa, K. F., Hobson, K. R., LaFontaine, S., & Aukema, B. H. (2007). Can chemical communication be cryptic? Adaptations by herbivores to natural enemies exploiting prey semiochemistry. *Oecologia*, 153(4), 1009–1019.
- Raffa, K. F., Andersson, M. N., & Schlyter, F. (2016). Host Selection by Bark Beetles: Playing the Odds in a High-Stakes Game. In C. Tittiger & C. J. Blomquist (Eds.), *Advances in Insect Physiology* (Vol. 50). Academic Press. 1–74.
- Reddy, G. V. P., & Guerrero, A. (2004). Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in Plant Science*, 9(5), 253–261.
- Rorer, J. B. (1918). *Enfermedades y plagas del cacao en el Ecuador y métodos modernos apropiados al cultivo del cacao*. Informe presentado al presidente y miembros de la Asociación de Agricultores del Ecuador.
- Roux, J., & Wingfield, M. J. (2009). *Ceratocystis* species: emerging pathogens of non-native plantation *Eucalyptus* and *Acacia* species. *Southern Forests: A J. of Forest Science*, 71, 115–120.
- Sanches, C. L., Pinto, L. R., Pomella, A. W., Silva, S., & Loguerio, L. (2008). Assessment of resistance to *Ceratocystis cacaofunesta* in cacao genotypes. *European Journal of Plant Pathology*, 122(4), 517–528.
- Santos, R. M. F., Silva, S. D. V. M., Sena, K., Micheli, F., & Gramacho, K. P. (2013). Kinetics and histopathology of the Cacao-*Ceratocystis cacaofunesta* interaction. *Trop. Plant Biol.*, 6, 37–45.
- Schiebe, C., Blaženc, M., Jakuš, R., Unelius, C. R., & Schlyter, F. (2011). Semiochemical diversity diverts bark beetle attacks from Norway spruce edges. *Journal of Applied Entomology*, 135, 726–737.
- Schmidt, O. (2006). *Wood and Tree Fungi, Biology, Damage, Protection, and Use* (1a ed.). Springer Publishing. Berlin, Heidelberg. 336 p.
- Schowalter, T. D., & Filip, G. M. (1993). Bark beetle-pathogen-conifer interactions: an overview. In *Beele-Pathogen Interactions in Conifer Forests*. Academic Press Ltd., London, 3–22.
- Silva, S. D. V., Pinto, L. R., Oliveira, B. F., Damaceno, V. O., Pires, J. L., & Dias, C. T. D. S. (2012). Resistência de progênes de cacauero à murcha-de-*Ceratocystis*. *Tropical Plant Pathology*, 37(3), 191–195.
- Smith, S. M., & Hulcr, J. (2015). Scolytus and other Economically Important Bark and Ambrosia Beetles. In F. E. Vega & R. W. Hofstetter (Eds.), *Bark Beetles* (1st ed.). Elsevier. 495–531.
- Soulioti, N., Tsopeles, P., & Woodward, S. (2015). *Platypus cylindrus*, a vector of *Ceratocystis platani* in *Platanus orientalis* stands in Greece. *Forest Pathology*, 45(5), 367–372.
- Spatofora, J. W., & Blackwell, M. (1994). The polyphyletic origins of ophiostomatoid fungi. *Mycological Research*, 98(1), 1–9.
- Sun, Y., Li, M., Wang, Y., Li, L., Wang, M., et al. (2020). *Ceratocystis fimbriata* employs a unique infection strategy targeting peltate glandular trichomes of sweet potato (*Ipomoea batatas*) plants. *Phytopathology*, 110(12), 1923–1933.
- Syazwan, S. A., Mohd-Farid, A., Wan-Muhd-Azrul, W.-A., Syahmi, H. M., Zaki, A. M., Ong, S. P., & Mohamed, R. (2021). Survey, identification, and pathogenicity of *Ceratocystis fimbriata* complex associated with wilt disease on *Acacia mangium* in Malaysia. *Forests*, 12(12), 1782.
- Talboys, P. W. (1972). Resistance to vascular wilt fungi. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. *Biological Sciences*, 181(1064), 319–332.
- Teviotdale, B. L. (1991). Infection of pruning and small bark wounds in almond by *Ceratocystis fimbriata*. *Plant Disease*, 75(10), 1026.
- Tittiger, C., & Blomquist, G. J. (2017). Pheromone biosynthesis in bark beetles. *Current Opinion in Insect Science*, 24, 68–74.
- Wallenius, K. E. (1960). Observations on *Xyleborus* on cacao and methods of control. In *Conferencia Internacional de Cacao*, Palmira, Colombia, 1958. Bogotá, Colombia, Ministerio de Agricultura. Pp. 270–273.
- Wilken, P. M., Steenkamp, E. T., Wingfield, M. J., de Beer, Z. W., & Wingfield, B. D. (2014). DNA loss at the *Ceratocystis fimbriata* mating locus results in self-sterility. *PLoS One*, 9(3), e92180.
- Wingfield, M. J., Seifert, K. A., & Webber, J. F. (1993). *Ceratocystis and Ophiostoma: taxonomy, ecology, and pathogenicity*. American Phytopathological Society. 304 p.
- Wingfield, B. D., Wyk, M., Roos, H., & Wingfield, M. J. (2013). *Ceratocystis*: emerging evidence for discrete generic boundaries. *CBS Biodiversity Series*, 12, 57–64.