



BIODIVERSIDAD Y MANEJO DE PLAGAS
EN AGROECOSISTEMAS







MIGUEL ANGEL ALTIERI, PH. D.
CLARA INÉS NICHOLLS, PH. D.

BIODIVERSIDAD Y MANEJO DE PLAGAS EN AGROECOSISTEMAS



JUNTA DE ANDALUCÍA
CONSEJERÍA DE AGRICULTURA Y PESCA

Icaria  editorial
PERSPECTIVAS AGROECOLÓGICAS





El papel de este libro es 100% reciclado, es decir, procede de la recuperación y el reciclaje del papel ya utilizado. La fabricación y utilización de papel reciclado supone el ahorro de energía, agua y madera, y una menor emisión de sustancias contaminantes a los ríos y la atmósfera. De manera especial, la utilización de papel reciclado evita la tala de árboles para producir papel.

Título original: *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*, Haworth Press, Nueva York, 1994.

Traducido por el profesor Miguel Angel Altieri

Diseño de la cubierta: Adriana Fàbregas

© Miguel Angel Altieri, Ph.D y Clara Nicholls, Ph.D

© De esta edición
Icaria editorial, s.a.
Arc de Sant Cristòfol, 11-23
08003 Barcelona
www.icariaeditorial.com

ISBN: 978-84-7426-764-8
Depósito legal: B-25.656-2007

Fotocomposición: Text Gràfic

Impreso en Romanyà/Valls, s.a.
Verdaguer, 1, Capellades (Barcelona)

Todos los libros de esta colección están impresos en papel reciclado
Printed in Spain. Impreso en España. Prohibida la reproducción total o parcial

ÍNDICE

Prefacio 7

introducción 9

- I. El papel ecológico de la biodiversidad en la agricultura 13
 - Agroecosistemas tradicionales como modelos de fincas biodiversas 16
 - El papel ecológico de la biodiversidad 19
 - La naturaleza de la biodiversidad en los agroecosistemas 20
- II. Agroecología y manejo de plagas 27
 - La naturaleza de los hábitats agrícolas y su relación con el aumento de las plagas 27
 - Diversificación del cultivo y control biológico 34
- III. Diversidad vegetal y estabilidad de las poblaciones de insectos en los agroecosistemas 41
 - Teoría ecológica 41
 - Dilemas de la teoría 52
- IV. Manipulación de insectos mediante el manejo de malezas 59
 - Las malezas como origen de plagas de insectos en los agroecosistemas 60
 - El papel de las malezas en la ecología de enemigos naturales 62
 - Dinámica de insectos en sistemas de cultivo con diversidad de malezas 67
 - Analizando los efectos ecológicos de la diversidad de malezas 79
 - Consideraciones sobre el manejo de malezas en cultivos 82
- V. Manejo de insectos en sistemas de policultivos 89
 - Patrones de abundancia de insectos en policultivos 91
 - Tendencias de las poblaciones de fitófagos en policultivos 98
 - Caso 1: Policultivos de maíz y ataque de plagas 105
 - Caso 2: Policultivos de yuca e incidencia de plagas 107
 - Caso 3: Reducción de perforadores del tallo en África 109
 - Cubierta vegetal viva: un tipo especial de policultivo 109
 - Metodología para estudiar la dinámica de insectos en policultivos 112
 - Consideraciones sobre manejo 121

VI.	Ecología de insectos en huertos con cubierta vegetal	125
	Selección y manejo de cubiertas vegetales en huertos	130
	Caso 1: Huertos de manzanos en California	132
	Caso 2: Huertos de nogales en Georgia	136
	Caso 3: Cubiertas vegetales de verano en viñas	138
VII.	La influencia de los hábitats adyacentes a los cultivos sobre las poblaciones de insectos	143
	Los bordes del cultivo y las plagas de insectos	146
	Los límites del campo de cultivo y los enemigos naturales	147
	Diseño y manejo de los bordes	155
	Caso 1: Intercambio de artrópodos entre huertos de manzanos y bosques adyacentes	160
	Modificación de la vegetación en los bordes de los cultivos	165
	Caso 2: Corredores biológicos en viñas	167
	Caso 3. Manejo de franjas vegetales para aumentar depredadores	172
VIII.	La dinámica de plagas de insectos en sistemas agroforestales	177
	La influencia de los árboles en sistemas agroforestales sobre las plagas de insectos	178
	Diseño de sistemas agroforestales por analogía a la sucesión natural	182
	La necesidad de nuevas investigaciones	186
IX.	Diseño de agroecosistemas botánicamente diversos y resilientes a las plagas	189
	Los monocultivos y el fracaso de estrategias convencionales de control de plagas	189
	Hacia una agricultura sostenible	192
	Requisitos de los agroecosistemas sostenibles	194
	El diseño de agroecosistemas sanos	196
	Suelos sanos – plantas sanas	199
	Restauración de la diversidad en los sistemas agrícolas	202
	Aumento de la biodiversidad circundante	205
	Caso 1: Diversificación de un agroecosistema de cebolla en Michigan	207
	Caso 2: Un sistema de pequeña finca diversificada en Chile	210
	Conclusión	215
	Bibliografía	221
	Los autores	247

PREFACIO

La edición en español de este libro ha sido una tarea algo postergada, pero al fin cumplida, y es de especial interés en este momento en España y América Latina donde miles de agricultores que se convierten a sistemas ecológicos de manejo entran a depender de los servicios ecológicos de la biodiversidad en sus agroecosistemas.

Después de mucho debate sobre los méritos entomológicos de la diversificación, donde muchos autores e investigadores han sido cautelosos acerca de la universalidad de los efectos de la diversificación sobre las poblaciones de plagas y plantean la necesidad de más investigación en el tema, hoy en día hay un interés renovado sobre la manipulación del hábitat y la ecología de insectos. Esta reevaluación contemporánea del tema ha sido liderada por una nueva generación de científicos y agricultores ecológicos, y los resultados de la nueva investigación han conllevado a la creación de un nuevo consenso sobre los beneficios de la diversidad en la regulación de plagas.

A pesar de la evidencia científica, años atrás nos convencimos de que la biodiversidad no es sólo esencial para la regulación de plagas, sino que provee la base biológica para la sustentabilidad del agroecosistema. Hemos sido testigos de los beneficios de la diversidad en nuestras parcelas experimentales, pero más importante en cientos de campos de agricultores en California, Europa y América Latina. En esta última región, los agricultores tradicionales han utilizado por siglos la biodiversidad como componente clave en el diseño y manejo de sus sistemas integrados de producción. Cientos de ONG también han promovido la biodiversidad como base de un enfoque agroecológico destinado a estabilizar la productividad y conservar los recursos locales. Estas acciones han resultado en una mejor seguridad alimentaria, eliminación

del uso de agroquímicos y, como consecuencia, en una mejor calidad de vida de miles de familias rurales.

Este libro, lo hemos escrito no tanto como entomólogos, sino más bien como agroecólogos sensibles a las complejidades socioeconómicas y políticas de la agricultura. Esta evolución es natural ya que nuestra investigación en policultivos nos enfrentó a los desafíos del desarrollo rural en América Latina y a la poderosa estructura agraria de California. Esta evolución es necesaria ya que los problemas ambientales de la agricultura no son sólo ecológicos, sino que también son parte de un proceso social, económico y político. Poco a poco nos dimos cuenta de que las causas raíces de los problemas de plagas son inherentes a las características del sistema económico prevalente, que estimula el establecimiento de monocultivos especializados de larga escala, altamente dependientes de insumos externos y que peligrosamente simplifican los paisajes agrícolas tornando más vulnerables a los sistemas agrícolas homogéneos. Sólo rompiendo el monocultivo se podrán revertir los impactos ecológicos de la agricultura industrial. Este libro entrega las bases teóricas, metodológicas y prácticas para diseñar agroecosistemas biodiversos y autosuficientes. Es nuestra expectativa que los especialistas en manejo de plagas se tornarán más sensibles a las complejidades de la agricultura y que entenderán que los problemas de plagas no se pueden analizar separando los aspectos técnicos de las dimensiones socioeconómicas. Por el contrario, el paradigma agroecológico plantea que ambos deben ser analizados holísticamente. Sólo una comprensión más amplia puede asegurar que los beneficios de una agricultura diversificada se pueda expandir más allá de las ventajas entomológicas para incluir objetivos de equidad social, viabilidad económica y compatibilidad cultural.

Expresamos nuestros agradecimientos a cientos de agricultores de América Latina, Europa y California que nos han demostrado en forma práctica la importancia de la biodiversidad en el manejo de agroecosistemas sostenibles. Agradecemos a cientos de estudiantes y colegas profesores e investigadores que nos han dado ideas y también desafiado a llevar la teoría agroecológica a la práctica. Agradecemos también a todas las fundaciones y organizaciones que han apoyado nuestro trabajo.

Dedicamos este libro a nuestras familias y amigos, pero en especial a los agricultores ecológicos actuales y del futuro, esperando que los principios agroecológicos aquí vertidos los puedan utilizar para diseñar una agricultura biodiversa como base de la soberanía alimentaria y la justicia social.

INTRODUCCIÓN

La agricultura implica la simplificación de la biodiversidad natural y alcanza su forma más extrema en los monocultivos. El resultado final es la producción de un ecosistema artificial que requiere una constante intervención humana. En muchos de los casos, esta intervención consiste en la introducción de productos agroquímicos que, además de elevar temporalmente las producciones, dan lugar a numerosos costes ambientales y sociales indeseables (Altieri, 1987).

Conforme progresa la modernización agrícola, los principios ecológicos son continuamente ignorados o desestimados. En consecuencia, los agroecosistemas modernos son inestables. Los desequilibrios se manifiestan como brotes recurrentes de plagas y enfermedades en numerosos cultivos y en la salinización, erosión del suelo, contaminación de aguas, etc. El empeoramiento de los problemas de plagas y enfermedades se ha relacionado experimentalmente con la expansión de los monocultivos a expensas de la diversidad vegetal, la cual es un componente esencial del paisaje que proporciona servicios ecológicos claves para asegurar la protección de cultivos (Altieri y Letourneau, 1992). El 91% de los 1,5 billones de hectáreas de tierras cultivadas en el mundo están ocupadas por cultivos anuales, principalmente por monocultivos de trigo, arroz, maíz, algodón y soja. Uno de los principales problemas que derivan de la homogeneización de los sistemas agrícolas es un aumento de la vulnerabilidad de los cultivos a las plagas y enfermedades, que pueden ser devastadoras si afectan a un cultivo uniforme, especialmente en grandes extensiones. Para proteger estas cosechas en todo el mundo, se aplicaron en 1995 cerca de 4,7 millones de libras de pesticidas (1,2 millones de libras en Estados Unidos); cantidades que ha aumentado en los últimos diez años. En Estado Unidos, los costes sociales y am-

bientales asociados a estos niveles de pesticidas, se han estimado en 8 billones de dólares por año (Pimentel et al., 1980). Actualmente tales costes permanecen vigentes. Las pérdidas de las cosechas debido a las plagas y enfermedades siguen manteniéndose en un 30%, sin diferencia con respecto a hace treinta o cuarenta años. En California el uso de pesticidas aumentó de 161 a 212 millones de libras de ingrediente activo, a pesar de que se mantuvo constante el área de cultivo y que la investigación en Manejo Integrado de Plagas (MIP) está bastante avanzada (Liebman, 1997). Éstos son claros signos de que la estrategia del control de plagas y enfermedades basado en la utilización de pesticidas ha llegado a su límite. Es necesaria una estrategia alternativa basada en el uso de los principios ecológicos para aprovechar al máximo los beneficios de la biodiversidad en la agricultura.

Este libro analiza las bases ecológicas para el mantenimiento de la biodiversidad en la agricultura y el papel que ésta puede desempeñar en el restablecimiento del equilibrio ecológico de los agroecosistemas para poder conseguir una producción sostenible. La biodiversidad realiza una variedad de procesos renovables y de servicios ecológicos en los agroecosistemas; cuando éstos se pierden, los costes pueden ser significativos (Altieri, 1991b).

El libro se centra en las formas en que la biodiversidad puede contribuir al diseño de agroecosistemas estables. Se discuten los efectos de cultivos intercalados, cubierta vegetal, manejo de malezas y manipulación de la vegetación en los márgenes del cultivo. Se presta una considerable atención en conocer los efectos de estos sistemas, botánicamente diversos, sobre la densidad poblacional de las plagas y los mecanismos que subyacen en la reducción de las plagas en los policultivos. Esto es esencial para que el manejo de la vegetación pueda ser usado eficazmente como táctica de manejo de plagas con base ecológica (EBPM) en una agricultura sostenible.

Aunque las comunidades de insectos en los agroecosistemas se pueden estabilizar construyendo arquitecturas que den apoyo a los enemigos naturales o directamente inhiban el desarrollo de las plagas, este libro pone énfasis en el hecho de que cada situación debe ser examinada por separado, dado que las estrategias de manejo de vegetación a largo plazo son específicas del lugar y deben ser desarrolladas en función de los factores ambientes locales y regionales, así como los socioeconómicos y culturales. De este modo, las mezclas de cultivos pueden servir para resolver las más amplias necesidades y preferencias de los agricultores locales y, al mismo tiempo, favorecer la calidad medioambiental.



Este libro se basa en información proveniente de la primera edición en inglés y nuevas publicaciones recientes de científicos que se dedican al manejo del hábitat para favorecer el control biológico de insectos (Barbosa, 1998; Pickett y Bugg, 1998; Landis et al., 2000; Smith y McSorley, 2000).



I. EL PAPEL ECOLÓGICO DE LA BIODIVERSIDAD EN LA AGRICULTURA

La biodiversidad se refiere a todas las especies de plantas, animales y microorganismos que existen e interactúan en un ecosistema (McNeely et al., 1990). La amenaza mundial a la que está expuesta la biodiversidad no debe extrañar a los profesionales agrícolas, puesto que la agricultura, que cubre alrededor del 25 al 30% de la superficie terrestre, es posiblemente una de las principales actividades que afecta a la diversidad biológica. Se estima que el área total de cultivo incrementó desde unos 265 millones de hectáreas (ha) en 1700, hasta aproximadamente 1,5 billones de hectáreas en la actualidad, principalmente a expensas de los hábitats forestales (Thrupp, 1977). Muy pocas áreas permanecen sin ser afectadas por los cambios en el uso de la tierra inducidos por la agricultura.

La agricultura implica la simplificación de la estructura medioambiental en áreas extensas, reemplazando la diversidad natural por un pequeño número de plantas cultivadas y animales domesticados (Andow, 1983a). De hecho, los paisajes agrícolas del mundo están constituidos por sólo unas doce especies de cultivos grano, veintitrés de cultivos hortícolas y treinta y cinco de frutales y frutos secos (Fowler y Mooney, 1990); lo que representa no más de setenta especies de plantas que se extienden sobre aproximadamente las 1.440 millones de hectáreas de tierra cultivada que existen actualmente en el mundo (Brown y Young, 1990). Esto contrasta de forma acusada con la diversidad de especies vegetales encontradas en una hectárea de selva tropical, que típicamente contiene más de 100 especies de árboles (Myers, 1984). De las 7.000 especies cultivadas que se utilizan en la agricultura, sólo 120 son importantes a escala global. Un 90% estimado de las calorías en el mundo provienen de sólo treinta cultivos, una pequeña muestra de la extensa

diversidad de cultivos disponibles. Puede que los monocultivos provean temporalmente ventajas económicas para los agricultores, pero a largo plazo no representan un óptimo ecológico (USDA, 1973). Más bien, la reducción drástica de la diversidad de plantas cultivadas ha puesto a la producción mundial de alimentos en mayor peligro (National Academy of Sciences [NAS]; 1972, Robinson, 1996).

El proceso de simplificación medioambiental alcanza una forma extrema en los monocultivos agrícolas, los cuales afectan a la biodiversidad de varias formas:

- Expansión del terreno agrícola con pérdida de hábitats naturales.
- Conversión en paisajes agrícolas homogéneos con poco valor como hábitat para la vida silvestre.
- Pérdida de especies salvajes y de agrobiodiversidad beneficiosa como consecuencia directa del uso de agroquímicos y otras prácticas.
- Merma de valiosos recursos genéticos desplazados por el uso creciente de variedades uniformes de alto rendimiento (VAR).

En los países en desarrollo, la diversidad agrícola va siendo erosionada a medida que dominan los monocultivos. Por ejemplo, en Bangladesh el fomento de arroz de la Revolución Verde condujo a la pérdida de la diversidad, incluyendo cerca de 7.000 variedades tradicionales de arroz y muchas especies de peces. En Filipinas, igualmente, la introducción de VAR de arroz desplazó a más de trescientas variedades tradicionales. Similares pérdidas han ocurrido en Norteamérica en cultivos diversos. El 86% de las 7.000 variedades de manzana consumidas en Estados Unidos, entre 1804 y 1904, ya nunca más han sido cultivadas; de las 2.683 variedades de peras, el 88% ya no están disponibles. En Europa, miles de variedades de lino y trigo desaparecieron al ser reemplazadas por las variedades modernas (Thrupp, 1997). De hecho, la agricultura moderna depende fuertemente de un puñado de variedades para sus cultivos principales. Por ejemplo, hace tres décadas en Estados Unidos el 60 al 70% del total de la superficie de judías (frijoles) se sembró con dos o tres variedades y el 53% del algodón con sólo tres variedades (NAS, 1972).

Los investigadores han advertido repetidamente sobre la vulnerabilidad extrema asociada a esta uniformidad genética. Quizás el ejemplo más evidente de esta vulnerabilidad fue la caída de la producción de patata (papas) irlandesa en 1845, cuando la producción uniforme de patatas fue altamente susceptible a *Phytophthora infestans*. Durante el

siglo XIX en Francia, la producción vitivinícola fue arrasada por una plaga virulenta (*Phylloxera vitifoliae*), la cual eliminó 4 millones de hectáreas de variedades uniformes de uva. Las plantaciones de monocultivo de banana en Costa Rica han sido seriamente dañadas, en muchas ocasiones, por enfermedades como *Fusarium oxysporum* y Sigatoka amarilla. En los Estados Unidos, a principios de los setenta, los híbridos de maíz de alto rendimiento constituían alrededor del 70% de todas las variedades de maíz; en esa década se perdió el 15% de toda la cosecha por una enfermedad foliar (Adams et al., 1971). La reciente extensión del monocultivos transgénicos, que alcanza unas 85 millones de hectáreas a nivel global, representa una preocupante tendencia hacia la homogenización (Marvier, 2001).

El resultado neto de la simplificación de la biodiversidad para propósitos agrícolas es un ecosistema artificial que requiere la constante intervención humana. La preparación del lecho de siembra y la siembra mecanizada reemplazan los métodos naturales de dispersión de las semillas; los productos fitosanitarios reemplazan el control natural de las poblaciones de malas hierbas, insectos y patógenos; y la manipulación genética sustituye a los procesos naturales de evolución y selección de plantas. Incluso son alterados los procesos de descomposición, puesto que la planta desarrollada es recogida y no se mantiene la fertilidad del suelo mediante el reciclado de nutrientes por medio biológicos, sino mediante fertilizantes (Altieri, 1995).

Otra forma importante en que la agricultura afecta a la biodiversidad es a través de las externalidades asociadas a la intensa tecnología agroquímica y mecánica usada para aumentar la producción del cultivo. En los Estados Unidos se utilizan alrededor de 17,8 millones de toneladas de fertilizantes en sistemas de producción de grano, y en cultivos agrícolas se aplican anualmente unas 500 millones de libras de pesticidas. Aunque estos inputs han elevado el rendimiento de los cultivos, sus efectos medioambientales indeseables están minando la sostenibilidad de la agricultura. Los costes medioambientales (incluyendo la pérdida de elementos claves de la biodiversidad, tales como polinizadores y enemigos naturales) y sociales asociados al uso actual de los pesticidas se estima que pueden alcanzar más de 850 millones de dólares por año en los Estados Unidos (Pimentel et al., 1980). Alrededor de 1,5 millones de hectáreas en el mundo y el 27% de las tierras de regadío en los Estados Unidos están dañadas por la salinización, debido a un riego excesivo o inadecuado. A causa de la carencia de rotaciones y a la insuficiente cobertura vegetal, los niveles de erosión de los suelos

promedian 185 toneladas/ha por año en las tierras de cultivo de Estados Unidos, bastante por encima del umbral aceptable. Se estima que la degradación del suelo ha reducido la productividad de los cultivos en alrededor del 13% (Brown y Young, 1990).

En el campo del control de las plagas agrícolas, las consecuencias de la reducción de la biodiversidad son más evidentes que en ninguna otra parte. La inestabilidad de los agroecosistemas empieza a ponerse de manifiesto con el empeoramiento de la mayoría de los problemas de plagas de insectos, que están relacionados cada vez más con la expansión de los monocultivos a expensas de la vegetación natural, disminuyendo de esta forma la diversidad del hábitat local (Altieri y Letourneau, 1982; Flint y Roberts, 1988). Las comunidades vegetales, que se han modificado para satisfacer las necesidades especiales del hombre, empiezan a ser objeto de los daños causados por fuertes plagas y, generalmente, cuanto más intensamente se modifican tales comunidades, las plagas son más abundantes y graves. Las características de autorregulación propias de las comunidades naturales se pierden cuando la mano del hombre modifica tales comunidades rompiendo el frágil hilo de las interacciones de la comunidad (Turnbull, 1969). Esta ruptura puede ser reparada restaurando los elementos de homeostasis de la comunidad por medio del aumento o el fomento de la biodiversidad.

En este libro, exploramos los pasos prácticos para romper la tendencia hacia la producción en monocultivo y reducir así la vulnerabilidad ecológica al restaurar la biodiversidad agrícola a nivel del cultivo y del paisaje. La ventaja más obvia de la diversificación es una reducción del riesgo de la pérdida total de cosechas debido a las invasiones por especies indeseables y posteriores infestaciones de plagas.

Agroecosistemas tradicionales como modelos de fincas biodiversas

No todas las formas de agricultura conducen a la simplificación extrema de la biodiversidad. Una característica destacada de los sistemas de cultivo tradicionales manejados por pequeños agricultores en el Tercer Mundo es su grado de diversidad vegetal en forma de policultivos o patrones agroforestales. De hecho, la riqueza de especies de todos los componentes bióticos de los agroecosistemas tradicionales es comparable a la de muchos ecosistemas naturales. Estos sistemas ofrecen recursos para favorecer la diversidad de la dieta e ingresos, la estabilidad de producción, la minimización de riesgos, la incidencia reducida de

insectos y enfermedades, el eficiente uso de laboreo, la intensificación de la producción con recursos limitados y la maximización de los rendimientos con bajos niveles de tecnología. Se estima que los sistemas tradicionales de cultivo múltiple todavía proveen del 15 al 20% del suministro de alimentos del mundo. En Latinoamérica, los agricultores cultivan del 70 al 90% de los frijoles en combinación con maíz, patatas y otros productos. El maíz es intercultivado en el 60% del área total de maíz sembrado en la región (Francis, 1986).

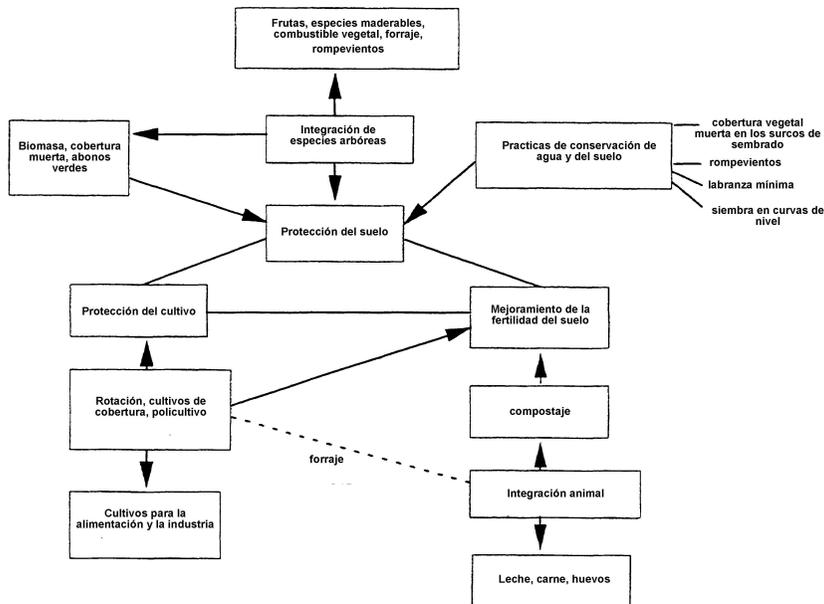
Los sistemas de cultivo tradicionales también son genéticamente diversos, conteniendo numerosas variedades de especies domesticadas junto a sus parientes silvestres. En los Andes, los campesinos pueden cultivar en un solo terreno hasta 50 variedades de patatas. El mantenimiento de la diversidad genética parece ser incluso de mayor importancia conforme la tierra llega a ser más marginal y por tanto el cultivo de mayor riesgo. En Perú, por ejemplo, el número de variedades de patatas cultivadas aumenta con la altitud de la tierra de cultivo. La diversidad genética confiere, al menos, resistencia parcial a las enfermedades que son específicas a determinadas variedades cultivadas y permite a los campesinos explotar diferentes tipos de suelos y microclimas para una variedad de usos nutricionales y de otros tipos (Bush, 1982).

Por otra parte, los sistemas agroforestales tradicionales de los trópicos contienen generalmente bastante más de 100 especies de plantas anuales y perennes, usadas para materiales de construcción, leña, herramientas, medicinas, forraje y alimento para consumo humano. En estos sistemas, además del aporte de productos útiles, los árboles reducen al mínimo la lixiviación de nutrientes y la erosión del suelo y restauran los nutrientes principales extrayéndolos desde los estratos inferiores del perfil del suelo (Nair, 1993). Como ejemplos se encuentran los huertos familiares de los indios huastecos en México y de los grupos indígenas Bora y Kayapo de la Amazonia (Toledo et al., 1985).

Los sistemas tradicionales de cultivos intercalados y agroforestales imitan los procesos naturales y su sostenibilidad radica en los modelos ecológicos que ellos mismos siguen. Este uso de analogías naturales sugiere principios para el diseño de sistemas agrícolas que utilizan de forma efectiva la luz solar, los nutrientes del suelo, la lluvia y los recursos biológicos. Diferentes científicos reconocen ahora que los sistemas tradicionales de cultivo pueden servir de modelos de eficiencia, ya que estos sistemas incorporan el manejo cuidadoso del suelo, agua, nutrientes y recursos biológicos.

En países en vías de desarrollo, la biodiversidad puede ser usada para ayudar a una gran cantidad de agricultores de bajos recursos, mayoritariamente confinados en tierras marginales, laderas y áreas de lluvias torrenciales, para conseguir una alimentación anual autosuficiente, reducir su dependencia de los escasos y costosos productos agroquímicos y desarrollar sistemas de producción que reconstruyan las capacidades productivas de sus pequeñas propiedades (Altieri, 1987). El objetivo de la agroecología es asesorar a los agricultores en el desarrollo de sistemas biodiversos y sostenibles que satisfagan la alimentación autosuficiente, así como establezcan la producción al evitar la erosión del suelo (Beets, 1990). El enfoque técnico consiste en idear sistemas de uso múltiple que se enfoquen en la protección del suelo y del cultivo, y que mejoren la fertilidad del suelo y la protección del cultivo a través de la integración de árboles, animales y cultivos en diseños diversificados (figura 1).

FIGURA 1
Montaje de un agroecosistema diversificado que resulta en el mejoramiento de la producción, la fertilidad del suelo y la protección biológica del cultivo (Altieri 1987)



Ejemplos de programas de desarrollo rural en América Latina, analizados por Altieri (1991d; 1999), sugieren que el mantenimiento y/o el fomento de la biodiversidad en los agroecosistemas tradicionales representa una estrategia que asegura dietas e ingresos diversos, producción estable, mínimo riesgo y máximos rendimientos a bajos niveles de tecnología. En estos sistemas la complementariedad de las empresas agrícolas reduce la necesidad de recursos externos. El correcto ensamblaje espacial y temporal de cultivos, árboles, animales y suelo favorece las interacciones que permiten producciones dependientes de los recursos internos y que reciclan los nutrientes y la materia orgánica, así como también fomenta las relaciones tróficas entre plantas, insectos o patógenos que favorecen el control biológico (Altieri y Nicholls, 2000).

Puesto que los agricultores tradicionales tienen generalmente un profundo conocimiento de la biodiversidad, este debería integrarse a los esquemas de innovación agrícola que intenten aunar la conservación de recursos con el desarrollo rural (Altieri y Hetch, 1991). Para que pueda tener éxito entre pequeños agricultores una estrategia de conservación de recursos, compatible con una estrategia de producción diversificada, los procesos deben estar relacionados con esfuerzos de desarrollo rural que den igual importancia a la conservación de los recursos locales, a la soberanía alimentaria y a la participación en el comercio local. Cualquier intento de conservación del suelo, bosque o recursos genéticos debe buscar la preservación de la diversidad de los agroecosistemas en los cuales se encuentran estos recursos, así como proteger comunidades locales que los mantienen. La diversidad cultural es tan crucial como la diversidad biológica.

El papel ecológico de la biodiversidad

Además de producir plantas y animales valiosos, la biodiversidad presta muchos servicios ecológicos. En ecosistemas naturales, la cubierta vegetal de un bosque o los pastizales previenen la erosión del suelo, alimentan los acuíferos y controlan las inundaciones al mejorar la infiltración y reducir la escorrentía. En los hábitats naturales también están presentes poblaciones silvestres de plantas y animales que contienen genes útiles que suelen estar ausentes en el material genético de las poblaciones domesticadas. El espectro completo de nuestros cultivos se deriva de especies silvestres que han sido modificadas a través de la domesticación, mejora selectiva e hibridación. La mayoría de los centros de diversidad que quedan en el mundo contienen poblaciones

variables y adaptables de variedades locales, así como parientes silvestres de cultivos (Harlan, 1975). Muchos sistemas de cultivo manejados tradicionalmente en el Tercer Mundo constituyen reservas «in situ» de la diversidad de cultivos nativos (Altieri y Hecht, 1991). Actualmente hay una gran preocupación por la erosión genética de los cultivos en áreas donde los pequeños agricultores son impulsados por la modernización agrícola hacia la utilización de nuevas o modificadas variedades a expensas de las tradicionales.

En los sistemas agrícolas, la biodiversidad realiza servicios que van más allá de la producción de alimentos, fibras, combustible e ingresos. Como ejemplos se incluyen el reciclaje de nutrientes, el control del microclima local, la regulación de los procesos hidrológicos locales, la regulación de la abundancia de organismos indeseables y la detoxificación de productos químicos nocivos. Estos procesos renovables y servicios al ecosistema son principalmente biológicos; por lo tanto, su persistencia depende del mantenimiento de la diversidad biológica. Cuando desaparecen estos servicios naturales debido a la simplificación biológica, los costes económicos y medioambientales pueden ser bastante significativos. Los costes agrícolas derivan de la necesidad de subsidiar cultivos con costosos recursos externos puesto que los agroecosistemas, privados de los componentes funcionales reguladores básicos, pierden la capacidad de sostener su propia fertilidad del suelo y regulación de plagas y enfermedades. Frecuentemente estos costes también implican una reducción en la calidad de vida, a causa de la merma en la calidad del suelo, agua y alimentos como consecuencia de la contaminación por pesticidas, nitratos u otros.

Los destinos de la agricultura y la biodiversidad están claramente entrelazados. Es posible intensificar la agricultura de una manera sostenible para mantener algo de los hábitats naturales, asegurando así el suministro de servicios medioambientales para la agricultura. Las formas agroecológicas de intensificación pueden también favorecer la conservación y uso de la agrobiodiversidad, lo que puede llevar a una mejor utilización de los recursos naturales y a la estabilidad de los agroecosistemas (Gliessman, 1999).

La naturaleza de la biodiversidad en los agroecosistemas

La biodiversidad en los agroecosistemas incluye componentes tan variados como son los cultivos, malas hierbas, artrópodos y microorganismos asociados, así como los factores de situación geográfica, cli-

máticos, edáficos, humanos y socioeconómicos. En general, el grado de biodiversidad en los agroecosistemas depende de cuatro características principales del agroecosistema (Southwood y Way, 1970):

- La diversidad de la vegetación dentro y alrededor del agroecosistema.
- La permanencia de los diversos cultivos del agroecosistema.
- La intensidad del manejo.
- El grado de aislamiento del agroecosistema de la vegetación natural.

Los elementos de biodiversidad de los agroecosistemas se pueden clasificar según el papel que desempeñan en el funcionamiento de los sistemas de cultivo. De acuerdo con esto, la biodiversidad agrícola se puede agrupar de la siguiente manera (Swift y Anderson, 1993):

Biota productiva: cultivos, árboles y animales elegidos por los agricultores, que desempeñan un papel determinante en la diversidad y complejidad del agroecosistema.

Biota beneficiosa: organismos que contribuyen a la productividad a través de polinización, control biológico, descomposición, etc.

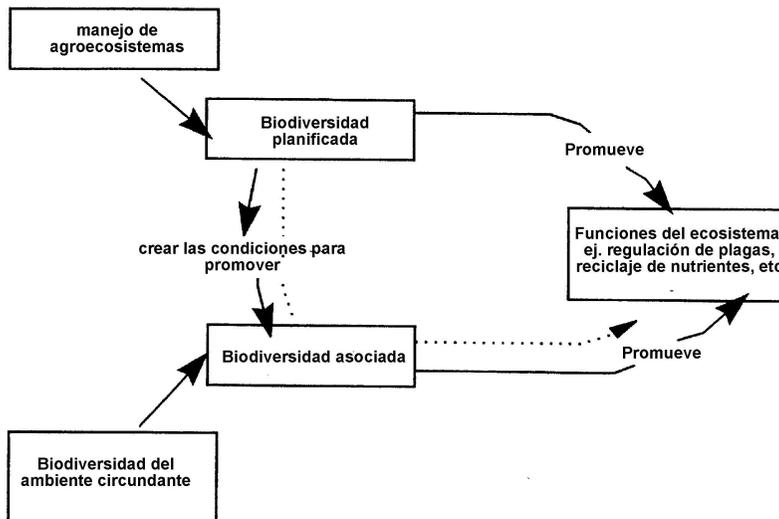
Biota destructiva: Malas hierbas, insectos plagas, microorganismos patógenos, etc., que los agricultores tratan de reducir a través del manejo del cultivo.

En los agroecosistemas se pueden reconocer dos componentes de biodiversidad (Vandermeer y Perfecto, 1995). El primer componente, biodiversidad planificada, se refiere a los cultivos y el ganado incluidos intencionadamente en el agroecosistema por los agricultores, y que variarán dependiendo de los inputs y de los planes espaciales y temporales de los cultivos. El segundo componente, biodiversidad asociada, incluye toda la flora y fauna del suelo, fitófagos, carnívoros, descomponedores, etc. que colonizan el agroecosistema desde el medio ambiente circundante y que prosperarán en el agroecosistema dependiendo del manejo y estructura de éste. La relación entre ambos tipos de componentes de biodiversidad se ilustra en la figura 2. La biodiversidad planificada tiene una función directa, como indica la flecha remarcada conectando el recuadro de la biodiversidad planificada con el de la función del ecosistema. La biodiversidad asociada también tiene una función, pero a través de la biodiversidad planificada. De

esta manera, la biodiversidad planeada tiene una función indirecta, ilustrada en la figura con una flecha punteada, que se realiza a través de su influencia sobre la biodiversidad asociada. Por ejemplo, los árboles en los agroecosistemas crean sombra que hace posible el crecimiento de cultivos no tolerantes al sol. Así, la función directa de esta segunda especie (árboles) es la de crear sombra. Además, a los árboles pueden venir especies de himenópteros que buscan el néctar de las flores de éstos. Estas especies pueden ser parasitoides naturales de las plagas que habitualmente atacan los cultivos. Los himenópteros son parte de la biodiversidad asociada. Los árboles, por tanto, crean sombra (función directa) y atraen a himenópteros (función indirecta) (Vandermeer y Perfecto, 1995).

De forma complementaria, las interacciones entre varios componentes bióticos pueden también ser de naturaleza múltiple. Algunas de estas interacciones pueden ser usadas para inducir efectos positivos y directos en el control biológico de plagas específicas, para la rege-

FIGURA 2
Relación entre biodiversidad planeada (la cual es determinada por el agricultor basado en el manejo del agroecosistema) y la biodiversidad asociada, y cómo las dos promueven las funciones del ecosistema (modificada de Vandermeer y Perfecto, 1995)



neración o mejora de la fertilidad y para la conservación del suelo. La explotación de estas interacciones en situaciones reales implica el diseño y manejo del agroecosistema y requiere el conocimiento de las numerosas interacciones entre el suelo, microorganismos, plantas, insectos fitófagos y enemigos naturales.

De acuerdo con la teoría agroecológica, el comportamiento óptimo de los agroecosistemas depende del nivel de interacciones entre los diversos componentes bióticos y abióticos. En el contexto de una biodiversidad funcional (figura 3) es posible iniciar sinergismos que contribuyan a favorecer procesos en los agroecosistemas, al ofrecer servicios ecológicos tales como la activación de la biología del suelo, el ciclo de nutrientes, el fomento de artrópodos y antagonistas beneficiosos, etc. (Altieri, 1995; Gliessman, 1999), todos ellos importantes en determinar la sostenibilidad de los agroecosistemas.

En la agroecosistemas modernos, la evidencia experimental sugiere que la biodiversidad puede ser utilizada para mejorar el control de plagas (Andow, 1991a). Varios estudios han puesto de manifiesto que es posible estabilizar las comunidades de insectos en los agroecosiste-

FIGURA 3
Dinámica ecológica en agroecosistemas diversificados (Gliessman, 1998)

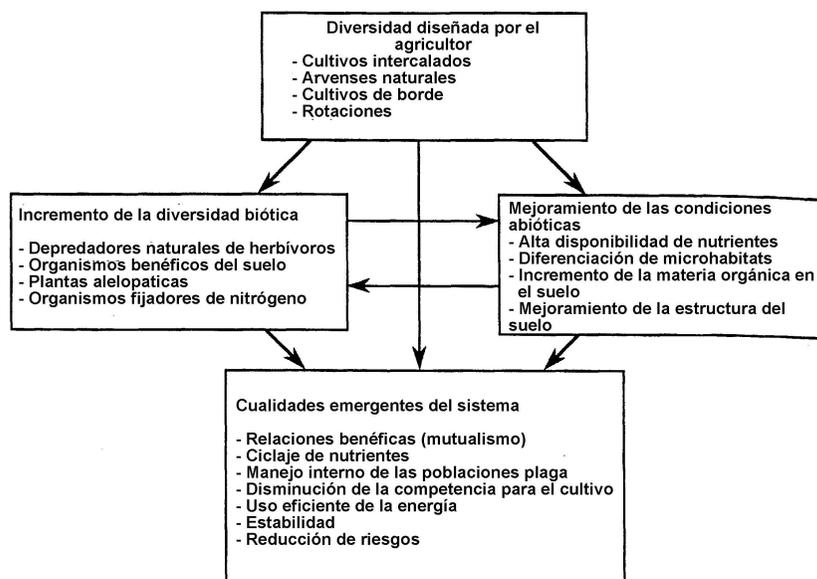
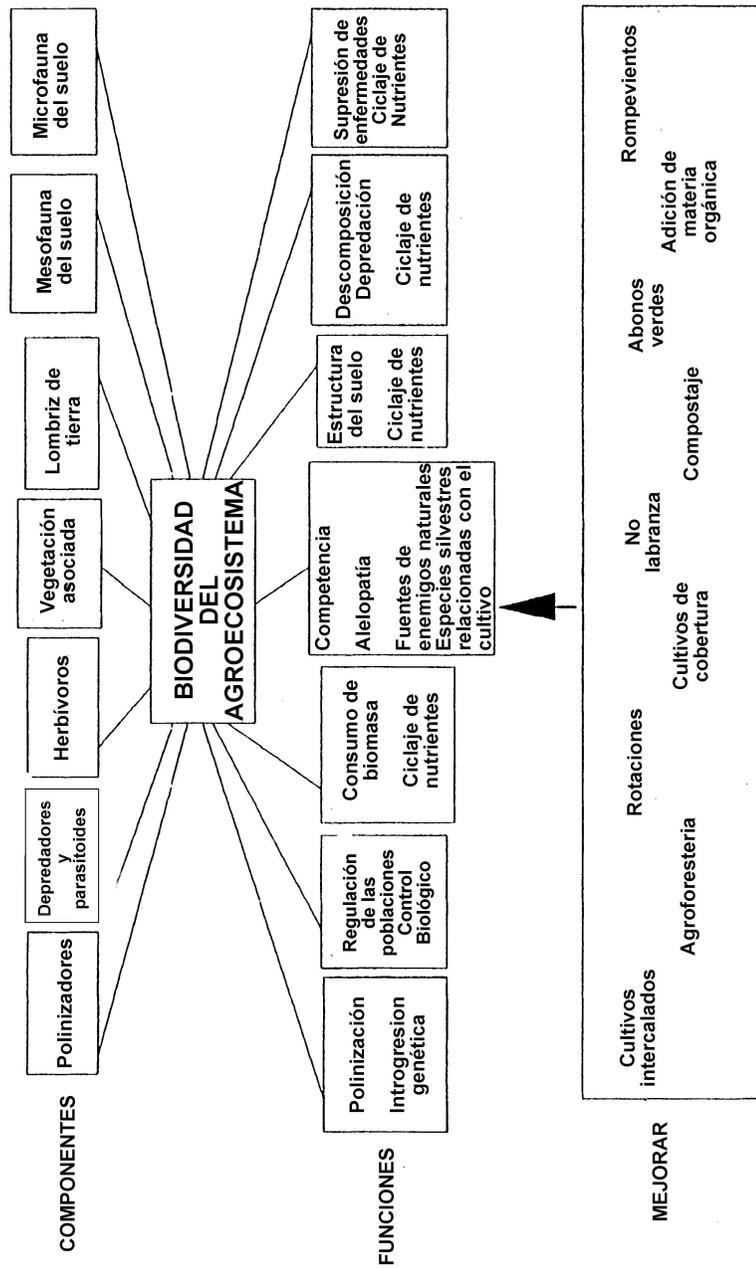


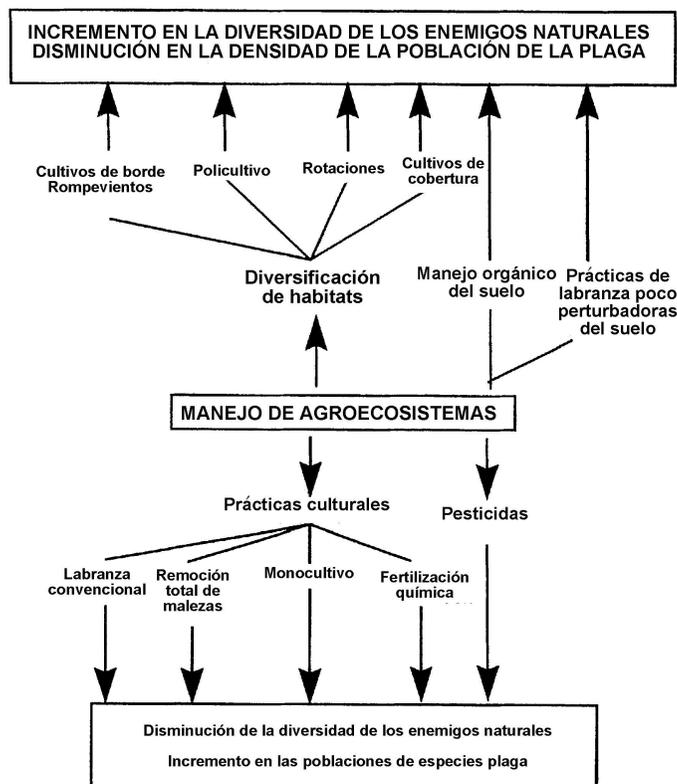
FIGURA 4
Componentes, funciones y estrategias de mejoramiento de la biodiversidad en agroecosistemas (Altieri 1991a)



mas, diseñando y construyendo arquitecturas vegetales que apoyen a las poblaciones de enemigos naturales o que tengan efectos disuasorios sobre los fitófagos.

La clave es identificar el tipo de biodiversidad que se desea mantener y fomentar para llevar a cabo los servicios ecológicos, y luego determinar las mejores prácticas que favorezcan a los componentes de biodiversidad deseados (figura 4). Hay muchas prácticas y diseños agrícolas que tienen el potencial de estimular las funciones de la biodiversidad y otras que las afectan negativamente. La idea es aplicar las mejores prácticas de manejo para favorecer o regenerar el tipo de biodiversidad que puede contribuir a la sostenibilidad del agroecosistema, propor-

FIGURA 5
Efectos del manejo del agroecosistema y las prácticas culturales asociadas sobre la biodiversidad de enemigos naturales y la abundancia de insectos plaga





cionando servicios ecológicos tales como control biológico de plagas, reciclado de nutrientes, conservación de agua y suelo, etc. El papel de los agroecólogos es fomentar esas prácticas agrícolas que incrementan la abundancia y la diversidad de organismos benéficos presentes sobre el suelo o debajo de su superficie, y que por lo tanto ofrezcan importantes servicios ecológicos a los agroecosistemas (figura 5).

Una estrategia principal en agroecología es explotar la complementariedad y sinergia que resultan de las diferentes combinaciones de cultivos, árboles y animales de los agroecosistemas de forma que a través de arreglos espaciales y temporales, favorezcan sistemas de policultivo, agroforestales y agropecuarios. En situaciones reales, la explotación de estas interacciones implica el manejo y diseño del agroecosistema y requiere el conocimiento de las numerosas relaciones entre suelos, microorganismos, plantas, insectos fitófagos y enemigos naturales. Este libro analiza en detalle las opciones para el diseño de agroecosistemas biodiversos.

II. AGROECOLOGÍA Y MANEJO DE PLAGAS

La naturaleza de los hábitats agrícolas y su relación con el aumento de las plagas

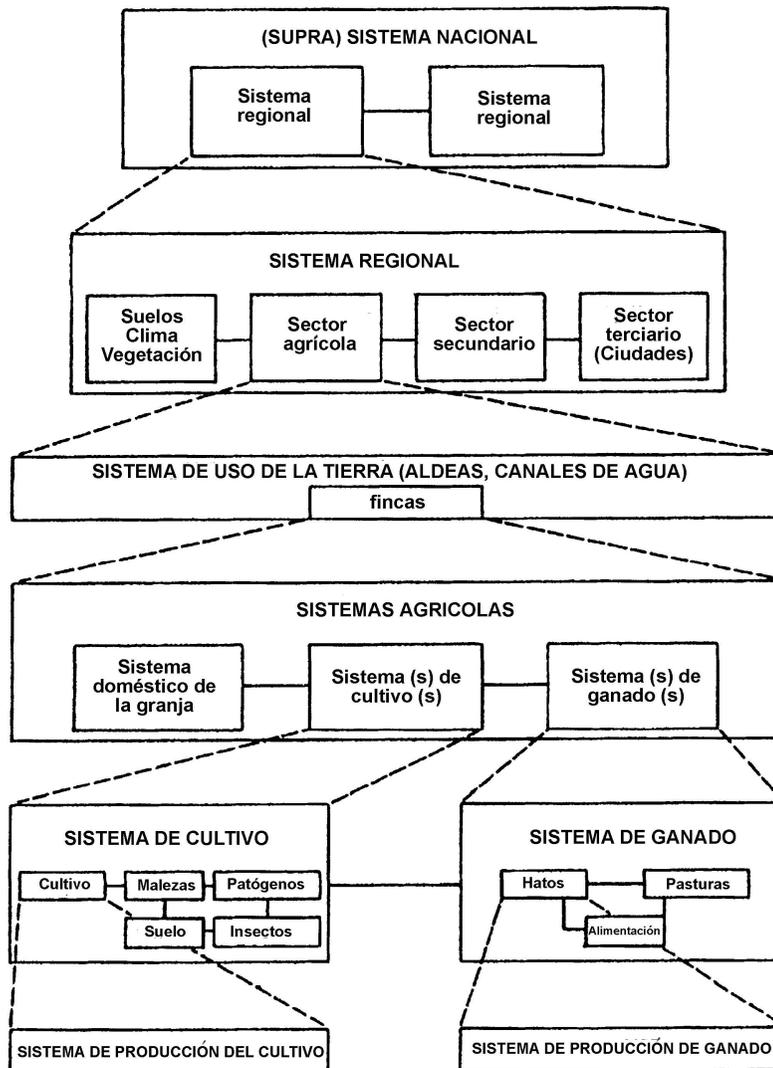
Cada región tiene un conjunto único de agroecosistemas que derivan del clima local, de la topografía, del suelo, de las relaciones económicas, de la estructura social y de la historia. Cada región contiene una jerarquía de sistemas (figura 6) donde el sistema regional es un complejo de unidades de utilización de la tierra con subsistemas agropecuarios y de cultivos que producen y transforman las materias primas, implicando a un gran sector de servicios de los centros urbanos (Hart, 1980). Los agroecosistemas de una región frecuentemente incluyen tanto sistemas agrícolas comerciales como de uso local, que dependen de la tecnología en diverso grado según la disponibilidad de tierra, capital y trabajo. Algunas tecnologías de los sistemas modernos buscan un uso eficiente de la tierra (dependencia de inputs bioquímicos); otras reducen las labores (inputs mecánicos). Por el contrario, los agricultores de bajos recursos adoptan generalmente una tecnología de bajos inputs y prácticas de labores intensivas que optimizan eficientemente la producción y reciclan los escasos recursos (Matterson et al., 1984).

Aunque cada situación es única, las fincas pueden ser clasificadas según el tipo de agricultura o agroecosistema. El agrupamiento funcional es esencial para idear estrategias de manejo apropiadas. Se pueden usar cinco criterios para clasificar los agroecosistemas en una región:

1. Los tipos de cultivo y ganado.
2. Los métodos usados para el desarrollo de los cultivos y la producción de ganado.
3. La intensidad en el uso de las labores, capital y organización, en relación con el producto resultante.

4. La disponibilidad de los productos para el consumo (si son usados para la subsistencia, suplemento en la finca, venta en efectivo u otras utilidades).

FIGURA 6
La agricultura como un sistema jerárquico (Hart, 1980)



5. Las estructuras usadas para facilitar las operaciones agrícolas (Norman, 1979).

Basándonos en estos criterios, es posible reconocer siete tipos principales de sistemas agrícolas en el mundo (Gigg, 1974):

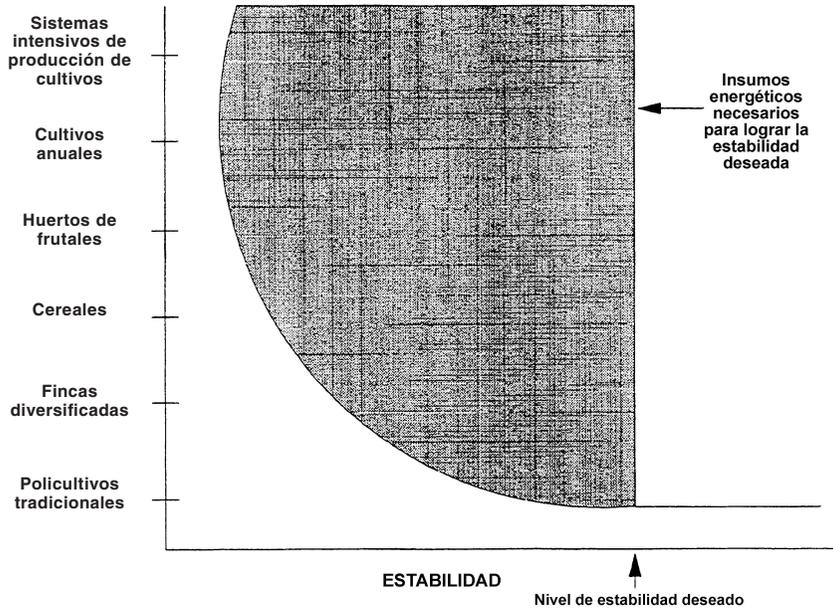
1. Sistemas de cultivo itinerante.
2. Sistemas de cultivo semipermanente abastecidos por lluvias (de secano).
3. Sistemas de cultivo permanente abastecidos por lluvias.
4. Sistemas de regadío.
5. Sistemas de cultivo perenne.
6. Sistemas de pastoreo.
7. Sistemas de «ley farming» (con una rotación de cultivo y pasto sembrado).

Los sistemas 4 y 5 han evolucionado hacia hábitats que son mucho más simples en forma y más pobres en especies que los otros, que se pueden considerar más diversificados, permanentes y menos alterados. Dentro del espectro de los sistemas agrícolas mundiales, los policultivos tradicionales requieren menos energía y recursos externos que los modernos sistemas de cultivos extensivos y hortofrutícolas, para alcanzar un nivel similar de la estabilidad deseada (figura 7). Esta mayor estabilidad se deriva aparentemente de ciertos atributos ecológicos y de manejo inherentes a los sistemas de policultivo. Los sistemas modernos requieren modificaciones más radicales de su estructura para acercarse a un estado más diversificado y menos alterado.

A través del mundo, los agroecosistemas difieren en edad, diversidad, estructura y manejo. De hecho, hay una gran variedad en patrones ecológicos y agronómicos básicos entre los diversos ecosistemas dominantes (figura 8). En general los agroecosistemas que están más diversificados, son más permanentes, más aislados y más manejados con tecnología de bajos inputs (p.ej., sistemas agroforestales, policultivos tradicionales) y tienen una gran ventaja por el trabajo que generalmente realizan los procesos ecológicos asociados a una mayor biodiversidad, con respecto a los sistemas fuertemente simplificados, alterados y dependientes de inputs (p.ej., huertos y monocultivos herbáceos modernos).

Todos los agroecosistemas son dinámicos y sometidos a diferentes niveles de manejo, de tal manera que los arreglos de cultivos, en tiempo y espacio, están continuamente cambiando de acuerdo con los factores

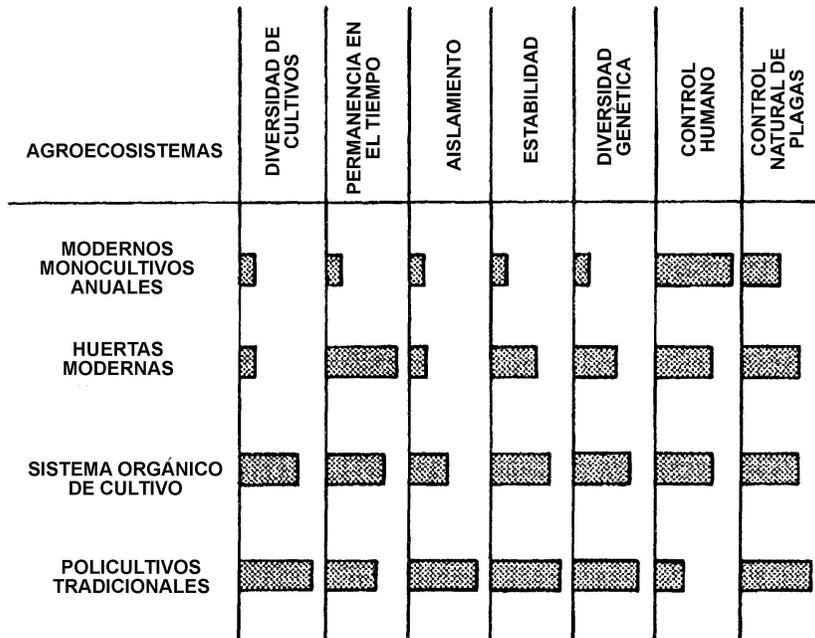
FIGURA 7
Requerimiento energético para el sostenimiento de un nivel deseado de estabilidad en la producción en diferentes sistemas agrícolas (Altieri, 1987)



biológicos, culturales, socioeconómicos y medioambientales. Tales variaciones del paisaje determinan el grado de heterogeneidad espacial y temporal característica de las regiones agrícolas, las cuales pueden o no favorecer la protección de las plagas en un agroecosistema particular. Así, uno de los principales retos al que se enfrentan los agroecólogos hoy en día, es identificar los tipos de heterogeneidad (bien a nivel del cultivo o regional) que producirán resultados agrícolas deseables (por ejemplo, el control de las plagas), dado el ambiente y entomofauna específica de cada zona. Este desafío puede ser resuelto solamente mediante un nuevo análisis de la relación entre la diversificación vegetal y las dinámicas poblacionales de las especies fitófagas, a la luz de la diversidad y complejidad de los sistemas agrícolas específicos de cada zona. En la figura 9 se representa un patrón hipotético en la regulación de plagas de acuerdo a la diversidad temporal y espacial del agroecosistema. Según este gradiente de «aumento en la probabilidad de aparición de las plagas», los agroecosistemas situados a la izquierda son más biodi-

FIGURA 8

Patrones ecológicos en agroecosistemas contrastantes. Las barras más largas indican un mayor grado de la característica (Altieri, 1987)



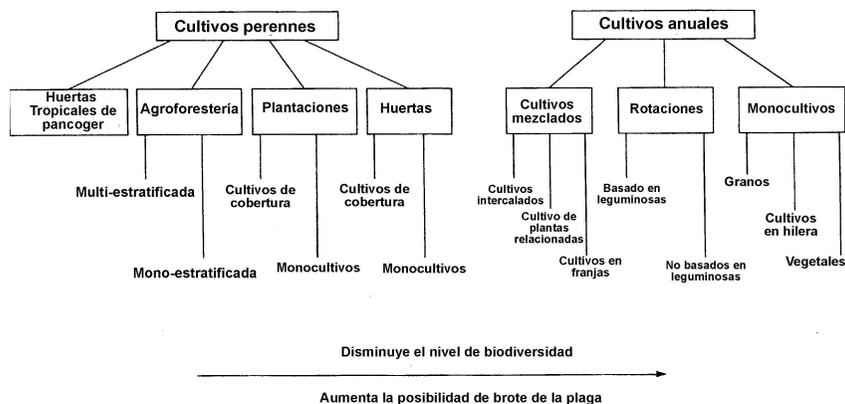
versos y tienden a ser más favorables a la manipulación puesto que los policultivos ya contienen muchos de los factores principales requeridos por los enemigos naturales. Sin embargo, hay actuaciones que pueden introducir diversidad apropiada (aunque biodiversidad empobrecida) en cultivos de cereales, hortalizas y en surcos, que se encuentran en la mitad derecha de la figura 9.

Aunque los fitófagos varían ampliamente en su respuesta a la distribución del cultivo, abundancia y dispersión, la mayoría de los estudios agroecológicos muestran que los atributos estructurales (p.ej., conformaciones espaciales y temporales del cultivo) y de manejo (p.ej., diversidad de cultivo, niveles de inputs, etc.) de los agroecosistemas influyen en las dinámicas de las poblaciones de fitófagos. Muchos de estos atributos están relacionados con la biodiversidad y la mayoría son susceptibles de manejo (p.ej., secuencias y asociaciones de cultivos, diversidad de malas hierbas, diversidad genética, etc.).

Los patrones temporales y espaciales de los cultivos en los agroecosistemas de todo el mundo varían tremendamente. No ha habido suficiente análisis y discusión sobre si los patrones temporales y espaciales que caracterizan la fenología del cultivo en los agroecosistemas influyen en el éxito potencial del control biológico mediante la conservación de enemigos naturales. Los patrones espaciales y temporales del cultivo determinan la extensión y persistencia de las plantas cultivadas y, por tanto, la disponibilidad de los recursos principales asociados al cultivo (Kareiva, 1983; Van Emden, 1990). La disponibilidad temporal y espacial de estos recursos asociados al cultivo (y de los hábitats no manejados de alrededor o adyacentes al cultivo, o de refugios manejados) también son determinantes de la respuesta de los fitófagos. En estudios simulados, Corbett y Plant (1993) han señalado que la coordinación de la disponibilidad de vegetación interplantada (refugio) en relación con la germinación de las plantas cultivadas debe determinar si el refugio es probable que actúe como una fuente de enemigos naturales o como un sumidero (p.ej., sacando a los enemigos naturales fuera de los cultivos).

Los agroecosistemas son hábitats manejados que concentran cultivos perennes, anuales o de ambos tipos. El ciclo de vida de la planta cultivada, en gran medida, dicta la naturaleza del hábitat (p.ej., su estructura y textura, longevidad y la composición y complejidad de su

FIGURA 9
Clasificación de agroecosistemas según un gradiente de diversidad y vulnerabilidad a brotes de plagas

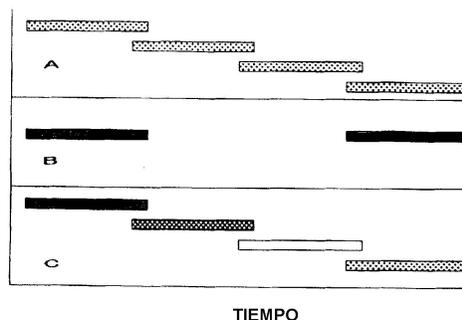


fauna y flora. La permanencia de un cultivo determina la intensidad y complejidad de las interacciones que se despliegan en un agroecosistema dado. Tanto en agroecosistemas anuales como perennes, la fenología del cultivo puede causar asincronía entre la disponibilidad de un recurso y el estado del enemigo natural (depredador o parásito) que requiere dicho recurso. La conservación efectiva de los enemigos naturales debe mejorar o compensar la eliminación, reducción o interrupción de los recursos y condiciones necesarias que resultan de los patrones de la fenología del cultivo en los agroecosistemas.

En los agroecosistemas anuales, la disponibilidad del cultivo varía en tiempo y espacio dependiendo del manejo así como de las limitaciones biológicas (Barbosa, 1998). En el extremo de un gradiente, un agroecosistema puede consistir de una secuencia de un sólo cultivo mantenido a lo largo de la mayor parte o toda la temporada (véase la figura 10 A). En el otro extremo del gradiente, un agroecosistema puede caracterizarse por una secuencia de siembras y cosechas de cultivos diferentes (véase 9 C). Un tercer punto de este gradiente hipotético está representado por agroecosistemas donde un cultivo dado puede ocurrir dos veces de forma discontinua durante la temporada (véase 9 B).

La puesta en práctica de tácticas de control biológico variarán de acuerdo con las secuencias de cultivo. En la secuencia A, la diversidad de recursos para los enemigos naturales es baja, y el monocultivo asegura que se completen los ciclos biológicos de las

FIGURA 10
Secuencia temporal hipotética de cultivos. Barras con distinto patrones representan diferentes cultivos o variedades (Barbosa, 1998)



plagas. La secuencia C aporta más diversidad de recursos para los enemigos naturales y rompe los ciclos de vida de las plagas de una forma más efectiva.

En sistemas de cultivo discontinuo (B), el control biológico por conservación, durante una o ambas fases del cultivo, es probable que tenga poco impacto sin llevar a cabo un minucioso plan para la conservación de enemigos naturales durante el intervalo entre el primero y segundo ciclos del cultivo. Los enemigos naturales, particularmente las especies monófagas, deben sobrevivir cuando el cultivo y sus hospedadores no están presente. Por el contrario, la conservación de enemigos naturales puede asegurarse mediante la provisión de refugios manejados en los agroecosistema al compensar el patrón del cultivo discontinuo.

Diversificación del cultivo y control biológico

Los sistemas de monocultivo son ambientes difíciles para inducir un control biológico eficiente de las plagas, ya que estos sistemas carecen de recursos adecuados para un funcionamiento efectivo de enemigos naturales y porque en dichos sistemas se utilizan frecuentemente prácticas de cultivo perturbadoras. Los sistemas de cultivo más diversificados generalmente contienen determinados recursos específicos para los enemigos naturales, derivados de la diversidad vegetal, y generalmente no son perjudicados por los pesticidas (especialmente cuando son manejados por propietarios de bajos recursos que no pueden permitirse una tecnología de elevados inputs). Estos sistemas son también más favorables a la manipulación. Así, reemplazando o añadiendo diversidad a los sistemas existentes es posible ejercer cambios en la diversidad del hábitat que favorezcan la abundancia y la eficacia de los enemigos naturales:

1. Proporcionando hospedadores/presa alternativos en los momentos de escasez del fitófago plaga.
2. Proporcionando alimento (polen y néctar) para parasitoides adultos y depredadores.
3. Proporcionando refugios para la invernación, nidación y otras fases.
4. Manteniendo poblaciones aceptables del fitófago durante períodos extensos para asegurar la supervivencia continua de los insectos beneficiosos (van den Bosh y Telford, 1964; Altieri y Letourneau, 1982; Powell, 1986).

El efecto específico resultante o la estrategia a utilizar dependerá de las especies de fitófagos y enemigos naturales asociados, así como de las propiedades de la vegetación, la condición fisiológica del cultivo o la naturaleza de los efectos directos de las especies particulares de plantas (Letourneau, 1987). Además, el éxito de las medidas puede estar influidas por la escala sobre la cual se llevan a cabo (p.ej., parcela, cultivo o región) puesto que el tamaño del campo, la composición de la vegetación dentro del cultivo y la circundante y el nivel de aislamiento (p.ej., distancia a la fuente de colonizadores) afectarán a los índices de inmigración, de emigración y el tiempo eficaz de permanencia de un determinado enemigo natural en el cultivo. Cualquier estrategia que sea utilizada para la mejora de la diversidad deberá estar basada en un profundo conocimiento de los requerimientos ecológicos de los enemigos naturales.

Tal vez una de las mejores estrategias para incrementar la eficacia de los depredadores y parasitoides es la manipulación de sus recursos alimenticios (p.ej., hospedero o presa alternativa y polen o néctar) (Rabb Stinner y van den Bosch, 1976). Aquí es importante que no sólo la densidad del recurso sea suficientemente alta, para influir sobre las poblaciones de enemigos, sino que también sea adecuada la distribución espacial y dispersión temporal de los recursos. La manipulación apropiada del recurso debe dar como resultado que los enemigos colonicen el hábitat más pronto que la plaga y que encuentren el recurso uniformemente distribuido en el cultivo, incrementando así la probabilidad de que el enemigo natural permanezca en el hábitat y se reproduzca (Andow y Risch, 1985). Algunas estrategias de policultivo incrementan y otras reducen la heterogeneidad espacial de los recursos alimenticios específicos; así determinadas especies de enemigos naturales pueden ser más o menos abundantes en un policultivo específico. Estos efectos y respuestas sólo pueden ser determinados experimentalmente para una amplia gama de agroecosistemas. La tarea es, por tanto, extenuante ya que las técnicas de mejora del hábitat deben ser necesariamente específicas del lugar.

La literatura está repleta de ejemplos de experimentos que documentan que la diversificación de los sistemas de cultivo suelen causar una reducción de las poblaciones de fitófagos. Los estudios sugieren que cuanto más diverso sea el agroecosistema y más tiempo permanezca intacta esta diversidad, se van a desarrollar más interconexiones que favorezcan una mayor estabilidad de las poblaciones de insectos (Way, 1977). Sin embargo, la estabilidad de la comunidad de insectos

no solamente depende de su diversidad trófica, sino también de su naturaleza densidad-dependiente de los niveles tróficos (Southwood y Way, 1970). En otras palabras, la estabilidad dependerá de la precisión de respuesta que tenga cualquiera de los niveles tróficos particulares a un incremento de la población situada en un nivel inferior.

Aunque la mayoría de los experimentos se han interesado en comparar las tendencias de las poblaciones de insectos entre hábitats simples y complejos, muy pocos se han centrado en aclarar la naturaleza y dinámicas de las relaciones tróficas entre plantas y fitófagos y entre fitófagos y sus enemigos naturales en agroecosistemas diversificados. Varias líneas de investigación se han desarrollado al respecto.

- *La interacción de cultivo-mala hierba-insecto*: Los resultados indican que algunas malas hierbas influyen en la diversidad y la abundancia de insectos fitófagos y sus enemigos naturales asociados en los agroecosistemas. Determinadas malas hierbas angiospermas (principalmente *Umbelíferas*, *Leguminosas* y *Compuestas*) tiene un importante función ecológica albergando y manteniendo un complejo de artrópodos beneficiosos que ayudan a suprimir las plagas (Altieri et al., 1977; Altieri y Whitcomb, 1979b, 1980).
- *La dinámica de los insectos en policultivos anuales*: Existe abrumadora evidencia de que los policultivos mantienen una menor carga de fitófagos que los monocultivos. Un factor que explica esta tendencia es que en policultivos pueden persistir poblaciones de enemigos naturales relativamente más estables debido a una más continua disponibilidad de recursos alimenticios y microhábitats (Letourneau y Altieri, 1983; Helenius, 1989). La otra posibilidad es la mayor probabilidad de que los fitófagos especializados se encuentren y permanezcan en un monocultivo puro que suministra recursos concentrados y condiciones físicas homogéneas (Tahvanainen y Root, 1972).
- *Los fitófagos en sistemas complejos de cultivos perennes*: La mayoría de estos estudios han explorado los efectos de la manipulación de la vegetación que cubre el suelo (cobertura) sobre las plagas de insectos y enemigos asociados. Los resultados indican que los huertos con rica cobertura floral presentan menor incidencia de plagas que los huertos con suelo desnudo, principalmente debido a un incremento de la abundancia y eficiencia de depredadores y parasitoides (Altieri y Schmidt, 1985). En algunos casos la cubierta del suelo afecta directamente a especies de fitófagos que discriminan entre árboles con o sin cubierta vegetal.

- *Los efectos de la vegetación adyacente.* Estos estudios han documentado las dinámicas de colonización de plagas de insectos que invaden los campos de cultivo desde la vegetación de la orilla, especialmente cuando esa vegetación está relacionada botánicamente con el cultivo. Numerosos estudios señalan la importancia de vegetación salvaje colindante en el abastecimiento de alimento y hábitat alternativos a los enemigos naturales que se desarrollan cerca de los cultivos (Van Emden, 1965b; Wainhouse y Coaker, 1981; Altieri y Schmidt, 1986a).

La literatura disponible sugiere que el diseño de estrategias de manejo vegetal debe incluir el conocimiento y la consideración de (1) la ordenación del cultivo en tiempo y espacio, (2) la composición y abundancia de la vegetación no cultivada dentro y alrededor de los campos, (3) el tipo de suelo, (4) el medio circundante, y (5) el tipo e intensidad del manejo. La respuesta de las poblaciones de insectos a las manipulaciones ambientales depende de su grado de asociación con uno o más de los componentes vegetales del sistema. La extensión del período de cultivo, o la planificación temporal o espacial del cultivo, pueden permitir que los agentes naturales de control biológico alcancen niveles de población más altos en huéspedes o presas alternativas y persistan en el medio agrícola durante todo el año.

Puesto que los sistemas agrarios de una región son manejados de acuerdo a una gama de inputs de energía, niveles de diversidad del cultivo y etapas subsecuentes, es probable que ocurran variaciones en las dinámicas de insectos y que sean difíciles de predecir. Sin embargo, sobre la base de la actual teoría ecológica y agronómica, se deberían esperar bajos potenciales de plagas en agroecosistemas que exhiben las siguientes características.

1. Alta diversidad de cultivos mediante mezclas en el tiempo y espacio (Cromartie, 1981; Altieri y Letourneau, 1982; Risch et al., 1983; véase también Androw y Risch, 1985; Nafus y Schreiner, 1986).
2. Discontinuidad de monocultivo en tiempo mediante rotaciones, uso de variedades de maduración corta, uso de períodos libres de cultivo o preferiblemente libres de hospedadores, etc. (Stern, 1981; Lashomb y Ng, 1984).
3. Pequeños campos dispersos creando una estructura de cultivos en mosaico con cultivos colindantes y tierra sin cultivar que potencialmente provean refugio y alimento alternativo a los enemigos

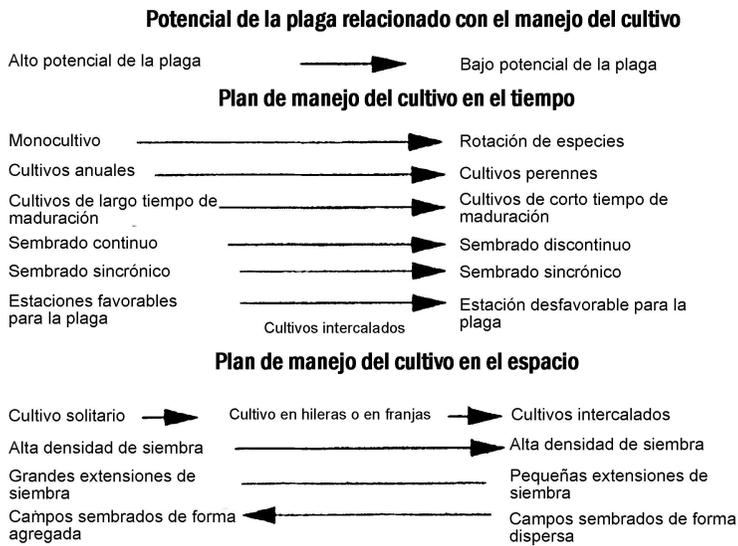
naturales (Van Emden, 1965a; Altieri y Letourneau, 1982). Las plagas también pueden proliferar en estos ambientes dependiendo de la composición de las especies vegetales (Altieri y Letourneau, 1982; Slosser et al., 1984; Collins y Johnson, 1985; Vevine, 1985; Lasack y Pedigo, 1986). Sin embargo, la presencia de bajos niveles poblacionales de las plagas u hospedadores alternativos pueden ser necesarios para mantener los enemigos naturales en el área.

4. Fincas con un cultivo perenne dominante. Los huertos son considerados ecosistemas semipermanentes y más estables que los sistemas de cultivo anual. Puesto que los huertos sufren menos alteraciones y se caracterizan por una mayor diversidad estructural, las posibilidades para el establecimiento de los agentes de control biológico son generalmente altas, especialmente si se favorece la diversidad de la cubierta vegetal (Huffaker y Messenger, 1976; Altieri y Schmidt, 1985).
5. Altas densidades del cultivo o presencia de niveles tolerables de malas hierbas (Shahjahan y Streams, 1973; Altieri et al., 1977; Androw, 1983b; Mayse, 1983; Buschman et al., 1984; Ali y Reagan, 1985).
6. Alta diversidad genética como resultado del uso de mezcla de variedades o diversas líneas del mismo cultivo (Perrin, 1977; Gould, 1986; Altieri y Schmidt, 1987)

Considerando diferentes características temporales, espaciales y varietales, Litsinger y Moody (1976) sugirieron las implicaciones para la eliminación de plagas de varios esquemas de manejo de cultivos (figura 11). Estas generalizaciones pueden servir en la planificación de una estrategia de manejo de la vegetación en agroecosistemas; sin embargo, deben tenerse en cuenta las variaciones locales en el clima, geografía, cultivos, vegetación local, inputs, complejo de plagas, etc., que pueden aumentar o disminuir el potencial para el desarrollo de plagas bajo algunas condiciones de manejo de vegetación. La selección de las especies vegetales puede ser crítica. Es necesario abordar estudios sistemáticos sobre la calidad de la diversificación vegetal respecto a la abundancia y eficiencia de los enemigos naturales. Como ha señalado Southwood y Way (1970), lo que parece interesar es la diversidad funcional y no la diversidad *per se*. Se destaca la importancia de reconocer que los agroecosistemas no pueden ser beneficiados por una propuesta poco fiable de diversificación, sino que se requieren ciertos elementos de diversidad, que una vez identificados pueden ser conservados o

reintroducidos. Estudios mecanicistas para determinar los elementos subyacentes de mezclas de plantas que impiden la invasión de una plaga y que favorece la colonización y el crecimiento de las poblaciones de enemigos naturales permitirán un planteamiento más preciso de los esquemas de cultivo e incrementarán las oportunidades de un efecto beneficioso más allá de los niveles actuales. Es importante que los cambios en la diversidad de hábitats sean apropiadamente diseñados para obtener efectos específicos dentro de las condiciones socioeconómicas del agroecosistema.

FIGURA 11
Tendencia hipotética de incremento o disminución del potencial de plagas en agroecosistemas dependiendo del arreglo de cultivos en el tiempo o el espacio (Litsinger y Moody, 1976)





III. DIVERSIDAD VEGETAL Y ESTABILIDAD DE LAS POBLACIONES DE INSECTOS EN LOS AGROECOSISTEMAS

Teoría ecológica

Los monocultivos son dominados por una sola especie vegetal y por lo tanto representan un ejemplo extremo de agroecosistemas con baja diversidad. Tales sistemas son más susceptibles a los desastres climáticos, brotes de plagas y enfermedades y otras catástrofes. Para mantener estos tipos de agroecosistemas se requiere un alto grado de manejo y de inputs externos. Por el contrario, muchos ecosistemas naturales parecen ser más estables y menos sujetos a fluctuaciones poblacionales de los organismos que los componen.

Los ecosistemas con más alta diversidad son más estables porque muestran mayor:

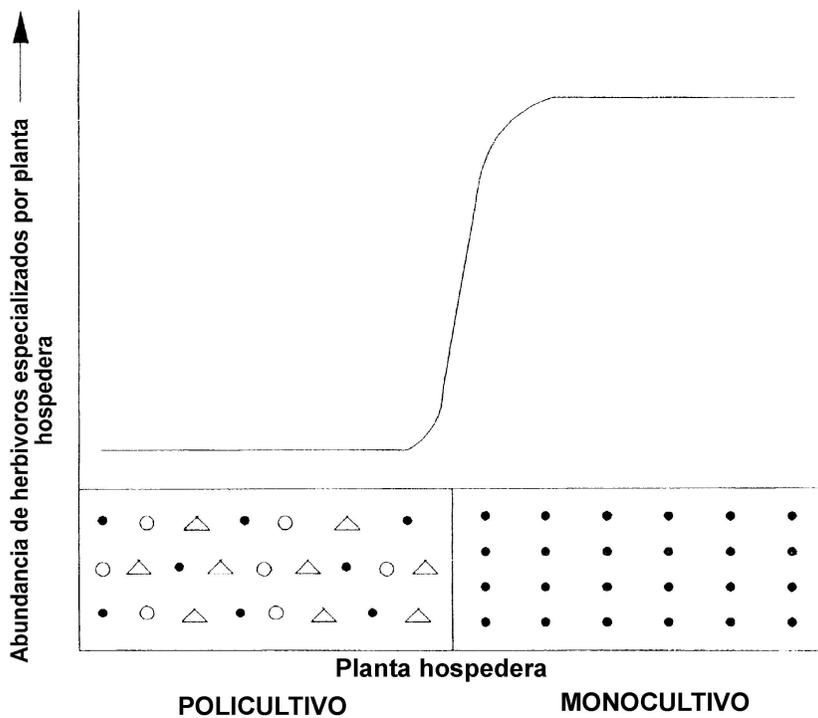
- resistencia, o una capacidad para evitar o resistir la alteración;
- elasticidad, o una capacidad para recuperarse después de la alteración.

La diversidad es la única medida de la complejidad del ecosistema. La comunidad de organismos se convierte en más compleja cuando incluye un gran número de diferentes tipos de organismos, cuando hay más interacciones entre ellos y cuando aumenta la intensidad de estas interacciones. Conforme se incrementa la diversidad aumentan las oportunidades de coexistencia e interferencia beneficiosa entre especies que pueden mejorar la sostenibilidad del ecosistema. Los sistemas diversificados favorecen complejas cadenas tróficas que suponen más conexiones e interacciones potenciales entre sus miembros, así como muchas vías alternativas de flujo de energía y materia. Así, una comunidad más compleja es más estable y muchos datos apoyan esta idea.

Sin embargo, los ecologistas han debatido durante años la suposición de que el aumento de diversidad fomenta la estabilidad. Sobre este tema están disponibles revisiones teóricas críticas (Watt, 1973; Van Emden y Williams, 1974; Goodman, 1975; Murdoch, 1975), así como revisiones que utilizan ejemplos agrícolas que refuerzan esta teoría (Pimentel, 1961; Root, 1973; Dempster y Coaker, 1974; Litsinger y Moody, 1976; Perrin, 1977).

Independientemente de esas discusiones, la investigación ha demostrado que la mezcla de ciertas especies vegetales con el hospedero principal de un fitófago especializado da un resultado bastante congruente (figura 12): los fitófagos especializados presentan generalmente

FIGURA 12
Tendencia consistente de la población de herbívoros especializados en monocultivos y policultivos donde plantas hospederas están mezcladas con plantas no hospederas (Strong, Lawton y Southwood, 1984)



una mayor abundancia en monocultivos que en policultivos. En una revisión de 150 investigaciones publicadas, Risch et al. (1983) encontraron evidencias que apoyan la idea de que los insectos fitófagos especializados fueran menos numerosos en sistemas diversificados (53% de 198 casos). En otra revisión exhaustiva Andow (1991a) encontró 209 estudios publicados que tratan de los efectos de la diversidad vegetal en los agroecosistemas sobre especies de artrópodos fitófagos. El 52% de las 287 especies examinadas resultaron menos abundantes en sistemas diversificados que en monocultivos, mientras que sólo el 15,3% (44 especies) mostraron mayores densidades en policultivos (tabla 1). En una revisión más reciente de 287 casos, Helenius (1998) encontró que la reducción de plagas monófagas fue mayor en sistemas perennes y que la reducción del número de plagas polífagas fue menor en sistemas perennes que en los anuales (tabla 2). Cuatro importantes hipótesis ecológicas se han sugerido para explicar la menor cantidad de plagas en asociaciones vegetales multiespecíficas:

TABLA 1
NÚMERO DE ESPECIES DE ARTRÓPODOS CON RESPUESTAS PARTICULARES A POLICULTIVOS^a ADITIVOS Y SUSTITUTIVOS (ANDOW, 1991)

Densidad de población de las especies artrópodos en policultivos comparada con un monocultivo^a

	Variable ^b	Mayor	Sin cambio	Menor
Herbívoros	58 (20,2)	44 (15,3)	36 (12,5)	149 (51,9)
Monófagos	42 (19,1)	17 (7,7)	31 (14,1)	130 (59,1)
Polífagos	16 (23,9)	27 (40,3)	5 (7,5)	19 (28,4)
Enemigos naturales	33 (25,6)	68 (52,7)	17 (13,2)	12 (9,3)
Depredadores	27 (30,3)	38 (42,7)	14 (15,7)	11 (12,4)
Parasitoides	6 (15,0)	30 (75,0)	3 (7,5)	1 (2,5)

^aPorcentaje del número total de especies en paréntesis.

^bUna respuesta variable significa que la especie de artrópodo no tuvo consistentemente una densidad de población mayor o menor comparada con el monocultivo cuando la respuesta de las especies fue estudiada varias veces.

TABLA 2
**PORCENTAJE DE CASOS EN QUE SE REGISTRÓ UN NÚMERO MENOR
 DE ARTRÓPODOS HERBÍVOROS EN CULTIVOS DIVERSIFICADOS
 QUE EN MONOCULTIVOS (ANDOW, 1991)**

	Especies de monofagos	Especies de polifagos	Total
Sistemas anuales	53,5	33,3	48,5
Sistemas perennes	72,3	12,5	60,5
Total	59,1	28,4	51,9

Resistencia asociativa

Los ecosistemas en los que las especies vegetales están entremezcladas poseen una resistencia asociativa a fitófagos, además de la resistencia de las especies vegetales individuales (Root, 1975). Tahvanainen y Root (1972) sugieren que además de su diversidad taxonómica, los policultivos tienen una estructura relativamente compleja, un medio ambiente químico y patrones microclimáticos asociados. Estos factores de vegetación mixta trabajan sinérgicamente para producir una «resistencia asociativa o colectiva» al ataque de las plagas. En la vegetación estratificada los insectos pueden tener dificultad para localizar y permanecer en pequeños lugares favorables si las condiciones microclimáticas son fuertemente alteradas. Por tanto, la diversidad alivia la presión del fitófago sobre el sistema de cultivo en su totalidad.

En la localización de la planta hospedera por los insectos plaga intervienen frecuentemente mecanismos olfativos. El crecimiento de las plantas hospedadoras en asociación con plantas no relacionadas puede ser un componente importante en la defensa contra los fitófagos, al hacer que los olores de la planta no hospedera interrumpan el comportamiento de fitófago para la localización de la planta hospedera que se basa en señales olfativas. Este tipo de protección se deriva de los efectos de enmascaramiento de los olores de la planta no hospedadora sobre los olores emitidos por la planta hospedadora. Este efecto se ha demostrado con cultivos intercalados de coles y tomate o tabaco en la pulguilla, *Phyllotreta cruciferae* (Root, 1973) y la polilla *Plutella xylostella* (Litsinger y Moody, 1976), así como en la mosca de la zanahoria en zanahorias intercaladas con cebollas (Uvah y Coaker, 1984). En el ejemplo anterior, la reducción de infestación sólo ocurrió cuando las hojas de cebolla se abrieron pero no cuando las plantas empezaban a

formar el bulbo, sugiriendo que el olor enmascarador emanaba únicamente de las hojas jóvenes. Otras hierbas aromáticas han sido resaladas, principalmente por agricultores orgánicos, para repeler a plagas de insectos en cultivos hortícolas, pero se han realizado pocos estudios experimentales para corroborar estas observaciones.

Hipótesis de los enemigos naturales

Esta proposición predice que habrá una mayor abundancia y diversidad de enemigos naturales de los insectos fitófagos en los policultivos que en los monocultivos (Root, 1973). Los depredadores tienden a ser polífagos y tienen amplios requerimientos de hábitat, por lo que se esperaría que encontrarán un mayor arsenal de presas alternativas y de microhábitats en un ambiente heterogéneo (Root, 1975). Los monocultivos anuales no proporcionan adecuados recursos alternativos de alimento (polen, néctar, presa), refugio y lugares de reproducción y puesta para un rendimiento efectivo de los enemigos naturales (Rabb et al., 1976).

La hipótesis de los enemigos naturales ha sido planteada de la siguiente forma:

1. En un medio ambiente complejo están disponibles una mayor diversidad de presas y microhábitats. Como resultado, poblaciones relativamente estables de depredadores generalistas pueden persistir en estos hábitats porque pueden aprovechar la amplia variedad de fitófagos que están disponibles en diferentes momentos o en diferentes microhábitats (Root, 1973).
2. Las poblaciones de depredadores especializados tienen menor tendencia a amplias fluctuaciones porque el refugio ofrecido por un medio ambiente complejo permite a sus presas escapar de una aniquilación completa (Risch, 1981).
3. Los hábitats diversificados ofrecen muchos requisitos importantes para los depredadores y parásitos adultos, tales como fuentes de néctar y polen que no se encuentran disponibles en un monocultivo, reduciendo la probabilidad de que se alejen o lleguen a extinguirse localmente (Risch, 1981).

De acuerdo con la hipótesis de los enemigos naturales de Root, se espera que los enemigos naturales generalistas y especialistas sean más abundantes en policultivos y, por lo tanto, que regulen de forma más eficaz las densidades poblacionales de los fitófagos en los policultivos

que en los monocultivos. Los depredadores y parasitoides generalistas tienden a ser más abundantes en policultivos que en monocultivos porque (1) cambian y se alimentan de mayor variedad de fitófagos disponibles en los policultivos en distintos momentos durante el desarrollo del cultivo; (2) mantienen la reproducción de sus poblaciones en los policultivos mientras que en los monocultivos sólo son producidos machos de algunos parasitoides; (3) pueden utilizar hospederos en policultivos que generalmente no podrían encontrar y usar en los monocultivos; (4) pueden aprovechar la mayor variedad de fitófagos disponibles en los diferentes microhábitats de los policultivos; y (5) las presas o los hospedadores son más abundantes o están más disponibles en los policultivos (Smith y Mc Sorley, 2000).

Las poblaciones de depredadores y parasitoides especialistas deben ser más abundantes y efectivas en los policultivos que en los monocultivos porque los refugios para los hospedadores o las presas en los policultivos hacen posible la persistencia de sus poblaciones, lo que estabiliza las interacciones depredador-presa o parasitoide-hospedador. En los monocultivos, depredadores y parasitoides conducen a la extinción a sus presas u hospedadores y un poco más tarde se extinguen ellos mismos (Andow, 1991a).

Concentración de recursos

Las poblaciones de insectos pueden ser influenciadas directamente por la concentración o dispersión espacial de sus plantas alimenticias. Puede haber un efecto directo de las especies vegetales asociadas en la capacidad del insecto fitófago para encontrar y utilizar sus plantas hospedadoras. Muchos fitófagos, principalmente los que presentan un estrecho espectro de hospederos, tienen más facilidad para localizar y permanecer en aquellas plantas hospedadoras que crecen en sistemas de alta densidad o casi puros (Root, 1973), que suministran recursos concentrados y condiciones físicas homogéneas.

Para cualquier especie plaga, la intensidad total de los estímulos atrayentes determina la concentración del recurso, la cual varía con factores que interactúan, como la densidad y la estructura espacial de la planta hospedadora y los efectos de interferencia causados por las plantas no hospedadoras. En consecuencia, cuanto más baja sea la concentración del recurso (planta hospedadora), más difícil será para el fitófago localizar una planta hospedadora. La concentración relativa de recursos también incrementa la posibilidad de que las especies plaga abandone el hábitat una vez que ha llegado a él; por ejemplo,

el fitófago tiende a volar más pronto y más lejos después de haberse posado en una planta no hospedadora, lo que puede resultar en un mayor índice de emigración desde policultivos que desde monocultivos (Andow, 1991a). Dicho «efecto de emigración» debería ser evidente en policultivos en los que el movimiento trivial de la plaga implica: (1) posarse equivocadamente en una planta no hospedadora, (2) retirarse de las plantas no hospedadoras más frecuentemente que de las plantas hospedadoras, y (3) correr el riesgo de abandonar el área del cultivo durante el movimiento.

Mediante el uso de modelos de difusión (calculando coeficientes de movilidad y velocidad de desaparición), Power (1987) comparó velocidades del movimiento del saltahojas *Dalbulus maidis* en monocultivos de maíz y en maíz intercalado con judías. La velocidad del movimiento a lo largo de líneas del cultivo y la velocidad de desaparición fueron el doble de rápido en el cultivo intercalado que en el monocultivo, pero la velocidad del movimiento entre líneas fue drásticamente reducido en el cultivo intercalado. Como cabría esperar, el movimiento a lo largo de las líneas fue más rápido cuando entre líneas había un obstáculo efectivo de judías, sugiriendo una mayor velocidad de desaparición en el cultivo intercalado. Esta hipótesis ha sido también experimentalmente probada por Bach (1980b) y Risch (1981).

Apariencia de la planta

Muchos cultivos provienen de plantas que inicialmente escaparon de los fitófagos en el espacio y en el tiempo (Feeny, 1976). La efectividad de las defensas naturales de la planta cultivada se ve reducida por los métodos agrícolas actuales: los monocultivos hacen a la planta cultivada más aparente a los fitófagos que lo eran sus ancestros. En agricultura, la apariencia de una planta cultivada se ve incrementada por la estrecha asociación con especies relacionadas (Feeny, 1977). Por tanto, las plantas cultivadas que crecen en monocultivos están sujetas a condiciones artificiales para las cuales sus defensas químicas y físicas cualitativas son inadecuadas. En la teoría de la defensa química desarrollada por Feeny (1976) y Rhoades y Cates (1976) se clasifica a las plantas como «aparentes» y «no aparentes» y se discute las implicaciones de esta división para los cultivos agrícolas en relación con su susceptibilidad a las plagas.

La preferencia del fitófago por el cultivo puede aumentar o disminuir, tanto por la diversidad intracultivo como en cultivos de alta densidad. El fondo vegetal entre cultivos puede tener diferentes efectos

en la fauna de insectos asociada, dependiendo de la situación que la plaga esté adaptada a explotar.

Pieris rapae y *Brevicoryne brassicae* prefieren hábitats abiertos y son más atraídos por plantas hospedadoras que destacan sobre un suelo desnudo; por el contrario, la mosca de las frutas habita en lugares densos y es menos atraída por cultivos abiertos de pasto y cereales (Burn et al., 1987).

Evaluación crítica de las hipótesis

De las cuatro hipótesis, los ecologistas de insectos han probado más sistemáticamente la «hipótesis de los enemigos naturales» (los depredadores y parásitos son más efectivos en sistemas complejos) y la «hipótesis de concentración de recursos» (los fitófagos especialistas encuentran el alimento, se mantienen y se reproducen con más facilidad en sistemas simples). La tabla 3 resume los principales resultados y conclusiones de las revisiones más importantes que exploran las implicaciones ecológicas de ambas hipótesis.

Finch y Collier (2000) argumentan que ambas hipótesis no consiguen diseñar una teoría general de la selección de la planta hospedadora. Estos autores proponen una nueva teoría que llaman «parada apropiada/inapropiada». Esta teoría parte del hecho de que, durante la fase de localización de la planta hospedadora, los insectos se posan indiscriminadamente en hojas de las plantas hospedadoras (paradas apropiadas) y de las plantas no hospedadoras (paradas inapropiadas) pero evitan posarse en superficies marrones tales como el suelo. Este proceso parece ser gobernado por estímulos visuales, a diferencia de las señales químicas que es el eslabón central en la cadena de eventos que gobiernan la selección de la planta hospedadora.

En un estudio de ocho especies fitófagas, Finch y Kienegger (1997) encontraron que la capacidad de cada especie para localizar coles fue adversamente afectada, en diferentes grados, cuando sus plantas hospedadoras estaban rodeadas por trébol. Desde el punto de vista de la protección vegetal, cuanto mayor número de plantas hospedadoras estén concentradas en una determinada área de cultivo, mayor posibilidad tiene un insecto de encontrar una planta hospedadora. Los actuales métodos agrícolas están agravando los problemas de control de plagas, ya que el cultivo en suelo desnudo asegura que las plantas cultivadas estén expuestas al máximo ataque de los fitófagos en cualquier localidad.

Una crítica importante de las teorías que se desarrollan a partir de las interacciones de insecto-planta en diversos agroecosistemas ha sido

TABLA 3
**PRINCIPALES HALLAZGOS Y CONCLUSIONES DERIVADAS
 DE UNA REVISIÓN DE ESTUDIOS QUE ABORDAN LA HIPÓTESIS DE LOS
 ENEMIGOS NATURALES Y DE LA CONCENTRACIÓN DE RECURSOS**

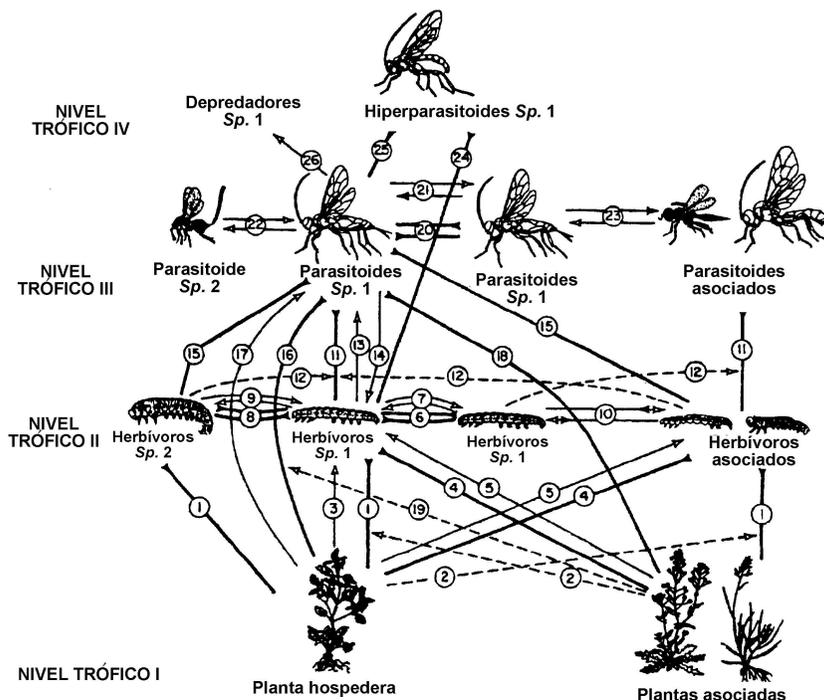
Revisión	Principales hallazgos	Principales conclusiones
Risch et. al (1983)	150 estudios, 198 especies de herbívoros. Sistemas «Diversos»: Población de herbívoros menor en el 58% de los casos, mayor en el 18%, sin cambio en el 9% y variable en el 20% de los casos.	Hipótesis de la concentración de los recursos (Root, 1973), la explicación más probable pero cuyo <i>mecanismo</i> ha sido poco estudiado, ej. hallazgo del hospedero, comportamiento hospedero-planta, tasas de depredación, etc.
Risch (1981) Redfean y Pim (1987)	Revisión de los mecanismos.	Hipótesis de la concentración de recursos en sistemas <i>anuales</i> , la de enemigos naturales en sistemas <i>perennes</i> . Apoyo la hipótesis de concentración de recursos (c.r.) y de enemigos naturales.
Russell (1989)	Modelación y trabajo de campo muestra que sistemas simples pueden ser estables, el número de especies y la «conexión» es importante en para la estabilidad. Reviso 19 estudios en los cuales explícitamente evaluó la hipótesis de los enemigos naturales (e.n.).	De los 19 estudios, la tasa de mortalidad por depredadores y parasitoides en sistemas «diversos» fue mayor en 9, menor en 2, invariables en 3 y variables en 5, cuando se evaluaron los mecanismos, la hipótesis de los enemigos naturales fue confirmada con mayor probabilidad. Esta hipótesis y la hipótesis de concentración de recursos son «complementarias».
Baliddawa (1985)	Revisión de sistemas cultivo/maleza y de cultivos intercalados.	Estudios cultivo/maleza: 56% de las plagas disminuyeron causado por los enemigos naturales, en los cultivos intercalados 25%, éstos probablemente disminuyeron la velocidad de la colonización de la plaga (las plantas pueden limitar también el movimiento de los depredadores, ver el texto).
Andow (1991)	Clasificó tanto especies plaga como monofagos y polífagos. Revisó 254 especies.	El 56% de las poblaciones de especies de herbívoros fue menor en los sistemas divesos, comparado con el 66% de herbívoros monofagos y el 27% de polífagos. El número de depredadores fue mayor en el 48% de los hábitats diversos estudiados y la de los parasitoides fue de 81%, concluyó que ambas hipótesis podían ser aplicadas pero la de c.r. era la más importante.
Cromartie (1991)	Revisó datos a partir de cultivos anuales y de cultivos perennes.	La hipótesis c.r. era la más probable para los cultivos anuales, la hipótesis e.n. es la más probable para los cultivos perennes (y algunos anuales) pero hay poca evaluación práctica que relacione los datos de producción y los datos económicos.

adelantada por Price et al. (1980). Ellos sostienen que esta teoría sólo tiene en cuenta a la planta (primer nivel trófico) y al fitófago (segundo nivel trófico) sin considerar seriamente a los enemigos naturales que depredan o parasitan a los fitófagos (tercer nivel trófico); este nivel debe ser visto como parte de la batería defensiva de las plantas contra los fitófagos. Esto es sobre todo relevante en asociaciones multiespecíficas de cultivos porque: (1) la interacción fitófago-enemigo en una especie vegetal puede ser afectada por la presencia de las plantas asociadas, y (2) la interacción fitófago-enemigo en una especie vegetal puede ser afectada por la presencia de otros fitófagos presentes en las plantas asociadas. En muchos casos los insectos entomófagos son atraídos directamente por determinadas plantas, aun en la ausencia de su hospedador o presa, mediante la liberación de sustancias químicas de la planta hospedera o de otras plantas asociadas. Las interacciones pueden ser muy complejas y suelen implicar a diferentes niveles tróficos y a bastantes especies de plantas, fitófagos y enemigos naturales, como ha sido ilustrado por Price et al. (1980) (figura 13).

Una crítica adicional planteada por Vandermeer (1981) es que ninguna de las hipótesis incluye lo que este autor llama el efecto del cultivo-trampa. La idea es que la presencia de un segundo cultivo en la proximidad de un cultivo principal atraiga una especie fitófaga que de otra forma probablemente atacaría al cultivo principal. Franjas de maíz sembradas en campos de algodón pueden atraer a las orugas de las cápsulas y alejarlas así del algodón (Lincoln e Isley, 1947). El sorgo puede actuar como una trampa efectiva para el perforador del tallo *Chilo partellus* en la India. Los cultivos trampa se han usado para controlar los cicadélidos (saltahojas) en algodón (Ali y Karim, 1989). En América Central, Rosset et al. (1985) encontraron que el ataque por el noctuido *Spodoptera sunia* destrozó totalmente un monocultivo de tomate, aunque un intercultivo de tomate y judías fue efectivo en reducir el ataque a prácticamente cero. Estaba claro que en los cultivos intercalados las orugas fueron atraídas por las judías que actuaron como cultivo trampa. En la tabla 4 se presentan más ejemplos específicos de cultivos trampa que han demostrado su eficacia para atraer a los fitófagos lejos del cultivo principal en diferentes sistemas de cultivo. Un notable ejemplo de cultivo trampa de Canadá se refiere al uso del pasto (*Bromus*) como trampa para el céfido del trigo *Cephus cinctus*. El pasto atrapa una gran proporción de los adultos que invaden la zona, ahí ponen los huevos y las larvas perforan los tallos. La característica elegante de este sistema es que las larvas mueren dentro de los tallos

FIGURA 13

Interacción en una comunidad de cuatro niveles tróficos involucrando semioquímicos. Las flechas señalan al organismo que responde. Las líneas gruesas y las flechas sólidas ilustran la atracción a un estímulo (ej. 1, 4, 11, 24). La línea delgada y las flechas delineadas ilustran repulsión (ej. 3, 13, 17, 26). Las líneas punteadas muestran efecto indirecto tal como la interferencia con otra respuesta (ej. 2, 12, 19) (Price et al., 1980)



del pasto no antes de pupar pero sí después de que han emergido sus parasitoides. No es necesario, por tanto, el control del insecto en las plantas trampa. Además, el pasto actúa como un filtro que convierte las plagas en biomasa beneficiosa (van Emden y Dabrowski, 1997).

De acuerdo con Vandermeer (1989), los cultivos trampa tienden a atraer preferentemente a fitófagos generalistas, de tal manera que la planta que es protegida no es probable que sea directamente atacada. Este autor propone algunos modelos generales que optimizan el nivel de concentración de cultivo-trampa para incrementar la habilidad de la trampa en dejar a las plagas fuera del cultivo (probabilidad de

TABLA 4
**EJEMPLOS DE SISTEMAS DE CULTIVOS TRAMPA EXITOSAMENTE
 APLICADOS EN LA PRÁCTICA AGRÍCOLA (HOKKANEN, 1991)**

Plagas controladas	Principal cultivo	Cultivo trampa	Localidad
Chinche <i>Lygus</i> (<i>Lygus hesperus</i> , <i>Lygus elisus</i>)	Algodón	Alfalfa	California
Grillo de la cápsula de algodón (<i>Anthonomus grandis</i>)	Algodón Algodón	Algodón Algodón	USA Nicaragua
Chinche hediondo (<i>Nezara viridula</i> <i>Euschistus</i> spp. <i>Acrosternum hilare</i> , <i>Piezodorus guildini</i>)	Soja Soja Soja	Soja Soja Soja Frijos blanquillo	USA Brasil Nigeria
Escarabajo mexicano del frijol (<i>Epilachna varivestris</i>)	Soja	Frijol	USA
Escarabajo de la hoja del frijol (<i>Cerotoma tifurcata</i>)	Soja	Soja	USA
Escarabajo colorado (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>)	Papa Papa	Papa Papa	USSR Bulgaria
Escarabajo flor (<i>Meligethes aenus</i>)	Canola Colifrol	Canola Caléndula	Finlandia
Escarabajo destructor de los pinos (<i>Tomicus piniperda</i>)	Pino	Corteza del pino	Inglaterra
Escarabajo de la corteza del pino (<i>Ips typographus</i>)	Pino	Corteza del Pino	Europa

atracción local), a diferencia de las plagas que son atraídas a distancia (probabilidad de atracción regional) (figura 14).

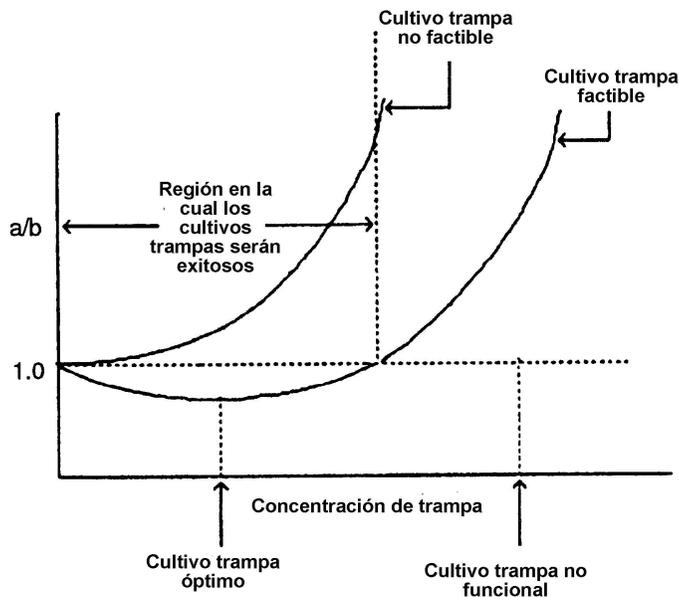
Dilemas de la teoría

Sheehan (1986) y Russell (1989) han cuestionado la validez universal de estas teorías que explican los efectos de la diversificación de los agroecosistemas sobre el comportamiento de búsqueda y éxito de los enemigos naturales de los artrópodos y afirman que tales interacciones se conocen todavía muy poco. Ninguna de las hipótesis propuestas incluyen realmente todos los mecanismos que se sabe que actúan en el área general de la diversidad y la aparición de las plagas (Vandermeer, 1989). El 50% de los dieciocho estudios revisados por Russell (1989)

encontraron mayores niveles de mortalidad de fitófagos por depredación o parasitación en sistemas diversificados, pero de acuerdo con Russell, la falta de un control adecuado en todos salvo un estudio, impidieron a los investigadores concluir que esta diferencia de mortalidad era lo que realmente reducía el número de fitófagos en sistemas complejos. Este autor, más adelante, sostuvo que las hipótesis de enemigos naturales y la de concentración de recursos actúan como mecanismos complementarios en reducir el número de fitófagos en cultivos intercalados, y ambos deben de ser favorecidos simultáneamente para alcanzar un máximo control.

De acuerdo con Sheehan (1986), la hipótesis de enemigos naturales es simplista en muchos sentidos. La localización de la víctima por los enemigos generalistas puede ser entorpecida al incrementar la densidad de las plantas o la heterogeneidad en los sistemas agrícolas diversificados. De hecho, la diversificación del cultivo puede reducir la eficacia

FIGURA 14
Relación de atracción general a local como una función de la concentración de la trampa, ilustrando la región de factibilidad del cultivo trampa (Vandermeer, 1989)



de búsqueda de los enemigos naturales y desestabilizar la interacción depredador-presa. Los enemigos especialistas, siempre importantes en los programas de control biológico, pueden ser particularmente sensibles a la textura vegetal. El control de plagas mediante enemigos especialistas ha de ser más efectivo en los agroecosistemas menos diversificados siempre que la concentración de las plantas hospedadoras incremente la atracción o retención de estos enemigos. Así, es posible que ciertos enemigos especialistas no respondan necesariamente a la diversificación del hábitat del mismo modo que los generalistas.

Sheehan (1986) sugirió que los parasitoides especialistas pueden ser menos abundante en policultivos que en monocultivos porque: (1) las señales químicas usadas en la búsqueda de hospederos serán interferidas en policultivos y los parasitoides tendrán menos capacidad para localizar a sus hospederos, parasitarlos y alimentarse de ellos, (2) el límite difuso de los márgenes de los policultivos será difícil de reconocer y los parasitoides abandonarán más fácilmente los policultivos que los monocultivos. Además, Andow y Porkym (1990) demostraron que la complejidad estructural o las conexiones de la superficie en la que el parasitoide realiza la búsqueda, puede influir drásticamente en la velocidad de localización del hospedero por el parasitoide. Una implicación de este estudio es que los policultivos estructuralmente complejos exhibirán menos parasitismo que los monocultivos estructuralmente simples.

Los factores que aumentan la inmigración de los enemigos naturales a las áreas de las plantas hospedadoras y disminuyen la emigración desde estas áreas (p.ej., tamaño grande de la parcela, proximidad entre plantas, presencia de sustancias químicas específicas o de estímulo visual y reducción de sustancias químicas o de diversidad estructural de vegetación asociada) pueden causar que esos enemigos permanezcan más tiempo y busquen más eficazmente en los agroecosistemas simples que en los agroecosistemas diversificados, al menos en aquellos que no son demasiados extensos.

Usando un modelo matemático para analizar la participación del movimiento en la respuesta de los enemigos naturales a la diversificación, Corbett y Plant (1993) predijeron que las líneas de vegetación intercaladas pueden actuar como un sumidero o como una fuente de enemigos naturales, dependiendo de la movilidad del enemigo natural y las peculiaridades del propio diseño del sistema. Para un depredador de gran movilidad, la vegetación intercalada puede convertirse desde un severo sumidero a una fuente valiosa simplemente teniendo vegetación intercalada que germine antes de que el cultivo, permitiendo así una

temprana colonización por los depredadores. Cuando el cultivo y la vegetación intercalada germinan simultáneamente, el modelo predice que la vegetación intercalada actúa como un sumidero, aunque la magnitud de este efecto variará con la movilidad del enemigo natural, lo que determina los patrones de distribución espacial de los depredadores y parásitos.

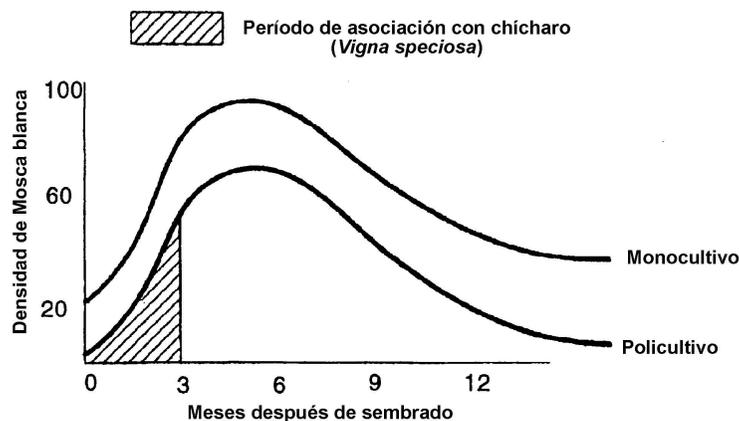
Otra deficiencia de la teoría es que, hasta ahora, las hipótesis de enemigos naturales y de concentración de recursos proporcionan las bases para predecir la respuesta de los fitófagos en policultivos sólo si:

1. El fitófago es un especialista o explota una estrecha gama de plantas.
2. El policultivo está compuesto de una planta hospedadora preferida y una o más plantas no hospedadoras.
3. Plantas hospedadoras o no hospedadoras se solapan en tiempo y espacio.

Dadas estas limitaciones, no todos los resultados de los estudios de diversificación agrícola que conducen a una la reducción de poblaciones de plagas pueden ser explicados adecuadamente por las dos hipótesis tales como están establecidas. Uno de estos casos es un estudio de Gold (1987) sobre los efectos del intercultivo de yuca (mandioca) con judías en la dinámica de población de la mosca blanca de la yuca (*Aleuror-tachelus socialis* y *Trialeurodes variabilis*) en Colombia. Como era de esperar, el intercultivo redujo las poblaciones de huevos de ambas especies de mosca blanca en la yuca (un cultivo de doce meses), pero estas reducciones fueron residuales, persistiendo más de seis meses después de la recolección de las judías, que permanece en el campo sólo de tres a cuatro meses (figura 15). La hipótesis del enemigo natural fue rechazada como un mecanismo que explicara la reducida incidencia del fitófago ya que los depredadores fueron más abundantes en monocultivos que en policultivos, mostrando una respuesta numérica. La hipótesis de la concentración del recurso podría explicar la baja densidad de mosca blanca durante el período en que el frijol estaba presente, pero no puede explicar las reducciones en las poblaciones de mosca blanca observadas mucho después de que el frijol fuera retirado. En lugar de esto, parecía que la competencia en el intercultivo causó una reducción en el tamaño o vigor de la yuca que persistió por el resto de la temporada. Así, las poblaciones de mosca blanca en policultivos estuvieron influidas por selección de la planta hospedadora o el tiempo de permanencia en ella,

FIGURA 15

Respuesta esperada de la población (densidad de huevos) de dos especies de mosca blanca *Aleurotrachelus socialis* y *Trialeurodes variabilis* en mezclas de yuca y frijol chícharo (caupi) en Colombia (Altieri, 1991c)



que a su vez estuvo relacionado con la condición menos vigorosa de la planta hospedera.

Otro ejemplo es el estudio de Altieri y Schmidt (1986b), donde se encontraron bajas densidades del fitófago especialista *Phyllotreta cruciferae* en un cultivo de brócoli intercalado con otra crucífera hospedadora, la mostaza silvestre *Brassica kaber*. Las densidades poblacionales de *P. cruciferae* en las plantas de brócoli fueron mayores en monocultivo que en policultivo, pero esto no ocurrió considerando las poblaciones totales por parcela. La diferencia en la abundancia fue básicamente debido al hecho de que los escarabajos en el cultivo intercalado se concentraban más en la mostaza salvaje que en el brócoli.

Estas preferencias tienen una base química puesto que la mostaza silvestre tiene mayores concentraciones de glucosinolatos que el brócoli, siendo estos fuertes atrayentes para estos coleópteros. Así, en este caso, las diferencias en la abundancia de *P. cruciferae* causada por la diversidad fueron debidas a las preferencias alimenticias de esta especie más que a diferencias en colonización, reproducción o depredación. Obviamente, estas tendencias no se ajustan a los supuestos de ninguna de las dos hipótesis.

Estos dos ejemplos no contradicen necesariamente las dos hipótesis pero, en cambio, proporcionan explicaciones adicionales a la teoría actual y reclaman una mayor precaución y flexibilidad, puesto que las respuestas de los fitófagos a la diversidad vegetal no son uniformes y no siempre pueden ser explicadas por la propia diversidad. De hecho, las diferencias entre monocultivos y policultivos en el tiempo de permanencia o patrones de movimiento de insectos no siempre son evidentes, aunque persistan las diferencias de abundancia entre parcelas. Como se ha sugerido en los estudios mencionados, otros factores tales como señales visuales, cambios microclimáticos, preferencias alimenticias o efectos directos en el vigor de la planta hospedadora podrían influir en la localización del hábitat o comportamiento de búsqueda tanto de los fitófagos como de los enemigos naturales.

A pesar de todos los estudios experimentales descritos, aún no somos capaces de desarrollar una teoría predictiva que nos permita determinar qué elementos específicos de biodiversidad deberían ser conservados, añadidos o eliminados para mejorar el control natural de plagas. En algunos casos la simple adición de un elemento de diversidad es todo lo que se necesita para asegurar el control biológico de especies plagas (p.ej., incorporación de zarzadoras en viñedos para controlar especies de *Erythroneura* en California) (Doutt y Nakata, 1973). A veces, todo lo que se necesita es detener las aplicaciones insecticidas con el fin de restablecer funciones reguladoras del ecosistema, como fue el caso de las plantaciones de bananas en Costa Rica, donde después de dos años sin tratamiento las plagas principales de insectos disminuyeron y muchas plagas antiguas casi desaparecieron. Después de diez años, la mayoría de las plagas estuvieron bajo un total control biológico (Stephens, 1984). Estudios recientes que comparan fauna de artrópodos en sistemas de cultivo ecológico y convencional confirman los beneficios de la ausencia de tratamientos insecticidas en la diversidad de artrópodos beneficiosos presentes en follaje y suelo (Paoletti et al., 1989).

También sabemos poco como para sugerir si los mecanismos ecológicos propuestos por las hipótesis funcionan en un nivel más regional (p.ej., al nivel de los mosaicos de agroecosistemas intercalados entre la vegetación natural) y qué problemas de plagas disminuirán debido a la heterogeneidad espacial y temporal de estos escenarios agrícolas. Algunos estudios sugieren que los entornos vegetales asociados a un determinado campo de cultivo influyen en el tipo, la abundancia y el tiempo de llegada de los fitófagos y de sus enemigos naturales (Gut et al., 1982; Altieri y Schmidt, 1986a).

En huertos de plantas perennes (p.ej. de peras y manzanas) de latitudes templadas, un complejo diversificado de depredadores se desarrolla generalmente al principio de la temporada en los huertos rodeados de bosques. En estos sistemas, la mayoría de las plagas (p.ej. *Psylla pyricola*, *Cydia pomonella*, etc.) son rápidamente reducidas y mantenidas a bajos niveles durante la temporada. Por el contrario, los depredadores al principio de la temporada están ausentes en los huertos comerciales más extensos y, por tanto, la presión de las plagas es más intensa (Croft y Hoyt, 1983). Asumiendo que estas tendencias también ocurren en los trópicos, cabría esperar que en determinados agroecosistemas tropicales (p.ej. cultivos itinerantes en las tierras bajas tropicales), los barbechos de bosques y arbustos tienen un valor potencial en el control de plagas. El aclareo de pequeñas parcelas en una matriz de vegetación forestal secundaria puede permitir la fácil migración de enemigos naturales desde la selva circundante (Matteson et al., 1984). Este positivo potencial de la vegetación natural en el control biológico se espera que cambie en vista de los niveles actuales de deforestación y las tendencias de modernización hacia monocultivos comerciales.

IV. MANIPULACIÓN DE INSECTOS MEDIANTE EL MANEJO DE MALEZAS

La presencia de malas hierbas o malezas dentro o alrededor de los campos de cultivo influye en la dinámica del cultivo y en las comunidades bióticas asociadas. Los estudios llevados a cabo durante los últimos treinta años concuerdan en que la manipulación de malas hierbas específicas, una práctica particular de control de malezas o un sistema de cultivo enmalezado puede afectar la ecología de las plagas de insectos y de los enemigos naturales asociados (van Emden, 1965b; Altieri et al., 1977; Altieri y Withcomb, 1979a,b; Thresh, 1981; William, 1981; Norris, 1982; Andow, 1983a). Las malas hierbas ejercen un estrés biótico directo sobre los cultivos al competir por la luz solar, agua y algunos nutrientes, reduciendo así el rendimiento del cultivo. Las malas hierbas afectan indirectamente a las plantas cultivadas través de efectos positivos o negativos en los insectos fitófagos y también en los enemigos naturales de los fitófagos (Price et al., 1980). Las interacciones fitófago-enemigo natural que se producen en un sistema de cultivo pueden ser afectadas por la presencia de las malezas asociadas o por la presencia de fitófagos en estas malas hierbas (Altieri y Letourneau, 1982). Por otra parte, los fitófagos pueden modificar la interacción entre cultivos y malas hierbas, como en una comunidad natural donde la competitividad de dos especies vegetales fue alterada sustancialmente por la alimentación selectiva de un coleóptero filófago (Bentley y Whittaker, 1979). Estas relaciones han sido poco exploradas en los sistemas agrícolas.

En este capítulo se discuten las interacciones múltiples entre cultivos, malas hierbas, fitófagos y enemigos naturales y, en particular, la forma en que la ecología de malas hierbas y el manejo afecta las dinámicas de las poblaciones de insectos y, por tanto, a la sanidad cultivo. El estrés

que las malas hierbas provocan en los cultivos se contempla más allá de la simple interacción competitiva, incorporando un análisis de la interacción de tres niveles tróficos en el ecosistema.

Las malezas como origen de plagas de insectos en los agroecosistemas

Las malezas son importantes hospedadoras de plagas de insectos y de patógenos en los agroecosistemas. Van Emden (1965b) cita 442 referencias que mencionan malas hierbas como reservorios de plagas. Cien de las referencias son en cereales. Una serie de publicaciones que se refieren a malas hierbas como reservorios de organismos que afectan a cultivos han sido publicadas por el Centro de Desarrollo e Investigación Agrícola de Ohio. Se informa de más de setenta familias de artrópodos perjudiciales a los cultivos asociadas a malas hierbas (Bendixen y Horn, 1981). El comienzo de muchas plagas puede ser detectado en las malas hierbas locales más abundantes de la misma familia que la planta cultivada. Muchas plagas de insectos son lo suficientemente polífagas que las malas hierbas no relacionadas botánicamente con el cultivo pueden también ser reservorios. Por ejemplo, *Aphis gossypii* se alimenta sobre más de veinte especies de malas hierbas no relacionadas, dentro y alrededor de los campos de algodón. En Thresh (1981) se pueden encontrar ejemplos detallados del papel de las malas hierbas en la epidemiología de plagas de insectos y de enfermedades, especialmente en las enfermedades transmitidas desde las malas hierbas a las plantas cultivadas adyacentes mediante insectos vectores. Un importante ejemplo es el papel de *Circulifer tenellus* en la transmisión del virus del ápice rizado de la remolacha en los estados occidentales de Utah y Colorado, donde el vector por sí solo no es capaz de sobrevivir en el invierno.

Las malezas próximas a los cultivos pueden proporcionar los requisitos para el aumento de las poblaciones fitófagas. La presencia de *Urtica dioica* en plantas hospedadoras que se encuentran en hábitats no cultivados que rodean a los campos de zanahorias, fue el factor más importante que determinó altos niveles de daños por larvas de la mosca de la zanahoria en el cultivo adyacente (Wainhouse y Coaker, 1981). Los cicadélidos adultos invaden los huertos de melocotoneros desde la vegetación circundante y posteriormente colonizan los árboles debajo de los cuales existe una cubierta vegetal compuesta por sus hospedadores silvestres preferidos (McClure, 1982). *Plantago* spp. proporciona

alimento alternativo al pulgón del manzano *Dysaphis plantaginea*, una importante plaga de los manzanos en Inglaterra. El pulgón pasa la mayor parte del verano en los Plantagos regresando a los manzanos a finales del verano. Las larvas del tentredínido *Ametastegia glabrata* se alimentan de especies de los géneros *Rumex* y *Polygonum* y en la última generación se pueden trasladar a los manzanos adyacentes y perforar las frutas o los extremos de los brotes (Altieri y Letourneau, 1982).

Determinadas gramíneas pueden actuar como hospedadores de plagas de cereales por lo que estas especies deben ser excluidas. *Bromus* spp., *Festuca* spp. y *Lolium multiflorum* (*italicum*) se encuentran entre los hospedadores de los pulgones *Sitobium avenae* y *Rhopalosiphum padi* que son vectores del virus del enanismo amarillo de la cebada (BYDV). Si estas especies son mantenidas después de la recolección, podrían actuar como un «puente verde» y facilitar la transferencia de los fitófagos al cultivo siguiente. Las especies *Agropyron repens* y *Arrhenatherum elatius* son menos susceptibles; sin embargo, *A. repens* favorece la acumulación del mosquito de las agallas *Haplodiplosis marginata* (Diptera: Cecidomyidae) y es también muy susceptible a la mosca de las frutas, como lo son varias especies de *Festuca* y *Poa*, estas últimas también actúan como hospedadores del mosquito del trigo (Burn, 1987).

Puvuck y Stinner (1992) encontraron que la presencia de malas hierbas en campos de maíz es un factor que incrementa la atracción de esos cultivos al segundo vuelo del taladro europeo del maíz (*Ostrinia nubilalis*). La cobertura vegetal parece ser un hábitat preferido para el apareamiento de *O. nubilalis*.

Frecuentemente la variedad domesticada de una especie vegetal es el resultado de un intensivo programa de mejora que origina, entre otros factores, una reducción en la concentración de sustancias secundarias en varias partes de la planta, produciendo plantas con defensas más simples y menos estables contra los fitófagos (Harlan, 1975). La presencia de parientes silvestres en los márgenes del cultivo puede tener efectos locales en la genética poblacional de una plaga. Se supone que las plantas silvestres pueden contribuir a la diversidad genética de las poblaciones del fitófago, sobre todo si la migración es escasa. Por tanto, el mantenimiento de la flora que rodea al cultivo con una variedad vegetal que posee diferentes complementos defensivos, puede dar como resultado la conservación de la diversidad genética en la población local del fitófago y la disminución de la presión de selección de nuevos biotipos que tengan la capacidad de superar la resistencia de la planta hospedadora o resistir la aplicación de los insecticidas (Thresh, 1981).

El papel de las malezas en la ecología de enemigos naturales

Las malezas son componentes importantes de los agroecosistemas porque influyen sin duda en la biología y la dinámica poblacional de los insectos benéficos. Las malas hierbas ofrecen muchos recursos importantes a los enemigos naturales, tales como presas u hospederos alternativos, polen o néctar, así como microhábitats que no están disponibles en los monocultivos libres de malas hierbas (van Emden, 1965b). Muchas plagas de insectos no están presentes continuamente en los cultivos anuales y sus depredadores y parasitoides deben sobrevivir en algún lugar durante su ausencia. Las malezas generalmente proporcionan dichos recursos (hospedero alternativo o polen/néctar) ayudando a la supervivencia de poblaciones viables de enemigos naturales. La entomofauna benéfica asociada a las malas hierbas ha sido investigada para muchas especies, entre las que se incluyen la ortiga mayo (*Urtica dioica*), el epazote o té mexicano (*Chenopodium ambrosioides*), el alcanfor (*Heterotheca subaxillaris*) y numerosas especies de ambrosías (Altieri y Whitcomb, 1979a). Tal vez el estudio más exhaustivo de la fauna asociada a varias malas hierbas sea el trabajo de Nentwig y colaboradores en Berna (Suiza), en el que se muestrearon los insectos asociados a 80 plantas sembradas como monocultivos en un total de 360 parcelas (Nentwig, 1998). Según este estudio, las especies de malas hierbas son hábitats de insectos con características muy diferentes. Plantas como el perifollo de Francia (*Anthriscus cerefolium*), consuelda (*Symphytum officinale*) y *Galinsoga ciliata* tienen poblaciones de artrópodos extremadamente bajas, de menos de 15 individuos/m², mientras que la mayoría de las plantas tienen de 100 a 300 artrópodos/m², siguiendo el método de muestreo D-vac usado por estos investigadores. Niveles extremadamente altos fueron detectados en amapola (*Papaver rhoeas*), colza (*Brassica napus*), trigo sarraceno o alforfón (*Fagopyrum esculentum*) y tanaceto (*Tanacetum vulgare*), donde se encontraron más de 500 artrópodos/m². Considerando la estructura trófica de las comunidades de artrópodos los resultados fueron aún más llamativos. De todos los artrópodos, los insectos fitófagos constituyeron alrededor del 65% de las especies (la mayoría de los valores comprendidos entre 45 y 80%), pero la composición del resto de artrópodos varía mucho entre depredadores-parasitoides o entre depredadores afidófagos y áfidos según la especie vegetal. La mayoría de los parasitoides fueron Hymenoptera de las familias Aphidiidae, Braconidae e Ichneumonidae y también Proctotrupidae y Chalcidoidea, alcanzando cerca de cinco a treinta individuos por metro cuadrado de vegetación, especialmente en malas hierbas de

Asteraceae y Brassicaceae. Los depredadores dominantes incluyeron Diptera (Empididae), Coleoptera (Coccinellidae, Carabidae, Staphylinidae y Cantharidae) y Neuroptera (Chrysopidae). Se observaron altas densidades (70 depredadores/m²) en borraja (*Borrago officinalis*), ciano (*Centaurea cyanus*) y *Papaver rhoeas*. Los sírfidos afidófagos requieren una sucesión de especies vegetales con floración desde temprana a tardía, entre las que se encuentran plantas fuertemente atractivas como especies de *Brassica*, *Sinapsis* y *Raphanus*. Los sitios preferidos para la oviposición por la crisopa común (*Chrysoperla carnea*) incluyen cerca de dieciséis plantas, tales como *Agrostemma githago*, *Trifolium arvense*, *Echium vulgare*, *Oenothera biennis*, *Centaurea jacea*, entre otras (Zandstra y Motooka, 1978).

La importancia de las malezas angiospermas

La mayoría de los adultos de parasitoides himenópteros requieren alimento en forma de polen y néctar para asegurar una efectiva reproducción y longevidad. Van Emden (1965) demostró que determinados Ichneumonidae, tales como *Mesochorus* spp., se deben alimentar de néctar para la maduración de los huevos, y Leius (1967) señaló que los carbohidratos del néctar de determinadas Umbelliferae son esenciales para la normal fecundidad y longevidad de tres especies de ichneumónidos. En estudios sobre los parasitoides de la polilla europea del brote del pino *Rhyacionia buoliana*, Syme (1975) demostró que la fecundidad y longevidad de los himenópteros *Exeristes comstockii* y *Hyssopus thymus* aumentaron considerablemente con la presencia de diferentes malas hierbas angiospermas. En Hawai, *Euphorbia hirta* ha sido citada como una importante fuente de néctar para *Lixophaga sphenophori*, un parásito del gorgojo de la caña de azúcar (Topham y Beardsley, 1975). En el Valle de San Joaquín, California se observó que los adultos del braconido *Apanteles medicaginis*, parásito de la oruga de la alfalfa (*Colias eurytheme*), se alimentaban frecuentemente de varias especies de malas hierbas (*Convolvulus*, *Helianthus* y *Polygonum*), vivían más tiempo y exhibían una mayor fecundidad. Una similar dependencia de las flores se ha señalado para *Orgilus obscurator*, un parásito de la polilla europea del brote del pino, y *Larra americana*, un parásito del grillo topo (Zandstra y Motooka, 1978).

Las flores silvestres, como *Brassica kaber*, *Barbarea vulgaris* y *Daucus carota* proporcionaron néctar a las hembras del *Diadegma insulare*, que es un ichneumónido parasitoide de la palomilla dorso de diamante, *Plutella xylostella* (Idris y Grafius, 1995). El aumento de fecundidad

y longevidad de las hembras del parasitoide estuvo correlacionado con el diámetro inicial de la corola de la flor y con el sombreado que las plantas proporcionaron al parasitoide. Debido a su largo período de floración durante el verano, *Phacelia tanacetifolia* ha sido usada como fuente de polen para favorecer las poblaciones de sírfidos en cultivos de cereales en Gran Bretaña (Wratten y van Emden, 1995).

Un espectacular incremento de parasitismo se ha observado en cultivos anuales y en huertos con flores silvestres. El parasitismo de huevos de *Malacosoma* sp. y de larvas de carpocapsa (*Cydia pomonella*) fue ocho veces mayor en huertos de manzanos con cubierta floral con respecto a los que tenían una cubierta floral poco densa (Leius, 1967).

Investigadores soviéticos del Laboratorio Tashkent (Telenga, 1958) citaron la carencia de aporte de alimento al adulto como una causa de la incapacidad de *Aphytis proclia* para controlar a su hospedero, el piojo de San José (*Quadraspidiotus perniciosus*). La efectividad del parasitoide mejoró como resultado de la siembra de una cubierta vegetal de *Phacelia* sp. en los huertos. Tres siembras sucesivas de *Phacelia* aumentaron el nivel de parasitación desde 5% en huertos con suelo desnudo al 75% cuando crecieron estas plantas productoras de néctar. Estos investigadores soviéticos también observaron que en cultivos de crucíferas, *Apanteles glomeratus*, un parásito de dos especies de orugas de la col (*Pieris* spp.), obtenía néctar de las flores de la mostaza silvestre. Los parásitos vivieron más tiempo y pusieron más huevos cuando estas malas hierbas estaban presentes. Cuando en los cultivos de col se sembraron mostazas de floración rápida, el parasitismo del hospedero aumentó de 10 a 60% (Telenga, 1958).

Las flores de algunas malezas son también una importante fuente de alimento para varios insectos depredadores (van Emden, 1965b). El polen contribuye a la producción de huevos de muchas moscas de sírfidos y se ha señalado como una importante fuente de alimento para muchos depredadores Coccinellidae. Las crisopas parecen preferir flores compuestas que suministran néctar para satisfacer sus requerimientos de azúcar (Hagen, 1986).

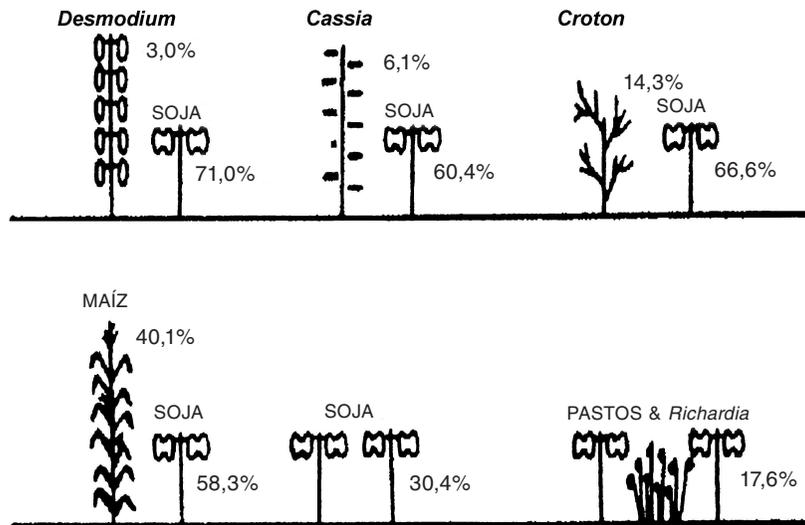
Las malas hierbas pueden aumentar las poblaciones de insectos fitófagos que no son plagas (insectos neutrales) en los cultivos. Dichos insectos sirven como hospedadores o presas alternativos para los insectos entomófagos, mejorando así la supervivencia y reproducción de estos insectos benéficos en el agroecosistema. Por ejemplo, la efectividad del taquírido *Lydella grisescens*, un parásito del taladrador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis*, puede aumentar por la presencia del hospedador

alternativo *Papaipema nebris*, un perforador de tallo de la mala hierba gigante (*Ambrosia* spp.) (Syme, 1975). Otros autores han encontrado también que la presencia cerca del cultivo de malas hierbas de este género con hospederos alternativos, aumentó el parasitismo de las plagas específicas del cultivo. Entre las especies de parásitos se incluyen *Eurytoma tyloclermatis* contra el picudo del algodón, *Anthonomus grandis*, y *Macrocentrus ancylicivorus* contra la polilla oriental de la fruta, *Grapholita molesta*, en huertos de melocotonero. El parásito *Herogenes* spp. utiliza la oruga de *Swammerdamia lutarea* en la mala hierba *Crataegus* sp. para invernar cada año después de emerger de la polilla de dorso de diamante, *Plutella maculipennis* (van Emden, 1965a). Una situación similar ocurre con el parasitoide de huevos *Anagrus epos*, cuya efectividad para regular el cicadélido de la vid, *Erythroneura elegantula* aumenta claramente en viñedos situados cerca de las áreas invadidas por zarzamora (*Rubus* sp.). Esta planta hospeda a un cicadélido alternativo, *Dikrella cruentata*, que se desarrolla en sus hojas durante el invierno (Doutt y Nakata, 1973). La ortiga (*Urtica dioica*) es un hospedador del áfido *Microlophium carnosum*. Un gran complejo de depredadores y parásitos ataca al áfido, cuyas cantidades aumentan rápidamente en abril y mayo en Inglaterra antes de que las plagas de áfidos aparezcan en los cultivos. Estos enemigos naturales desarrollan sus poblaciones en esta planta y luego se trasladan a los cultivos adyacentes antes de que las ortigas sean cortadas a mitad de junio (Perrin, 1975).

Algunos insectos entomófagos son atraídos a determinadas malas hierbas, aun en la ausencia de hospedero o presa, por las sustancias químicas liberadas por las plantas hospedadoras del fitófago u otras plantas asociadas (Altieri et al., 1981). Por ejemplo, la mosca parásita *Eucelatoria* sp. prefiere okra al algodón y el himenóptero *Peristenus pseudopallipes*, que ataca a la chinche ligus, prefiere *Erigeron* a otras especies de malas hierbas (Monteith, 1960; Nettles, 1979). El parasitismo del *Diaeretiella rapae* fue más elevado cuando el áfido *Myzus persicae* estaba en berza que en remolacha, una planta que carece del atrayente aceite de mostaza (Read et al., 1970).

De importante interés práctico son los resultados de Altieri y sus colaboradores (1981), quienes mostraron que los porcentajes de parasitación de huevos de *Helicoverpa zea* por *Trichogramma* sp. fueron mayores cuando los huevos fueron puestos en soja próxima a maíz y las malas hierbas *Desmodium* sp., *Cassia* sp. y *Croton* sp. que cuando la puesta se hizo en soja que crece sola (figura 16). Aunque el número de huevos fue el mismo en la soja que en las plantas asociadas, un menor

FIGURA 16
 Efecto del ensamble de plantas sobre el parasitismo de los huevos del gusano del maíz (*Heliothis zea*) por la avispa parasita *Trichogramma* en cultivos de soja (Altieri y Letourneau, 1984)



número de los huevos puestos en las malas hierbas estuvieron parasitados, sugiriendo que estas plantas no fueron buscadas activamente por *Trichogramma* sp. pero, sin embargo, estimularon la eficiencia de la parasitación en las plantas de soja adyacentes. Es posible que emitieran sustancias volátiles con acción kairomonal. Posteriores pruebas demostraron que extractos acuosos de algunas de estas plantas asociadas (especialmente *Amaranthus* sp.) aplicados sobre soja y otros cultivos elevaron la parasitación de los huevos de *H. zea* por *Trichogramma* spp. (tabla 5). Los autores expusieron que una muy fuerte atracción y retención de los adultos en las parcelas tratadas con los extractos pueden ser responsables de los más altos niveles de parasitación. La posibilidad de que las parcelas botánicamente complejas sean químicamente más diversas que los monocultivos y, por consiguiente, más aceptables y atractivas para los himenópteros parasitoides, abre nuevas dimensiones para el control biológico mediante el manejo de malas hierbas y la modificación del comportamiento de parasitoides.

TABLA 5
**PORCENTAJE DE PARASITISMO DE HUEVOS DE *HELIOTHIS ZEA* POR
TRICHOGRAMMA SP. SILVESTRE EN CULTIVOS ASPERJADOS CON VARIOS
 EXTRACTOS DE PLANTAS (ALTIERI ET AL., 1981)**

Tratamiento	% de huevos parasitados en cultivos			
	Soja	Frijol blanquillo	Tomate	Algodón
Extrato acuoso de <i>Amaranthus</i>	21,4a ^a	45,4a	24,3a	13,6a
Extrato acuoso de maíz	17,4b	45,8a	21,1a	–
Agua	12,6c	31,6b	17,6b	4,2b

^aMedias seguidas por la misma letra en cada columna significa que no hubo diferencias significativas de acuerdo al test de rangos múltiples de Duncan (P<0.05).

En general, la mayoría de los insectos beneficiosos presentes en las malezas tienden a dispersarse hacia los cultivos y en muy pocos ejemplos la presa encontrada en las malas hierbas evita o retrasa esta dispersión. En tales casos, puede ser estrategia efectiva permitir el crecimiento de las malas hierbas para asegurar las concentraciones de insectos y luego cortarlas con regularidad para forzar el movimiento. Por ejemplo, el corte de ortigas (*U. dioica*) en mayo o junio obligó a los depredadores (principalmente Coccinellidae) a entrar en los cultivos (Perrin, 1975). De forma similar, el corte de gramíneas silvestres hizo que los Coccinellidae pasaran a los árboles frutales en el sureste de Checoslovaquia (Hodek, 1973). Mediante el corte de brotes de *Ambrosia trifida* infestados por el gorgojo *Lixus scrobicollis*, se obtuvo un incremento del 10% en la parasitación del picudo del algodón por *E. tylodermatis* en dos parcelas experimentales contiguas de algodón (Pierce et al., 1912). Estas prácticas deben ser programadas cuidadosamente y estar basadas en la biología de los insectos benéficos. Por ejemplo, en California la eliminación anual de malas hierbas en los márgenes de los cultivos de alfalfa se debe retrasar hasta la segunda quincena de marzo, cuando las poblaciones de Coccinellidae invernantes se han dispersado ampliamente (van den Bosh y Telford, 1964).

Dinámica de insectos en sistemas de cultivo con diversidad de malezas

En los últimos treinta y cinco años, las investigaciones han demostrado que determinados tipos de plagas tienen menos probabilidad de aparecer en sistemas de cultivo con diversidad de malas hierbas que en los sistemas libres de malas hierbas, principalmente debido al incremento

de mortalidad impuesto por los enemigos naturales (Pimentel, 1969; Adams y Drew, 1965; Dempster, 1969; Flaherty, 1969; Smith, 1969; Root, 1973; Altieri et al., 1977). Los cultivos con densa cobertura y alta diversidad de malas hierbas tienen, generalmente, más artrópodos depredadores que los cultivos libres de malas hierbas (Pimentel, 1961; Dempster, 1969; Flaherty, 1969; Smith, 1969; Root, 1973; Perrin, 1975; Speight y Lawton, 1976). El éxito en el establecimiento de muchos parasitoides depende de la presencia de malas hierbas que proporcionen néctar a las hembras adultas. En la tabla 6 se presentan ejemplos relevantes en sistemas de cultivo en los que la presencia de malas hierbas específicas ha favorecido el control biológico de determinadas plagas (Altieri y Letourneau, 1982). La revisión bibliográfica de Baliddawa (1985) mostró que las densidades poblacionales de veinticinco especies de insectos fitófagos se redujeron en cultivos con malas hierbas con respecto a cultivos limpios. Además de los estudios en insectos, las densidades de población del ácaro *Eotetranychus willamette* fueron relativamente bajas en viñedos donde las malas hierbas eran permitidas en comparación con viñedos sin malas hierbas (Flaherty, 1969). En la tabla 7 se relacionan las especies de insectos bajo sus respectivos órdenes y el número de casos en los que aparecen citados en la literatura. El áfido de la col y la mariposa blanca de la col, *Pieris rapae*, parecen haber recibido la mayor atención.

La tabla 8 refleja los principales factores que regulan las poblaciones de las plagas en los cultivos con diversidad de malezas. Estos factores incluyen parásitos y depredadores, camuflaje y enmascaramiento y reducida colonización. Los enemigos naturales sólo explican más de la mitad (56%) de los casos de regulación de la población de plagas en sistemas enmalezados.

Los investigadores han encontrado al menos dos mecanismos subyacentes que explican cómo la diversificación cuidadosa con malezas de los sistemas agrícolas suele reducir significativamente las poblaciones de las plagas (Altieri et al., 1977; Risch et al., 1983). En algunos casos, la dispersión y diversidad vegetal parece influir en la densidad de los fitófagos, principalmente al alterar el movimiento de fitófago o su comportamiento de búsqueda (Risch, 1981; Bach, 1980b; Kareiva, 1983). En otros casos, los depredadores y parásitos encuentran un mayor arsenal de recursos alternativos y microhábitats en los cultivos con malas hierbas, por lo que alcanzan mayores niveles de abundancia y diversidad y causando mayor mortalidad en las poblaciones de las plagas (Root, 1973; Letourneau y Altieri, 1983).

TABLA 6
**EJEMPLOS SELECCIONADOS DE SISTEMAS DE CULTIVO EN LOS CUALES
 LA PRESENCIA DE MALEZAS MEJORARON EL CONTROL BIOLÓGICO
 DE PLAGAS ESPECÍFICAS DEL CULTIVO (BASADO EN ALTIERI
 Y LETOURNEAU, 1982, Y ANDOW, 1991)**

Sistema de cultivo	Especies de maleza	Plaga(s) reguladas	Factor(es) involucrados
Alfalfa	Complejo de malezas con flor	Oruga de la alfalfa (<i>Collas eurytheme</i>)	Incremento en la actividad de la avispa parasitoide <i>Apanteles nedicagoensis</i>
Alfalfa	Hierbas	<i>Empoasca fabae</i>	?
Manzana	<i>Phacelia</i> sp. y <i>Eryngium</i> sp.	Escama de San José (<i>Quadraspidiotus perniciosus</i>) y Afidos	Incremento en la actividad de la avispa parasitoide (<i>Aphellinus mali</i> y <i>Aphytis proclia</i> .)
Manzana	Complejo de malezas naturales	Gusano telaraña (<i>Malacosoma americanum</i>) Polilla de la manzana (<i>Cydia pomonella</i>)	Incremento en la actividad de las avispas parasitoides
Frijol	Pata de gallina (<i>Eleusine indica</i>)	Chupador Cicadellidae (<i>Empoasca kraemeri</i>)	Repelente o enmascarador químico
Brócoli	Paja morada (<i>Leptochloa filliformis</i>)		
	Mostaza silvestre	<i>Phyllotreta cruciferae</i>	Cultivo trampa
Col de Bruselas	Complejo de malezas naturales	Mariposa exótica del repollo (<i>Pieris rapae</i>) y afidos (<i>Brevicoryne brassicae</i>)	Alteración de la cantidad de colonizadores e incremento de los depredadores
Col de Bruselas	<i>Sperguia arvensis</i>	<i>Delia brassica</i>	?
Col de Bruselas	<i>Sperguia arvensis</i>	<i>Mamestra brassicae</i> , <i>Evergestis froficalis</i> , <i>Brevicoryne brassicae</i>	Incremento de los depredadores e interferencia con los colonizadores

TABLA 6 (continuación)

Sistema de cultivo	Especies de maleza	Plaga(s) reguladas	Factor(es) involucrados
Repollo	<i>Crataegus</i> sp.	Polilla diamante (<i>Plutella maculipennis</i>)	Previsión de hospederos alternativos para la avispa parasitoide (<i>Horogenes</i> sp.)
Cítricos	<i>Hedera helix</i>	<i>Lachnosterna</i> spp.	Refuerzo de <i>Aphytis lingnanensis</i>
Cítricos	Complejo de malezas naturales <i>Metatetranychus citri</i>)	Ácaros (<i>Ecotetranychus</i> sp. <i>Panonychus citri</i> ,	?
Cítricos	Complejo de malezas naturales	Escama redonda	?
Café	Complejo de malezas naturales	Pentatomidos (<i>Antestiopus intricata</i>)	?
Coles	Ambrosía americana (<i>Ambrosia artemisiifolia</i>)	Escarabajo pulga (<i>Phyllotreta cruciferae</i>)	Repelencia o enmascaramiento químico
Coles	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Xanthium strumarium</i>	Áfido de la pera verde (<i>Myzus persicae</i>)	Incremento en la abundancia de depredadores (<i>Chrysopa carnea</i> , <i>Coccinellidae</i> , <i>Syrphidae</i>)
Maíz	Ambrosía americana gigante	Minador europeo del maíz (<i>Ostrinia nubilalis</i>)	Previsión de hospederos alternativos para el tachinidae parásito <i>Lydella grisesens</i>
Maíz	Complejo de malezas naturales	<i>Heliothis zea</i> , <i>Spodoptera frugiperda</i>	Refuerzo de los depredadores
Maíz	<i>Setaria viridis</i> y <i>S. faberia</i>	<i>Diabrotica virgifera</i> y <i>D. barberi</i>	?

TABLA 6 (continuación)

Sistema de cultivo	Especies de maleza	Plaga(s) reguladas	Factor(es) involucrados
Algodón	Ambrosía americana	Grillo de la cápsula de algodón (<i>Anthonomus grandis</i>)	Provisión de hospederos alternativos para la avispa parasitoide <i>Eurytoma tylodermatis</i>
Algodón	Ambrosía americana y <i>Rumez crispus</i>	<i>Heliothis</i> spp.	Incremento en la población de depredadores
Algodón	<i>Salvia coccinae</i> , <i>Cissus adenecaulis</i>	<i>Lygus vosseleri</i>	?
Cultivos de crucíferas	Mostaza de rápido florecimiento	Gusano del repollo (<i>Pieris</i> spp.)	Incremento en la actividad de la avispa parasitoide <i>Apanteles glomeratus</i>
Judías	Complejo de malezas naturales	Mosca del frijol (<i>Ophiomyia phaseoli</i>)	Alteración de la cantidad de colonizadores
Aceite de palma	<i>Pueraria</i> sp., <i>Flemingia</i> sp., helechos, hierbas y enredaderas	Escarabajo <i>rhinoceros</i> y <i>Chalcosama atlas</i>	?
Melocotón	Ambrosía americana	Polilla oriental de la fruta	Provisión de hospederos alternativos para el parásito <i>Macrocentrus ancuviverus</i>
Melocotón	Malezas rosáceas y <i>Dactylis</i>	Chupador Cicadellidae <i>Paraphlepsius lrorots</i> y <i>Scahtoyus avtus</i>	?
Sorgo	<i>Halianthus</i> spp	<i>Schizaphis graminum</i>	Refuerzo de los parasitoides <i>Aphellnus</i> spp.
Soja	Malezas en forma de zarza y de hierba	<i>Epilachana varivestis</i>	Refuerzo de los depredadores
Soja	<i>Cassia obtusifolia</i>	<i>Nezara viridula</i> , <i>Anticarsia gemmatalis</i>	Incremento en la abundancia de depredadores
Soja	<i>Crotalaria</i> <i>S. usaramoensis</i>	<i>Nezara viridula</i>	Refuerzo de los tachinidos <i>Trichopoda brips</i>

TABLA 7
OCURRENCIA DE ESPECIES DE PLAGA EN ESTUDIOS DE CULTIVOS DIVERSIFICADOS CON MALEZAS (BALIDDAWA, 1985)

Plaga de cultivo	Presencia
Orden: Coleoptera	
<i>Anthonomus grandis</i> Boherman	2
<i>Popillia japonica</i> Newm.	1
<i>Phyllotreta striolata</i> (Fabricius)	2
<i>P. cruciferae</i> (Goeze)	3
<i>Rhabdoscelus obscurus</i> (Boisduval)	1
Orden: Lepidoptera	
<i>Anticarsia gemmetalis</i> Hubner	1
<i>Cydia pomonella</i> (Linnaeus)	1
<i>Colias eurytheme</i> Boisduval	1
<i>Evergestis forficalis</i> Linnaeus	1
<i>Grapholitha molesta</i> (Busck)	1
<i>Hliothis</i> sp.	1
<i>Malacosoma americanum</i> (Fabricius)	1
<i>Mamestra brassicae</i> (Linnaeus)	1
Orden: Lepidoptera	
<i>Ostrinia nubilalis</i> (Hubner)	1
<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus)	8
Orden: Diptera	
<i>Ophiomyia (Melanogromyza) phaseoli</i> (Tryon)	2
Orden: Homoptera	
<i>Aleyrodes brassicae</i> (Walker)	1
<i>Brevicoryne brassicae</i> (Linnaeus)	7
<i>Erythroneura elegantula</i> (Osborn)	1
<i>Erioischia brassicae</i> (Linnaeus)	2
<i>Empoasca kraemeri</i> (Ross & Moore)	1
<i>Lygus hesperus</i> (Knight)	1
<i>L. elisus</i> (Van D.)	1
<i>Myzus persicae</i> (Sulzar)	4
<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> (Comstock)	1
Orden: Heteroptera	
<i>Nezara viridula</i> (Linnaeus)	1
Orden: Orthoptera	
<i>Scapteriscus vicinus</i> Schudder	1
Orden: Acarina	
<i>Eotetranychus willamettei</i> Ewing	1
Total	50

TABLA 8
**EJEMPLOS DE MANEJO DE POBLACIONES DE PLAGAS EN CULTIVOS
 MEDIANTE EL AUMENTO DE LA DIVERSIDAD CON MALEZAS
 Y LOS FACTORES QUE EXPLICAN LA REGULACION (BALIDDAWA, 1985)**

Agroecosistema	Plaga	Factor (sugerido o probado)	Referencia
1 Franjas de algodón y caupi sembrado con malezas	Grillo de la capsula del algodón <i>Anthonomus grandis</i>	Mayores poblaciones de la avispa parasita <i>Eurytoma</i> sp.	Pierce (1912) citado Marcovitch (1935)
2 Vegetales con zanahoria silvestre (<i>D. carota</i>)	Escarabajo japonés <i>Papillia japónica</i>	Mayor actividad de la avispa parasita <i>Tiphia popillivora</i>	King y Holloway citado por Altieri y Letourneau, 1982
3 Melocotón y ambrosía (<i>Ambrosia</i> sp.), (<i>Polygonum</i> sp.) quenopodio blanco (<i>Chenopodium album</i>), vara dorada (<i>Solidago</i> sp.)	Polilla oriental de la fruta <i>Grapholitha molesta</i>	Hospedero alternativo para el parasito <i>Macrocentrus ancylivorus</i>	Bobb (1939)
4 Caña de azúcar con <i>Borreria verticillata</i> y <i>Hyptis atrorubens</i>	Grillo, <i>Scapteriscus vicinus</i>	Fuente de néctar para el parásito <i>Larra americana</i>	Wolcott (1942) (citado por Altieri y Letourneau, 1982)
5 Manzano con <i>Phacelia</i> sp. Y <i>Bryngium</i> sp.	Escama de San Jose, <i>Quadraspidiotus perniciosus</i> y varias especies de afidos	Mayor abundancia y actividad del parasito <i>Aphytis proclia</i>	Telenga (1958) (citado por Altieri y Letourneau, 1982)
6 Coles, <i>Brassica oleracea</i> , y otras brassicas con malezas	<i>Phyllotreta striolata</i> , <i>Myzus persicae</i> , <i>Brevicoryne brassicae</i> , <i>Pieris rapae</i>	Camuflaje	Pimental (1960)
7 Algodón con <i>Ambrosia</i> sp.	Gusano del fruto, <i>Anthonomus grandis</i>	Hospedero alternativo para el parasito <i>Eurytoma tyloclermis</i>	van den Bosch y Telford (1964)
8 Alfalfa con complejo natural malezas con flor	Oruga de la alfalfa, <i>Colias eurytheme</i>	Aumento en la actividad de <i>Apanteles medicaginis</i>	van den Bosch y Telford (1964)
9 Manzana con malezas	<i>Malacasoma americanum</i> y <i>Carpocapsa pomonella</i>	Aumento en la actividad y abundancia de avispas parasitas	Lewis (1965)
10 Franjas de algodón y alfalfa	Chinches, <i>Lygus herperus</i> y <i>L. elisus</i>	Retención de enemigos naturales y sincronización de la población de los enemigos naturales y la plaga	van den Bosch y Stern (1969)

TABLA 8 (Continuación)

Agroecosistema	Plaga	Factor (sugerido o probado)	Referencia
11 Uvas para vino con maleza	Acaro del Pacífico, <i>Eotetranychus willamettei</i>		Flaherty (1969)
12 Col de Bruselas con malezas (cortadas o disminuidas a los 15 cm)	<i>Myzus persicae</i> , <i>Brevicoryne brassicae</i> , <i>Aleyrodes brassicae</i> , <i>Pieris rapae</i>	Camuflaje	Smith (1969) y (1976)
13 Cultivo de crucíferas con mostaza de flor rápida	Gusano del repollo, <i>Pieris</i> sp.	Aumento en la actividad parasito, <i>Apanteles glomeratus</i>	Academia nacional de ciencias (1969)
14 Frijol con pata de gallina <i>Eleusine indica</i> y paja morada, <i>Leptochion filiformis</i>	Chupador Cicadellidae, <i>Empoasca kraemeri</i>	Repelencia y enmascaramiento químico	Tahvanainen y Root (1972)
15 Col con ambrosía <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Cucarrón pulga <i>Phyllotreta cruciferae</i>	Repelencia y enmascaramiento químico	Tahvanainen y Root (1972)
16 Algodón con ambrosía <i>Rumex crispus</i>	<i>Heliothis</i> sp.	Mayores poblaciones de depredadores	Smith y Reynolds (1972)
17 Viña con mora silvestre <i>Rubus</i> sp.	Chupador de la uva <i>Erythroneura elegantula</i>	Más hospederos para <i>Anagrus epos</i>	Doutt y Nakata (1973)
18 Col en hileras «diversas» en un campo viejo	<i>P. cruciferae</i> , <i>M. persicae</i> , <i>B. brassicae</i> , <i>P. rapae</i>	Concentración de recursos	Root (1973)
19 Repollo con trébol blanco y rojo	<i>Erioschia brassicae</i> , <i>B. brassicae</i> , <i>P. rapae</i>	Menor colonización y mayor cantidad de depredadores de <i>Harpalus rufipes</i> , <i>Phalangium apilio</i>	Dempster y Coaker (1974)
20 Monocultivos de 1, 10, 100 plantas, 10 lotes de plantas en un campo podado	<i>P. cruciferae</i> , <i>P. striolata</i> , <i>afidos</i> , y <i>P. rapae</i>	Camuflaje	Cromartie (1975)
21 Trébol blanco plantado bajo col de brusellas	<i>E. brassicae</i> , <i>B. brassicae</i> , <i>P. rapae</i>	Camuflaje y mayor depredación	O'Donell y Coaker (1975)
22 Judías con maleza	<i>Mosca del frijol</i> , <i>O. phaseoli</i>	Camuflaje	McIntosh (1975)

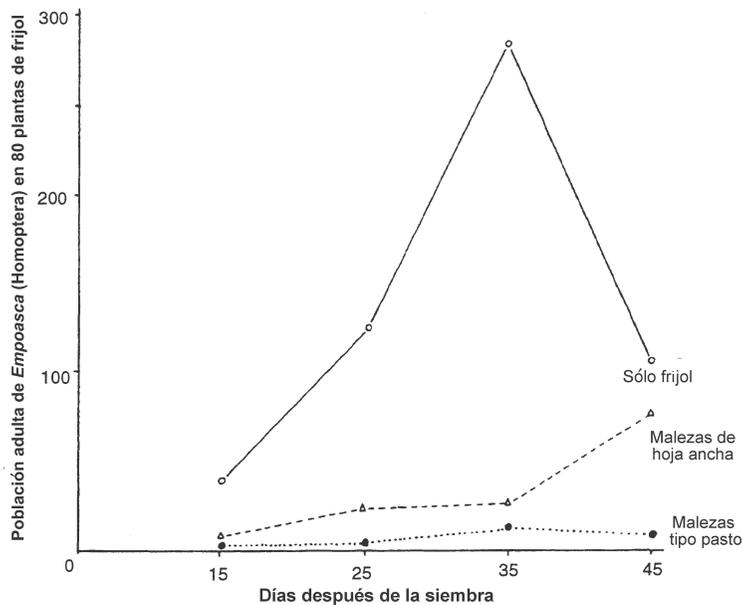
TABLA 8 (Continuación)

Agroecosistema	Plaga	Factor (sugerido o probado)	Referencia
23 Maíz con ambrosía gigante	Minador europeo del maíz <i>O. nubilalis</i>	Hospedero alternativo para <i>Lydella grisesens</i>	Syme (1975)
24 Caña de azúcar con <i>Euphorbia</i> sp.	Gusano de la caña de azúcar <i>R. obscurus</i>	Fuente de néctar y polen para <i>Lixophaga sphenophori</i>	Topham y Beardsley (1975)
25 Col de Bruselas entre malezas naturales	<i>P. rapae</i> , <i>B. brassicae</i>	Camuflaje y mayor depredación	Smith (1976)
26 Judías entre malezas naturales	Mosca del frijol, <i>O. phaseoli</i>	Menor colonización	Litsinger y Moody (1976)
27 Frijol entre malezas o rodeado con bordes con maleza	<i>E. kraemeri</i> , <i>D. balteata</i>		Altieri et al. (1977)
28 Col de Bruselas con <i>Spergula arvensis</i>	<i>M. brassicae</i> , <i>E. forficalis</i> , <i>B. brassicae</i>	Menor coonización y mayor población de depredadores	Theunissen y Ouden (1980)
29 Col entre malezas principalmente <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Xanthium stramonium</i>	Afido de la pera verde, <i>M. persicae</i>	Mayor abundancia del depredador <i>Chrysopa carnea</i>	Horn (1981)
30 Soja con <i>Cassoa abtisofofolia</i>	<i>N. viridula</i> , oruga del frijol terciopelo <i>Anticaesia gemmatalis</i>	Mayor abundancia depredadores	Altieri y Todd (1981)

Numerosos estudios indican que las dinámicas poblacionales de las plagas de insectos son afectadas por la menor concentración y/o mayor dispersión de los cultivos mezclados con malas hierbas. Por ejemplo, las densidades de adultos y ninfas de *Empoasca kraemeri*, la plaga principal del frijol en los trópicos de Latinoamérica, se redujeron significativamente con el aumento de la densidad de malas hierbas en parcelas de frijol. En cambio, el crisomélido *Diabrotica balteata* fue más abundante en los hábitats de frijol sin control de malas hierbas que en los monocultivos; los rendimientos de frijol no fueron afectados porque la alimentación en las malas hierbas diluyó los daños a las plantas de frijol.

En otros experimentos, las poblaciones de *E. kraemeri* disminuyeron considerable en hábitats con malas hierbas, especialmente en parcelas de frijol con gramíneas (*Eleusine indica* y *Leptochloa filiformis*). Las densidades de *D. balteata* bajaron un 14% en estos sistemas. Cuando franjas de un metro de ancho de malas hierbas gramíneas rodearon los monocultivos de frijol, las poblaciones de adultos y ninfas de *E. kraemeri* disminuyeron drásticamente (figura 17). Asimismo, la presencia de *L. filiformis* redujeron las poblaciones de cicadélidos adultos significativamente más que *E. indica* (Schoonhoven *et al.*, 1981); este efecto cesó cuando la mala hierba fue eliminada con paraquat. Cuando las parcelas de frijol fueron pulverizadas con un homogeneizado acuoso de hojas frescas de gramíneas, los cicadélidos adultos fueron repelidos. Continuas aplicaciones afectaron a la reproducción de los cicadélidos, como se puso de manifiesto por la reducción en el número de ninfas (Altieri *et al.*, 1977). Su efecto regulador fue mayor que los mostrados por los extractos de malas hierbas de hoja ancha, tales como *Amaranthus dubius*.

FIGURA 17
Efecto de malezas gramíneas provistas como borde alrededor
de un lote de frijol sobre la población de adultos de *Empoasca kraemeri*
(Altieri, Schoonhoven, y Doll, 1977)



Las malezas dentro de un sistema de cultivo pueden reducir la incidencia de plagas atrayendo a los fitófagos hacia fuera del cultivo. Por ejemplo, la pulguilla de la col, *Phyllotreta cruciferae*, concentra más su actividad alimenticia en las plantas de *Brassica campestris* intercaladas que en las coles (Altieri y Gliessman, 1983). Esta maleza tiene una concentración de alilisotiocianato (un poderoso atrayente para el adulto de pulguilla) significativamente mayor que las coles, desviando así de las plantas cultivadas a las pulguillas. De forma similar, en Tlaxcala, México, la presencia de *Lupinus* spp. en floración dentro y alrededor de los campos de maíz suele desviar el ataque del escarabeido, *Macrodactylus* sp., de las flores femeninas del maíz a las flores del lupino (Trujillo-Arriaga y Altieri, 1990).

Diversos estudios han documentado la reducción de plagas debido a un aumento de enemigos naturales en campos de cultivo con malas hierbas. La incidencia del noctuido *Spodoptera frugiperda* fue consistentemente mayor en parcelas de maíz libres de malas hierbas que en parcelas que contenían un complejo de malas hierbas naturales o asociaciones de malas hierbas seleccionadas. Los daños causados por *Helicoverpa zea* fueron similares en todos los tratamientos, sugiriendo que este insecto no es afectado por la diversidad de malas hierbas. El diseño experimental fue un factor crucial en la demostración del efecto de las malas hierbas en las poblaciones de depredadores. En un experimento llevado a cabo por Altieri y Whitcomb (1980), las parcelas estuvieron demasiado próximas (8 m de distancia) y los depredadores se movieron libremente en los hábitats confundiendo los resultados. Por tanto, fue difícil identificar diferencias en la composición de las comunidades de depredadores entre tratamientos (por ejemplo, parcelas con malas hierbas frente a terrenos libres de malas hierbas). En otro experimento, el aumento de la distancia (50 m) entre parcelas minimizó tales migraciones, resultando mayores densidades de población y diversidad de los depredadores de insectos en los sistemas de maíz con malas hierbas que en las parcelas libres de malas hierbas. Las relaciones tróficas en los hábitats con malas hierbas fueron más complejas que las cadenas alimenticias presentes en los monocultivos.

Cuando se comparó el parasitismo de la segunda generación larval de *O. nubilalis* por el ichneumonido *Eriborus terebrans*, Puvok y Stinner (1992) encontraron que el parasitismo no fue significativamente influido por la presencia de malas hierbas, aunque hubo una tendencia a un mayor parasitismo en los tratamientos enmalezados.

En Inglaterra, parcelas de cebada con malas hierbas de gramíneas tuvieron menos áfidos y diez veces mayor número de coleópteros Staphylinidae que en parcelas libres de malas hierbas (Burn, 1987). Asimismo, parcelas de alfalfa infestadas en primavera con malas hierbas tuvieron un más diversificado complejo depredador que en las parcelas sin malas hierbas (Barney et al., 1984). El carábido *Harpalus pennsylvanicus* y los depredadores del follaje (p.ej., *Orius insidiosus* y Nabidae) fueron más abundantes en cultivos de alfalfa donde dominaban malas hierbas gramíneas.

Smith (1969) concluyó que las malas hierbas entre coles de brúselas favorecen la acción de los enemigos naturales de áfidos al proporcionarles lugares de oviposición a los depredadores. Esto explica, en parte, los bajos registros de poblaciones de áfidos detectados en las parcelas con malas hierbas. El mantenimiento selectivo de una cubierta de *Spergula arvensis* en las parcelas de coles de Bruselas redujo drásticamente las poblaciones de *Mamestra brassicae*, *Evergestis forficalis*, la mosca de la col y *Brevicornye brassicae* (Theunissen y den Ouden, 1980).

Schellhorn y Sork (1997) compararon las densidades de poblaciones de fitófagos, depredadores y parasitoides en monocultivos de coles y en coles intercaladas con dos diferentes grupos de malas hierbas, uno con especies de la misma familia botánica que las coles (Brassicaceae) y otro con especies de familias no relacionadas con Brassicaceae. Las coles en policultivo con malas hierbas-Brassicaceae tuvieron mayores densidades (número de fitófagos/área foliar media [cm²] por planta) de fitófagos especialistas que en el policultivo de coles con malas hierbas no Brassicaceae y que en el monocultivo. En el policultivo con malas hierbas Brassicaceae se observaron mayores poblaciones de *Phyllotreta* spp. que actúan como polífagos facultativos, con respecto al policultivo con malas hierbas no Brassicaceae donde *Phyllotreta* spp. son monófagos facultativos; todo ello apoya la hipótesis de la concentración de recursos. Las densidades poblacionales de enemigos naturales (principalmente coccinélidos, carábidos y estafilínidos) fueron más altas en los policultivos que en el monocultivo: los depredadores carábidos y estafilínidos pueden ser responsables de la mortalidad larval observada en la oruga de la col, *Pieris rapae*, y en la polilla de dorso de diamante, *Plutella xylostella*. A pesar de las diferencias entre tratamientos en las densidades de los fitófagos especialistas, no se encontraron diferencias en el rendimiento de la producción, el área foliar (cm²), la proporción de área foliar dañada, y el número de hojas sin daños. Los autores concluyen que los cultivos con malas hierbas pueden proporcionar métodos efectivos de reducción de fitófagos si el cultivo y las especies

de malas hierbas no están botánicamente relacionados y se evita la competencia con los cultivos.

Sobre la base de amplios estudios de las malas hierbas como hábitats para enemigos naturales, Nentwig (1998) preparó mezclas de semillas que consistían en 24 especies de flores silvestres que sembró en franjas de 3 a 8 metros de ancho localizadas cada 50 a 100 m dentro del cultivo. Esas franjas se consideran áreas de compensación ecológica, que sirven como zonas de refugio y/o centro de dispersión de enemigos naturales, compensando, al menos parcialmente, los efectos negativos del monocultivo (Frank y Nentwig, 1995). Estos estudios han demostrado que en cultivos enriquecidos con franjas de malas hierbas se favorece la biodiversidad de insectos benéficos y se reduce la incidencia de plagas.

Analizando los efectos ecológicos de la diversidad de malezas

Aunque todas las hipótesis que explican las dinámicas poblacionales de los fitófagos en los sistemas de cultivo diversificados con malas hierbas atribuyen un efecto de la estructura física de las plantas en la disminución de la abundancia de fitófagos y/o en el aumento de las densidades de enemigos naturales, pocos experimentos han aislado el efecto competitivo de malezas para evaluar exclusivamente los efectos de la arquitectura y la densidad vegetal (Altieri y Letourneau, 1984). Un problema de estos experimentos es que no aíslan la diversidad cultivo-mala hierba como una variable independiente. En la mayoría de los casos, la diversidad de malas hierbas tendría que disminuir la abundancia de fitófagos al reducir el tamaño o la calidad de las plantas cultivadas (Kareiva, 1983). La densidad de malas hierbas, diversidad, parcela o tamaño de los rodales son todos factores cuya interacción pueden influir en la calidad del cultivo y en densidades de los fitófagos.

La presencia de malezas en cultivos afecta tanto a la densidad de plantas como a los patrones de espacio, factores que según se sabe influyen significativamente en las poblaciones de insectos (Mayse, 1983). De hecho, muchos fitófagos responden especialmente a la densidad de las plantas; algunos proliferan en cultivos cerrados, mientras que otros alcanzan alto número en los abiertos. Las poblaciones de parásitos y depredadores tienden a ser mayores en siembras de alta densidad. Mayse sugiere que el microclima asociado a la cobertura cerrada que se produce tras siembras densas y tempranas, puede incrementar la velocidad de desarrollo de algunos depredadores y posiblemente facilitar la captura de presas.

Con objeto de hacer interpretaciones correctas de los resultados y determinar las pautas generales entre varias conclusiones, es crucial considerar de forma minuciosa las unidades que deben ser utilizadas para medir la población. Por ejemplo, Mayse y Price (1978) encontraron que las densidades de ciertas especies de artrópodos, muestreadas en diferentes tratamientos de soja cultivada en líneas, fueron significativamente diferentes en base a los datos por planta, pero esos mismos valores de población referidos a metros cuadrados de suelo no difirieron significativamente.

Teniendo en cuenta las consideraciones precedentes, para afrontar el estudio de los efectos de la densidad/espaciamento de cultivo-malas hierbas en las poblaciones de insectos, se deben considerar: (1) los efectos en el crecimiento, desarrollo y estado nutricional de las plantas cultivadas y de las malas hierbas, (2) los efectos en el microclima y el microhábitat disponibles para el ciclo vital de los fitófagos y de sus enemigos naturales, y (3) los efectos de los niveles potencialmente diferentes de los fitófagos en las dinámicas de población de los depredadores y parásitos.

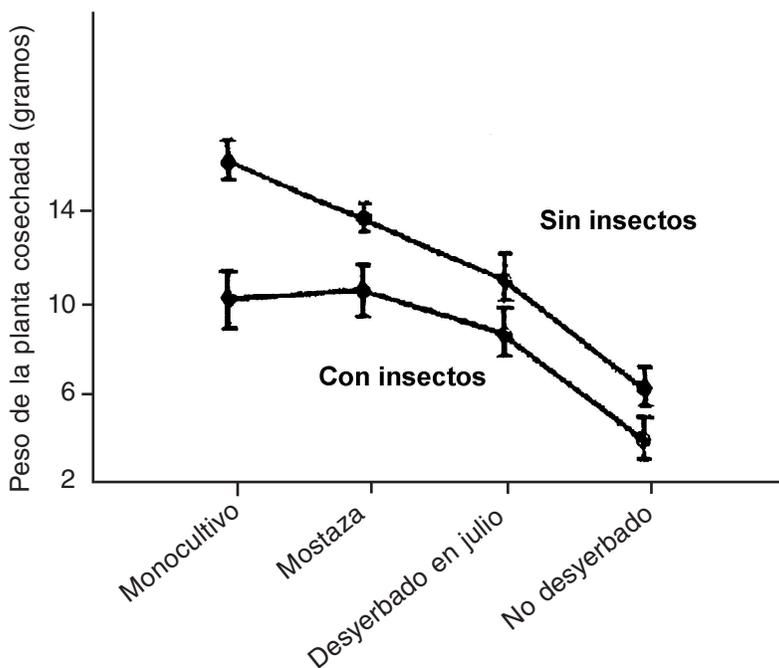
Andow (1991b) diseñó con este propósito un experimento para separar los efectos de la disminución del ataque de plagas (*Epilachna varivestis* y *Empoasca fabae*) y el aumento de la competencia vegetal que con frecuencia ocurren simultáneamente en sistemas de frijol diversificados con malas hierbas. En este sistema, las malas hierbas afectaron directamente a los fitófagos reduciendo sus densidades poblacionales y la intensidad de su ataque, lo que benefició indirectamente a las plantas de frijol. Al mismo tiempo, las malas hierbas compitieron directamente con los frijoles. Existe una correlación negativa entre la intensidad del ataque de los fitófagos en frijol y la intensidad de la competencia. En un extremo, en el monocultivo, hubo un ataque muy elevado de las plagas pero no hubo competencia interespecífica, mientras que en el otro extremo, en el tratamiento con malas hierbas, hubo una competencia muy intensa pero un leve ataque de los fitófagos. Sin los fitófagos, la competencia redujo los rendimientos de la producción. Sin embargo, cuando los fitófagos estuvieron presentes, no hubo diferencia en rendimiento entre los tres tratamientos. Así, a bajos niveles de competencia cultivo-malas hierbas los efectos de la reducción de daños por los fitófagos fueron suficientemente grandes como para compensar los efectos de la mayor competencia entre plantas (figura 18).

Por el contrario, en el tratamiento sin malas hierbas, no hubo una interacción significativa entre rendimiento y daños por los fitófagos.

Éste fue el tratamiento que presentó la mayor reducción en poblaciones de los fitófagos y de sus daños. A pesar de esta gran disminución en la intensidad fitófaga, no hubo una detectable respuesta en el rendimiento. Aparentemente, la reducción en el rendimiento a causa de la intensa competencia de las malas hierbas fue tan grande que ocultó el efecto positivo de estas sobre la reducción de los fitófagos. Andow (1991b) concluyó que la triple interacción de frijol, malas hierbas y fitófagos fue importante cuando la competencia frijol-malezas no fue demasiado intensa.

FIGURA 18

Producción de frijol (peso de semillas por planta) con y sin herbívoros y con y sin malezas. Los insectos fueron eliminados con insecticidas. Los cuatro niveles de presencia de maleza fueron (1) sin malezas (monocultivo), (2) intercaladas con 8.200 plantas de mostaza silvestre (*Brassica kaber*)/ha en el punto medio entre las hileras de frijol, (3) población natural de malezas los primeros 35 días post sembrado y luego desyerbada (en julio), y (4) población natural de malezas toda la estación (sin desyerbar) (Andow, 1983)



Consideraciones sobre el manejo malezas en cultivos

Como sugieren los estudios discutidos en este capítulo, el fomento de malas hierbas específicas en los cultivos puede mejorar la regulación de ciertas plagas de insectos (Altieri y Whitcomb, 1979a). Naturalmente, se necesitan definir cuidadosamente las estrategias de manejo para evitar la competencia de las malas hierbas con los cultivos y la interferencia con determinadas prácticas culturales. Además, se requiere definir los umbrales económicos de las poblaciones de malezas, así como los factores que afectan al equilibrio cultivo-malezas durante el período de duración del cultivo (Bantilan et al., 1974).

La modificación del equilibrio cultivo-maleza, para controlar a los fitófagos y que no se reduzca el rendimiento económico del cultivo, debe ser llevada a cabo con sumo cuidado usando prácticas culturales selectivas que favorezcan al cultivo sobre las malas hierbas. Dentro de los cultivos pueden lograrse niveles adecuados de las malas hierbas específicas que mantengan poblaciones de insectos beneficiosos: (1) diseñando mezclas de cultivos competitivos, (2) permitiendo el crecimiento de malas hierbas en filas alternas o sólo en los márgenes del cultivo, (3) usando cultivos con cubierta vegetal, (4) reduciendo la distancia entre líneas, (5) manteniendo períodos libres de malas hierbas (p.ej., durante el primer tercio del ciclo de crecimiento del cultivo), (6) mediante acolchado (mulch) orgánico, (7) manejando la fertilidad del suelo y (8) modificando el manejo del cultivo.

Además de disminuir la interferencia competitiva de las malas hierbas, son deseables cambios en la composición de las comunidades de malas hierbas que aseguren la presencia de plantas que atraigan a los insectos beneficiosos. La manipulación de las especies de malas hierbas se puede conseguir por diversos medios, tales como modificando los niveles de los constituyentes químicos principales del suelo, usando herbicidas que supriman determinadas malas hierbas y favorezcan a otras, mediante la siembra directa de semillas de malas hierbas y programando las labores (Altieri y Whitcomb, 1979; Altieri y Letourneau, 1982).

Cambios en los niveles de los principales constituyentes químicos del suelo

El complejo de malas hierbas locales puede ser afectado indirectamente por el manejo de la fertilidad del suelo. Los campos de Alabama con suelos de bajo contenido en potasio fueron dominados por el alpiste pajarero (*Plantago lanceolata*) y la acedera (*Rumex crispus*), mientras que

en los campos con bajo contenido de fósforo predominaron *Crotalaria spectabilis*, suspiro (*Ipomoea purpurea*), *Cassia obtusifolia*, *Geranium carolinianum* y *Cassia occidentalis* (Hoveland et al., 1976). El pH del suelo puede influir en el crecimiento de determinadas malas hierbas. Por ejemplo, las malas hierbas del género *Pteridium* aparecen en suelos ácidos, mientras que *Cressa* sp. sólo habita en suelos alcalinos. Otras especies (principalmente Compositae y Polygonaceae) pueden crecer en suelos salinos (National Academy of Sciences, 1969).

Otras importantes prácticas de manejo del suelo que afectan a los procesos edáficos relacionados con la dinámica suelo-mala hierba son el laboreo, la rotación del cultivo y el uso de cubiertas vegetales y abonos verdes. La combinación de estas prácticas en un sistema de cultivo puede: (1) reducir la persistencia de semillas de malas hierbas en el suelo, (2) reducir la abundancia de sitios seguros y el llenado de sitios disponibles y (3) reducir la pérdida en el rendimiento del cultivo por malas hierbas individuales (Liebman y Gallandt, 1997).

El uso de herbicidas

Los tratamientos sucesivos de herbicidas pueden causar cambios en las poblaciones de malas hierbas o seleccionar el desarrollo los biotipos de malas hierbas resistentes a expensas de los miembros susceptibles de la comunidad (Horowitz et al., 1962).

Buchanan (1977) publicó una lista de herbicidas que eliminan determinadas especies de malas hierbas mientras que favorecen a otras. Cuando antes de la siembra se aplica la máxima dosis de 0,6 k/ha de trifluralina (a,aa-trifluoro-2,6-dinitro-N,N-dipropilptoluidina), las poblaciones de abutilon (*Abutilon theophrasti*), estramonio (*Datura stramonium*), *Hibiscus trionum* y *Sida spinosa* pueden crecer entre el algodón y la soja sin la presencia de otras especies de malas hierbas indeseables. Aunque la mayoría de los ejemplos citados por Buchanan (1977) se refieren a estudios de control de malas hierbas, métodos similares pueden desarrollarse para favorecer particulares malas hierbas beneficiosas que causen aumentos poblacionales tempranos de enemigos naturales. Por supuesto que este enfoque no es aplicable a sistemas de cultivo ecológico.

La siembra directa

La siembra directa de las gramíneas *Eleusine indica* y *Leptochloa filiformis*, formando una franja de un metro de ancho alrededor de los campos de frijol en Colombia, causó una disminución de la colonización y de la eficiencia reproductiva del cicadélido *Empoasca kraemeri* (Altieri y

Whitcomb, 1979a). La aplicación de este método, sin embargo, exige la investigación minuciosa de los requerimientos para la germinación de las semillas de malezas. Algunas semillas permanecen en dormancia obligada y germinan sólo bajo ciertas condiciones ambientales. La mayoría de las semillas de las malas hierbas tienen requisitos especializados para su germinación, dificultando así la siembra para propósitos experimentales (Anderson, 1968). Sin embargo, actualmente es posible encontrar en el mercado muchas mezclas de semillas de malas hierbas (principalmente angiospermas) que pueden ser sembradas en el interior y alrededor de los cultivos con objeto de crear hábitats para los insectos beneficiosos.

Alteraciones en la época de laboreo del suelo

La composición de especies de malas hierbas en campos recién cultivados puede ser modificada cambiando la época de las labores. En el norte de Florida, parcelas labradas en diferentes momentos del año mostraron distinta composición de especies de malas hierbas. Dentro de estas parcelas, las poblaciones de insectos fitófagos fluctuaron de acuerdo a la composición y abundancia de las malas hierbas hospedadoras. Grandes cantidades de crisomélidos y cicadélidos fueron encontrados en parcelas de tratamiento donde las malas hierbas preferidas como hospedadoras alcanzaron altos valores de cobertura. Debido a que los fitófagos sirvieron de presa alternativa para los artrópodos depredadores, la cantidad de población de éstos varió en proporción directa con el tamaño de las poblaciones de sus presas fitófagas preferidas, como se determinó según la presencia de malas hierbas hospedadoras y la época de las labores (Altieri y Whitcomb, 1979a). Estos autores propusieron labrar franjas de tierra dentro del cultivo en diferentes épocas para favorecer las malas hierbas específicas que, a su vez, suministran alimento y hábitat alternativos para los depredadores específicos (tabla 9). Si esto se hace al principio de la temporada, se puede mantener un equilibrio de enemigos naturales antes de que se produzca el desarrollo de las plagas.

La modificación de los patrones espaciales de las malas hierbas

Es posible influir sobre las distribuciones espaciales de las malas hierbas y favorecer que éstas formen grupos o manchas dentro de los cultivos en vez de que se distribuyan uniformemente. Para una determinada densidad media sobre una amplia superficie, es de esperar que las malezas agrupadas sean menos perjudiciales para el rendimiento del cultivo que las distribuidas de forma aleatoria o regular (Leibman y Gallandt,

TABLA 9
**EJEMPLOS SELECCIONADOS DE ASOCIACIONES ENTRE INSECTOS
 HERBÍVOROS Y ARTRÓPODOS DEPRIDADORES PRESENTES
 EN ESPECIES ESPECÍFICAS DE MALEZAS LAS CUALES RESPONDEN
 A ÉPOCAS PARTICULARES DE DISTURBANCIA DEL SUELO EN EL NORTE
 DE FLORIDA (ALTIERI Y LETOURNEAU, 1982)**

Especie de maleza	Fecha(s) de disturbio del suelo que refuerza la población de malezas	Herbívoro(s) asociados con la maleza que sirven como presa alternativa para varios depredadores	Antrópodos depredadores que se alimentan de herbívoro(s) asociados con la maleza
1. <i>Oenothera laciniata</i> (Prímula)	Agosto	<i>Altica</i> sp. (leaf beetle)	<i>Lebia viridis</i> (Cucarrón de las hojas)
2. <i>O. Biennis</i> (Prímula)	Diciembre	<i>Altica</i> sp.	<i>L. viridis</i>
3. <i>Amaranthus</i> sp. (Amaranto)	Abril	<i>Disonycha glabrana</i> (Cucarrón de las hojas)	<i>Lebia analis</i>
4. <i>Heterotheca subaxillaris</i> (Maleza alcanfor)	Octubre	<i>Zygogramma heterothecae</i> (Cucarrón de las hojas) 30 especies de insectos herbívoros	30 especies de artrópodos depredadores
5. <i>Chenopodium ambrosioides</i> (Té mexicano)	Diciembre	<i>Z. suturalis</i> y otras 31 especies de insectos herbívoros	34 especies de artrópodos depredadores
6. <i>Solidago altissima</i> (Vara dorada)	Diciembre	<i>Uroleucon</i> spp. (11 especies de Áfido) y otras 28 especies de herbívoros	58 especies de artrópodos depredadores
7. <i>Ambrosia artemisifolia</i>	Diciembre Octubre	<i>Z. suturalis</i> , <i>Nodonota</i> sp. (Cucarrón de las hojas) <i>Reuteroscopus omatus</i> <i>Uroleucon amboisiae</i> (Áfido) <i>Epiblema</i> sp., <i>Tarachidia</i> sp., (Orugas) y otras 17 especies de insectos herbívoros	<i>Cycioneda sanguinea</i> (mariquita) <i>Zelus cervicalis</i> y <i>Sinea</i> spp. (Insectos asesinos) <i>Peucetia viridans</i> (Arana lince) y otras 4 especies de artrópodos depredadores
8. <i>Lactuca canadensis</i> (Lechuga silvestre)	Control	<i>Uroleucon</i> sp. (Áfido)	<i>Podabrus</i> sp. (Escarabajo soldado) <i>Cycloneda sanguinea</i> <i>Chrysopa</i> sp. (Alas encaje) <i>Doru taeniatum</i> (Tijeretas) Syrphidos y arañas

1997). Las malezas agrupadas en un punto del campo pueden reducir la producción allí pero proporcionar insectos benéficos que colonizan el resto del cultivo que no es afectado por competencia.

El manejo del período crítico de competencia de las malas hierbas

Tal vez uno de los conceptos más útiles en el manejo de las malezas para la regulación de insectos dentro de los cultivos es el «período crítico». Éste es el máximo período de tiempo que las malas hierbas pueden ser toleradas sin que afecten a la producción final del cultivo o el punto a partir del cual el crecimiento de las malas hierbas no influye en la producción final. En general, las malas hierbas que emergen al principio de la temporada de cultivo, causan mayores pérdidas de producción que las poblaciones que emergen más tarde. Por otro lado, los cultivos difieren en su sensibilidad a la duración de la competencia de malezas, pero la mayoría son más susceptibles durante el primer tercio de su ciclo de vida. El principio general que ha de servir de guía es retrasar la aparición de las malas hierbas en relación a la emergencia del cultivo (Liebman y Gallandt, 1977). Los datos de duración de la competencia de las malas hierbas para cultivos particulares han sido recopilados por Zimdahl (1980) y se han definido los períodos críticos para diferentes asociaciones cultivo-mala hierba. El asunto importante pasa a ser cuánto tiempo deben ser mantenidos los esfuerzos de eliminación de las malezas antes que dejar de actuar para permitir que emerjan las malezas y proporcionen los beneficios entomológicos deseados. Como cabe esperar, el período crítico libre de malezas para un determinado cultivo varía considerablemente entre lugares y años, debido a las condiciones climáticas y edáficas que afectan al cultivo, así como a las velocidades de emergencia y crecimiento, la composición de especies y la densidad de las malezas.

En sur en Georgia, Altieri et al. (1981) observaron que las poblaciones de orugas del noctuido *Anticarsia gemmatalis* y de la chinche verde *Nezara viridula* fueron mayores en soja libre de malas hierbas que en soja donde se permitieron las malas hierbas, bien durante dos a cuatro semanas después de la emergencia del cultivo, o bien durante toda la temporada. La soja que se mantuvo libre de malas hierbas de dos a cuatro semanas después de emergencia, no necesitó posteriormente control alguno de malas hierbas para obtener una óptima producción (Walker et al., 1984).

En otro experimento llevado a cabo en California, los monocultivos de coles en los que se permitió el crecimiento de malas hierbas durante períodos seleccionados del ciclo del cultivo (dos o cuatro semanas libres de malezas o con malezas en toda la temporada) tuvieron menores

densidades de la pulguilla de las crucíferas (*P. cruciferae*) que en los monocultivos libres de malezas. Las densidades más bajas se obtuvieron en los sistemas que permitieron las malezas durante toda la temporada. No se observaron diferencias en la abundancia de estos escarabajos entre las coles que se mantuvieron libres de malezas durante dos o cuatro semanas después del trasplante (Altieri y Gliessman, 1983). Las densidades poblacionales del fitófago fueron más bajas en estos sistemas que en el sistema libre de malezas durante toda la estación.

En sistemas de cultivo con regímenes «relajados» de control de malas hierbas, las densidades de la pulguilla fueron, en base a datos por planta, al menos cinco veces mayores en *Brassica campestris* (la planta dominante en la comunidad de malas hierbas) que en las coles. *B. campestris* germinó más rápidamente y floreció antes alcanzando, sesenta días después de la germinación, una altura media de 39 cm con un promedio de doce hojas y dieciséis flores abiertas. Esta aparente preferencia de *P. cruciferae* por *B. campestris* sobre las coles (*Brassica oleracea*) dio como resultado una mayor concentración de pulguillas en las crucíferas silvestres, desviando de las berzas a los escarabajos y reduciendo, por consiguiente, su actividad alimenticia (tabla 10). Las coles que crecieron con diferentes niveles de diversidad de malezas mostrando significativamente menos daños en hojas que en los monocultivos libres de malezas (Altieri y Gliessman, 1983). En un experimento similar, *B. campestris* sembrada una semana después del trasplante de brócoli no causó reducción en la producción del cultivo y redujo las cantidades de áfidos con un incremento de la depredación efectiva por larvas de sírfidos (Kloen y Altieri, 1990).

La definición de los períodos libres de malas hierbas en los cultivos, de tal manera que las poblaciones de los fitófagos no sobrepasen los niveles tolerables, puede propiciar una importante colaboración entre la malherbología y la entomología como paso previo para luego explorar las interacciones descritas en este capítulo.

Sin lugar a dudas, las malezas estresan a las plantas cultivadas a través de procesos de interferencia. Sin embargo, numerosos estudios sugieren que la presencia de las malas hierbas en los cultivos no puede ser automáticamente juzgada como perjudicial y que requiera un control inmediato. De hecho, las interacciones cultivo-malas hierbas son abrumadoramente específicas del lugar y varían de acuerdo a las especies de plantas involucradas, los factores medioambientales y las prácticas de manejo. Así, en muchos agroecosistemas, las malas hierbas son componentes siempre presentes que aportan complejidad de los niveles tróficos, interviniendo en numerosas interacciones cultivo-insecto que tienen efectos importantes

TABLA 10
DENSIDAD DE *PHYLLOTRETA CRUCIFARAE*, BIOMASA DEL CULTIVO Y MALEZAS EN VARIOS SISTEMAS DE CULTIVO DE COL EN SANTA CRUZ, CALIFORNIA. LA MEDIA SEGUIDA POR LA MISMA LETRA EN CADA COLUMNA NO MUESTRA DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS (P=0.05). TODAS LAS MEDIAS SON PROMEDIOS DE TRES FECHAS DE MUESTREO (15, 30 Y 45 DÍAS DESPUÉS DEL TRANSPLANTE) (ALTIERI Y GLIESSMAN, 1983)

Sistema de cultivo	Nº de escarabajos pulga (\pm SE)		Hojas en cada planta de col con daño del escarabajo (45 días después del trasplante (%))	Biomasa de malezas (g/m ²)	Peso seco del total de la planta de col (g/m ²)
	Por 10 plantas de coles	Por 5 plantas de <i>Brassica campestris</i>			
Libre de malezas toda la estación	34,0 \pm 2,6a	—	54,4a	0	213,6
Libre de malezas 4 semanas post trasplante de la col	29,3 \pm 1,7b	78,1 \pm 16,3a	44,6b	52,3	361,3
Libre de malezas 2 semanas post trasplante de la col	29,0 \pm 1,7b	73,7 \pm 20,1a	44,5b	55,2	243,0
Con maleza toda la estación	6,6 \pm 3,8c	25,0 \pm 11,5b	29,9c	438,2	226,1

en el rendimiento final. Existe un gran consenso de que en los sistemas diversificados con malas hierbas no podemos entender las interacciones planta-fitófago sin el conocimiento de los efectos de la diversidad vegetal sobre los enemigos naturales, ni podemos entender las interacciones depredador-presa y parásito-hospederor sin conocer el papel que desempeñan las plantas que forman parte del sistema.

Un aumento de la conciencia de estas relaciones ecológicas deberían poner énfasis en el manejo de malezas, en contraposición con control de malezas, a fin de que los herbicidas puedan simplemente ser consideradas como parte integrante de un sistema completo para el manejo de malas hierbas, donde no se asume que los monocultivos libres de malas hierbas sean siempre la mejor estrategia de producción (Aldrich, 1984).

V. MANEJO DE INSECTOS EN SISTEMAS DE POLICULTIVOS

Los sistemas de monocultivos monoespecíficos pueden ser transformados en cultivos que exhiben patrones policulturales. Los policultivos son sistemas en que dos o más cultivos se establecen simultáneamente y lo suficientemente juntos para que se produzca competencia interespecífica o complementariedad. Estas interacciones pueden tener efectos inhibidores o estimulantes en la producción (Hart, 1974). En el diseño y manejo de estos sistemas, una de las estrategias es reducir al mínimo la competencia y obtener la máxima complementariedad de las especies en la mezcla (Francis et al., 1976). Entre las ventajas potenciales que pueden surgir del diseño inteligente de los policultivos se encuentran: la disminución de la población de las plagas de insectos, la supresión de malezas por el sombreado de doseles complejos o por alelopatías (Gliessman y Amador, 1980), el uso más eficiente de los nutrientes del suelo (Igzoburkie, 1971) y la mejora de la productividad por unidad de superficie (Harwood, 1974).

En los trópicos, los policultivos son un componente importante de la agricultura en pequeñas fincas. Una de las razones para la evolución y adopción de dichos patrones de cultivo puede ser, además de la disminución de riesgos, la reducción de la incidencia de las plagas de insectos (Altieri y Liebman, 1988; Alghail, 1993). En la agricultura de climas templados, los policultivos pueden también proporcionar potencialidad para la mejora de la productividad de cultivos. De hecho, estos sistemas están tan extendidos que las estimaciones cuantitativas sugieren que el 98% de frijol caupí en África y el 90% de frijol en Colombia se siembran en cultivos intercalados. El porcentaje de tierra cultivada en los trópicos que se dedica actualmente a cultivos intercalados varía de menos del 17% en la India a más del 94% en Malawi. Al parecer,

en El Salvador es prácticamente imposible encontrar sorgo que no sea intercultivado con maíz. Incluso en Norteamérica templada, antes del uso generalizado de las variedades modernas y de la mecanización, los cultivos intercalados eran aparentemente comunes (p.ej., en 1923, el 57% de la superficie de soja en Ohio se cultivaba en combinación con maíz) (Vandermeer, 1989). En el medio oeste de los Estados Unidos, el cultivo en franjas de soja y maíz se ha propuesto como una alternativa económica a los monocultivos (Francis, 1990).

El manejo del policultivo consiste básicamente en el diseño de combinaciones espaciales y temporales de cultivos en un área. Los diseños esperados pueden tomar la forma de sistemas como: cultivos en franjas, cultivos intercalados, cultivos en líneas mixtas y cultivos con cubierta vegetal (Andrews y Kassam, 1976). La estructura en el tiempo puede variar según si los cultivos se establezcan simultáneamente o de forma secuencial (como cultivos rotatorios, de relevo o retoño), o si los cultivos están combinados en un modelo sincrónico o asincrónico, o en un patrón de siembra continuo o discontinuo (Litsinger y Moody, 1976). De acuerdo con Francis et al. (1976). Entre las características deseables de los cultivos para su inclusión en sistemas de policultivo destacan: insensibilidad al fotoperíodo, maduración temprana y uniforme, baja altura y que no sean hospederos, buena respuesta poblacional, resistencia a enfermedades y plagas, respuesta eficiente a la fertilidad del suelo y alto potencial productivo.

Los sistemas de cultivo múltiple constituyen sistemas agrícolas diversificados en el tiempo y el espacio. Como se mencionó anteriormente, numerosos estudios sugieren que esta diversificación vegetal suele dar como resultado una reducción importante de los problemas de plagas de insectos (Altieri y Letourneum 1982). Existe una amplia bibliografía donde se citan mezclas específicas de cultivos que afectan a determinadas plagas de insectos (Litsinger y Moody, 1976; Perrin, 1977; Perrin y Phillips, 1978; Andow, 1983a), y otros artículos exploran los mecanismos ecológicos que intervienen en la regulación de las plagas (Root, 1973; Bach, 1980a, b; Risch, 1981). En los policultivos, aparte del aumento evidente de la diversidad vegetal, hay cambios en el tamaño de las parcelas, así como en la densidad y calidad de las plantas. Todos estos cambios afectan a los niveles poblacionales de las plagas y de otros organismos. Se ha acumulado mucho conocimiento y esta información está aportando lentamente las bases para el diseño de sistemas de cultivo complejos, con objeto de reducir al mínimo problemas de plagas y la necesidad de intervenir con medidas de control (Murdoch, 1975).

Patrones de abundancia de insectos en policultivos

En los últimos años los agroecólogos han realizado ensayos con sistemas de cultivo múltiple para probar la teoría de que el incremento de la diversidad vegetal aporta estabilidad a las poblaciones de insectos (Pimentel, 1961; Root, 1973; van Emden y Williams, 1974). Una reciente revisión de todos los estudios disponibles sobre los efectos de estos sistemas en las poblaciones de plagas de insectos tiende a apoyar esta teoría, aunque puede haber confusión dependiendo de las definiciones de diversidad y estabilidad (Risch et al., 1983). La diversidad vegetal estructural y la específica (una medida de la complejidad biótica, estructural y microclimática que surge de la mezcla de diferentes plantas) de los policultivos es el resultado de la suma de las especies cultivadas en el tiempo y en el espacio. La estabilidad se refiere aquí a bajas densidades poblacionales de los fitófagos a lo largo del tiempo.

Se pueden encontrar ejemplos de mezclas de cultivo específicas que reducen la incidencia de plagas en Litsinger y Moody (1976), Altieri y Letourneau (1982), Andow (1983b) y Altieri y Liebman (1988) que está resumidos en la tabla 11. Un total de 35 especies de insectos fueron investigadas en 50 estudios. La mayoría de los insectos pertenecían al orden Lepidoptera, Coleoptera y Homoptera, con respectivamente el 42%, 32% y 18% de las plagas. La combinación de diferentes factores: reducción en la concentración del recurso, cultivos trampa, varios mecanismos diversificadores, densidad de siembra o marco de plantación y obstrucción física, sólo constituyó el 22,5% de las causas que explicaron la reducción de las plagas. Los depredadores y parasitoides representaron sólo el 15% y 10%, respectivamente, mientras que el enmascaramiento y/o camuflaje y el efecto repelente constituyeron el 12,5% cada uno. La acción de los enemigos naturales en su conjunto fue responsable de más del 30% del control de las plagas estudiadas y el resto de los casos fueron controlados por otros factores.

Analizando una serie de casos, Helenius (1991) encontró que los insectos monófagos son más susceptibles a la diversidad del cultivo que los insectos polífagos y advirtió el mayor riesgo de problemas de plagas cuando la fauna fitófaga dominante en un agroecosistema sea polífaga. La reducción en el número de plagas de insectos monófagos fue casi el doble (53,5% de los casos mostraron números inferiores en los policultivos) que en el caso de insectos polífagos (33,3%).

Coll (1998) comparó, en 42 sistemas diferentes citados en la literatura, la densidad de parasitoides y los niveles de parasitismo entre monocultivos y cultivos intercalados. En dos tercios de las comparaciones,

TABLA 11
**EJEMPLOS DE SISTEMAS DE CULTIVO MÚLTIPLE QUE PREVINIERON
EFFECTIVAMENTE BROTES DE INSECTOS PLAGA (BASADO EN ALTIERI ET
AL. [1978], ALTIERI Y LETOURNEAU [1982] Y ANDOW [1991])**

Sistema de cultivo múltiple	Plaga(s) regulada(s)	Factor(es) involucrados
Frijol intercalado con trigo de invierno	<i>Empoasca fabae</i> y <i>Apis fabae</i>	Impedimento del comprotamiento de búsqueda para la dispersión de los Áfidos
Cultivo de brassica y frijoles	<i>Brevicoryne brassicae</i> y <i>Delia brassicae</i>	Mayor depredación e interrupción de la ovoposición
Col de Bruselas intercalado con habas o mostaza	Escarabajo pulga <i>Phyllotreta crucifecae</i> y áfido del repollo <i>Brevicoryne brassicae</i>	Reducción de los cultivos trampa de apariencia vegetal, aumento del control biológico
Repollo intercalado con trébol rojo y trébol blanco	<i>Erioischia brassicae</i> , Áfido de repollo y mariposa importada del repollo (<i>Pieris rapae</i>)	Interferencia en la colonización e incremento de los escarabajos caminadores
Cultivos intercalados de <i>Cajanus cajan</i> con judías rojas y negras	Minador de la vaina y membracidos	Retardo en la colonización de herbívoros
Yuca intercalada con frijol blanquillo	Mosca blanca <i>Aleurotrachuelos socialis</i> y <i>Trialeurodes variabilis</i>	Cambio en el vigor de la planta e incremento en la abundancia de enemigos naturales
Coliflor sembrado en franjas con canola o caléndula	<i>Meligethes aeneus</i>	Cultivo trampa
Maíz intercalado con frijol	Chupador Cicadellidae (<i>Empoasca kraemer</i>) Cucarrón de la hoja (<i>Diabrotica balteata</i>) y gusano de la acelga (<i>Spodoptera frugiperda</i>)	Incremento de insectos benéficos e interferencia con la colonización de plagas
Maíz intercalado con habas y calabaza	Afidos, <i>Tetranychus urticae</i> , <i>Macroductylus</i> sp.	Mayor abundancia de depredadores

TABLA 11 (Continuación)

Sistema de cultivo múltiple	Plaga(s) regulada(s)	Factor(es) involucrados
Maíz intercalado con trébol	<i>Ostrinia nubilalis</i>	?
Maíz intercalado con soja	Minador europeo del maíz (<i>Ostrinia nubilalis</i>)	Diferencia en la resistencia varietal del maíz
Maíz intercalado con batata	Cucarrón de la hoja (<i>Diabrotica</i> spp.)	Incremento de avispas parasitoides
Maíz intercalado con frijol	Chupador Cicindellidae (<i>Agalia lingula</i>) <i>Dalbulus maidis</i>	Interferencia del movimiento de los chupadores
Algodón intercalado con forraje de frijol blanquillo	Grillo de la cápsula del algodón (<i>Anthonomus grandis</i>)	Incremento de la población (<i>Eurytoma</i> sp.)
Algodón intercalado con sorgo o maíz	Gusano del grano de maíz (<i>Heliothis zea</i>)	Aumento en la abundancia de depredadores
Algodón intercalado con molondrones okra	<i>Podagrica</i> sp.	Cultivo trampa
Cultivo en franjas de algodón y alfalfa	Chinches (<i>Lygus hesperus</i> y <i>L. elisus</i>)	Prevención de la emigración y sincronía en la relación entre plagas y enemigos naturales
Cultivo en franjas de algodón y alfalfa a un lado y maíz y soja al otro	Gusano del grano de maíz (<i>Heliothis zea</i>) y gusano gris de la col (<i>Trichoplusia ni</i>)	Aumento en la abundancia de depredadores
Cultivo intercalado de frijol blanquillo y sorgo	Cucarrón de la hoja (<i>Oetheca bennigseni</i>)	Interferencia de las corrientes de aire
Cultivo intercalado de pepino con maíz y brócoli	<i>Acalymma vittata</i>	Interferencia con el movimiento y tiempo de permanencia en la planta hospedera
Cultivo intercalado de cacahuate con ayacote	<i>Aphis craccivora</i>	Áfidos atrapados en los tricomas epidérmicos del frijol

TABLA 11 (Continuación)

Sistema de cultivo múltiple	Plaga(s) regulada(s)	Factor(es) involucrados
	<i>Prorachia daria</i> y gusano de la acelga (<i>Spodoptera frugiperda</i>)	No reportado
Cultivo intercalado de maíz con frijol	<i>Spodoptera frugiperda</i> y <i>Diatraea lineolata</i>	Menor tasa de ovoposición, cultivos trampa
Cultivo en franjas de melón con trijo	<i>Myzus persicae</i>	Interferencia en la dispersión de áfidos
Cultivo intercalado de avena con ayacote	<i>Rhopalosiphum padi</i>	Interferencia en la dispersión de áfidos
Cultivo intercalado de melocotón con fresa	<i>Ancylis comptana</i> y <i>Grapholita molesta</i>	Incremento en la población de parásitos (<i>Macrocentrus ancylivora</i> , <i>Microbracon gelechise</i> y <i>Lixophaga variabilis</i>)
Cultivo intercalado de cacahuete con maíz	Perforador de maíz (<i>Ostrinia furnacalis</i>)	Abundancia de arañas (<i>Lycosa</i> sp.)
Cultivo intercalado de ajanjolí con maíz o sorgo	(<i>Antigostra</i> sp.)	Sombra proporcionada por el cultivo asociado más alto
Cultivo intercalado de ajanjolí con algodón	<i>Heliothis</i> spp.	Incremento de insectos benéficos y cultivo trampa
Cultivo en franjas de soja con frijoles cargamento	<i>Epilachna varivestis</i>	Cultivo trampa
Cultivo intercalado de calabaza con maíz	<i>Acalymma thiemei</i> , <i>Dibrotica balteata</i>	Aumento en dispersión causado por la ausencia de plantas hospederas a la sombra del maíz e interferencia con los movimientos de vuelo por los tallos del maíz
Cultivo intercalado de tabaco y tomate con repollo	Cucarrón pulga (<i>Phyllotreta cruciferae</i>)	Inhibición alimenticia debido a los olores provenientes de plantas no huéspedes
Cultivo intercalado de tomate con repollo	Polilla de la col (<i>Plutella xylostella</i>)	Repelencia o enmascaramiento químico

los parasitoides fueron más abundantes o atacaron más hospedadores en hábitats de cultivos intercalados que en los monocultivos. Sin embargo, aproximadamente en un tercio de las comparaciones, no se encontraron diferencias consistentes en la densidad de parasitoides o en los niveles de parasitismo entre hábitats. Un menor aumento de los parasitoides se encontró cuando los datos fueron analizados por especie de parasitoide o grupos de especies. Sólo el 54% de treinta y una especies estudiadas tuvieron un mayor nivel de parasitismo o densidad poblacional en los cultivos intercalados en comparación con los monocultivos (el 39% mostraron niveles de actividad similar o variable en hábitats simples y diversificados). Estos datos sugieren que la respuesta de algunas especies a los cultivos intercalados difiere con la combinación de cultivos, localización geográfica y método experimental.

Bastante infrecuentes son los experimentos que no encuentran diferencias o que señalan mayor incidencia de plagas en los cultivos múltiples. Una particular mezcla de cultivos puede servir para controlar una plaga en un área (p.ej., *Heliothis virescens* en maíz [*Zea mays*] y algodón [*Gossypium sp.*] en cultivos en franjas de Perú), mientras que puede incrementar las poblaciones de la misma plaga en otras áreas (p.ej., *H. virescens* en Tanzania) (Smith y Reynolds, 1972). En Nigeria, las poblaciones del trips de las flores (*Megalurothrips sjostedti*) se redujeron el 42% en policultivos de frijol caupí (*Vigna unguiculata*) y maíz. Sin embargo, el sistema de cultivo no afectó a las infestaciones de *Maruca testulatis*, chinches de las vainas y escarabajos Meloidos (Matterson et al., 1984). Las primeras infestaciones de *Maruca* no fueron diferentes entre monocultivos y policultivos de maíz y judía caupí, pero dos semanas después las infestaciones fueron significativamente mayores en los monocultivos. Efectos similares han sido observados con *Laspeyresia* y trips (Matterson et al., 1984).

En la India, las poblaciones larvales de *Helicoverpa armigera* fueron mayores en sistemas de intercultivo de sorgo (*Sorghum bicolor*) y guan-dul (*Cajanus cajan*) que en las parcelas con sólo la leguminosa, lo que condujo a mayores pérdidas de grano en los policultivos (Bahatnagar y Davies, 1981). Los diseños de jardines domésticos de frijol (*Phaseolus vulgaris*) rodeados por margaritas (*Tagetes* spp.) no favorecieron el control de *Helicoverpa zea* y *Eplilachna varivestis* (Latheef y Irwin, 1980). En Georgia, Nordlund et al., (1984) no encontraron reducciones significativas de daños por *H. zea* en las mazorcas de maíz, vainas de frijol o frutos del tomate en policultivos de maíz, frijol y tomate. En Filipinas, el intercultivo de maíz con leguminosas no redujo el número

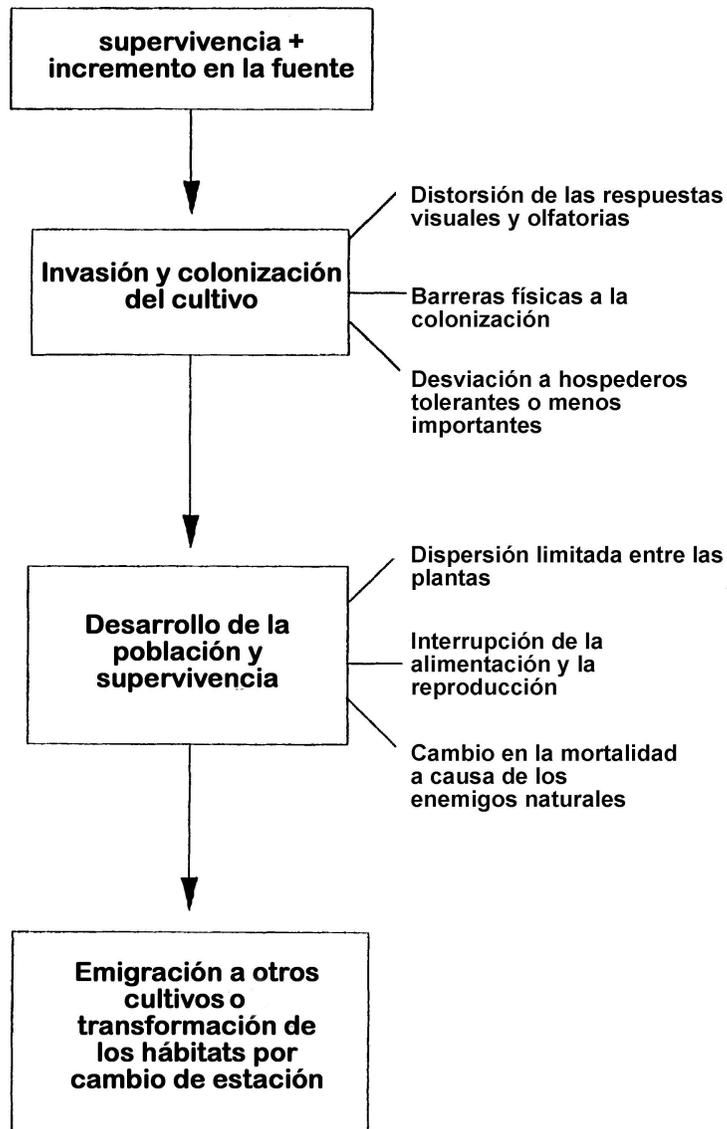
de plastones de huevos puestos por el taladro del maíz (*Ostrinia furnacalis*) (Hasse y Litsinger, 1981).

Ciertas plantas asociadas pueden tener un efecto adverso en los parasitoides cuando éstas actúan como trampa para los adultos durante su actividad de búsqueda. Por ejemplo, *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Aphidae), un parasitoide del pulgón del algodón (*Aphis gossypii*) (Homoptera: Aphidae), fue atrapado por exudados glandulares de petunia, y esto le impidió controlar los ataques de los áfidos a las plantas de okra (*Abelmoschus esculentus*) adyacentes (Marcovitch, 1935); los adultos de *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) no pudieron parasitar a la oruga de *Manduca* sp. (Lepidoptera: Sphingidae) en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum*) debido a quedar atrapados por los tricomas glandulares pegajosos de las hojas de plantas de tabaco (*Nicotiana glauca*) asociadas (Macrovitch, 1935). En cultivos de sorgo, el elevado parasitismo de huevos de *Helicoverpa armigera* por *Trichogramma* sp. fue reducido a niveles bajos cuando se asoció con el garbanzo (*Cicer arietinum*), debido a que los adultos del parasitoide quedaban atrapados en los tricomas pegajosos de la leguminosa (van Emden, 1990).

Independientemente de estos trabajos, el cultivo múltiple ha sido ampliamente recomendado como una estrategia de manejo para reducir el daño por insectos. La menor incidencia de plagas de insectos en los multicultivos puede ser debido a: incremento de las poblaciones de parasitoides y depredadores, alta disponibilidad de alimento alternativo para los enemigos naturales, disminución de la colonización y reproducción de las plagas, repelencia por factores químicos, enmascaramiento o inhibición de alimentación por las plantas no hospedadoras, prevención del movimiento o emigración de las plagas y óptima sincronización entre plagas y enemigos naturales (Matteson et al., 1984). Perrin y Phillips (1978) describieron los estados del desarrollo y de la dinámica poblacional de las plagas que pueden ser afectados por la mezcla de cultivos. En la fase de colonización del cultivo, la interrupción de las reacciones olfativas y visuales, barreras físicas y desviación hacia otros hospedadores son importantes mecanismos que regulan las poblaciones de fitófagos. Una vez que las plagas se han establecido en el cultivo, sus poblaciones deben ser reguladas por limitación de la dispersión, interrupción de la alimentación, inhibición de la reproducción y mortalidad causada por agentes bióticos (figura 19).

Hasse y Litsinger (1981) resumieron diversos mecanismos que supuestamente explican la reducción de plagas en sistemas de cultivos

FIGURA 19
Estados de la dinámica poblacional de plagas que pueden ser afectados por
varios tipos de policultivos (Perrin y Phillips, 1978)



intercalados. En la tabla 12 se ofrece una lista de los mecanismos propuestos. La mayoría de estos mecanismos responden a las hipótesis de concentración de recursos y de enemigos naturales discutidas en el capítulo 3.

Tendencias de las poblaciones de fitófagos en policultivos

Andow (1991a) sostiene que los patrones de movimiento de los fitófagos son más importantes que las actividades de los enemigos naturales para explicar la reducción de las poblaciones de plagas monófagas en sistemas de cultivo anual diversificado. Dos estudios clásicos apoyan este punto de vista. En el primer estudio, Risch (1981) observa la dinámica de población de seis especies de crisomélidos en monocultivos y policultivos de maíz, frijol y calabacín (*Cucurbita pepo*). En policultivos que contenían al menos una planta no hospedadora (maíz), el número de escarabajos fue significativamente menor en comparación con monocultivos de plantas hospedadoras. El seguimiento de los movimientos de los adultos en el cultivo mostró que éstos tenían tendencia a emigrar con más frecuencia desde los policultivos que desde los monocultivos. Aparentemente, esto se debió a varios factores: (1) los adultos evitaron las plantas hospedadoras sombreadas por el maíz, (2) Los tallos de maíz interfirieron con el movimiento del vuelo de los adultos, y (3) durante el movimiento en los policultivos, los adultos permanecieron en plantas no hospedadoras por un tiempo significativamente más corto que en las plantas hospedadoras. No hubo diferencia en los índices de parasitismo o depredación de los crisomélidos entre los sistemas de cultivo.

El segundo trabajo estudió los efectos de la diversidad vegetal en el escarabajo del pepino, *Acalymma vittata* (Bach, 1980a). Las densidades de poblaciones fueron significativamente mayores en los monocultivos de pepinos (*Cucumis sativus*) que en los policultivos que contenían pepinos y dos especies no hospedadoras. Bach también encontró mayor tiempo de permanencia de los escarabajos en monocultivos que en policultivos. Según determinó, estas diferencias fueron causadas por la diversidad vegetal *per se* y no por las diferencias en la densidad o tamaño de la planta hospedadora. Por tanto, no está claro si la diferencia en números de fitófagos entre monocultivos y policultivos se debe la diversidad o más bien a efectos interrelacionados y de confusión causados por la diversidad vegetal, la densidad de las plantas y la cantidad de plantas hospedadoras.

TABLA 12
**POSIBLES MECANISMOS Y EFECTOS DE CULTIVOS INTERCALADOS
 SOBRE POBLACIONES DE INSECTOS PLAGA (HASSE Y LITSINGER, 1981)**

Factor	Explicación	Ejemplo
<i>Interferencia en el comportamiento de búsqueda del hospedero</i>		
Camuflaje:	Una planta huésped puede protegerse de los insectos plagas gracias a la presencia de otras plantas sobrepuestas.	Camuflaje de las plántulas de frijol por rastrojos de arroz para la mosca del frijol.
El fondo del cultivo:	Ciertas plagas prefieren que un cultivo tenga un trasfondo de un color y/o textura determinada.	Pulgones, escarabajos y <i>Pieris rapae</i> son más atraídos a un cultivo de col con un fondo de suelo desnudo que con el fondo de malezas.
Escondite o dilución del estímulo atrayente:	La presencia de plantas no huéspedes pueden esconder o diluir el estímulo atrayente: estímulo atrayente de las plantas huéspedes provocando y alterando los procesos de alimentación y reproducción.	<i>Phyllotreta cruciferae</i> .
Repelente del estímulo químico:	Los olores aromáticos de ciertas plantas pueden interferir la dinámica de búsqueda de huésped.	Los pastos de la orilla repelen los chupadores en los frijoles; las poblaciones de <i>Plutella xylostella</i> se ven repelidos por los cultivos intercalados de col tomate.
<i>Interferencia en el desarrollo y supervivencia de la población</i>		
Barreras mecánicas:	Todo cultivo asociado puede bloquear la dispersión de herbívoros a través de policultivo. Esta dispersión restringida también puede resultar al combinar componentes de resistentes y susceptibles de un cultivo con otros no huéspedes.	
Carencia del estímulo:	La presencia de diferentes plantas huéspedes y no huéspedes arrestante en un predio puede afectar la colonización de herbívoros. Si un herbívoro desciende a una planta no huésped, abandonará el predio más rápidamente que si lo hace una planta huésped.	
Influencias microclimáticas:	En un sistema cultivado intercaladamente, los aspectos favorables del microclima se encuentran altamente fraccionados, por lo cual, los insectos pueden tener más dificultades para encontrar y permanecer en microhábitats apropiados. La sombra que proviene de follajes más densos pueden afectar la fuente de alimentación de algunos insectos o aumentar la humedad relativa la que puede favorecer los hongos entomopatógenos.	
Influencias bióticas:	Las mezclas de cultivos pueden incrementar los complejos de enemigos naturales.	

En el norte de California, las densidades del pulgón de la col (*Brevicoryne brassicae*) y la pulguilla (*Phyllotreta cruciferae*) fueron significativamente más bajas en plantas de coliflor cultivadas en asociación con veza (*Vicia* sp.) que en monocultivos (Altieri, 1984). El menor crecimiento vegetativo y la menor biomasa en las parcelas diversificadas añadieron un factor de confusión, de tal forma que no se pudo saber si la reducción de los fitófagos se debió a la menor calidad de la planta que hizo a las coliflores menos atractivas para los fitófagos.

En otro estudio, la cantidad de pulguillas fue significativamente menor en coles asociadas con *Brassica campestris* que en los monocultivos (Altieri y Gliessman, 1983). Los adultos de pulguilla prefieren esta planta a las coles, de tal forma que son desviados de la crucífera cultivada. Estos autores argumentan que *B. campestris* tiene una mayor concentración de alilisotiocianato (potente atrayente para las pulguillas adultas) que las coles y, por tanto, la preferencia de estos coleópteros por *B. campestris* reflejaban simplemente diferentes grados de atracción hacia los niveles en hojas de este glucosinilato. La figura 20 ilustra esta preferencia, al observar las densidades poblacionales de pulguillas en las coles son mayores en los monocultivos que en cultivos intercalados de coles con *B. campestris* y con cebada (*Hordeum vulgare*) (Altieri y Schmidt, 1986b). Aunque el efecto de la cebada puede respaldar la hipótesis de concentración de recursos, el efecto de *B. campestris* como cultivo-trampa ejerce, en este caso, una influencia más fuerte sobre la abundancia de las pulguillas.

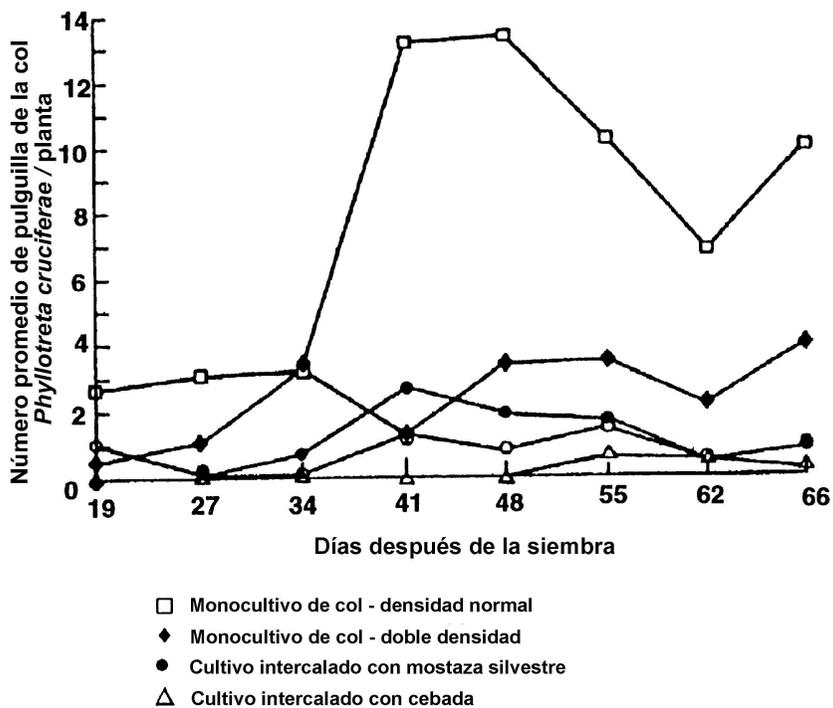
El mismo estudio también demostró que la eliminación de las flores de *B. campestris* dio como resultado una importante reducción del efecto atrayente (tabla 13). En consecuencia, las coles en intercultivo sin flores presentaron mayores cantidades de pulguillas que las coles en intercultivo con flores y que en monocultivo.

Risch et al. (1983) recogieron datos adicionales que no concuerdan con la hipótesis de enemigos naturales. Estos autores encontraron que los niveles de depredación de huevos del taladro europeo del maíz (*Ostrinia nubilalis*) por el coccinelido *Coleomegilla maculata* fueron apreciablemente mayores en monocultivos de maíz que en policultivos más densos de maíz, frijol y calabacín. Ellos sostienen que en los policultivos, los coleópteros pasaban más tiempo buscando presas en plantas (frijol y calabacines) que no contenían huevos del fitófago, disminuyendo así su eficacia de búsqueda. Incluso si las densidades de la presa por planta de maíz fueran las mismas en los dos tipos

de cultivo, los depredadores deberían ser menos eficaces en los policultivos, debido al tiempo utilizado en la búsqueda de presas en las plantas de frijol y calabacines. Este menor índice de recompensa lleva a los depredadores a una más rápida emigración desde los policultivos (Wetzler y Risch, 1984).

Wrubel (1984) sostiene que el camuflaje visual de la planta no hospedadora puede ser responsable del mayor número del crisomélido del frijol (*Epilachna varivestis*) en monocultivos de soja (*Glycine max*)

FIGURA 20
Tendencia de la población de *Phyllotreta cruciferae* en monocultivos de col y en policultivos con plantas hospederas (mostaza silvestre) y no hospederas (cebada) (Altieri y Schmidt, 1986a)



que en parcelas de soja con maíz. En cambio, la más alta concentración de recursos alimenticios en trébol-soja (dos leguminosas), con respecto a parcelas de monocultivo de soja, puede explicar la abundancia algo mayor de acrídidos polífagos que Wrubel encontró en las parcelas de maíz-soja. La diferente estructura del dosel entre parcelas de soja con maíz alto y de soja con maíz bajo pareció afectar al comportamiento de varios grupos de fitófagos, siendo menor la abundancia del escarabajo japonés (*Popillia japonica*) debido al sombreado de la soja por las plantas más altas de maíz.

Sin embargo, hay estudios que apoyan la hipótesis de los enemigos naturales. En sistemas tropicales de maíz-frijol-calabacín, Letourneau (1983) estudió la importancia de los himenópteros parásitos en las diferencias en abundancia de plagas entre sistemas de cultivo simples y complejos. Policultivos de calabacín en la zona tropical de México presentaron bajas densidades de una oruga que se alimenta de los calabacines, *Diaphania hyalinata* (Lepidoptera: Pyralidae). Parte del efecto de las plantas de maíz y frijol asociadas puede explicarse al ser las plantas de calabacín menos aparentes en el policultivo para la puesta de las polillas. Los policultivos también albergaron mayor número de himenópteros parasitoides que los monocultivos de calabacín. En los monocultivos las capturas de parasitoides mediante trampas Malaise fueron la mitad del número de individuos capturados en los cultivos mixtos. Los parasitoides de las orugas de *D. hyalinata* estuvieron también representados por un mayor número en los policultivos durante

TABLA 13
**NUMERO DE ESCARABAJOS PULGA POR PLANTA DE COL
 EN MONOCULTIVO Y POLICULTIVO CON Y SIN FLORES DE MOSTAZA
 SILVESTRE (*BRASSICA KABER*) (ALTIERI Y SCHMIDT, 1986A)**

	Días post sembrado*		
	30	44	57
Monocultivo: Densidad normal	30,0 ± 6,9	49,6 ± 19,7	10,1 ± 6,6
Monocultivo: Densidad doble	40,0 ± 24,0	79,6 ± 43,6	6,5 ± 2,8
Policultivo: con flores	5,6 ± 2,5	10,6 ± 5,5	1,6 ± 0,6
Policultivo: sin flores	**7,6 ± 3,5	81,0 ± 38,3	5,8 ± 2,4

* Medias obtenidas de muestreos aleatorios en 10 plantas por lote.

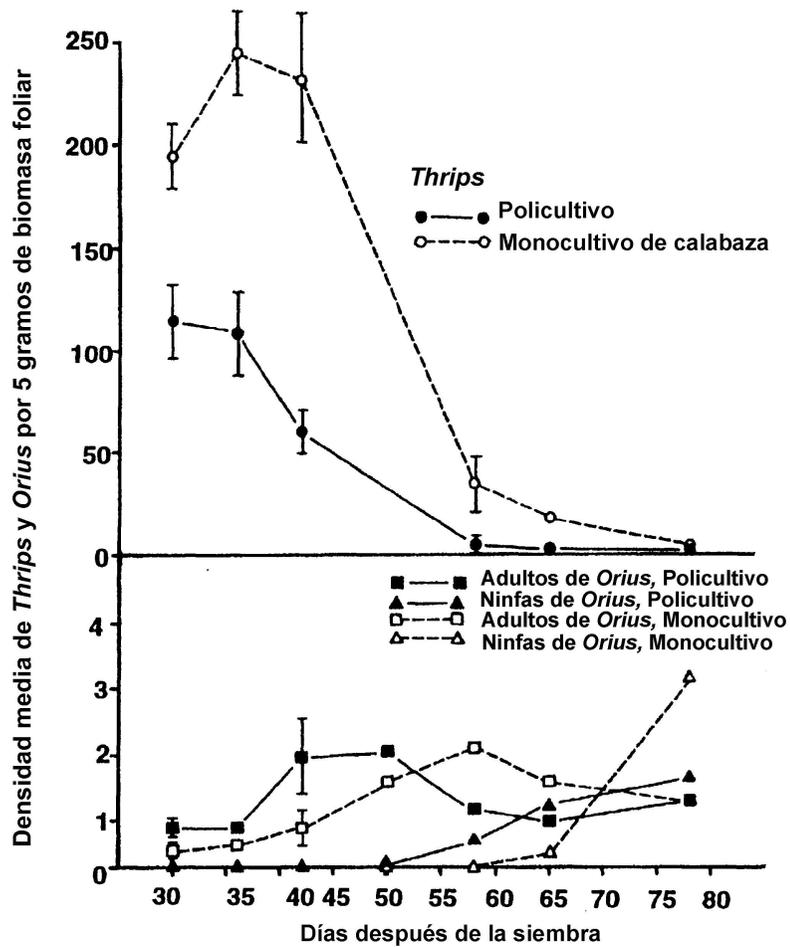
** Flores sin remover aún.

toda la temporada. No sólo los parasitoides fueron más comunes en el sistema tradicional, vegetativamente diversificado, sino que también fueron más elevados los niveles de parasitación de huevos y de larvas de *D. hyalinata* en los calabacines en policultivo. De las muestras de huevos tomadas durante la temporada en los policultivos, aproximadamente el 33% estaban parasitados, mientras que en los monocultivos el valor fue de sólo el 11%. En cuanto a las muestras de larvas de *D. hyalinata*, se obtuvo una incidencia de parasitación del 59% en los policultivos, mientras que en los monocultivos sólo el 29% estuvieron parasitadas.

En otro trabajo realizado en Davis, California, se estudió si los niveles de colonización de los depredadores podrían ser modificados mediante la diversidad vegetal (Letourneau y Altieri, 1983). Se compararon las densidades de *Orius tristicolor* y su presa preferida, *Frankliniella occidentalis*, entre monocultivos de calabacín y policultivos de calabacín, maíz y frijol caupí. Los patrones de colonización del depredador y las densidades de plagas en estos dos sistemas de cultivo fueron similares a los documentados para la interacción depredador-presa en los sistemas ácaro-vid de Flaherty (1969). En ambos estudios, los hábitats diversificados presentaron un aumento de la colonización de los depredadores y los más bajos niveles de las poblaciones de la presa (plaga). En el estudio de Flaherty el factor responsable fue la gran proximidad del foco de depredadores. La amplia variación entre los niveles de infestación del ácaro *Eotetranychus willamette* en plantas de vid individuales fue debida a la proximidad o no de vides a plantas de cañota (*Sorghum halepense*). Las gramíneas silvestres proporcionaron una presa alternativa para el ácaro depredador *Metaseiulus occidentalis*. Los depredadores colonizaron luego las viñas contiguas, lo suficientemente temprano para contrarrestar las poblaciones del fitófago. En el estudio de Letourneau y Altieri (1983) los focos de depredadores estuvieron presumiblemente a distancias similares al asignar aleatoriamente las parcelas de policultivo y monocultivo. Los autores sugieren que el factor determinante de la colonización diferencial por *Orius sp.* entre monocultivos y policultivos de calabacín fue la atracción del hábitat de policultivos más temprano durante el proceso de localización de la presa. Los resultados mostraron que la densidad media de trips en las hojas de calabacín fue inicialmente mucho mayor en los monocultivos que en los policultivos y permaneció a niveles significativamente más altos hasta sesenta y cinco días después de la siembra. Sin embargo, la densidad de *Orius sp.*

fue significativamente mayor en los calabacines precoces (30 y 42 días) en policultivos. Una disminución de la densidad de presas fue acompañada de un aumento de la colonización por adultos de *Orius* sp. en ambos tratamientos, hasta que las densidades de los trips se redujeron (figura 21).

FIGURA 21
Relación depredador-presa en lotes de monocultivo y policultivo a partir de muestras tomadas en hojas de calabaza (Letourneau y Altieri, 1983)



Los resultados de ensayos de manejo de depredadores, donde poblaciones de *Orius* sp. eran excluidas o incluidas usando jaulas de campo, mostraron que la densidad de trips fue influida por la depredación de *Orius* sp. (Letourneau y Altieri, 1983). En las plantas testigo sin jaulones, la densidad media de trips por hoja declinó paulatinamente durante 50 días, tal como ocurrió en los muestreos generales de campo. Cuando *Orius* y arañas *Erigone* spp. fueron excluidos dentro de las jaulas, la densidad de trips se triplicó en la primera. Una vez introducidos en una jaula un número de depredadores igual a los excluidos, bajó la densidad de trips solamente en esta jaula.

Altieri (1984) encontró que las coles de Bruselas en policultivos con habas o veza albergaron más especies de enemigos naturales (seis especies de depredadores y ocho de parásitos) que en los monocultivos (tres especies de depredadores y tres de parásitos). Aparentemente, la presencia de flores, nectarios extraflorales y presa u hospedador asociados a las plantas acompañantes permitieron este efecto favorable. Las densidades de áfidos también fueron más bajas en dichos sistemas, debido probablemente a la mayor mortalidad causada por la amplia diversidad del complejo de enemigos naturales.

Caso 1: Policultivos de maíz y ataque de plagas

Los policultivos de maíz y frijol son sistemas diversificados comunes usados por pequeños agricultores en Latinoamérica. Estos sistemas generalmente dan como resultado altos rendimientos por varias razones, entre las que destacan la reducida competencia de las malas hierbas (debido a la densa cobertura del cultivo), la conservación del suelo y el mejor uso de radiación incidente, del agua y de nutrientes del suelo. Otra ventaja es que el ataque de las plagas de insectos suele ser menor que en monocultivos (van Huis, 1981). En Colombia se llevaron a cabo varios experimentos (Altieri y Doll, 1978) para probar las características especiales del control de plagas en dichos sistemas. Los policultivos de maíz y frijol, sembrados simultáneamente, tuvieron menor número de cicadélidos adultos (*Empoasca kraemerî*) en frijol, hasta setenta días después de la siembra (fecha final del período de muestreo), en comparación con el monocultivo de frijol. Las poblaciones de ninfas no fueron afectadas por la diversidad del cultivo. *Anagrus* sp. (Hymenoptera: Mymaridae), el principal parasitoide del huevos de *E. kraemieri*, presentó un 20% de aumento de su actividad en los policultivos, con 48,5% de parasitismo en el monocultivo frente a 60,7% de parasitismo

en los cultivos asociados. La presencia de depredadores naturales fue significativamente mayor en los policultivos a los cuarenta días después de la siembra. Los depredadores principales fueron *Condylostylus* sp. (Diptera: Dolichopodidae) y algunos Hemiptera (Reduviidae y Nabidae). Estos insectos tuvieron densidades más elevadas en policultivos que en monocultivos, pero cincuenta días después de la siembra presentaron un patrón opuesto, sugiriendo una tendencia migratoria hacia los monocultivos, donde la presa estaba concentrada. La densidad poblacional de adultos de *Diabrotica balteata*, un escarabajo polífago defoliador, descendió un 45% en policultivos. Probablemente, la mayor población de sus depredadores reducidos en los policultivos fue un importante factor regulador. Es posible que la presencia de otros crisomélidos, cuyas poblaciones fueron 30% más altas en los policultivos, ejerciera un desplazamiento competitivo de *D. balteata*, disminuyendo así su alimentación y eficiencia colonizadora. El número de plantas de frijol con hojas dañadas fue similar en policultivos que en monocultivos.

En general, el porcentaje de plantas de semillero de maíz dañadas por el ataque de cogolleros (*Agrotis* sp.) fue bajo en todas las parcelas; sin embargo, tendió a ser aún más bajo en las parcelas de alta diversidad vegetal. Los policultivos de maíz y frijol exhibirían el menor número de plantas dañadas. Veinte días después de la siembra, las densidades larvales del noctuido *Spodoptera frugiperda* fueron significativamente más bajas en policultivos que en monocultivos en todas las fechas de muestreo. El nivel de parasitismo de las larvas de *S. frugiperda* por el braconido *Meteorus* sp., cuarenta días después de la siembra, fue más elevado en policultivos que en monocultivos.

El cultivo intercalado de maíz con diferentes variedades de frijol tuvo varios efectos sobre *S. frugiperda*. El maíz cultivado con la variedad arbustiva de judía ICA Pijao presentó una reducción de daños del 14% con respecto al maíz sembrado con la variedad trepadora de judía P-589. Los sistemas con siembra secuencial de maíz y frijol, dieron como resultado una reducción en las densidades poblacionales de adultos del parasitoide de huevos de *E. kraemeri* cuando el maíz fue sembrado de veinte a cuarenta días antes que el frijol. Cuando el frijol se sembró de veinte a treinta días antes, los niveles de infestación de *S. frugiperda* en el maíz fueron considerablemente bajos y las poblaciones más altas y uniformes se dieron en los tratamientos en frijol sembrado diez días antes o veinte días después que el maíz. Las poblaciones de *S. frugiperda* en el maíz se redujeron un 88% en los frijoles de siembra

más temprana. Las producciones de maíz no variaron significativamente entre estas fechas de siembra.

En muestreos de cultivos intercalados maíz-frijol en Nicaragua, van Huis (1981) encontró similares tendencias de *S. frugiperda* a las obtenidas en Colombia. Además de la menor incidencia de *S. frugiperda*, este autor obtiene reducciones poblacionales del perforador del tallo *Diatraea lineolata*. En México, el maíz asociado con habas y calabacín, tuvo menores daños por el *Tetranychus urticae* que en monocultivos, pues aparentemente el monocultivo de maíz es más susceptible al estrés hídrico, una condición que hace a estas plantas más susceptibles al ataque de los ácaros. En policultivos, el áfido *Rhopalosiphum maidis* fue más atacado por varias especies de coccinélidos, las mariquitas *Hippodamia convergens* y *H. koebelei* (Trujillo-Arriaga y Altieri, 1990).

Una posible estrategia de diversificación del maíz para los agricultores del medio oeste de los Estados Unidos es el cultivo en franjas intercaladas de maíz y soja. Tonhasca (1993) obtuvo con este sistema de cultivo una respuesta positiva general de diferentes especies depredadoras (incluyendo coccinélidos, arañas, antocóridos y nábidos) y de himenópteros parásitos. Las plantas de maíz proporcionaron sombra, redujeron la velocidad del viento y la temperatura, aumentaron la humedad y aportaron alimento alternativo, todo lo cual favoreció a los enemigos naturales en la soja.

Caso 2: Policultivos de yuca e incidencia de plagas

Los agricultores tradicionales en Latinoamérica y África cultivan frecuentemente yuca (cassava), en parte como medida de control del daño por fitófagos. Por ejemplo, en Nigeria, los agricultores en cultivos intercalados de yuca con maíz y sorgo encontraron poblaciones más bajas de *Zonocerus variegatus* que en monocultivos. En Colombia, la yuca interculturada con frijol tuvo bajas poblaciones de varias plagas, tales como el lepidóptero esfíngido *Erinnyis ello*, el díptero *Neosilba perezii* y la chinche de encaje (Tingidae). Las densidades poblacionales (por hoja) de las moscas blancas de la yuca (*Aleurotrachelus socialis* y *Trialeurodes variabilis*) fueron menores en policultivos de cassava y frijol que en monocultivos. Cuando el policultivo fue con maíz, no hubo efecto significativo en las poblaciones de mosca blanca (Gold et al., 1989a). Los niveles de parasitismo y la mortalidad total de los estados inmaduros fueron similares entre monocultivos y policultivos.

Con objeto de determinar las pérdidas de producción entre diferentes sistemas de cultivo y separar los efectos de la competencia y las cantidades relativas de los fitófagos en los policultivos, se realizaron aplicaciones con monocrotofos para proteger las parcelas. El intercultivo con frijol caupí redujo los rendimientos de un cultivar autóctono de yuca («MCOL2257») en parcelas protegidas. Sin embargo, en parcelas no protegidas, la variedad autóctona yuca, cultivada con frijol caupí, tuvo mayores rendimientos y sufrió menores pérdidas de producción que en otros sistemas. Las producciones de la yuca autóctona cultivada con maíz, en monocultivo o mezclada con el cultivar de yuca «CMC 40» fueron equivalentes tanto en ambientes protegidos como no protegidos. Las pérdidas de producción siguieron las tendencias poblacionales de las moscas blancas de la yuca. Éstas fueron atraídas por la masa vegetal más vigorosa, prevalente en los monocultivos, siendo menor el número en sistemas de yuca y frijol caupí. Sin embargo, los datos indican que las condiciones de estrés de la yuca favorecen el crecimiento de la parte aérea a expensas de la subterránea y las plantas de talla grande no alcanzan altas producciones. Los índices de equivalencia de la tierra (LER) superaron el valor de 1,5 en los sistemas de policultivos (Gold et al., 1989b).

Uno de los aspectos intrigantes de la asociación de yuca y frijol caupí es que las reducciones en las densidades de moscas blancas persistieron aún después de la recolección del caupí (a los tres meses, cuando la yuca queda en el campo de seis a nueve meses más). La densidad de huevos de ambas especies de mosca blanca (*A. socialis* y *T. variabilis*) fue menor en las mezclas de yuca y frijol caupí que en monocultivos de yuca, permaneciendo estos niveles más bajos durante seis meses. Dichos efectos residuales tuvieron dos posibles orígenes. Por un lado, las poblaciones existentes de fitófagos y sus enemigos naturales en el momento de la cosecha pudieron influir en las dinámicas poblacionales de las plagas durante los períodos posteriores al intercultivo; la movilidad relativa de los insectos y los valores de las tasas de inmigración y de emigración pueden determinar el tiempo durante el cual se mantendrá un efecto residual. Por otro lado, las diferencias en la calidad de las plantas pueden extenderse mucho más tiempo, en el período posterior al intercultivo. Aparentemente, la competencia entre ambos cultivos retrasó el crecimiento de la yuca causando reducciones en el tamaño de la planta hospedadora mucho más allá del período de intercultivo. Las mayores cantidades de moscas blancas estuvieron asociadas a las plantas más vigorosas y, por lo tanto, las poblaciones fueron más elevadas en el monocultivo (Gold et al., 1990).

Caso 3: Reducción de perforadores del tallo en África

Muchos estudios sobre policultivos han superado la fase de investigación y han encontrado aplicación para el control de plagas específicas, tales como los perforadores del tallo en África, Científicos del ICIPE desarrollaron un sistema de manejo de hábitat que usa dos tipos de cultivos sembrados con el maíz: una planta que repele a estos perforadores (empuja) y otra que los atrae (tira) a sus enemigos naturales (Khan et al., 2000). El sistema «empuje-tira» ha sido probado en más de 450 fincas en dos distritos de Kenia y es recomendado actualmente por los servicios de extensión nacionales de África Oriental. Los agricultores participantes en el proyecto de la región de Tran Nzonía han obtenido un aumento del 15% al 20% en la producción del maíz. En el semiárido distrito de Suba, atacado tanto por los perforadores del tallo como por la planta parásita *Striga hermonthica*, se obtuvo un aumento considerable en la producción de leche en los últimos años, ya que ahora los granjeros pueden alimentar a sus vacas con la mayor cantidad de forraje producido. Cuando los agricultores sembraron conjuntamente maíz, hierba de elefante (*Pennisetum purpureum*) y la leguminosa *Desmodium*, obtuvieron 2,30 dólares por cada dólar invertido, comparado con 1,40 dólares en la siembra de maíz en monocultivo. Dos de los cultivos trampas más útiles que atraen a los enemigos naturales de los perforadores son la hierba elefante (*Pennisetum purpureum*) y pasto de Sudán (*Sorghum bicolor* sudanés), dos importantes plantas forrajeras que se siembran alrededor del maíz. Entre las líneas del maíz se siembran dos cultivos repelentes del perforador: pasto gordura (*Melinis minutiflora*), que también repele garrapatas, y *Desmodium*. Esta leguminosa puede suprimir la planta parásita *Striga* en un factor de cuarenta comparado con el monocultivo del maíz; su capacidad fijadora de nitrógeno aumenta la fertilidad del suelo y es un excelente forraje; además, la venta de las semillas de *Desmodium* está ofreciendo una nueva oportunidad de generación de ingresos para la mujer en las áreas del proyecto.

Cubierta vegetal viva: un tipo especial de policultivo

La utilización de cubiertas vegetales de leguminosas intercultivadas en franjas o de cubiertas vivas en rotaciones o en sistemas de cultivo permanentes durante todo el año se consideran con gran potencial para la producción sostenible y la disponibilidad de nutrientes del suelo (Vrabel

et al., 1980; Palada et al., 1983). Investigadores de la Universidad de Cornell y del Centro de Investigaciones de Rodale han encontrado que la sobresiembra de leguminosas en maíz y otros cultivos anuales mantienen la producción, al mismo tiempo que proporcionan mayor protección a los suelos en zonas de elevada erosión. Además, el manejo adecuado de la leguminosa permite una mejora significativa del control de malas hierbas, reduciendo así la necesidad de herbicidas químicos.

Aunque las ventajas entomológicas de este sistema no se comprenden aún suficientemente, los trabajos experimentales sugieren que muchos sistemas de cubiertas vivas ofrecen ventajas para el control biológico. La mayoría de las investigaciones se han centrado en cultivos de *Brassica*. Por ejemplo, Dempster y Coaker (1974) encontraron que el mantenimiento de una cubierta de trébol colaboró en la reducción de tres especies plagas (*Brevicoryne brassicae*, *Pieris rapae* y *Erioischia brassicae*). En el caso de *P. rapae*, la reducción fue atribuible al aumento del coleóptero depredador *Harpalus rufipes* en las parcelas sembradas de trébol. Aumentos similares se observaron cuando se sembró trébol entre las líneas de coles, en cuyo caso se obtuvo un incremento del 34% de depredación de huevos de la mosca de la col, *Delia brassicae* (Comartie, 1981). Hooks et al. (1998) encontraron una disminución de incidencia de plagas debido al aumento de la actividad de los enemigos naturales en la siembra de calabacines con cubierta viva.

En el estado de Nueva York, se desarrolló un experimento usando col en intercultivo con varias cubiertas vivas y en monocultivos de suelo desnudo (Andow et al., 1986). Las cubiertas vegetales fueron: pasto bentgrass (*Agrostis palustris*), festuca roja, poa de los prados (*Poa pratensis*) y dos tréboles blancos. Los niveles poblacionales de *Phyllotreta cruciferae* y *Brevicoryne brassicae* fueron más bajos en las siembras de col con las cubiertas vivas que en las coles de monocultivo en suelo desnudo. La primera generación de larvas de *Pieris rapae* fue más abundante en la col con cubierta vegetal de trébol, pero fueron menores las poblaciones de huevos y larvas de la segunda generación. Estas diferencias en la densidad poblacional fueron probablemente debidas a la variación en los niveles de colonización por los fitófagos y no en la mortalidad de los fitófagos por predadores. Los autores sugieren que con la cubierta vegetal se podrían eliminar los tratamientos químicos de principios de temporada contra la pulguilla. Sin embargo, este beneficio potencial puede ser contrarrestado por la reducción de la cosecha provocada por la competencia entre la col y la cubierta vegetal.

Helenius (1998) describe un estudio con cultivos de col, con o sin trébol entre líneas, en el que se obtuvo una reducción significativa del 25% al 64% de huevos de la mosca de la col en las parcelas intersembradas. Los ensayos de laboratorio sugerían que la cubierta no impide la oviposición. Asimismo, las trampas de gravedad (pitfall) no proporcionaron evidencia de un mayor número de depredadores epigeos. Sin embargo, los ensayos de exclusión de depredadores revelaron que en colles con trébol la oviposición fue efectivamente disminuida (18%) y los depredadores posteriormente redujeron hasta el 41% estos valores.

En dos localidades de California, Altieri et al. (1985) probaron, además, los efectos del fondo vegetal en forma de cubierta vegetal viva y cobertura natural de malas hierbas en las dinámicas poblacionales de artrópodos de las hojas y del suelo en sistemas de cultivo de maíz, tomate y coliflor. En Davis, California (Central Valley), los fitófagos (especialmente áfidos y ligeidos) fueron más abundantes en las parcelas con cubierta de malas hierbas que en las parcelas de trébol, mientras que en éstas fueron más abundantes los cicadélidos. Un mayor número de enemigos naturales se observó en las parcelas con trébol. En las trampas de gravedad colocadas en las parcelas con malas hierbas y con trébol se capturaron una cantidad de depredadores de suelo (Carabidae, Staphylinidae, arañas) significativamente mayor que en las de parcelas de suelo desnudo. En Albany, California (área costera), las densidades poblacionales de fitófagos especializados (áfidos y pulguillas de la col) fueron significativamente menores en parcelas con cubierta vegetal. No se sabe si esta reducción fue debida a los efectos de la diversidad o densidad vegetal, a la influencia de los enemigos naturales o la baja calidad de las plantas en las parcelas con mala hierba natural y con cubierta viva, ya que en estas parcelas el crecimiento y los rendimientos del cultivo se redujeron ostensiblemente en ambas localizaciones. En Salinas, California, Costello y Altieri (1994) diseñaron un experimento para probar si la cubierta vegetal de trébol blanco, trébol fresa y loto del cuernecillo (*Lotus corniculatus*) podrían ser utilizadas en sustitución de los insecticidas para proteger el brócoli de la infestación del pulgón de la col. El estudio demostró que las cubiertas pueden reducir las densidades del áfido en las plantas cosechadas en comparación con el cultivo sin cubierta vegetal. Esta diferencia de infestación entre cubierta vegetal y cultivo limpio se explica mejor sobre la base de los niveles de colonización de los áfidos. La correlación entre intensidad de luz y números de formas aladas sugieren que la luz de baja intensidad reflejada en el cultivo de brócoli con cubierta vegetal es menos atractiva

para los áfidos entrantes que la más alta intensidad de luz reflejada por el brócoli en cultivo limpio. Es interesante la fuerte relación entre números de alados y la intensidad de luz de longitud de onda amarilla, puesto que se sabe que el pulgón de la col es atraído por el color amarillo (Costello y Altieri, 1995). Los autores sugirieron que en próximos trabajos se trate de reducir al mínimo los efectos competitivos de las cubiertas de las leguminosas en los cultivos, de modo que las ventajas entomológicas observadas puedan tener una utilidad práctica.

La siembra de *Medicago littoralis* en la misma línea que la zanahoria redujo significativamente los niveles de daños de la mosca de la zanahoria. Aunque la abundancia de depredadores generalistas fue mayor en las parcelas de zanahoria-*Medicago* que en las de monocultivo, este aumento no explica la disminución de los daños de la mosca. La emigración de los adultos desde los sistemas de cultivo intercalado fue mayor que en los monocultivos, de manera que las moscas mostraron mayores tiempos de permanencia en los hábitats simplificados (Cromartie, 1981).

En Inglaterra, la cubierta de césped (p.ej., raigrás) en cereales favoreció la actividad y abundancia de los enemigos naturales. Se ha visto que patatas con raigrás perenne han presentado reducciones de poblaciones de áfidos de un 66% comparado con el cultivo en suelo desnudo. Puesto que el número de áfidos colonizadores no parece ser afectado por la cobertura, se sospecha que se debe a una mayor mortalidad por enemigos naturales. Esta práctica parece ser uno de los medios más efectivos para aumentar el parasitismo de los áfidos por *Aphidius* spp. en cereales (Burn, 1987). Un efecto parecido se ha encontrado en Alemania, donde el nivel de parasitismo de *Metopolophium dirhodum* por dos especies de parasitoides fue mayor en trigo con trébol que en monocultivo de trigo (El Titi, 1986). En cultivos de trigo en Inglaterra, se hizo una infestación artificial con *Myzus festucae* en raigrás, seguido de una liberación del parasitoide *Aphidius rhopalosiphi*. De esta forma se estableció en el raigrás una población del parasitoide antes de que *Sitobion avenae* invadiera el trigo en primavera (Powell, 1986). Las poblaciones más bajas del áfido del trigo se dieron en esas parcelas, que habían desarrollado las más grandes poblaciones de *M. festucae* en primavera.

Metodología para estudiar la dinámica de insectos en policultivos

Muchas aproximaciones metodológicas han sido probadas en los estudios de monocultivos y policultivos para explicar los mecanismos

ecológicos esenciales que intervienen en los efectos entomológicos de la diversidad. Risch (1981) estudió el comportamiento del movimiento de las pulgullas (Coleoptera: Chrysomelidae) para ver si éste podría explicar el menor número de adultos en los cultivos intercalados de maíz y frijol. A cada lado de las parcelas se colocaron trampas Malaise direccionales. Cuando las pulgullas volaron alejándose de la parcela, algunas de ellas se posaron en las paredes verticales de las trampas y se capturaban en frascos. Mediante el recuento de los ejemplares atrapados y la estimación del número total de adultos en la parcela a partir de recuentos directos simultáneos, este autor calculó la relación entre los dos grupos, llamándola «tendencia a emigrar», que es una medida de la tendencia relativa de las pulgullas a abandonar la parcela una vez que han entrado en ella. Después de sesenta o sesenta y cinco días, hubo mucha más tendencia a emigrar desde el monocultivo de frijol que desde el policultivo. Esto se corresponde con la observación del menor número de adultos en los policultivos de frijol cultivada con maíz que en los monocultivos de frijol y esta gran diferencia llega a ser aparente a los sesenta y cinco días aproximadamente después de la siembra. El maíz tiene un efecto inhibitorio de la presencia de esta especie.

¿Cómo ejerce el maíz su efecto inhibitorio? Los frijoles cultivados con maíz están más sombreados que en los monocultivos. Una posibilidad es que los adultos de las pulgullas eviten el alimentarse en áreas sombreadas, prefiriendo las plantas no sombreadas. Esto se probó directamente utilizando dos grandes pantallas de sombra suspendidas a 80 cm sobre el suelo. Una pantalla proporcionaba poca sombra, permitiendo un 65% de transmisión de luz mientras que la otra permitía sólo el 25%. En el invernadero situado bajo esas pantallas se cultivaron plantas de calabacín y frijol y se realizó un recuento diario del número de adultos que colonizaban las plantas. Los resultados mostraron que el número de adultos fue siempre significativamente mayor bajo la pantalla de sombra ligera que en la más oscura.

Aun así, la sombra podría no ser la única explicación de que la presencia del maíz interfiriera en el comportamiento de vuelo de las pulgullas. Para determinar si un obstáculo vertical, tal como los tallos de maíz, podrían disuadir de otra manera a los adultos, se colocaron tallos secos de maíz entre plantas de frijol en macetas y sobre ellas una ligera pantalla. También se instalaron frijoles en macetas pero sin los tallos de maíz y con una pantalla más oscura sobre ellas, en un área cercana a la anterior de forma que la cantidad total de la luz que llegaba a las plantas en ambas áreas fuera idéntica. Consistentemente,

se encontraron muchos más adultos en frijoles sin los tallos de maíz, lo que indica que el maíz inhibe físicamente la colonización de las pulguitas no sólo por el incremento de sombra total del microhábitat sino por obstrucción de movimiento.

Estos experimentos proporcionaron un indicio de las verdaderas causas de la reducción de pulguitas en policultivos de maíz-frijol, pero no ayudaron a predecir el número de pulguitas en diferentes variaciones del sistema maíz-frijol-calabacín. Risch (1980) también estudió la influencia del tamaño de la parcela y las proporciones relativas del maíz, frijol y calabacín sobre el número de pulguitas en el campo. Este autor observó y modeló el movimiento de la pulguita del calabacín, *Acalymma vittata*, que es mucho más abundante en los monocultivos de calabacín que en los policultivos de maíz-frijol-calabacín. Según Risch, las variables que pueden ser importantes para determinar en última instancia la relación del índice de emigración del adulto entre un policultivo de maíz-frijol-calabacín y un monocultivo de calabacín son las siguientes: tiempo durante el cual un adulto permanece en una planta de maíz, frijol o calabacín; probabilidad de movimiento hacia una planta de maíz, frijol o calabacín; distancia que recorre un adulto cuando abandona una planta de maíz, judía y calabacín y vuela sobre un policultivo o monocultivo; y su comportamiento de orientación en el borde de la parcela.

Kareiva (1983) propuso que los modelos de emigración pueden ser matemáticamente formalizados en tiempo continuo, como procesos de Markov de estado-finito en que los insectos se mueven entre tres estados en policultivos (planta hospedadora, planta no hospedadora y exterior de la parcela) pero sólo entre dos en monocultivos (planta hospedadora y exterior de la parcela). Ya que los cálculos y estimaciones de los parámetros para estos modelos son simples, este planteamiento es ideal para explorar la conexión entre el movimiento de fitofagia y el trivial. Los índices de transición instantánea entre estos estados pueden ser fácilmente obtenidos liberando y recapturando insectos marcados. A partir del modelo se pueden calcular las densidades de equilibrio del fitófago para los policultivos frente a los monocultivos; esta metodología hace posible atribuir, explícitamente, una menor presión de plaga en policultivos a altos índices de movilidad, ya sea desde las plantas hospedadoras a las no hospedadoras o desde las no hospedadoras a áreas exteriores a la parcela.

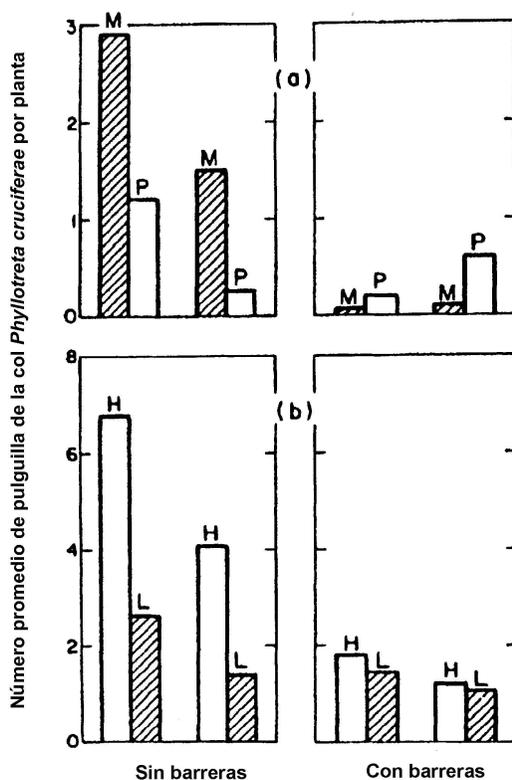
Una de las sugerencias de Kareiva (1983) es que el movimiento no aleatorio de la plaga es el proceso frecuentemente responsable de los distintos niveles de daños observados en los experimentos de campo de bloques aleatorios. Los insectos individuales de estas especies se moverán

frecuentemente entre los diferentes tratamientos de cultivos en un diseño de bloques al azar; pero normalmente emplearán mucho más tiempo en los tratamientos que contengan el alimento o hábitat preferidos.

Para evaluar la influencia del movimiento de una plaga sobre la protección aparente del cultivo, Kareiva diseñó un primer conjunto de parcelas muy próximas y con libre acceso entre ellas y un segundo conjunto también próximas pero separadas unas de otras por altas barreras de cortina (1,5 m), que representaban un gran obstáculo para el movimiento de las pulgillas (figura 22). Los tratamientos que se

FIGURA 22

Efectos sobre el movimiento entre tratamientos sobre la respuesta del escarabajo pulga a sistemas de (policultivo [P] versus monocultivo [M] {a}, o de baja densidad [L] versus de alta densidad [H] {b}). El movimiento entre la parte superior de los dos sublotes en cada bloque fue restringido por una cortina. Los bloques cultivados estaban rodeados por un campo de vegetación compuesto en su mayoría por *Solidago* spp. (Kareiva, 1986)



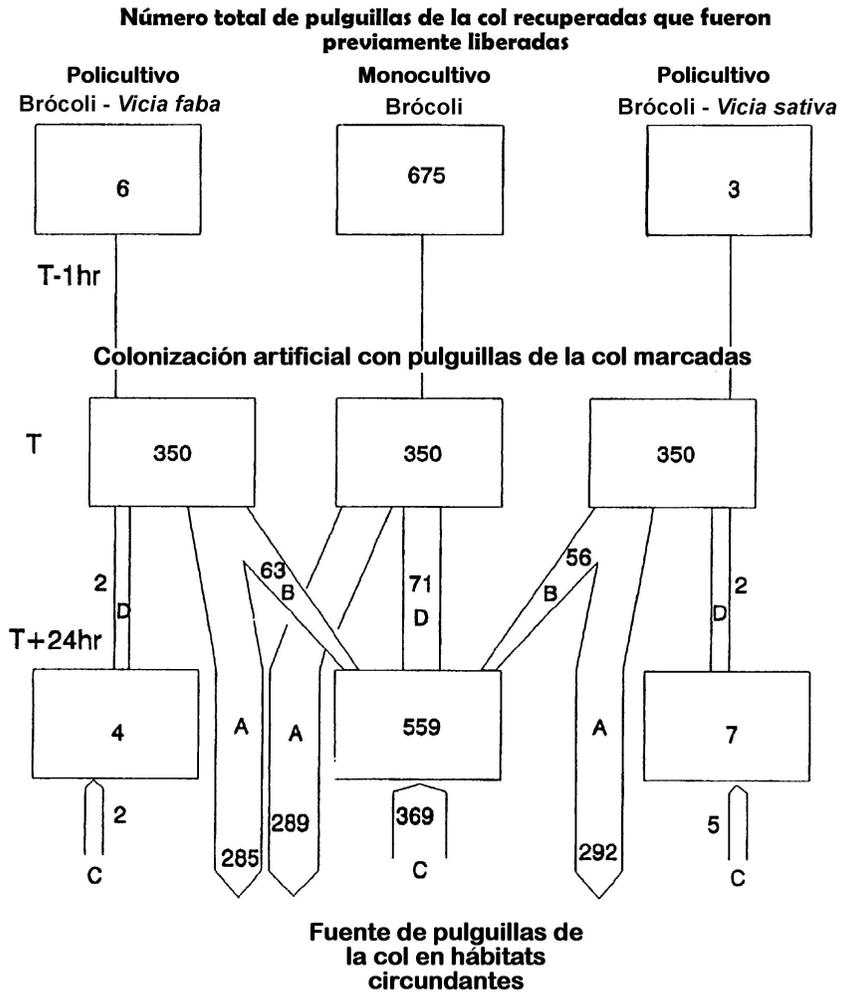
compararon fueron: (1) plantas de coles puras *versus* cultivo intercalado de coles y patatas, y (2) coles sembradas a alta densidad (6,7 plantas/m²) *versus* coles a baja densidad (3,3/m²). Cuando no hubo barreras entre tratamientos, las pulguitas fueron menos abundantes en las parcelas del cultivo intercalado que en las de monocultivo adyacentes; cuando hubo barreras entre tratamientos, el cultivo intercalado no redujo la infestación de las pulguitas (Kareiva, 1986).

García y Altieri (1992) en California estudiaron, con pulguitas marcadas y liberadas en monocultivos de brócoli y en policultivos de brócoli-*Vicia*, el comportamiento del movimiento y la tendencia a salir o quedarse en el sistema, o incluso a migrar de un sistema a otro. Después de la aspiración de todas las pulguitas que se encontraron en la población natural de las parcelas, tres grupos de 350 adultos marcados de azul fluorescente, anaranjado o verde fueron liberados en cada parcela. Transcurridas 6 y 24 horas desde la liberación, se estimó visualmente el número de adultos marcados que quedaron en cada parcela por medio de la inspección de todas las plantas y del suelo circundante. Un mayor número de adultos volaron y abandonaron los cultivos mixtos en comparación con los monocultivos. Aparentemente el sistema brócoli-*Vicia* tuvo un efecto disuasorio que terminó en una emigración masiva de los escarabajos liberados. La figura 23 representa las pautas del movimiento de las pulguitas marcadas hacia fuera de la parcela, entre parcelas y hacia dentro de las parcelas desde los hábitats circundantes, durante un período de 24 horas después de la liberación.

Bach (1980a) estudió la respuesta de un fitófago especialista, la pulguita rayada del pepino *Acalymma vittata*, entre monocultivos de pepino y policultivos de pepino-brócoli-maíz. Mediante el control de la densidad total de las plantas, la densidad de la planta hospedadora y la diversidad vegetal, Bach fue capaz de distinguir los efectos de estas tres variables en las infestaciones de la pulguita, aplicando un análisis de varianza de tres factores al censo de escarabajos por planta de pepino, Bach encontró una influencia significativa tanto de densidad como de la diversidad vegetal sobre la abundancia de *Acalymma*, sin embargo estos resultados sólo apoyaron parcialmente la hipótesis de concentración de recursos. Aunque una mayor pureza del cultivo produjo un esperado aumento de pulguitas por planta de pepino, un incremento de la densidad del pepino redujo el número de pulguitas por planta. Bach también encontró que las plantas de pepino eran, en promedio, más pequeñas en policultivos que en monocultivos y que

FIGURA 23

Flujo de cucarrones pulga marcados entre tres sistemas diferentes de cultivo durante un período de 24 horas post liberación. A= emigración de los cucarrones fuera del sistema de cultivo; B= movimiento de los cucarrones desde los dicultivos al monocultivo; C= cucarrones colonizadores desde los hábitats circundantes; D= cucarrones que permanecieron en los lotes (García y Altieri, 1992)



la densidad de pulguitas estuvo directamente correlacionada con el tamaño de la planta. En dos parcelas de policultivo los pepinos fueron de igual tamaño que en monocultivos; en estos dos policultivos las pulguitas fueron todavía mucho menos abundantes por planta que en monocultivos.

Por lo anterior, está claro que el menor número de pulguitas en policultivos no puede ser atribuido solamente al menor tamaño de las plantas de pepino. En un estudio posterior con *Acalymma vittata*, Bach (1980b) proporcionó evidencias de una sorprendente reducción en la palatabilidad foliar asociada a policultivos de tomate-pepino. En ensayos de laboratorio, las pulguitas mostraron una preferencia significativa por las hojas de pepino en monocultivos, frente a las hojas de pepino cultivado en la mezcla de tomate-pepino. Esto es un ejemplo de las relaciones sutiles que se pueden dar entre la diversidad vegetal y la calidad de la planta, bastante lejos de las ideas convencionales relativas a la influencia de la concentración de recursos en fitófagos (Kareiva, 1983).

Algunos estudios se han centrado en el comportamiento de los enemigos naturales en policultivos. Wetzler y Risch (1984) examinaron el comportamiento de un coleóptero coccinélido en cuatro ensayos de dispersión en campo. En cada uno de ellos se liberaron poblaciones de *Coleomegilla maculata* en un diseño de parcelas en pares (10m x 10m cada una) sembradas con distintas combinaciones de maíz, frijol y calabacín. El día anterior a cada liberación, todos los individuos de cada planta fueron aspirados asegurando campos limpios para cada ensayo.

En uno de los experimentos se trató de determinar si las diferencias en los índices de dispersión en monocultivos y policultivos podrían ser causadas, en parte, por las diferencias en el tiempo medio que permanece la pulguita en una planta de maíz, frijol y calabacín (tiempo de permanencia por planta). Las plantas de maíz, frijol y calabacín crecieron primero en macetas hasta la floración. Aproximadamente la mitad de las plantas de maíz tuvieron un gran número del pulgón del maíz *Rhopalosiphum maidis*. En el primer ensayo, cincuenta adultos de *Coleomegilla* fueron colocados en cinco plantas de maíz infestadas con áfidos, otros cincuenta en cinco plantas de frijol y otros cincuenta en cinco plantas de calabacín (diez adultos por planta). Los ejemplares fueron enfriados a aproximadamente 6 °C antes de colocarlos en las plantas. El número de coccinélidos que permanecían en las plantas se contaban aproximadamente cada diez minutos durante un período de 100 minutos.

El recuento visual mostró ser un método efectivo para el censo de las poblaciones pues los coccinélidos son fácilmente visibles, evitando así problemas asociados con el trampeo. La cuidadosa recolección de individuos para la suelta permitió uniformes y casi equivalente liberaciones de adultos. Dado que la duración de cada ensayo fue de sólo 24 horas y fue precedido por el manejo mínimo de los adultos, la mortalidad fue extremadamente baja (0,5%) y no existieron complicaciones relacionadas con la reproducción de los coccinélidos. Se llevaron a cabo censos de una, tres y seis horas, de acuerdo con los máximos períodos de actividad diurna para asegurar que las estimaciones de dispersión más prudentes se pudieran alcanzarse durante los censos finales. Para limitar la variabilidad estacional (p.ej., movimientos migratorios) en la actividad de *Coleomegilla*, todos los ensayos se realizaron en un intervalo de 5 semanas.

En los estudios de policultivos de maíz-frijol-calabacín, Letourneau y Altieri (1983) encontraron que el muestreo mediante inspección visual de trips y *Orius* permite una medida más representativa de la densidad que las trampas pegajosas, bandejas amarillas o trampas Malaise, cada una de las cuales capturaron muy pocos ejemplares. Diez grupos de calabacines (cada uno compuesto por dos plantas) fueron seleccionados al azar y la planta más al suroeste se muestreó dando la vuelta cuidadosamente a cada hoja y anotando el número de adultos y ninfas de *Orius* (así como cualquier otro artrópodo común). Los trips fueron contados en una hoja de tamaño medio de cada planta. Durante esta temporada, las densidades de *Orius* aumentaron y las plantas crecieron tanto que el número de hojas muestreadas se redujo a cinco por planta: el brote terminal, dos hojas jóvenes y dos hojas viejas. La estimación de biomasa fue hecha a intervalos de dos semanas midiendo la anchura foliar en todas las hojas de diez plantas por parcela. La anchura foliar en las plantas de calabacín estuvo altamente correlacionada con la biomasa foliar, determinada como peso seco del limbo. Para eliminar el efecto de posibles diferencias en el tamaño de hoja entre tratamientos (y así las diferencias en el área de búsqueda) los datos de número de depredadores por planta fueron convertidos a número por 5 g de biomasa foliar. Las hojas individuales muestreadas para trips fueron también medidas, lo que permitió la conversión del número de trips por hoja a número de trips por 5 g de biomasa foliar.

Para determinar si dentro del tratamiento los depredadores se concentraban en plantas con altas densidades de trips, se calculó un índice de agregación a los 30 días. La relación de la densidad media de trips

en plantas con *Orius* con respecto a la densidad en plantas sin *Orius* dentro de un tratamiento, sería significativamente más alta cuanto mayor preferencia mostrara *Orius*.

Coll (1998) ha llamado la atención en cuanto a las limitaciones del uso de trampas o de recogida de hospederos para la estimación de niveles de parasitismo en hábitats simples y diversificados. Estos métodos son apropiados sólo cuando el tipo de hábitat no influye en la precisión del muestreo. Sin embargo, el muestreo puede no ser igual de efectivo en diferentes hábitats pues diferencias en la altura y estructura de la planta puede alterar la intensidad o la efectividad del muestreo. Por ejemplo, Perfect (1991) utilizó trampas para comparar la densidad de los parasitoides cuando frijol caupí y maíz eran cultivados solos o en cultivo intercalado. Los resultados indicaron que cuando las trampas fueron colocadas 0,5 m sobre el suelo, capturaban aproximadamente el doble de calcidoideos en el cultivo intercalado que en monocultivo. Sin embargo, cuando las trampas fueron situadas 2 m sobre el suelo, se capturaron un número similar de calcidoideos en ambos sistemas de cultivo. Asimismo, la altura del maíz afectó al número de taquínidos capturados en trampas Malaise. Por tanto, en ambos casos, las trampas son inapropiadas para comparar la abundancia de parasitoides entre monocultivo y policultivo. Las trampas coloreadas pueden ser más aparentes en un hábitat, resultando en una mayor atracción y captura de parasitoides. La estimación del nivel de parasitismo puede también depender del tipo de hábitat si, por ejemplo, la distribución espacial del hospedador (p.ej., agregada) difiere entre hábitats salvo que el mismo protocolo de muestreo sea usado en diferentes hábitats.

Dadas estas limitaciones, Coll y Botrell (1996) utilizaron el método de liberación-recaptura para determinar de qué forma la presencia de maíz (planta no hospedadora) influyó en el movimiento del parasitoide (*Pediobius foveolatus*) en parcelas de frijol en la ausencia de hospedadores. Estos autores probaron tres hipótesis basadas en la respuesta de fitófagos monófagos a la diversificación vegetal: (1) el parasitoide inmigra más fácilmente a un hábitat taxonómicamente simple que a uno diversificado, (2) es más probable que permanezca en un soporte vegetal simple que en uno complejo, y (3) su movimiento en el hábitat es obstaculizado por la presencia de plantas altas no hospedadoras. De esta forma se evaluó cómo afecta la diversidad vegetal a la reproducción del parasitoide y la densidad subsecuente a la presencia de su hospedero, la larva del crisomélido de la judía (*Epilachna varivestis*).

En el cultivo intercalado de frijol y maíz inmigraron menos hembras y emigraron más hembras que en monocultivo de frijol. La densidad de las plantas de frijol y la presencia de maíz per se no afectaron significativamente a la inmigración del parasitoide. En lugar de esto, la altura del maíz fue el factor principal que contribuyó a la inmigración de las hembras en las parcelas de frijol con maíz alto. Sin embargo, las plantas de maíz no impidieron el movimiento de los adultos dentro del hábitat.

Cuando las hembras fueron liberadas fuera de las parcelas se registró mayor parasitismo en los monocultivos, independientemente de la densidad del hospedero. Por el contrario, cuando las hembras se liberaron en el interior de las parcelas se encontraron niveles de parasitismo muy elevados en el hábitat de frijol con maíz alto. Los resultados sugerían que las hembras se acumulaban en el hábitat de frijol y maíz alto, en respuesta a recursos que no eran los hospederos y, finalmente, la densidad de los adultos se ha de determinar principalmente por índices de emigración diferencial en lugar de por índices de inmigración.

Estos ejemplos de investigación ilustran la gama de metodologías que se han utilizado para explicar el comportamiento y el movimiento de los insectos y las diferencias en densidades entre hábitats simples y complejos. Estos estudios han sido cruciales para aumentar nuestro conocimiento sobre cómo la diversidad vegetal influye en la ecología de insectos en policultivos.

Consideraciones sobre manejo

El manejo de cultivos múltiples es básicamente el diseño de combinaciones espaciales y temporales de cultivos en una área (Harwood, 1979). Hay muchas posibles combinaciones de cultivos y cada una de ellas puede tener efectos diferentes en las poblaciones de insectos. El poder de atracción que tienen los hábitats a los insectos puede ser manejado en términos de tamaño del campo de cultivo, naturaleza de la vegetación circundante, densidad, altura, color y textura de las plantas, diversidad del cultivo y presencia de malezas. Un importante objetivo de las investigaciones en policultivos debe ser el completo conocimiento de los mecanismos que intervienen en la reducción de plagas, de forma que se puedan idear estrategias fundadas para aumentar las ventajas entomológicas de estos sistemas.

En los sistemas de policultivo, la elección de un cultivo alto o bajo, de maduración temprana o tardía, o de un cultivo acompañante

de floración o no floración, puede aumentar o disminuir los efectos sobre plagas particulares (Altieri y Letourneau, 1982). La inclusión de un cultivo que presenta flores durante la mayor parte de la temporada puede condicionar el desarrollo de parasitoides, favoreciendo el control biológico. Asimismo, la inclusión de leguminosas u otras plantas que mantengan poblaciones de áfidos y otros insectos de tegumentos blandos que sirven como hospedero o presa alternativos puede mejorar la supervivencia y producción de insectos benéficos en los agroecosistemas. La siembra temprana de una leguminosa que mantenga áfidos, puede iniciar el desarrollo de los parasitoides antes de que el resto del cultivo sea sembrado y más áfidos colonicen el campo. La presencia de un cultivo alto asociado, tal como el maíz o sorgo, puede servir como barrera física o trampa para las plagas que invaden el cultivo desde el exterior.

Las plantas altas pueden afectar el estímulo visual mediante el cual las plagas se orientan hacia sus plantas hospedadoras preferidas o pueden interferir con el movimiento y dispersión de los fitófagos dentro del sistema (Perrin, 1977). La inclusión de plantas extremadamente aromáticas, tales como cebolla (*Allium cepa*), ajo (*Allium sativum*) o tomate (*Lycopersicon esculentum*) pueden alterar mecanismos de orientación de diversas plagas de insectos hacia sus plantas hospedadoras. En Inglaterra, la inclusión de cebollas en campos de zanahoria redujo el ataque de la mosca de la zanahoria (*Psila rosae*) y del áfido *Cavanella aegopodii* (Uvah y Coaker, 1984).

La fecha de siembra de las especies que componen el policultivo puede también influir en las interacciones del insecto en estos sistemas. Un cultivo asociado puede ser sembrado de modo que forma que esté en una fase de crecimiento más atractiva en el momento de la emigración o dispersión de la plaga, desviando a estos fitófagos de otros cultivos más susceptibles o valiosos presentes en la mezcla. Un buen ejemplo es la siembra de okra (*Hibiscus esculentus*) en Nigeria para desviar el ataque de la pulguilla (*Podagria* spp.) hacia el algodón (Perrin, 1980). En maíz sembrado treinta y veinte días antes que frijol redujo las poblaciones de cicadélidos en frijol a un 66% comparado con las poblaciones en parcelas de siembra simultánea. El daño del *Spodoptera frugipeda* en maíz disminuyó un 88% cuando se sembró judía de 20 a 40 días antes que el maíz, si se compara con la siembra simultánea (Altieri et al., 1977).

Aún conocemos poco sobre cómo la estructura espacial (p.ej., distancia entre líneas) de los cultivos influye en la abundancia de plagas

en los cultivos intercalados. Por ejemplo, los daños en flores de frijol caupí por *Maruca testulalis* fueron menores en intrafilas que en interfilas de maíz y frijol caupí. La selección de variedades de cultivo apropiadas puede también aumentar los efectos de la supresión de insectos. En Colombia se han obtenido reducciones de daños por *Spodoptera frugiperda* en mazorcas de maíz asociado con frijol arbustivo, en comparación con mezcla de maíz con frijol trepador. En los mismo ensayos, el maíz híbrido H-207 tuvo menores daños por *Spodoptera* que el híbrido H-210 en cultivos intercalados con frijol (Altieri et al., 1978). Los sistemas de cultivo en franjas pueden actuar preferentemente como cultivos trampa o como fuente de enemigos naturales que se trasladan de una franja a otra, como es el caso de franjas de la alfalfa dentro de los campos de algodón (Stern, 1979; Robinson et al., 1972). En sistemas de cultivo intercalado donde los cultivos están más entremezclados son otros mecanismos (p.ej., repelencia, enmascaramiento, fomento de enemigos naturales, barreras físicas) los que pueden afectar a las plagas de insectos. Ciertamente, se requiere mucho más trabajo en cultivos mixtos para determinar la distancia entre líneas que resulte más efectiva para aumentar el efecto de la supresión de plagas.

La modificación de la abundancia y composición de malezas en policultivos puede también tener importantes implicaciones en la dinámica de los insectos (Altieri et al., 1977). Cuando crecen juntas las especies de malezas y las cultivadas, cada planta hospeda a un conjunto de fitófagos y de enemigos naturales; así las interacciones tróficas llegan a ser muy complejas. Como se discutió en el capítulo 4, muchas malezas aportan importantes requerimientos a los enemigos naturales, tales como presa/hospedero alternativos, polen o néctar, así como microhábitats que no están disponibles en los sistemas de cultivo libres de malas hierbas (van Emden, 1965b). Entre las especies de malezas que mantienen una rica fauna de enemigos naturales se incluyen: ortiga mayor (*Urtica dioica*), té mexicano (*Chenopodium ambrosioides*), roqueta amarilla (*Heterotheca subaxillaris*) y solidago (*Solidago altissima*), así como muchas malas hierbas de la familia de Compositae y Umbelliferae. Sin embargo, el conjunto de malas hierbas puede ser importante de otra forma durante la primera fase del policultivo cuando llega el fitófago. En algunos casos se sugiere que en cultivos con malas hierbas los fitófagos son disuadidos en su oviposición o en la permanencia, en comparación con cultivos de suelo desnudo. Además, muchas malezas pueden producir diferentes sustancias químicas, confundiendo así a los fitófagos que localizan los cultivos a través de señales químicas. El

manejo selectivo de estas especies de malezas dentro de los policultivos puede modificar la mortalidad de las plagas de insectos causada por enemigos naturales. La base ecológica para obtener las mezclas cultivo-malezas que favorezca la supresión biológica de los insectos necesita un mayor desarrollo.

La elección final del diseño del cultivo debe estar en función de las necesidades y preferencias locales de nutrición, viabilidad económica y ventajas productivas de la mezcla. Las combinaciones de leguminosa-maíz generalmente sobrepasan en producción a los monocultivos de maíz; en otras palabras, se necesita más superficie de monocultivo de maíz para obtener la misma producción que una hectárea de policultivo (Vandermeer, 1981). Esta capacidad de sobreproducción de expresa como índice de equivalencia de la tierra (LER). Si su valor está por encima de uno, significa que el policultivo da mayor producción que el monocultivo (Trenbath, 1976). El LER se define como la superficie relativa de tierra requerida para que los cultivos solos produzcan la misma cosecha que en policultivos. Usando una notación simple, el LER se puede expresar así:

$$\text{LER} = \frac{YA + YB}{SA + SB}$$

Donde **YA** y **YB** son las producciones individuales de los cultivos en policultivos y **SA** y **SB** son las producciones de las mismas especies en monocultivo. Vandermeer (1981) revisa los métodos para interpretar los datos de policultivos y cree que el LER es un indicador útil y práctico.

VI. ECOLOGÍA DE INSECTOS EN HUERTOS CON CUBIERTA VEGETAL

La mayoría de los programas de control biológico han sido desarrollados en huertos de frutales, porque se considera que son ecosistemas más estables y permanentes que los agroecosistemas de cultivo anual (Huffaker y Messenger, 1976). Diversos autores han afirmado que las poblaciones de insectos son más estables en comunidades complejas de huertos, puesto que un hábitat más permanente y diversificado puede, en los momentos críticos, mantener una adecuada población de las plagas y de sus enemigos (van den Bosch y Telford, 1964). Los huertos son sistemas semipermanentes, relativamente estables, sin barbecho y donde la rotación de cultivos no se aplica a corto plazo, por lo que en estos sistemas se pueden dar situaciones biológicas particulares que afecten a los insectos.

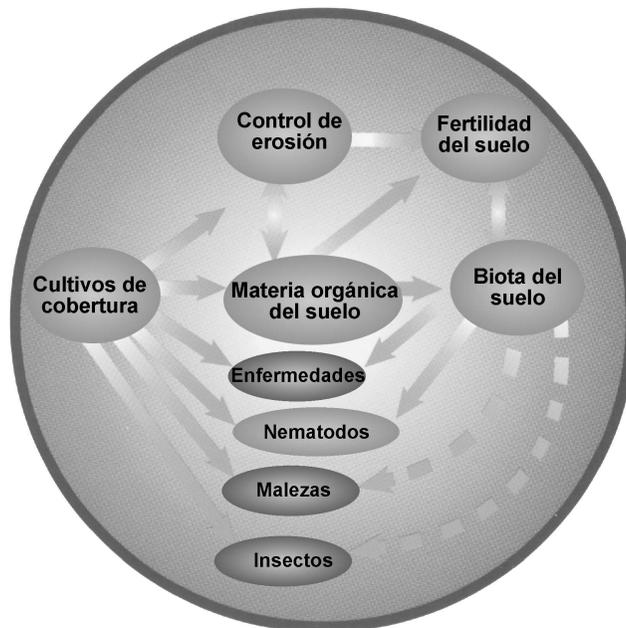
Para la mayoría de los entomólogos, la permanencia relativa de los huertos ofrece la posibilidad de modificar los componentes del hábitat hortícola mediante prácticas culturales ecológicamente adecuadas (Prokopy, 1994). Una de estas prácticas es el manejo de la vegetación de la cobertura del suelo con el fin de aumentar el control biológico de las plagas de artrópodos.

En California se recomienda el mantenimiento de cubierta vegetal en huertos porque el laboreo agrava la erosión, reduce la penetración del agua y modifica desfavorablemente el microclima estival (Finch y Sharp, 1976). Se han recomendado la siembra anual, durante el otoño o principios de primavera, de diversas leguminosas, como arveja, trébol y *Medicago* spp., y gramíneas como bromo (*Bromus erectus*), centeno y cebada, o a veces los agricultores utilizan cubiertas vegetales que se autoperpetúan una vez sembradas. Las cubiertas vegetales son anualmente labradas o segadas. Las cubiertas vegetales pueden aportar o retener

el nitrógeno del suelo (N), facilitar la disponibilidad de nutrientes, producir materia orgánica, reducir la compactación del suelo, mejorar la infiltración de agua y, en algunos casos, aumentar la retención de humedad. De hecho, las cubiertas vegetales pueden influir simultáneamente en varios procesos agroecológicos (figura 24).

La modificación de la cubierta vegetal en huertos y viñas puede afectar significativamente al crecimiento de los árboles por alteración de la disponibilidad de nutrientes, la física y humedad del suelo y la permanencia de malas hierbas, fitopatógenos, plagas de insectos y enemigos naturales asociados (Haynes, 1980). Un gran número de estudios entomológicos realizados en estos sistemas indican que los huertos con riqueza floral en el suelo muestran una incidencia de plagas de insectos significativamente menor que en huertos limpios de malas hierbas, principalmente debido a la mayor abundancia y eficiencia de depredadores y parasitoides (Smith et al., 1996). A principios del

FIGURA 24
Efectos múltiples e interactivos de los cultivos de cobertura en sistemas agrícolas (Boletín de Michigan State University E-2704, 2000)



siglo XX, Peterson (1926) observó que los huertos no labrados fueron menos severamente atacados por la carpocapsa (*Cydia pomonella*) que los huertos continuamente labrados. Peppers y Driggers (1934) y Allen y Smith (1958) demostraron que el porcentaje del parasitismo de las larvas de la polilla de la fruta fue siempre mayor en huertos con malas hierbas que en huertos limpios.

En huertos de melocotoneros de New Jersey, el control de la polilla oriental de la fruta (*Grapholita molesta*) aumentó en presencia de *Ambrosia* sp., *Polygonum* sp., *Chenopodium album* y *Solidago* sp. Estas malas hierbas proporcionaron hospederos alternativos al parásito *Macrocentrus ancylivorus* (Bobb, 1939). Asimismo, Leius (1967) encontró que la presencia de flores silvestres en manzanos incrementó ocho veces el parasitismo de pupas de *Malacosoma* sp. con respecto a huertos sin vegetación; el parasitismo de huevos de *Cydia pomonella* aumentó en cuatro veces y el parasitismo de larvas en cinco veces.

Investigadores de la antigua Unión Soviética llevaron a cabo numerosos estudios sobre el papel que desempeña el néctar de las plantas en el incremento de la efectividad de los agentes de control biológico en huertos. Telenga (1958) encontró que el parasitoide *Scolie dejeani* fue atraído hacia las larvas hospederas cuando se sembraron las plantas melíferas *Phacelia* y *Enryngium*. Estas mismas plantas aumentaron la abundancia de adultos del himenóptero *Aphelinus mali* para el control de los pulgones del manzano y mejoraron la actividad de parásito de huevos *Trichogramma* spp. en huertos de manzanos. Investigadores soviéticos del Laboratorio Tashkent señalaron la falta de aporte alimenticio para el adulto la causa de la incapacidad de *Aphytis proclia* para controlar su hospedero, el piojo de San José (*Quadraspidiotus perniciosus*). La efectividad del parasitoide mejoró como resultado de la siembra de una cubierta vegetal de *Phacelia tanacetifolia* en los huertos. Tres siembras sucesivas de cubierta vegetal de *Phacelia* aumentaron desde una parasitación del 5% de las cochinillas en parcelas limpias de hierbas, hasta el 75% en las parcelas con *Phacelia* (Churnakova, 1960).

En las islas Salomón, O'Connor (1950) recomendó el uso de cubierta vegetal en cocoteros para favorecer el control biológico de las plagas de coreidos por la hormiga *Oecophylla smaragdina subnitida*. En Ghana, los cocoteros proporcionan ligera sombra al cacao y toleran, sin aparente pérdidas de cultivo, altas poblaciones de *Oecophylla longinoda*, manteniendo al cultivo de cacao libre de mirdos (Lestón, 1973).

Wood (1971) encontró que en Malasia, plantaciones de palma africana de aceite (*Elaeis guineensis*) con abundante cobertura vegetal,

redujo los daños causados a los árboles por el escarabajo rinoceronte (*Oryctes rhinoceros*), independientemente del tipo de cubierta. La causa no se conoce, pero parece que la cubierta vegetal impide el vuelo a los adultos o restringe su movimiento en el suelo. El control económico de esta plaga fue posible simplemente fomentando el crecimiento de malas hierbas entre los árboles.

Otro ejemplo del uso práctico de cubierta vegetal bajo los árboles para el control de plagas ha sido aportado por Sluss (1967). En California, el coccinélido *Hippodamia convergens* es el depredador más importante del pulgón del nogal (*Chromaphis juglandicola*) al principio de la temporada. Los adultos de este depredador se desplazan desde sus zonas de invernación en las montañas a los huertos de nogales en febrero y principios de marzo, cuando todavía no hay hojas en los árboles y por consiguiente tampoco pulgones. Sin embargo, algunos pulgones presentes en la cubierta vegetal bajo los árboles sirven como fuente de alimento temporal para los depredadores, que de lo contrario seguirían volando o morirían de inanición. La cubierta vegetal bajo los árboles debe ser eliminada, por siega o gradeo, a fines de abril o principios de mayo para que los coccinélidos pasen a los nogales. Si la siega es demasiado pronto, los coccinélidos emigrarán a los nogales antes de que los pulgones hayan aparecido en los árboles; si la siega es demasiado tardía, la mayoría atacará a las poblaciones de pulgones sin poner huevos, resultando más tarde en una menor población del depredador. De esta manera, el momento de efectuar la siega de la cubierta vegetal es crítico para mantener una amplia población de los coccinélidos para conseguir el suficiente control de los áfidos.

Fye (1983) propuso la modificación de la cubierta vegetal de los huertos para favorecer las poblaciones de depredadores. En huertos de perales del Valle de Yakima estableció varias cubiertas vegetales de cereales de cosecha fina y de crucíferas y encontró que diversas especies de depredadores generalistas se desarrollaron a expensas de áfidos y chinches *Lygus* que se encontraban en la cubierta vegetal.

En Michigan, se permite el crecimiento de cubierta vegetal en manzanos, puesto que la lluvia es suficiente para que los árboles no sufran déficit hídrico por la competencia de las hierbas. Los ácaros fitófagos presentes en la cubierta constituyen una fuente de alimento al inicio de la temporada para el ácaro depredador *Amblyseius fallacis*, que más tarde se traslada a los árboles y controla las araña amarilla *Panonychus ulmi* y la araña roja *Tetranychus urticae* (Croft, 1975).

Bugg y Waddington (1994) proporcionaron una lista de plantas consideradas «vegetación residente», que se convierten en una ventaja cuando son manejadas como cubierta vegetal al albergar artrópodos benéficos. Entre las principales especies incluidas están: polígono (*Polygonum arenastrum*), pamplina (*Stellaria media*), visnaga (*Ammi visnaga*), hinojo dulce (*Foeniculum vulgare*) y cerraja (*Sonchus oleraceus*).

En China, Liang y Huang (1994) señalan que *Ageratum conyzoides* y otras plantas (*Erigeron annuus*, *Aster tataricus*, etc.) que fomentan los enemigos naturales (*Amblyseius* spp.) de la araña roja de los frutales (*Panonychus citri*), han sido sembradas o conservadas como cubierta vegetal en 135.000 ha de cítricos con excelentes resultados.

También en China, Yan et al. (1997) desarrollaron un sistema de cubierta vegetal en manzanos utilizando *Lagopsis supina* (Labiatae) en lugar de la cubierta tradicional de col china (*Brassica campestris*) o alfalfa. *L. supina* tuvo un efecto sustancialmente mayor en el aumento de las poblaciones de enemigos naturales que las otras dos plantas.

El trabajo de McClure (1982) sobre cubierta vegetal, aunque no iba dirigido hacia el fomento de los enemigos naturales, es una muestra útil del manejo de las plagas de cicadélidos en melocotoneros. Los experimentos de McClure demostraron que la cobertura del suelo influyó significativamente en el número de *Scaphytopius acustus* (vector de la enfermedad X) que colonizan los melocotoneros. La gran mayoría de los adultos de esta especie aparecieron en los árboles bajo los cuales crecían trébol rojo y malas hierbas rosáceas. Relativamente pocos adultos habitaron los árboles en las parcelas con dactilo (*Dactylis glomerata*), un hospedador no apropiado. Este dato indica que la invasión de los cicadélidos en los huertos puede ser desfavorecido manteniendo el suelo libre de plantas hospedadoras silvestres.

En los viñedos de Central Valley (California), las diferencias poblacionales del cicadélido *Erythroneura variabilis* entre parcelas con cubierta y sin cubierta fueron evidentes para las tres generaciones, pero las razones de estas diferencias no fueron tan claras. Las observaciones de los viticultores de la zona indicaban que los cultivos con cubierta de malas hierbas, al principio y a mitad de la temporada, pueden tener menor poblaciones de cicadélidos. Un aumento en la abundancia de depredadores generalistas, especialmente arañas, pueden contribuir a la reducción de las poblaciones de cicadélidos en las parcelas con cubierta vegetal de malas hierbas (Settle et al., 1986). En la misma zona, el mantenimiento de una cobertura de suelo de cañota (*Sorghum halepense*) o pasto Sudán mediante un pequeño cambio de las prácticas

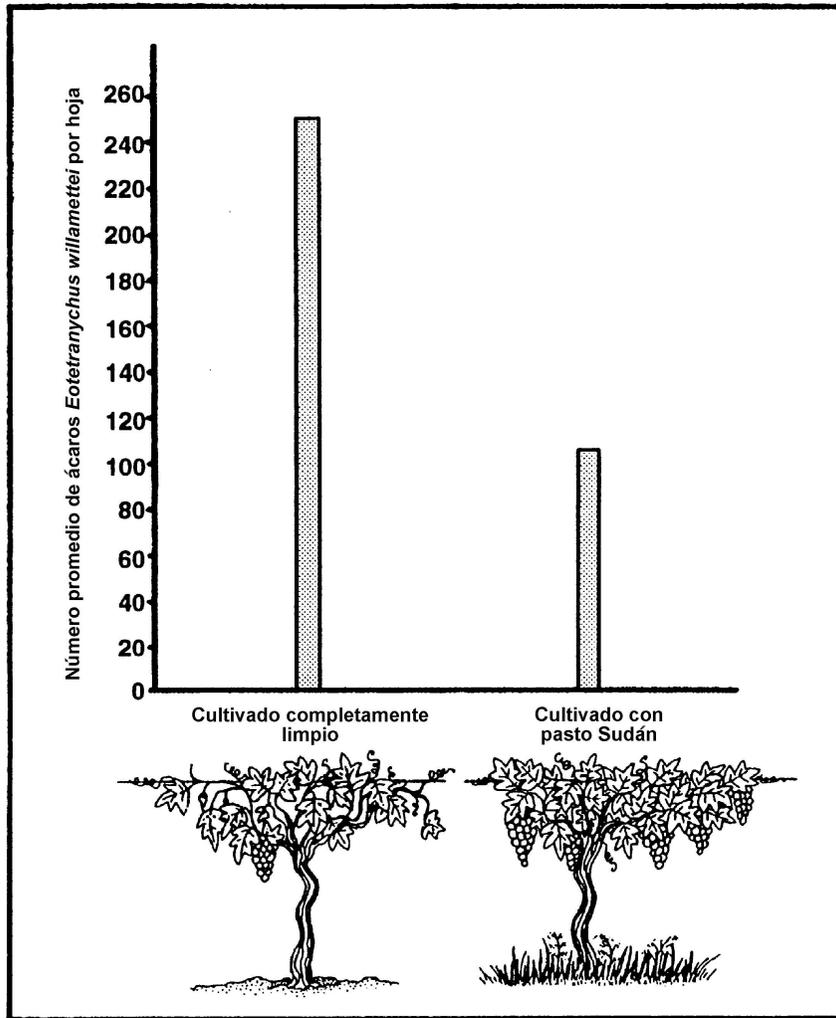
culturales en las viñas, dio como resultado una modificación del hábitat que aumentó considerablemente la actividad de los depredadores de ácaros fitófagos tales como el ácaro *Eotetranychus willametti*. Cuando a *S. halepense* se le permitió crecer en viñedos de California, se desarrollaron poblaciones de especies de ácaros que eran presas alternativas para el depredador *Metaseiulus occidentalis*, que a su vez mantuvo al ácaro fitófago (*E. willamette*) a niveles tolerables sobre las vides (figura 25) (Flaherty, 1969).

En el Valle de San Joaquín, la emergencia de adultos del gusano de las naranjas Navel (*Amyelois transitella*) fue significativamente mayor en huertos de almendros tratados en su totalidad con un herbicida residual que en los huertos con cubierta vegetal. Estos resultados demuestran que los adultos sobreviven en invierno en el suelo si está presente la cobertura vegetal. Las diferencias pueden ser mayores si la cubierta vegetal de los frutales se siega a principios de temporada. Los huertos tratados con herbicida residual, que no necesitan la siega, no son perturbados. Por el contrario, la siega, especialmente el movimiento de sacudida, podría reducir las poblaciones del fitófago más de lo que se consigue con la destrucción física de los frutos y de las larvas invernantes (Bugg y Waddington, 1994).

Selección y manejo de cubiertas vegetales en huertos

En los casos en que se desee algún tipo de cobertura vegetal, se deben elegir plantas de fácil control con preferencia sobre especies más agresivas. En general, las leguminosas no trepadoras, de lento crecimiento, serán preferidas a hierbas altas o trepadoras, ya que las trepadoras podrían cubrir los árboles y las hierbas altas podrían limitar el movimiento entre los árboles. Además, las leguminosas como arvejas o habas fijan más de 150 kg de N/ha y producen una considerable cantidad de biomasa, una importante aportación de materia orgánica al suelo. Si la cubierta vegetal ha de ser cortada con regularidad, sería adecuado usar malas hierbas locales que crezcan al inicio de la primavera y puedan rebrotar después de repetidas siegas o gradeos. Podrían ser gramíneas perennes de lento crecimiento, especies perennes de hoja ancha, o una combinación de ambas. En este caso, la ventaja de las malas hierbas es que suelen soportar muchos más daños que las especies cultivadas y, por tanto, más fáciles de manejar. Sin embargo, hay algunas leguminosas cultivadas que también pueden ser adecuadas para siegas continuadas.

FIGURA 25
Efecto de la cobertura del suelo sobre la población del ácaro Willamette
en un viñedo de California (Flaherty, 1969)



La vegetación por debajo del dosel de un huerto no necesita ser uniformemente controlada. Zonas diferentes pueden ser tratadas de forma distinta; a esto se denomina manejo en franjas, debido a que los tratamientos se aplican normalmente de forma lineal y las diferentes zonas de vegetación aparecen como bandas o franjas que recorren el huerto. El manejo en franjas de la cubierta vegetal puede implicar: (1) siembra de cubiertas vegetales de diferente composición florística en distintas franjas, (2) siega de franjas en diferentes momentos, (3) cultivo en franjas en diferentes momentos, o (4) combinaciones de estos tres procesos. La mezcla de franjas conduce a una estructura vegetal de altura y fenología distintas, lo que puede proporcionar diferentes recursos a plagas y artrópodos beneficiosos (Bugg y Waddington, 1994).

Wyss et al. (1995) sembraron franjas de mezclas de malas hierbas para aumentar las poblaciones de arañas e insectos afidófagos en huertos de manzanas. Durante la floración de las malas hierbas se observaron más depredadores afidófagos en los manzanos situados en el área de la siembra en franjas que en los del área de control. Los depredadores afidófagos más abundantes y permanentes fueron arañas, Heteroptera, Coccinellidae y Chrysopidae. Durante el período de desarrollo vegetativo, las dos especies de pulgones fueron significativamente menos abundantes en el área con franjas de malas hierbas que en el área control. Sus resultados apoyan el manejo de franjas como una opción viable para el control de los pulgones.

Lo ideal es que la cubierta vegetal pueda ser seleccionada o manejada para que: (1) no sirva de refugio o alimentación a las plagas principales, (2) desvíe a las plagas polífagas, (3) confunda visualmente y olfativamente a las plagas especializadas, reduciendo así la colonización de los árboles, (4) altere la nutrición de la planta hospedadora y de este modo disminuya su atracción a plagas, (5) reduzca el estrés por el calor y sequía y, por tanto, reduzca el desarrollo de los ácaros, (6) cambie el microclima y reduzca así el éxito de la plaga, y (7) aumente la abundancia o eficiencia de los enemigos naturales, incrementando por tanto el control biológico de las plagas de artrópodos (Bugg y Waddington, 1994).

Caso 1: Huertos de manzanos en California

Durante 1982 y 1983 se realizó un estudio para conocer los efectos de la cubierta vegetal sobre las comunidades de artrópodos en tres huertos de manzanos en el norte de California. Los objetivos fueron:

(1) comparar los niveles de población de especies como la carpocapsa (*Cydia pomonella*), pulgones y cicadélidos (Homoptera) y los daños que causan en frutos entre huertos con cubierta vegetal y sin cubierta, (2) averiguar si la cubierta vegetal puede aumentar las poblaciones de los insectos benéficos autóctonos, y (3) evaluar los efectos del manejo de la cubierta vegetal en el crecimiento y productividad de los manzanos.

En el estudio se dispuso de un huerto que se mantuvo libre de cubierta vegetal mediante un gradeo en primavera y otro al final del verano, y otro huerto con cubierta vegetal que fue sembrada en otoño con aproximadamente 20 libras/acre de semillas de habas (*Vicia faba*). A principios de junio, la cubierta fue cortada y los residuos se dejaron en el suelo como acolchado durante el resto de la temporada.

La abundancia relativa de los insectos fitófagos y enemigos naturales asociados fueron muestreados en cinco árboles, aleatoriamente seleccionados en cada huerto, así como también en la cubierta vegetal y en el suelo. El dosel inferior de cada árbol fue muestreado durante un minuto con un D-Vac para la succión de insectos. En la base del árbol se situó una trampa de gravedad con 75% de agua y 25% de anticongelante para capturar artrópodos que viven en la superficie del suelo. En cada huerto se colocaron dos trampas de la feromona de *C. pomonella* para conocer la evolución de la actividad de vuelo de los machos de esta polilla.

Para evaluar el daño de *C. pomonella* al final de cada temporada, se examinaron los orificios de entrada en 100 frutos recolectados de cada uno de los cinco árboles de muestra en cada huerto. Todos los frutos de cada árbol se contaron y pesaron para determinar la cosecha por árbol y el porcentaje total de fruta dañada. Mediante evaluaciones semanales de la proporción de ramillas infestadas por árbol se determinaron los niveles de incidencia de pulgones y de cicadélidos.

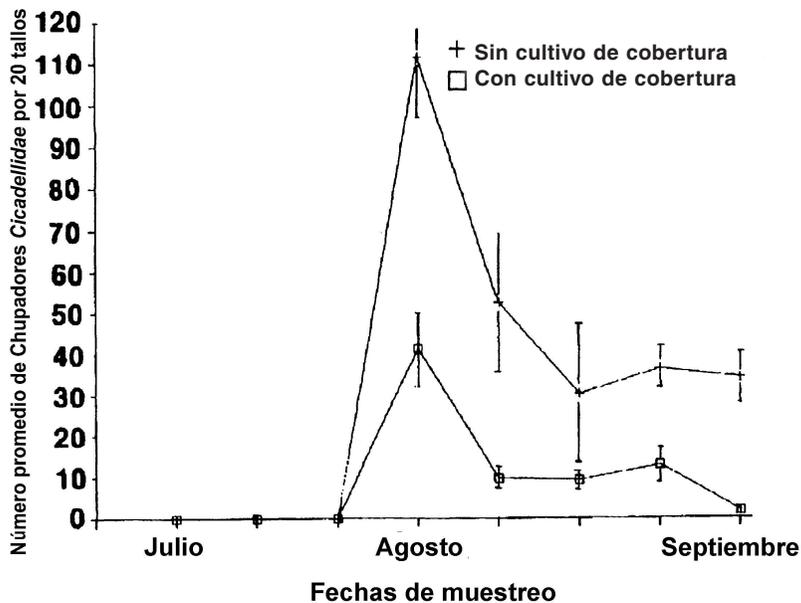
La depredación en el follaje de los árboles fue evaluada con veinticinco tarjetas de papel (de 3x4 pulgadas) conteniendo cada una cincuenta huevos de la polilla mediterránea de la harina (*Anagasta kuehniella*), colgadas en cinco árboles por huerto. La depredación en el suelo se estimó con 50 cartulinas (de 8,5 pulgadas cuadradas) a las que estaban pegadas veinte larvas de la polilla de la patata (*Phthorimaea operculella*); las cartulinas se colocaron aleatoriamente en el suelo de cada huerto. Las tarjetas y las cartulinas fueron recogidas después de veinticuatro horas y se contaron los huevos y larvas que habían quedado.

En 1982, en el huerto sin cubierta vegetal se capturó mayor número de machos de *C. pomonella* (un total de 275 capturas en nueve fechas

de muestreo) que en el huerto con cubierta (164 capturas). Esta diferencia no ocurrió durante 1983. Las densidades del pulgón de la manzana *Anuraphis roseus* fueron ligeramente mayores durante mayo y junio de 1982 en el huerto sin malas hierbas que en el de cubierta vegetal. En 1983, esta especie de áfido sólo se detectó en el huerto sin malas hierbas, donde sus poblaciones alcanzaron niveles altos a principios de junio. Los cicadélidos colonizaron tarde los huertos en la temporada de 1982, alcanzando substancialmente mayores densidades en el huerto sin cubierta vegetal que en el huerto con cubierta (figura 26).

En ambos años, las poblaciones de enemigos naturales en los árboles permanecieron bajas y no se detectaron diferencias entre huertos en la abundancia estacional de los depredadores comunes, tales como Coccinellidae, Chrysopidae y Cantharidae. Sólo las arañas alcanzaron mayores poblaciones en los árboles con cubierta vegetal a principios de la temporada de 1983. A parte de estas indetectables diferencias en la abundancia de depredadores, el número de huevos de *Anagasta*

FIGURA 26
Densidad de chupadores Cicadellidae en árboles de manzano con y sin cultivos de cobertura en California (Altieri y Schmidt, 1986b)



removidos de los árboles fue sustancialmente mayor en el huerto con cubierta vegetal, especialmente durante julio y agosto en ambos años de 1982 y 1983.

Como se esperaba, el gradeo afectó principalmente a los depredadores de suelo. En ambos años, las capturas de hormigas y arañas en las trampas de gravedad fueron consistentemente más abundantes en el huerto con cubierta, especialmente a partir de julio. Los depredadores (principalmente hormigas) fueron también más eficientes en el ataque a las larvas *Phthorimaea* en el cultivo con cubierta.

Una variedad de depredadores generalistas e himenópteros parásitos (principalmente Braconidae e Ichneumonidae) estuvieron presentes en la cubierta vegetal. La mayoría de ellos fueron favorecidos por el gran número de presas alternativas (especialmente áfidos) que se encontraban en la cubierta vegetal desde principios de abril hasta mediados de junio en ambos años.

En 1982, no hubo diferencias aparentes en la producción de frutos entre los dos huertos, pero el daño de *C. pomonella* fue ligeramente más bajo en el huerto con cubierta vegetal. En 1983, sin embargo, los árboles con cubierta vegetal produjeron más frutos, aunque más pequeños, que los árboles del huerto sin cubierta. La incidencia de la polilla fue sustancialmente menor en el huerto con cubierta vegetal (tabla 14).

TABLA 14
**PRODUCCIÓN DEL MANZANO Y DAÑO POR EL GUSANO DEL MANZANO
 (CYDIA POMONELLA) EN HUERTAS CON Y SIN CULTIVOS DE COBERTURA
 EN EL NORTE CALIFORNIA**

Huertas*	N.º total de frutos/árbol	Peso total de la fruta/árbol	Diámetro de la fruta mayor a 2-12"	Frutas con daño por agusanado del manzano
		kg	%	%
Cubiertas				
1982	241 ± 35,6**	29,1 ± 3,6	44,8 ± 9,8	68,0 ± 9,7
1983	334 ± 56,8	58,3 ± 9,7	87,6 ± 14,6	4,2 ± 0,7
Rozado				
1982	260 ± 37,1	26,9 ± 4,5	39,0 ± 6,5	78,0 ± 9,7
1983	94 ± 11,7	15,5 ± 2,6	54,8 ± 11,0	38,9 ± 7,8

* La precipitación total durante la estación (abril-octubre) fue de 341 mm en 1982 y de 367 mm en 1983.

** Media ± Error estándar.

Los resultados sugieren la siguiente descripción provisional de las diferencias entre los sistemas de manzanos con y sin cubierta vegetal. Los manzanos con cubierta generalmente tuvieron: (1) menores niveles infestación de pulgones, cicadélidos y carpocapsa, (2) más especies y más individuos de artrópodos depredadores que viven en el suelo, y (3) mayores niveles de depredación de presas suministradas artificialmente. Por el contrario, los sistemas con gradeo de disco se caracterizaron generalmente por la presencia de mayor número de fitófagos en los manzanos y por niveles de población de enemigos naturales relativamente bajos.

La cubierta vegetal albergó, generalmente, gran cantidad de presas, tales como áfidos y cicadélidos que atrajeron un variado número de depredadores. Sin embargo, el alto número de depredadores en la cubierta vegetal no necesariamente se tradujo en un mayor número en los árboles. Los experimentos para probar si la práctica común de siega de la cubierta vegetal obliga a los enemigos naturales a subir a los árboles, mostraron que esta técnica podría ser útil para mejorar la eficiencia de los enemigos naturales. Aunque la cubierta vegetal afectó significativamente a las poblaciones de depredadores del suelo, estos estudios no pudieron determinar cómo influyeron estos cambios en las plagas. Los datos tampoco indicaron la forma en la que la depredación en cebos artificiales se relacionó, de manera realista, con la reducción de la carpocapsa, áfidos y cicadélidos.

Dependiendo del sistema hortícola, del complejo de plantas de cobertura y de las especies de artrópodos asociados, parece que la modificación de la cubierta vegetal puede tener un efecto importante en el número de artrópodos presentes en el huerto al: (1) afectar directamente a las poblaciones de fitófagos que discriminan entre árboles con o sin cobertura, o (2) atraer y retener a enemigos naturales que habitan en el suelo y en el follaje aportándoles hábitat y alimento alternativos. Estudios críticos de estos efectos sobre diferentes sistemas hortícolas pueden conducir a mejorar el control biológico de determinadas plagas.

Caso 2: Huertos de nogales en Georgia

En el sur de Georgia, el nogal americano o pecán (*Carya illinoensis*) atrae a muchas especies de áfidos incluyendo el pulgón de la nuez amarilla (*Monelliopsis pecanis*) y el pulgón negro (*Melanocallis caryaefoliae*). A través de la alimentación floemática estas especies pueden reducir el vigor y la productividad de los árboles. Además, los brotes de pobla-

ción al final de temporada pueden ser provocados por los insecticidas usados contra otras plagas del nogal, y hay una evidencia creciente de desarrollo de resistencia de los áfidos a los insecticidas disponibles.

Las leguminosas de invierno, tales como la veza velluda (*Vicia villosa*) y el trébol encarnado (*Trifolium incarnatum*) se están utilizando actualmente para aumentar el control biológico de los áfidos del nogal a principios de temporada. Esta práctica es una alternativa al sistema más extendido de control de la cobertura vegetal en nogal, que consiste en el tratamiento con herbicidas de franjas de árboles dejando calles intermedias de gramíneas segadas, con objeto de facilitar la recogida mecánica mediante vibradoras y barredoras. Estas gramíneas de estación cálida (p.ej., pasto bermuda [*Cynodon dactylon*] y grama ciempiés [*Eremochloa ophiuroides*]) albergaron pocos insectos benéficos y añadieron poco nitrógeno al suelo. Por lo tanto, se necesita desarrollar un sistema de mínimo laboreo y bajo coste para el manejo anual de la cubierta vegetal en el agroecosistema del nogal. Para cubrir este objetivo, Bugg y Dutcher (1989) llevaron a cabo ensayos de campo con diversas cubiertas vegetales de estación cálida que podrían servir como potenciales «cultivos insectarios».

Entre las varias especies evaluadas Bugg y Dutcher (1988) concluyeron que *Sesbania exaltata* fue la mejor fuente del pulgón de las leguminosas (*Aphis craccivora*) y el mejor reservorio de diversas sírfidos (Diptera) y coccinélidos (Coleoptera). Los pulgones de la leguminosa *Indigofera hirsuta* atrajeron a varios depredadores afidófagos en noviembre, después de que las hojas de los nogales habían caído. Más tarde estos autores observaron que durante el verano, las flores del alforfón o trigo sarraceno (*Fagopyrum esculentum*) fueron visitadas por muchos himenópteros entomófagos. La cubierta vegetal de *Sesbania* albergó altas densidades de mosca blanca (*Trialeurodes abutiloneus*) y pulgones, que fueron colonizados por coccinélidos (*Olla v-nigrum* e *Hippodamia convergens*).

En otro estudio, Bugg y Waddington (1994) encontraron que en huertos de nogales maduros bajo sistema de manejo mínimo o comercial, la cubierta vegetal de arveja velluda y centeno albergaron mayores densidades de mariquitas afidófagas que en la vegetación residente sin segar o que malas hierbas y pastos segados. Las densidades medias de coccinélidos afidófagos presentes en la cubierta vegetal fue cerca de 6 veces mayor que en la vegetación residente sin segar y aproximadamente 8 veces mayor que en malas hierbas y pastos segados.

Dutcher (1998) considera a las cubiertas vegetales componentes principales de programas de manejo integrado de plagas (IPM) del nogal

en combinación con otras estrategias de disminución de tratamientos insecticidas: siembra de leguminosas como cultivo intercalado en los huertos para producir áfidos como presa alternativa para los afidófagos; desviando el comportamiento de búsqueda de la hormiga roja de fuego importada con aplicaciones en el tronco de insecticidas que impiden a las hormigas localizar a los áfidos y cochinillas en los árboles, permaneciendo así en el suelo como depredadoras de las larvas del picudo del nogal *Curculio caryae* (Coleoptera: Curculionidae). Años de experimentación han mostrado que el cultivo intercalado de *Sesbania* sola o en combinación con añil piloso (*Indigofera hirsuta*) y la exclusión de hormigas reduce las poblaciones de los áfidos del nogal en Georgia.

Caso 3: Cubiertas vegetales de verano en viñas

En California, algunos investigadores han probado la siembra de cobertura vegetal como una táctica de manejo del hábitat en viñedos con objeto de aumentar los enemigos naturales, incluyendo las arañas (Costello y Daane, 1998). Se han observado reducciones en poblaciones de ácaros (Flaherty, 1969) y de cicadélidos de la vid (Daane et al., 1998), pero tal supresión biológica no ha sido suficiente desde un punto de vista económico (Daane y Costello, 1998). Tal vez el problema recaiga en el hecho de que la mayoría de estos estudios fueron realizados en viñedos con cubierta vegetal de invierno y/o con vegetación espontánea local que se secó al principio de la temporada o que fue cortada o arada en la fase inicial de crecimiento del cultivo. Por tanto, a principios del verano, estos viñedos son monocultivos virtuales sin diversidad floral. Por esta razón Nicholls et al. (2000) probaron la idea de mantener una cubierta vegetal durante toda la temporada de crecimiento para proporcionar hábitat y alimento alternativo a los enemigos naturales. Estos autores sembraron cultivos de cobertura de verano (trigo sarraceno o alforfón y girasol) que florecen al inicio y durante la temporada, proporcionando así una muy constante, abundante y bien dispersa fuente de alimento alternativo, así como microhábitats para una amplia comunidad de enemigos naturales.

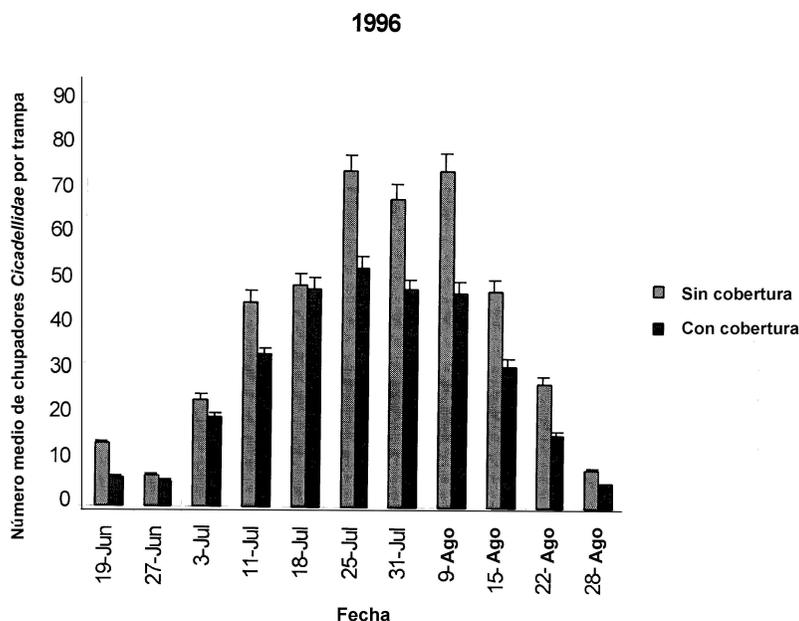
Este estudio se llevó a cabo en dos idénticos bloques contiguos de vid Chardonnay ecológica, desde abril a septiembre en 1996 y 1997. Los viñedos estaban localizados en Hopland, 200 km al norte de San Francisco (California). Uno de los bloques se mantuvo libre de vegetación mediante gradeo de disco, uno en primavera y otro a finales de verano (monocultivo de viñedo). En abril, el otro bloque (viñedo con

cultivo de cubierta) fue sembrado en cada fila alterna con una mezcla de 30/70 de girasol y alforjón. El alforjón floreció desde finales de mayo a julio, en tanto que el girasol floreció desde julio hasta final de la temporada.

Estos investigadores concluyeron que el mantenimiento de diversidad floral durante la temporada de crecimiento vegetativo de la vid, en forma de cubierta vegetal de verano, tuvo un considerable impacto en la abundancia del cicadélido *Erythroneura elegantula* (Homoptera), el trips occidental de la flor *Franklinella occidentalis* (Thysanoptera) y los enemigos naturales asociados.

Durante dos años consecutivos, los sistemas de viñedos con cubierta vegetal de angiospermas se caracterizaron por presentar densidades más bajas de adultos y ninfas del cicadélido (figura 27) y del trips, así

FIGURA 27
Densidad de adultos de chupadores Cicadellidae *E. elegantula* en viñedos con cultivos de cobertura y en monocultivo en Hopland, California, durante la estación de crecimiento en 1996. La densidad media (número de adultos por trampa pegajosa amarilla) y el error estándar están indicados. En algunos casos las barras de error fueron demasiado pequeñas para aparecer en la figura (Nicholls, Parrella y Altieri 2000)

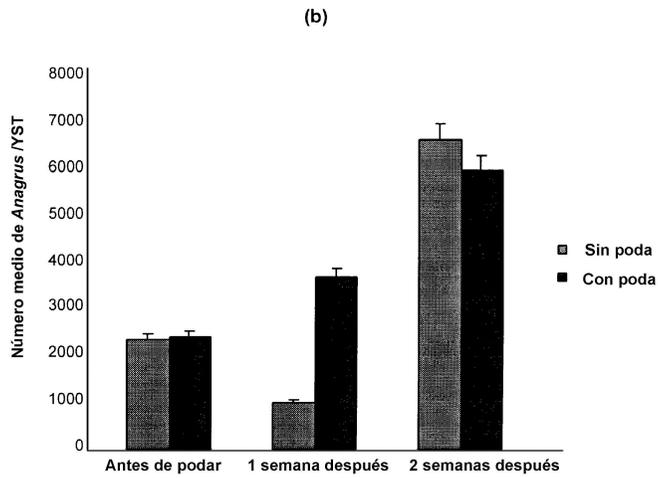
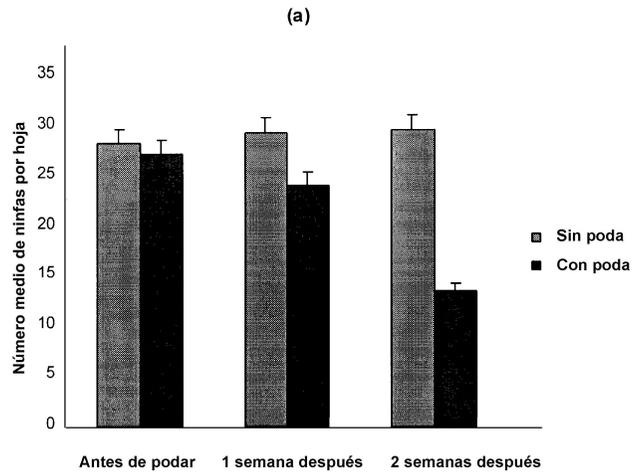


como mayores poblaciones y más especies de depredadores en general, incluyendo arañas. Aunque *Anagrus epos* (Hymenoptera: Mymaridae), el parasitoide más importante del cicadélido, alcanzó altos niveles de población y ocasionó una sensible mortalidad de huevos del cicadélido, no se observaron diferencias en los porcentajes de parasitismo entre sistemas de monocultivo y sistemas con cubierta vegetal. La siega de la cubierta vegetal forzó el movimiento de *Anagrus* y depredadores a las plantas de vid adyacentes dando como resultado la disminución de la densidad de los cicadélidos (figura 28).

Según estos estudios, la cubierta vegetal alberga un gran número de *Orius*, coccinélidos, tomísidos (arañas) y algunas otras especies depredadoras. La comparación de la abundancia de depredadores entre ambos bloques mostró que la presencia de tales depredadores en alforjón y girasol produjo un aumento en la densidad de los depredadores en los viñedos con cubierta vegetal. Estas mayores densidades estuvieron correlacionadas con menores números de cicadélidos y dicha relación fue mucho más clara en el caso de la interacción *Orius*-trips. El experimento de segado de la cubierta vegetal sugiere un vínculo ecológico directo; puesto que el corte forzó el movimiento de *Anagrus* y de depredadores, en ambos años se obtuvieron menores niveles poblacionales de cicadélidos en las plantas de vid adyacentes a la cubierta vegetal.

Este estudio coincide con Boller (1992), quien señaló que cuando hay en los viñedos vegetación herbácea de verano, se desarrolla un hábitat extremadamente complejo con múltiples estratos. El grupo de Boller recopiló doce años de investigaciones realizadas en viñedos del norte de Suiza. En un muestreo de veintiún viñedos que variaron en riqueza de flores, estos autores encontraron un considerable aumento de «fitófagos neutrales» y de especies entomófagas benéficas conforme aumentaba el número de especies vegetales. Sus resultados confirmaron que la proporción de las plantas dicotiledóneas perennes fue responsable del aumento en los niveles de artrópodos beneficiosos. En los viñedos que presentaban flora con gran número de especies vegetales, las poblaciones de la mayoría de los fitófagos (polillas de la uva, arañas rojas, eriófidos, trips y larvas de noctuidos) tendieron a fluctuar mucho menos y con niveles de densidad significativamente más bajos que las poblaciones fitófagas en viñedos botánicamente pobres. En particular ellos mencionaron que los viñedos ricos en flores presentaron mayores niveles de parasitación de huevos de la polilla de la uva por *Trichogramma cacoeciae* y más altas poblaciones del ácaro depredador *Typhlodromus pyri*.

FIGURA 28
Efecto del corte del cultivo de cobertura en viñedos sobre la densidad de ninfas de chupadores cicadellidae y la avispa *Anagrus epos* durante la estación de crecimiento de 1997 en Hopland, California (Nicholls, Parrella y Altieri 2000)





VII. LA INFLUENCIA DE LOS HÁBITATS ADYACENTES A LOS CULTIVOS SOBRE LAS POBLACIONES DE INSECTOS

La unidad apropiada para la investigación en control de plagas es la región biogeográfica, más que el simple y homogéneo campo de cultivo (Levins y Wilson, 1979). De acuerdo con Rabb (1978), un agroecosistema puede ser concebido como un área lo suficientemente grande para incluir los espacios no cultivados que influyen en los cultivos a través de interacciones de comunidades de organismos, materia y energía. Frecuentemente, en los estudios de plagas se ignoran las relaciones con otros cultivos, plantas hospedadoras y comunidades de plantas cercanas, que son de importancia crítica en los ciclos de vida de los fitófagos.

El componente vegetal de los agroecosistemas se puede considerar como un mosaico de campos de cultivo anuales y perennes, manchas forestales, tierras de pastos, barbechos, huertos, pantanos, campos abandonados y plantaciones de árboles. El paisaje agrícola consiste en: (1) el campo agrícola (que generalmente consiste en un solo cultivo y algunas malas hierbas presentes, pero a veces incluye cultivos adicionales o una cubierta vegetal, (2) la vegetación autóctona y/o vegetación de malas hierbas que puede estar presente en los bordes del cultivo, (3) los campos agrícolas circundantes, y (4) la vegetación que aparece en hábitats autóctonos o incultivados en el área circundante. La composición del paisaje agrícola determina la presencia de lugares de invernación así como la capacidad de un insecto para localizar hábitats y recursos alimenticios apropiados durante su ciclo biológico (Perrin, 1980). Aunque es útil considerar los agroecosistemas como una cultivo «isla» sujeto a la colonización de diversos orígenes, es necesaria una perspectiva regional para predecir los patrones de movimiento de las plagas y de los enemigos naturales a través del paisaje agrícola. Rabb (1978) argumenta que la aparición y supervivencia de las poblaciones de insectos

están relacionadas con la heterogeneidad del ecosistema, especialmente cuando se consideran los riesgos asumidos por la población al moverse entre diferentes sitios. Root (1975) discute los «ecosistemas compuestos» y las respuestas variables de los fitófagos a la dispersión y tamaño de los recursos dentro de los hábitats. Muchos depredadores tienden a alimentarse de muchas especies de presas diferentes y a distribuirse por sí mismos en la vegetación en respuesta a la disponibilidad de presa más que a la presencia de plantas. A gran escala, no sólo la heterogeneidad en la distribución de poblaciones vegetales pueden influir en los efectos de fitófagos en plantas, sino que también la heterogeneidad de los patrones de distribución de los fitófagos puede influir sobre los efectos de depredadores y parásitos.

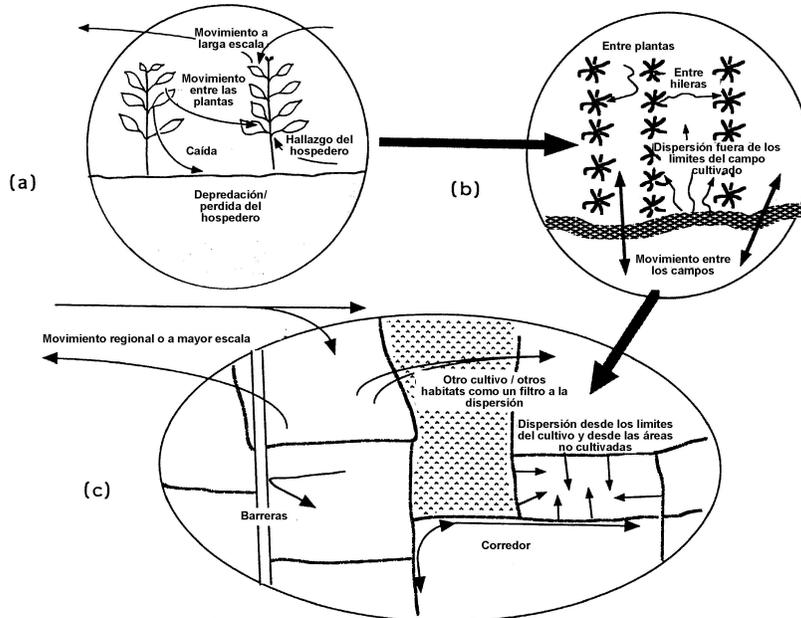
Varios estudios sugieren que las estructuras vegetales asociada a campos particulares de cultivo influyen en la clase, abundancia y tiempo de llegada de fitófagos y de sus enemigos naturales (Price, 1976). Grandes poblaciones de ciertas plagas, especialmente polífagas y univoltinas, migran en masa desde su hospedador alternativo en la proximidad de monocultivos recién establecidos (y presumiblemente vulnerables) (Duell et al., 1990). La escala e intensidad de este fenómeno depende, por supuesto, de la movilidad de la especie concreta (Andow, 1983b).

Los insectos son especies móviles; la escala de su área de acción difiere de acuerdo con el método de locomoción (terrestre o mediante el vuelo) y dispersión. Los organismos muy móviles pueden usar diferentes campos de cultivo o áreas no cultivadas durante su vida. Los estudios de ecología de estos organismos deben considerar los procesos no sólo en sitios concretos sino también a escala regional o de paisaje. La diversidad del mosaico vegetal de la finca, definido por la variedad de plantas cultivadas y silvestres y su estructura espacial (p.ej., el tamaño de los cultivos y la heterogeneidad de su distribución espacial) es un factor clave en la abundancia, diversidad y dispersión de las especies de insectos (Baudry, 1984). El movimiento de insectos individuales responderá a una amplia gama de factores del paisaje incluyendo la escala del hábitat (planta, cultivo y paisaje), permeabilidad del hábitat, tamaño y forma de las parcelas y grado de aislamiento (figura 29). La estructura del paisaje influye en el microclima y crecimiento del cultivo, así como en otros factores que afectan los patrones de movimiento de los insectos.

Estudios en Carolina del Norte han demostrado que el tamaño y la distribución geográfica del campo de cultivo pueden afectar el movimiento y el emplazamiento de la infestación del crisomérido del frijol,

Epilachna varivestis (Stinner et al., 1983). Este insecto inverna en los bordes de los bosques y se reproduce mucho más rápido en habichuelas que en soja, por lo que los adultos muestran un movimiento estacional desde los bosques a las habichuelas, de ahí a la soja y regresan a los bosques. Es posible el movimiento en contra de la dirección de los vientos dominantes mediante un intenso vuelo o simplemente deteniéndose hasta que los vientos cambien de dirección. Johnson et al. (1984) describen un ejemplo de movimiento desde el sur del escarabajo de la patata, *Lepinotarsa decemlineata*, en la misma área donde *Empoasca fabae* emigra desde los lugares de reproducción de primavera en el bajo Mississippi hacia los campos de cultivo de Wisconsin aprovechando las corrientes de aire dominantes.

FIGURA 29
Movimiento de los insectos como respuesta a la estructura del paisaje en fincas mostrado en tres escalas. (a) la escala de plantas individuales; (b) la escala a nivel del campo; y (c) la escala del paisaje. El tamaño, la forma y el patrón espacial de los parches son importantes en todas las escalas (Fry, 1995)



Los bordes del cultivo y las plagas de insectos

Varias especies de hierbas presentes en áreas próximas a los cultivos pueden servir como hospedadoras alternativas para las plagas (Van Emden, 1965b). La mayoría de estos fitófagos se suelen alimentar de plantas silvestres botánicamente relacionadas con las plantas cultivadas. Más de 200 especies de plagas utilizan pastos silvestres que son particularmente abundantes en áreas cultivables. El movimiento de los insectos entre tierra no cultivada y los cultivos puede estar relacionado con la dispersión natural de la plaga, la falta de alimento adecuado en uno de los hábitats, modificación de la planta hospedadora o graves alteraciones, tales como la aplicación de herbicidas. Los pequeños insectos voladores, como áfidos y trips, pueden concentrarse en los bordes de los cultivos al ser desplazados por corrientes de aire atribuible a los rompevientos cercanos (Lewis, 1965). Van Emden (1965a) encontró una fuerte infestación inicial de pulgones alados en el borde del cultivo de col al buscar protección contra el viento; sin embargo, como consecuencia del aumento de mortalidad y disminución de la velocidad de reproducción debido probablemente a factores físicos, la densidad de los áfidos pronto alcanzó la mitad que en el centro del cultivo. Hábitats contiguos, tales como cortinas de árboles, pueden ser usados por las plagas como lugares de invernación. En las llanuras onduladas del norte de Texas, los problemas con el picudo del algodón (*Anthonomus grandis*) están relacionados con la plantación de cortinas arbóreas que proporcionan hojarasca para que los adultos de esta especie puedan invernar en diapausa (Slosser y Boring, 1980).

Determinadas plantas de setos actúan como fuente de diversas especies de plagas y depredadores que pueden trasladarse a los huertos de manzanos adyacentes (Solomon, 1981). En Inglaterra, la polilla invernal *Operophtera brumata* se alimenta de *Prunus* spp., haya y roble silvestres, además del manzano. La larva se puede dispersar por el viento, de forma que los setos y árboles forestales pueden ser importantes fuentes locales de esta plaga. La capa de hierba subyacente a los árboles del borde puede incluir plantas que atraigan a las plagas del cultivo. Wainhouse y Coaker (1981) encontraron que la distribución de la ortiga mayor, *Urtica dioica*, explicó la abundancia de la mosca de la zanahoria, *Psila rosae*, en los bordes no cultivados y han sugerido una estrategia para simplificar los bordes del cultivo a fin de reducir al mínimo las infestaciones.

Con base en prospecciones en los bordes de cultivos, Dambach (1948) concluyó que cuanto más relacionada, botánicamente, esté con las plantas cultivadas la vegetación más cercana, mayor será el peligro

de que sirva como fuente potencial de infestación por insectos perjudiciales. Así, el menor riesgo de plagas se dará con el uso de vegetación leñosa en las áreas donde los cultivos predominantes sean plantas de grano, hortícolas y forrajeras.

En regiones templadas, una alternativa cada vez más común a los setos alrededor de los márgenes de los huertos es el rompevientos de una sola especie. Son utilizados álamos (*Populus* spp.), sauce (*Salix* spp.) y algunas coníferas, pero la especie más extendida es el aliso (*Alnus* spp.). Ninguno de estos árboles rompevientos proporcionan una importante fuente de insectos o ácaros fitófagos que se alimenten en los manzanos, por lo que ellos no plantean peligro para el control de las plagas (Solomon, 1981).

Los límites del campo de cultivo y los enemigos naturales

Hay una clara evidencia que las plantas de fuera o de alrededor del campo cultivado aportan importantes recursos para incrementar la abundancia y el impacto de los enemigos naturales. Los hábitats asociados a los campos agrícolas pueden proporcionar recursos que no están a disposición de los artrópodos benéficos en el hábitat de cultivo, tales como hospederos o presas alternativas, alimento y agua, refugio, microclimas favorables, lugares de invernación o de apareamiento y protección frente a los insecticidas (Dennis y Fry, 1992).

Generalmente, los setos contienen una comunidad de insectos más rica que los campos de cultivo adyacentes (Lewis, 1965) y la presencia de ciertos setos puede favorecer las poblaciones de los insectos a una distancia de aproximadamente de tres a diez veces su altura a sotavento y de su misma altura a dos veces a barlovento.

Desde los estudios de Dambach (1948) se sabe que el refugio proporcionado por la vegetación del borde es importante para favorecer a los enemigos naturales. Todavía hay, sin embargo, muchas preguntas que necesitan nuevas investigaciones (Wratten, 1987; Kajak y Lukaszewicz, 1994):

1. ¿En qué medida los insectos benéficos dependen de los setos, acequias, campos abandonados y bosques para su continua existencia en áreas agrícolas, especialmente durante el invierno?
2. ¿Estos bordes y otras transiciones abruptas entre un ecosistema y otro (ecotonos) influyen en la diversidad de especies y abundancia de insectos entomófagos en los cultivos adyacentes?

3. ¿Cuáles atributos de los bordes del campo son más importantes para los enemigos naturales?
4. ¿Se pueden mejorar los refugios naturales existentes en los límites del cultivo o se pueden crear nuevos refugios?

Diversas investigaciones han demostrado que la vegetación en áreas contiguas al cultivo puede proporcionar el alimento alternativo y el hábitat esencial para perpetuar determinados enemigos naturales de las plagas. Muchos insectos benéficos encontraron lugares de hibernación en la hojarasca de arbustos y naranjos de Osage (*Maclura pomifera*) en los bordes del cultivo (Dambach, 1948). Van Emden (1965a) y Pollard (1968) demostraron que la proporción de insectos depredadores aumentó con un manejo reducido de los setos.

En su estudio, Pollard (1968) dividió un seto de espino de 4 m de altura adyacente a un campo de cereal en seis tramos de 30 m y eliminó la flora del suelo de tres de ellos con una mezcla de paraquat-diquat, un potente herbicida. Ambos lados del seto fueron tratados y el tratamiento continuó durante tres temporadas. Esta eliminación de refugios (así como, desde luego, de plantas herbáceas que albergan presas alternativas) redujo significativamente la fauna depredadora en la parte baja (1,5 m) del seto. *Anthocoris nemorum* fue uno de los depredadores afectados, así como arañas y los carábidos *Bembidion guttula* y *Agonum dorsale*. Estos depredadores, en concreto, es muy probable que hubieran colonizado el cultivo adyacente.

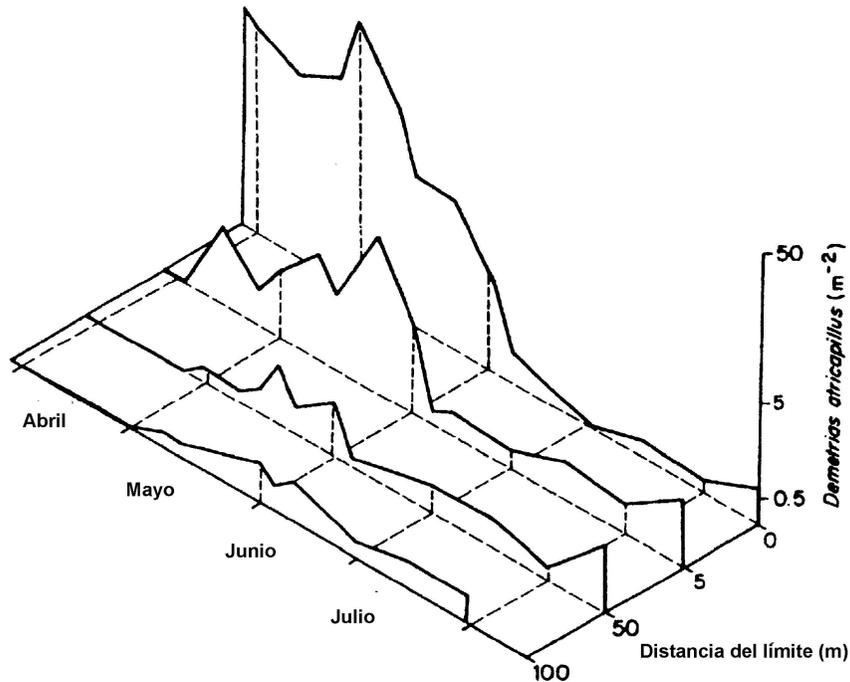
En estudios más detallados con *Agonum dorsale*, Pollard (1968) observó que este depredador inverna en la parte baja del seto. Disecionando hembras y examinando sus ovarios, este autor demostró que *A. dorsale* capturó presas hasta 54 m dentro de cultivos de guisantes (arvejas) y trigo, invadiendo probablemente los cultivos desde el seto.

Otros estudios indican que la abundancia y diversidad de los insectos entomófagos dentro de un cultivo están estrechamente relacionadas con la naturaleza de la vegetación circundante. En el norte de Florida, la densidad y diversidad de depredadores fueron mayores en parcelas de maíz rodeadas de pinares quemados anualmente y de un complejo de malas hierbas, con respecto a parcelas rodeadas de cultivos de sorgo y soja (Altieri y Whitcomb, 1980). La vegetación vecina puede también determinar los niveles de colonización y los gradientes poblacionales de enemigos naturales dentro de un determinado cultivo (Altieri y Todd, 1981). Un estudio de la dispersión de carábidos y estafilínidos adultos desde los bordes del campo hacia el cultivo de cereal (Combes

y Sotherton, 1986) demostró que los coleópteros pueden ser recuperados hasta 200 m dentro del cultivo y que se pueden distinguir dos patrones de dispersión. Uno de ellos, típico de los carábidos *A. dorsale* y *Tachyporus hypnorum*, se caracterizó por la reducción del número de adultos, con máximos cada vez más tardíos, a lo largo de un transecto desde el borde hasta el centro del cultivo (figura 30).

Asimismo, en el sur de Georgia, los depredadores fueron más abundantes en los bordes de los campos de soja adyacentes a los cultivos de arveja y zonas de malezas, que en los bordes de soja contigua a campos libres de vegetación (Altieri y Todd, 1981). En Georgia, disminuyó bruscamente el número de depredadores en las líneas de soja más alejadas de una acequia con vegetación espontánea y de un bosque adyacente al campo de cultivo (figura 31). Van Emden (1965a) observó que los sírfidos, depredadores del pulgón verde de las crucíferas,

FIGURA 30
Densidad del escarabajo (*Demetrias atricapillus*) a diferentes distancias desde el margen del campo (Wratten, 1987)



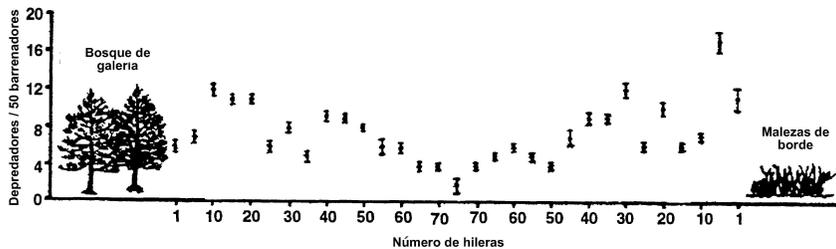
Brevicorine brassicae, se distribuyeron en los bordes de cultivo cerca de las malas hierbas angiospermas; la depredación mantuvo las densidades de la plaga en los bordes del cultivo por debajo del nivel encontrado en el centro del área cultivada.

En Hawai, la presencia de plantas fuente de néctar en los márgenes de cultivos de caña de azúcar permitió el aumento de los niveles poblacionales de *Lixophaga sphenophori*, parásito del gorgojo de la caña, e incrementó así su eficacia (Topham y Beardsley, 1975). Los autores sugieren que la distancia efectiva del parásito en los campos de caña es de 45 a 60 pies desde las fuentes de néctar presentes en los márgenes del cultivo. El continuo uso de herbicidas para eliminar plantas del margen del cultivo, que actúan como fuente de néctar, tuvo un efecto adverso sobre las poblaciones de *Lixophaga* y, por consiguiente, condujo a una disminución de la eficiencia del parásito como agente de control biológico del gorgojo (tabla 15).

Maier (1981) observó mayores niveles de parasitación de las larvas de la mosca de la manzana (*Rhagoletis pomonella*) por braconidos en huertos de manzanos del norte de Connecticut, en cuya proximidad crecían generalmente mora azul (*Vaccinium* spp.), cornejo (*Cornus* spp.) y aliso negro (*Ilex cillata*). Estas plantas albergan poblaciones de muchos tefrítidos carpófagos que sirven como hospederos alternativos a los braconidos.

En huertos de manzanos de Noruega, el nivel de población de la plaga principal *Argyresthia conjugella* depende de la cantidad de alimento disponible, por ejemplo, el número de bayas del arbusto silvestre

FIGURA 31
Gradiente de abundancia de insectos depredadores a lo largo de un campo de soja adyacente a dos tipos diferentes de comunidades vegetacionales en Georgia (Altieri y Todd, 1981)



Sorbus aucuparia producidas cada año. Puesto que se desarrolla sólo una larva por fruto, el número de *Argyresthia* nunca puede ser más alto que el número total de bayas. Así, en años cuando en una determinada área *Sorbus* no produce frutos, la larva de *Argyresthia* no se desarrolla y consecuentemente no habrá parásitos (el bracónido *Microgaster politus*) en la zona. Los entomólogos han recomendado la siembra de *Sorbus* para que cada año se obtenga una producción abundante y regular. *Argyresthia* encontrará siempre suficiente alimento para mantener sus poblaciones a niveles razonablemente altos. Bajo tales condiciones, *Microgaster* y otros enemigos naturales también se desarrollarán y se reproducirán lo suficiente para mantener a su hospedero por debajo del

TABLA 15
PARASITISMO DE LAS LARVAS *R. OBSCURUS* POR *LIXOPHAGA PHENOPHORI* ANTES Y DESPUÉS APLICACIÓN DE LA APLICACIÓN DE HERBICIDAS EN EL BORDE DE UN CAMPO DE CAÑA DE AZUCAR (TOPHAM Y BEARDSLEY, 1975)

Tiempo de evaluación	Porcentaje de gusanos recuperados que están parasitados		
	Distancia en el campo desde el margen	Campo tratados con herbicidas	Compo control sin tratamiento
Antes de la aplicación de herbicidas	margen	95,0	100,0
	50 ft.	100,0	85,6
	100 ft.	100,0	87,5
	150 ft.	94,4	100,0
	200 ft.	26,4	100,0
	TOTAL	80,7	95,0
Inmediatamente después de la aplicación del herbicida	margen	79,0	89,0
	50 ft.	86,5	71,4
	100 ft.	83,4	89,0
	150 ft.	92,8	70,0
	200 ft.	23,6	100,0
	TOTAL	76,5	83,6
35 días después de la aplicación del herbicida	margen	23,6	60,0
	50 ft.	5,3	71,4
	100 ft.	0,0	62,5
	150 ft.	16,7	50,0
	200 ft.	5,6	73,0
	TOTAL	10,0	64,9

nivel para el cual *Argyresthia* se ve forzada a emigrar. De esta manera se evita la infestación de las manzanas (Edland, 1995).

En un estudio de dos años, Landis y Haas (1992) encontraron mayor parasitismo de las larvas de *Ostrinia nubilalis* por el parasitoide *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae) en los bordes de cultivos de maíz que en el interior; en el segundo año, el parasitismo de *E. terebrans* en los bordes de las plantaciones de maíz adyacentes a áreas boscosas fue significativamente más alto que en las áreas no cercanas a áreas no boscosas o que en el interior de los cultivos. En Alemania el parasitismo del escarabajo de la colza fue de alrededor del 50% cerca del borde de todos los cultivos. Hacia el centro del cultivo disminuyó significativamente al 20% (Thies y Tschardtke, 1999). En sus estudios en Illinois, Mayse y Price (1978) encontraron que en campos de soja el número medio de insectos por superficie de hábitat, tanto de especies fitófagas como de especies de depredadores y de parasitoides, fue mayor en la orilla que en el centro del cultivo. La presencia de vegetación relativamente compleja en los bordes del cultivo fue un importante factor en tales tendencias.

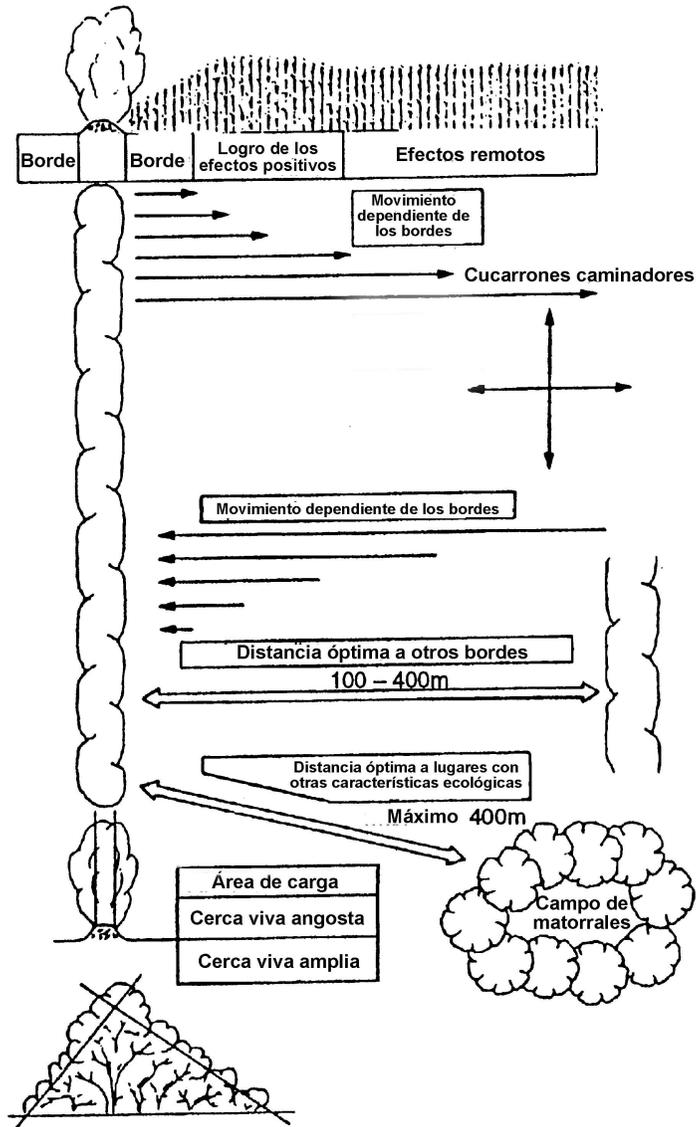
Los carábidos de Europa Central han sido estudiados por muchos investigadores, los cuales han concluido que importantes especies que viven en el suelo, depredadores de plagas de cultivos, utilizan los setos como refugio durante el desarrollo del cultivo y durante el invierno. Pollard (1968) argumenta que en muchas regiones escasamente forestadas la mayoría de la fauna de carábidos presentes en el cultivo depende en gran medida de los setos para su continua existencia en las áreas agrícolas. *Agonum dorsale* es un carábido que presenta migración estacional entre el cultivo y la vegetación del borde. Sotherton (1984) observó que diferentes depredadores Carabidae y Staphylinidae preferían distintos tipos de bordes del cultivo, pero los setos o los abrigos fueron más atractivos a la mayoría de los depredadores polífagos que las manchas o franjas de hierba. Wallin (1985), investigando la distribución espacial y temporal del Carabidae en cultivos de cereal y en hábitats adyacentes, sugirió que determinadas especies de carábidos parecían preferir los bordes del cultivo en diferentes etapas de su vida. Los bordes del cultivo sirven de importantes hábitats para el refugio en determinado momento de la temporada y funcionan de forma importante como lugares de hibernación para varias especies de carábidos. Más recientemente, Varchola y Dunn (1999) han demostrado de forma convincente que tanto la vegetación simple como compleja de ambos lados del camino que rodea los cultivos de maíz fueron importantes

para las comunidades de carábidos, especialmente antes del cierre del dosel de maizal. Al parecer, tales hábitats proporcionaron a los carábidos funciones y recursos necesarios, especialmente lugares de invernación y reproducción, que no están disponibles en cultivos relativamente desnudos. En la Rhineland (Alemania), Thiele (1977) observó que después de la recolección, el 5 de agosto, las capturas de *A. dorsale* en los bordes del cultivo aumentaron rápidamente durante agosto desde el valor mínimo inicial de Julio. Basado en diversos estudios sobre el movimiento de coleópteros de suelo y requerimientos de hábitat de los coleópteros, se han propuesto modelos conceptuales del movimiento de los coleópteros entre los bordes y los cultivo adyacentes (figura 32). Chiverton y Sotherton (1991) estudiaron los efectos de la exclusión del uso de herbicidas en los bordes de cultivos de cereal; llegaron a demostrar que estos bordes tienen gran abundancia de artrópodos que no son plagas y que proporcionan abundantes presas a los depredadores. Todos estos estudios previos sobre preferencia de hábitat de los carábidos y de abundancia relativa permitieron la investigación dirigida a conservar y aumentar las poblaciones de carábidos dentro y alrededor de los campos de cultivos anuales. Lo mismo se puede aplicar a otros artrópodos y LeSar y Unzicker (1978) han propuesto el establecimiento de franjas de gramíneas o leguminosas a lo largo de los márgenes del cultivo para favorecer la colonización de los campos de soja por arañas.

La proximidad de bordes de plantas forestales y setos que sirven como lugares de invernación tiene un efecto fundamental en la aparición y abundancia de coccinélidos en las áreas agrícolas. En Checoslovaquia, un huerto de manzanos rodeado de un bosque caducifolio tuvo diez veces mayor abundancia de *Coccinella quinquepunctata* debido a que el bosque cercano proporcionó un lugar de invernación para el coccinélido, que pasa el invierno hiberna en la hojarasca (Hodek, 1973). En Inglaterra, se han encontrado más altas poblaciones de coccinélidos en parcelas de frijoles rodeados de ortigas, en comparación con parcelas de frijoles rodeados de árboles y edificios (Burn, 1987).

Muchos otros autores han señalado que la presencia de presas u hospedadores alternativos, en las malas hierbas que crecen en los márgenes de los cultivos, incrementa el parasitismo y la depredación de plagas específicas dentro de los cultivos. Puesto que los ciclos de vida de muchos parasitoides y depredadores no están sincronizados con los de su presa/hospedero, algunos enemigos naturales tienen que depender de fuentes alternativas para mantener su presencia dentro de la comunidad. Esto puede ser especialmente importante cuando las poblaciones de las

FIGURA 32
 Modelo conceptual del movimiento de escarabajos Carabidae
 entre campos y bordes (Thiele, 1977)



especies plagas empiezan a escasear en el cultivo. La extensa implantación de aliso (*Alnus* spp.) en el sureste de Inglaterra ha permitido establecer un reservorio considerable del mírido depredador *Blepharidopterus angulatus*, que controla el ácaro *Panonychus ulmi*. En estos árboles, *B. angulatus* se alimenta de áfidos y cicadélidos; y cuando el número de estas presas disminuye en agosto, se trasladan a los huertos cercanos, controlando así las poblaciones de la araña roja (Solomon, 1981). El sauce en flor, *Salix caprea*, alberga a principios de abril altas poblaciones de los depredadores antocóridos *Anthocoris nemorum* y *A. nemoralis*. En este momento, los áfidos y *Psylla* de los manzanos están empezando a nacer, y los antocóridos pueden colonizar los huertos desde los sauces en respuesta al alto número de estos fitófagos. Aveling (1981) demostró que *A. nemorum* era un abundante depredador, que emigra a los huertos hortícolas desde poblaciones primaverales localizadas en árboles adyacentes y setos, especialmente desde ortigas infestadas con pulgones.

Diseño y manejo de los bordes

Klinger (1987) estableció franjas de *Sinapsis arvensis* y *Phacelia tanacetifolia* en los márgenes de cultivos de trigo y comprobó que, tanto en ellas como en el interior del cultivo, se alcanzaban densidades más altas de depredadores polífagos en comparación con parcelas de trigo sin franjas en los bordes. Asimismo, las densidades poblacionales de sírfidos adultos fueron más altas en las franjas que en el cultivo, probablemente porque las moscas buscaban alimento en *S. arvensis* y *P. tanacetifolia*. El impacto de diferentes grupos depredadores sobre las poblaciones de áfidos no fue cuantificado en este trabajo, aunque se encontraron menores densidades en el cultivo con franja vegetal en sus márgenes. Sengonca y Frings (1988) encontraron que los sírfidos adultos fueron más abundantes en parcelas de remolacha azucarera con franjas de *P. tanacetifolia* en sus márgenes, con respecto a los monocultivos de remolacha. El efecto de franjas de *Phacelia* también se ha estudiado en cultivos de calabacín, donde aumentó la cantidad de sírfidos y disminuyeron las poblaciones de áfidos. Speight (1983) cita un trabajo en el que se demuestra que franjas de eneldo y cilantro en cultivos de berenjena hicieron elevar la cantidad de depredadores (*Coleomegilla maculata* y *Chrysoperla carnea*), aumentar los índices de consumo de huevos y disminuir la supervivencia larval del escarabajo de la patata (*Leptinotarsa decemlineata*)

En muchos casos, las malas hierbas y otra vegetación natural alrededor de los campos de cultivo albergan presa/hospedadores alternativos

para los enemigos naturales, proporcionándoles recursos temporales para sobrepasar determinados períodos de los ciclos vitales de los insectos entomófagos y las plagas de cultivos. Un ejemplo clásico es el del parasitoide de huevos *Anagrus epos*, cuya efectividad para regular el cicadélido de la vid, *Erythroneura elegantula* aumenta claramente en viñedos situados cerca de las áreas invadidas por zarzamora (*Rubus* sp.). Esta planta hospeda a un cicadélido alternativo (*Dikrella cruentata*) que se desarrolla en sus hojas durante el invierno (Doutt y Nakata, 1973). Estudios recientes han demostrado que ciruelos plantados cerca de los viñedos también favorecen la acumulación de *Anagrus epos* al principio de la temporada. Los adultos, después de pasar el invierno en huevos del cicadélido del ciruelo como hospederos alternativos, se trasladaron en primavera a las viñas, proporcionando un buen control del cicadélido de la vid un mes antes que en las viñas no cercanas a los refugios de ciruelos (Murphy et al., 1996). Murphy et al. (1998) completaron una rigurosa evaluación de la efectividad de árboles de ciruela francesa para aumentar el control del cicadélido de la vid. Los resultados de este estudio indican que en viñas con refugios de ciruelos hay un nivel de parasitismo significativamente mayor que en viñas carentes de refugios. Los investigadores recomiendan que los árboles siempre deben ser plantados a contraviento de los viñedos, pero a parte de eso pueden ser manejados como un típico huerto comercial de ciruelos; ellos también sugieren que se planten tantos árboles como económicamente sea posible, puesto que cuanto más árboles haya, más productivo será el refugio.

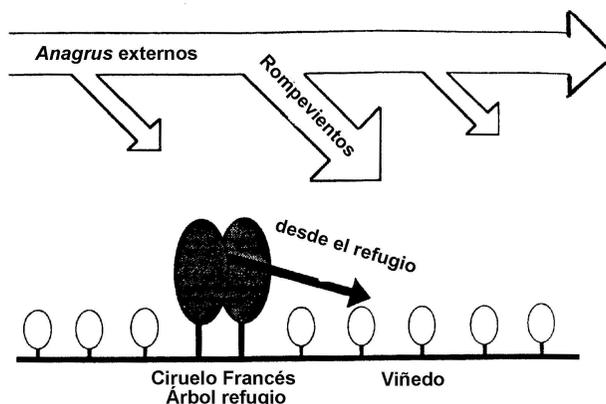
Mediante el muestreo de *Anagrus* marcados con rubidio, Corbett y Rosenheim (1996) encontraron que las poblaciones de *Anagrus* que colonizaron la viña desde fuentes externas exhibieron consistentemente un claro patrón espacial: escasa abundancia en la primera línea de cepas en la dirección a favor del viento respecto de los árboles de ciruela francesa; un gran incremento en la tercera línea de cepas en la dirección del viento; y una disminución gradual desde este máximo conforme aumenta distancia desde el refugio. Es probable que en este sistema esté produciéndose un efecto de rompevientos: los adultos de *Anagrus* que emergen de hábitats de hibernación externos al sistema viñedo-ciruela francesa van colonizando a una velocidad mayor que la media en la dirección del viento más cercana al refugio, como resultado de la turbulencia generada por los ciruelos. Los refugios de los ciruelos ejercen así dos impactos en la abundancia de *Anagrus* al inicio de la temporada: (1) contribuyendo directamente a que *Anagrus*

grus pueda invernar en el refugio, y (2) aumentando la velocidad de colonización por los *Anagrus* que han invernado en hábitats externos al sistema (figura 33). La cantidad de colonización adicional generada por el efecto rompeviento de los refugios depende de la proximidad y tamaño de los hábitats externos de invernación, puesto que *Anagrus* se debe dispersar en grandes cantidades por las corrientes de aire para que el efecto rompeviento cause mayor colonización. Así, los refugios que están cerca de hábitats ribereños generarán alta colonización, mientras que los refugios que están alejados muchos kilómetros pueden generar una imperceptible colonización inducida por el rompevientos.

A un nivel más regional, el único ejemplo que estudia la relación entre el paisaje, diversidad vegetal y plagas de insectos procede de un experimento de 20 años llevado a cabo cerca de Waco, Texas, desde 1929 a 1949 por la Agencia de Entomología y Cuarentena de Plantas en cooperación con el Servicio de Conservación de Suelos. Los entomólogos midieron los efectos de nuevos métodos de laboreo y conservación del suelo sobre poblaciones de insectos benéficos y plagas en el algodón

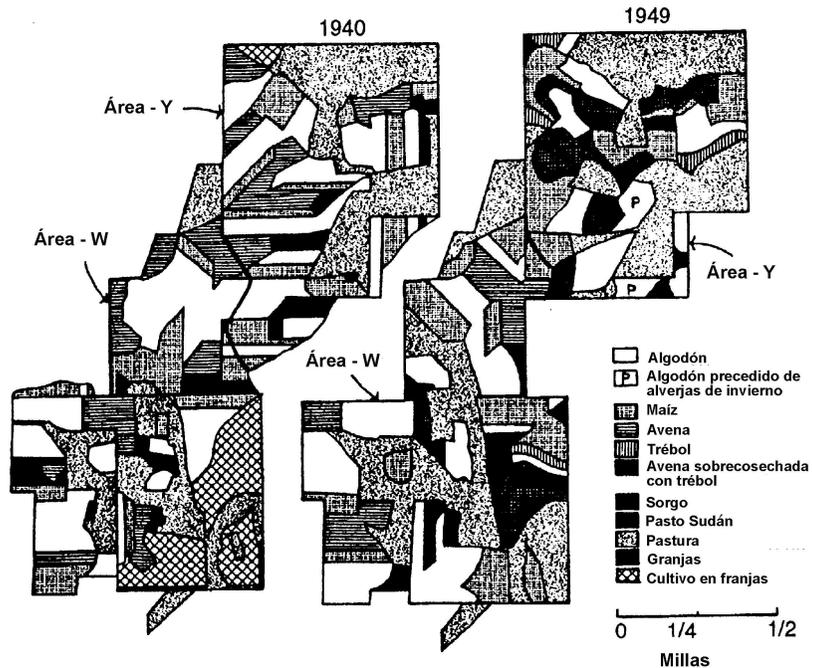
FIGURA 33

Fuentes hipotéticas de colonizadores tempranos de *Anagrus* en viñedos. *Anagrus* coloniza los viñedos desde el refugio del ciruelo francés. *Anagrus* también coloniza desde lugares externos durante el invierno. El efecto rompevientos generado por los ciruelos causa incremento de la colonización por *Anagrus* externos en dirección del viento desde los refugios (Corbett y Rosenheim, 1996)



(De Loach, 1970). Aproximadamente 600 acres de tierras agrícolas de la altiplanicie fueron divididos en dos áreas contiguas de 300 acres cada una, designadas Y y W (figura 34). En ambas zonas se continuaron las antiguas prácticas culturales mientras que se realizaban conteos de pretratamiento hasta 1942. A partir de este momento, en Y se iniciaron nuevos métodos de conservación, mientras que se mantuvieron las antiguas prácticas en W. El algodón ocupaba el mayor número de acres, seguido muy de cerca por el maíz. Hubo también una considerable superficie de avena y pastos y algo de sorgo; estos cultivos ocuparon cerca del 100% de la superficie agrícola. Debido a las nuevas prácticas, se sembraron varios acres de trébol, solos o cultivo mixto con avena, se agregaron algunas áreas de pasto, y se hicieron terrazas. Durante el experimento, no se usaron insecticidas en ningún cultivo de las dos

FIGURA 34
 Diversificación de un paisaje agrícola en Texas con el propósito de conservar
 suelos que condujo a mejorar el control natural de plagas del algodón
 (De Loach, 1970)



áreas, de forma que sólo se midiera el efecto de los métodos de cultivo. Las nuevas prácticas de conservación resultaron en menores niveles de población de las plagas del algodón y una reducción del porcentaje de botones y cápsulas de algodón con daños. Aunque no se hizo ningún intento de aclarar los mecanismos que explicaran tales reducciones, se asume que los enemigos naturales fueron especialmente favorecidos por los nuevos diseños del paisaje, resultando así en un aumento de la mortalidad de las especies plagas.

Una investigación más reciente, realizada a mediados de los noventa, sugiere que en los cultivos agrícolas la diversidad de los parasitoides y la intensidad del parasitismo es generalmente mayor en los márgenes del cultivo donde las plantas están contiguas a comunidades vegetales de sucesión tardía, con respecto al interior del cultivo o a los márgenes que delimitan cultivo-cultivo o cultivo-plantas de sucesión temprana. Asimismo, a una escala espacial grande, la diversidad de parasitoides y la intensidad de parasitismo deberían ser mayores en los paisajes agrícolas incluidos en una matriz de comunidades de plantas de sucesión tardía (campos abandonados, setos, arboledas) que en paisajes agrícolas simples compuestos principalmente de cultivos. Por tanto, tanto en pequeña escala dentro del cultivo como a gran escala entre cultivos, una estructura paisajística altamente diversa puede proporcionar el mayor potencial para el control biológico de los fitófagos por sus enemigos naturales.

Para determinar la influencia de la diversidad del conjunto del paisaje sobre las comunidades de parasitoides del noctuido *Pseudaletia unipunctata*, Marino y Landis (1996) compararon campos de maíz de tamaño pequeño incrustados en un paisaje de abundantes setos y arboledas, con un ecosistema simple de campos de cultivo de gran tamaño incrustados en un paisaje con pocos setos y arboledas. Estos autores encontraron que el nivel de parasitismo fue mayor en el paisaje complejo. Los parasitoides más abundantes de *P. unipunctata* fueron *Meteorus* y la explicación estuvo en la presencia en el paisaje complejo de hospederos alternativos para estos parasitoides. En un estudio en el norte de Alemania, Thies y Tschardtke (1999) encontraron que la simplicidad estructural de paisajes agrícolas estuvo correlacionada con mayores niveles de daños causados por el escarabajo de la colza (*Meligethes aeneus*) y con bajos porcentajes de mortalidad larval causada por tres parasitoides ichneumonidos.

Estos estudios dieron crédito a nuevos enfoques que destacan la importancia del paisaje como un nivel de organización de procesos tales como la dispersión de las plantas, el movimiento de artrópodos y el flujo de nutrientes (Paoletti et al., 1989). Puesto que la agricul-

tura es una fuerza principal que configura la dinámica y estructura del paisaje, es útil estudiar las relaciones entre artrópodos y patrones de vegetación al nivel ecológico de paisaje, especialmente en regiones dominadas por monocultivos a gran escala, que representan paisajes muy fragmentados. Se ha expresado mucha preocupación respecto a los efectos de estos paisajes fragmentados en la supervivencia de una variedad de entomofauna beneficiosa. Cuanto más fragmentados sean los hábitats, las especies que requieran áreas adecuadas relativamente extensas tendrán grandes dificultades para sobrevivir en los fragmentos cada vez más pequeños; en ellos las poblaciones pueden llegar a extinguirse y posiblemente no volver a aparecer nunca más. Un reto clave es evitar estos efectos mediante la diversificación agrícola.

Caso 1: Intercambio de artrópodos entre huertos de manzanos y bosques adyacentes

En el norte de California, los huertos de manzanos están distribuidos entre una matriz de vegetación natural que proporciona abundantes oportunidades para estudiar la colonización de artrópodos y de intercambio de artrópodos entre hábitats. Altieri y Schmidt (1986a) realizaron estudios comparativos de la ecología de las comunidades de artrópodos en cuatro huertos de manzanos de secano, ecológicamente diferentes: (1) un huerto «abandonado» sin ser alterado o modificado durante veinticinco años, (2) dos huertos ecológicos (sin tratamientos con insecticidas químicos de síntesis), uno libre de malas hierbas y el otro con cubierta vegetal de una mezcla gramíneas-leguminosas, y (3) un huerto «comercial» (libre de malas hierbas y con fertilización química y tratamientos insecticidas). Estos huertos ecológicamente diferentes constituyen un «continuum ecológico». En el huerto abandonado, se desarrollaron interacciones estables entre los artrópodos y la vegetación local, probablemente debido a que no habían sido alterados. En el huerto comercial, los insumos de alta energía sustituyeron a algunas interacciones planta-insecto. El huerto ecológico combina características de ambos sistemas. Todos los huertos tienen al menos una franja en su perímetro con comunidades estratificadas de vegetación espontánea.

Colonización de los huertos

En la figura 35 se muestra la magnitud del intercambio de depredadores e himenópteros parásitos entre los huertos y las franjas de vegetación silvestre. A excepción de los Syrphidae, en los huertos ecológicos se

trasladaron desde la franja vegetal considerablemente mayor cantidad de individuos que en el huerto químicamente tratado. Poco intercambio hubo entre el huerto abandonado y el arbolado. La figura 36 expresa la dinámica temporal de colonización de Coccinelidae desde setos hacia los huertos ecológicos y hacia el huerto comercial. Las muestras tomadas con aspirador D-vac en arbustos y estrato herbáceo revelaron que los bordes de los huertos ecológicos contenían considerablemente mayor cantidad de enemigos naturales que los del huerto comercial. Al inicio de la temporada, una mayor cantidad de áfidos invadió el huerto químicamente tratado que los ecológicos y el abandonado.

Depredadores que viven en el suelo

Las especies de hormigas recogidas en los bordes del huerto comercialmente manejado también se encontraron en el interior del cultivo, sugiriendo que parte de las comunidades de hormigas que viven en las franjas de vegetación espontánea colonizaron el huerto. La com-

FIGURA 35
 Número promedio estacional de enemigos naturales (Hym= Himenóptera parasitoides, Syr= Syrphidae adultos, Pip= Pipinulidae, y Can= Cantharidae) capturados en trampas malaise en la interfase de huertas de manzano (A=abandonado, O= orgánico, y S= con pesticidas) y los bordes con vegetación silvestre en el norte de California (Altieri y Schmidt, 1986b)

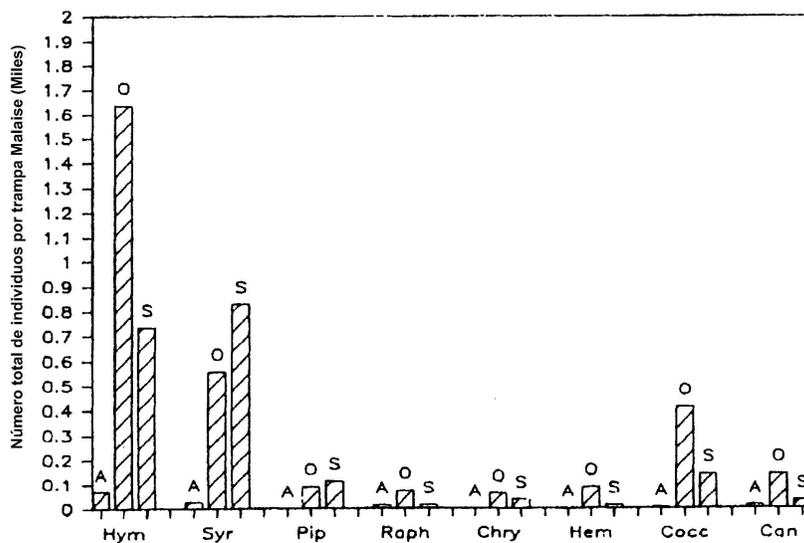
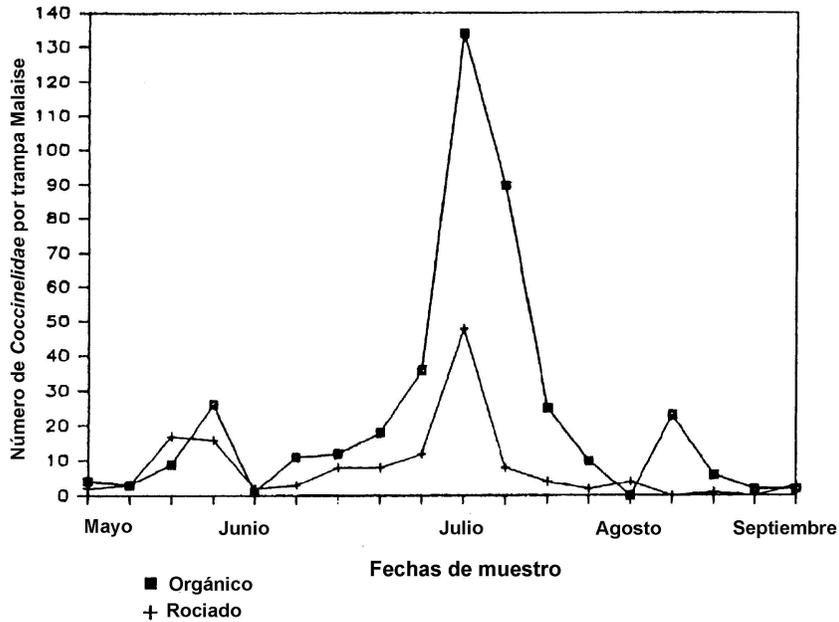


FIGURA 36
 Número promedio de adultos *Coccinellidae* capturados en trampas malaise
 puestas en la interfase de bosques y huertos de manzano asperjados
 con pesticidas y orgánicos (Altieri y Schmidt, 1986b)

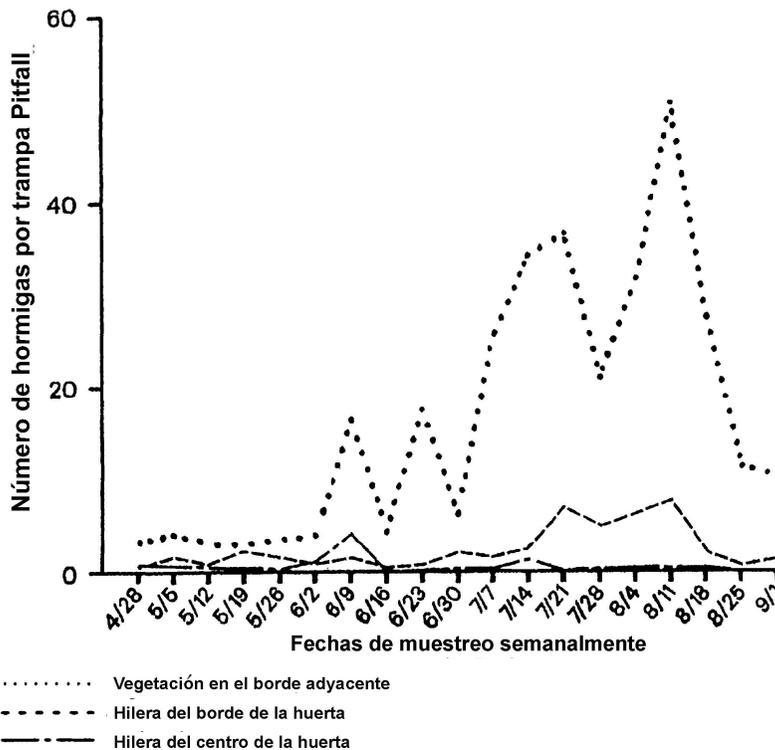


paración de la abundancia media de hormigas entre los bordes y las líneas exteriores y centrales de árboles revelaron importantes diferencias entre sitios. Durante la temporada, se capturaron más hormigas en las líneas centrales y exteriores libres de vegetación (figura 37). La abundancia fue declinando gradualmente desde los bordes hacia el centro de los huertos. En el huerto abandonado, sin embargo, las especies y patrones de abundancia de las hormigas desde los bordes al centro fueron relativamente uniformes a partir de mayo. Estas tendencias se pueden explicar por la semejanza estructural de las zonas central y exterior de los huertos. La complejidad botánica en el centro de un sistema abandonado es similar a la de los bordes, a diferencia del centro de los sistemas libres de malas hierbas que carecen de la diversidad de gramíneas y otras hierbas características de los bordes.

En la vegetación espontánea de los bordes de los huertos libres de malas hierbas se encontraron mayor cantidad de hormigas que en el huerto abandonado. En los bordes de éste, las hormigas fueron más abundantes a principio de la temporada, para ir declinando hasta llegar a estabilizarse. Por el contrario, las capturas en los bordes del huerto comercial, fueron aumentando gradualmente y, a partir de julio, sobrepasaron a los niveles de abundancia de los bordes de los huertos ecológicos.

Las capturas de arañas fueron significativamente mayores en los bordes del huerto abandonado que en los bordes de huertos ecológicos o en el comercial. Desde el 15 de mayo hasta el 15 de julio, en los bordes de los huertos ecológicos se capturaron mayor cantidad de arañas

FIGURA 37
Número promedio de hormigas capturadas en trampas pitfall puestas en el centro y en el borde de un huerto orgánico de manzano, y el límite del huerto con la vegetación adyacente (Altieri y Schmidt, 1986b)



que en los bordes del huerto comercial. Los Carabidae se comportaron de forma diferente que las hormigas y arañas. Las capturas en trampas de gravedad fueron mayores en las líneas centrales y exteriores de los manzanos que en los bordes. Esto parece ser un patrón normal, puesto que muchos Carabidae (p.ej., *Agonum dorsale*) muestran migraciones estacionales entre el cultivo y los bordes.

Presión de depredación

La presión de depredación (principalmente por hormigas), medida como el nivel de eliminación de larvas de la polilla de la patata (*Phthorimaea operculella*) colocadas en el suelo del huerto, fue mayor en el centro del huerto abandonado, seguido por los ecológicos y por el manejado comercialmente (tabla 16). En el centro del huerto eco-

TABLA 16
REMOCIÓN DE LARVAS DEL GUSANO DE LA PAPA *PHTHORIMAEA OPERCULELLA* (PUESTAS SOBRE EL SUELO), Y DE LOS HUEVOS DE LA POLILLA MEDITERRÁNEA DE LA HARINA *ANAGASTA KUEHNIELLA* (PUESTOS EN LOS ÁRBOLES), POR DEPREDADORES EN EL CENTRO Y LAS ORILLAS DE VARIAS HUERTAS DE MANZANO EN EL NORTE DE CALIFORNIA (ALTIERI Y SCHMIDT, 1986B)

Sistema de huerta	% de huevos removidos ¹	% larvas removidas ²
Convencional		
Centro	21,0 ± 5,2	17,0 ± 6,2
Frontera	26,0 ± 8,0	
Borde	33,0 ± 10,2	32,7 ± 7,6
Orgánico		
Centro	25,0 ± 8,2	61,5 ± 12,3
Frontera	34,1 ± 12,1	
Borde	43,1 ± 10,2	70,5 ± 13,9
Abandonado		
Centro	38,0 ± 9,2	86,9 ± 14,5
Frontera	42,0 ± 10,7	
Borde	36,0 ± 4,2	86,4 ± 15,2

¹ Presión de depredación en los huevos (fue estimada en cuatro ocasiones colocando 25 tarjetas de papel del 8,5 x 11,9 cm (con 50 huevos de polilla cada una) de las ramas de una de cada cinco árboles en el centro, el límite y el borde de cada huerta.

² Media de las tres fechas de muestreo. Los datos de remoción de larvas fueron obtenidos colocando en la tierra 40 tarjetas de 22 x 22 cm (20 en el centro y 20 en la orilla) cada uno contenía 20 larvas de cuarto instar pegadas. La presión de depredación fue medida determinando el número de larvas removidas en un período de 18 horas.

lógico con malas hierbas, la depredación fue mayor que en el huerto limpio de malas hierbas. En ambos huertos ecológicos fueron eliminadas significativamente mayor número de larvas en los bordes que en el centro. Los niveles de depredación, sin embargo, fueron similares en la vegetación espontánea de los bordes y en el centro del huerto ecológico con malas hierbas y del abandonado. Las labores y el tratamiento insecticida probablemente alteraron las comunidades de hormigas en los centros del huerto comercial, confinando a los bordes la actividad de búsqueda de las hormigas.

La depredación de huevos de *Anagasta kuehniella*, colocados artificialmente en los árboles, fue consistentemente mayor en los bordes que en los árboles centrales o exteriores de los huertos libres de malas hierbas. No se detectaron diferencias de depredación entre los bordes y el centro del sistema abandonado. En el centro de los huertos se observó un gradiente en la presión de depredación, disminuyendo desde el huerto abandonado hasta el comercial.

Modificación de la vegetación en los bordes de los cultivos

Como se deduce de los estudios anteriores, el potencial de los enemigos naturales para la regulación de las poblaciones de fitófagos está relacionado con nuestra capacidad para ejercer algún grado de control sobre los hábitats que circundan los cultivos. ¿Se podría modificar las interacciones fitófago-depredador de un agroecosistema cambiando la composición vegetal u otras características de los bordes y hábitats que lo rodean? Trabajos realizados en Inglaterra en los últimos años nos proporcionan información clave sobre el manejo de los bordes del cultivo para incrementar la abundancia y eficiencia de los enemigos naturales.

Una estrategia desarrollada por la Fundación para la Conservación de la Caza del Reino Unido (UK Game Conservancy Trust) e investigadores de la Universidad de Southampton consiste en reducir la superficie del cultivo para crear nuevos refugio de invernación, para los depredadores. Mediante cuidadosa labranza, se sembraron franjas con gramíneas, tales como *Lolium*, *Dactylis*, *Agrostis* y *Holcus*. La simple eliminación de aplicaciones herbicidas durante las operaciones normales del cultivo de cereal (además de la creación de las franjas de vegetación contiguas) proporcionó centenares de metros de refugio nuevos en los bordes del cultivo. Se utilizaron campos de cultivo pequeños (alrededor de 10 ha) y grandes (alrededor de 40 ha) y, además, se crearon

bandas de vegetación que alcanzaban el centro del cultivo. En este tipo de bandas se pueden también sembrar plantas portadoras de polen y néctar para atraer a Hymenoptera y Syrphidae.

Los trabajadores de la Fundación diseñaron unos sencillos «minisetos» que pueden ser colocados en los márgenes del cultivo, ocupando una anchura similar a una alambrada. Estos minisetos pueden ser tan simples como una franja estrecha elevada que se siembra con una vegetación adecuada. Las gramíneas *Dactylis glomerata* y *Holcus lanatus* parecen plantas particularmente adecuadas para los escarabajos, pero también hay una amplia gama de angiospermas que pueden servir como fuente de alimento para otros enemigos naturales. Un posterior desarrollo son las denominadas «franjas para la conservación de depredadores» que se disponen paralelas a las líneas de cultivo (estas bandas son de 0,4 m de altura, 1,5 m de anchura y 300-400 m de longitud) y pueden ser colocadas a intervalos atravesando el cultivo para favorecer las poblaciones de enemigos naturales en toda la superficie cultivada. (Thomas y Wratten, 1990). Estas franjas pueden ser creadas de nuevo cada año si el agricultor desea cambiar la dirección de la labranza. Esta investigación demostró que en dos años se consiguieron altas densidades de depredadores (1500 depredadores/m², aproximadamente). La evaluación económica puso de manifiesto que el beneficio del aumento de la eficiencia depredadora podría compensar con creces los costes de la mano de obra y unas pérdidas esperadas del 0,5% en el rendimiento de la cosecha, que en conjunto son menores que las pérdidas de alrededor del 5% causadas por áfidos o el coste del tratamiento insecticida equivalente al 2,5% del rendimiento del cultivo. Resultados de investigaciones realizadas por Chiverton (1989) en Suecia demostraron que las mayores densidades de depredadores de pulgones de los cereales (carábidos como *Bembidion lampros*, estafilínidos del género *Tachyporus* y varias especies de arañas linifidos) invernaban en las franjas de pasto, tan sólo un año después de su establecimiento.

Como se ha sugerido por estudios en el Norte de Florida, la composición de las comunidades de malas hierbas de tierras no cultivadas que rodean al cultivo puede ser modificada arando la tierra varias veces al año (Altieri y Whitcomb, 1979a). Incrementando experimentalmente determinadas malas hierbas se encontró un aumento de la diversidad y cantidad de insectos fitófagos y depredadores asociados a ellas. Los coccinélidos fueron más abundantes en parcelas aradas en diciembre, pues este tratamiento favoreció la abundancia de solidago (*Solidago* sp.) y epazote (*Chenopodium ambrosioides*), que a su vez aportaron alimento (áfidos y otros fitófagos) y hábitat adecuados para los coccinélidos y

otros depredadores (figura 38). Así pues, en este caso, la manejo de un determinado depredador que coloniza los campos de maíz dependió del tipo y abundancia de la vegetación presente alrededor del cultivo, la cual es influida por el momento del laboreo.

Caso 2: Corredores biológicos en viñas

Como ya se ha mencionado, Kido et al. (1981) indicaron que los ciruelos (*Prunus domestica*) contiguos a las viñas podrían también servir como lugares de invernación para el himenóptero parásito *A. epos* y Murphy et al. (1996) detectaron un mayor parasitismo de cicadélidos en viñas con ciruelos adyacentes que en viñas sin este refugio. Sin embargo, Corbett y Rossenheim (1996) determinaron que el efecto del refugio de ciruelos estuvo limitado a unas pocas líneas de cultivo en la dirección del viento y que *A. epos* fue disminuyendo gradualmente con el incremento de la distancia desde el refugio. Estos resultados suponen una importante limitación al uso de los ciruelos, puesto que la colonización de las uvas por *A. epos* está limitada a las zonas más exteriores del cultivo, dejando las líneas centrales de las viñas sin la protección del control biológico.

Para superar esta limitación, Nicholls et al. (2000) probaron si el establecimiento de un corredor vegetal estimularía el movimiento de los insectos benéficos más allá de su «área normal de influencia» de áreas adyacentes o refugios. El estudio se llevó a cabo en el Norte de California, entre 1996 y 1997, en dos viñas contiguas rodeadas en la parte norte por vegetación forestal de ribera; la principal diferencia entre las dos viñas es que la viña A fue penetrada y cortada por un corredor vegetal, de 5 m de anchura y 300 m de longitud, compuesto de 65 especies de angiospermas, mientras que la viña B no tuvo corredor.

En ambos años, en la viña A los adultos de cicadélidos mostraron un claro gradiente de densidad, alcanzando los niveles más bajos en las líneas de vid cercanas al corredor y a la vegetación forestal e incrementando su número hacia el centro del cultivo, alejándose de la vegetación adyacente. La mayor concentración de cicadélidos se dio después de las primeras 20 o 25 líneas (30 a 40 m) a partir del corredor y siguiendo la dirección del viento. Este gradiente no se detectó en la viña B, donde la ausencia del corredor resultó en una pauta uniforme de dispersión de los cicadélidos (figuras 39 y 40). De forma similar se comportaron las poblaciones de ninfas, alcanzando su mayor número en las líneas centrales de la viña A en los dos años.

FIGURA 38
 Red trófica formada por las principales especies de artrópodos asociadas con (*Solidago altissima*) en el norte de la Florida
 (Altieri y Whitcomb, 1979)

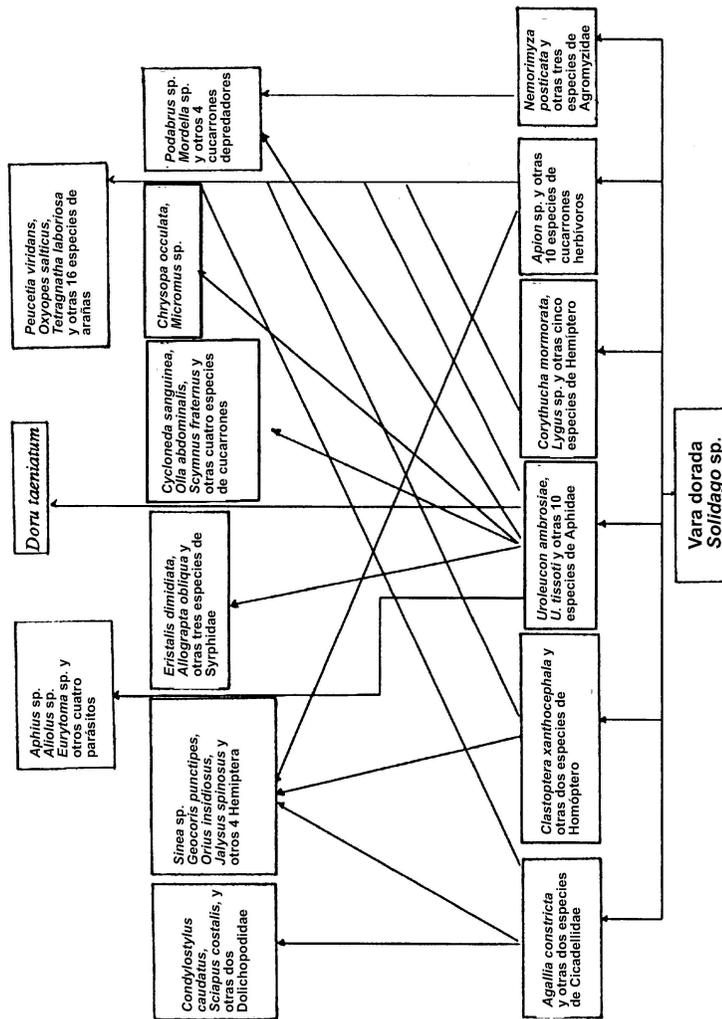


FIGURA 39

Patrones estacionales (números por trampa pegajosa amarilla) de chupadores adultos *E. elegantula* en el bloque A, influenciado por la presencia del corredor (P < 0.05; Mann-Whitney U-test) (Hopland, California. 1997)

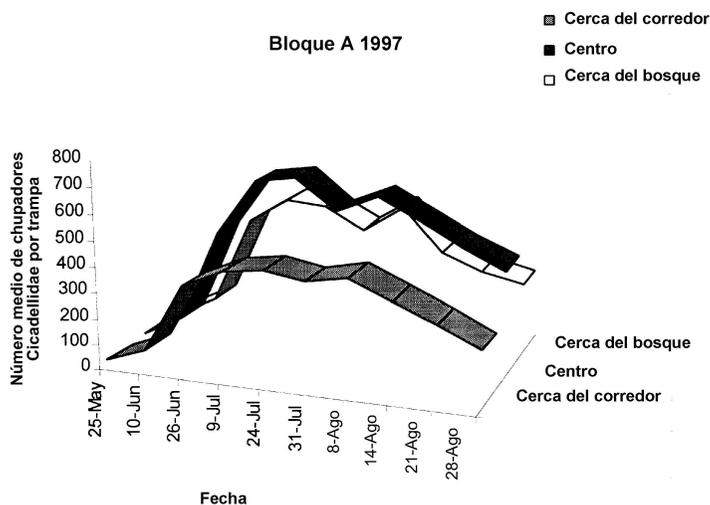
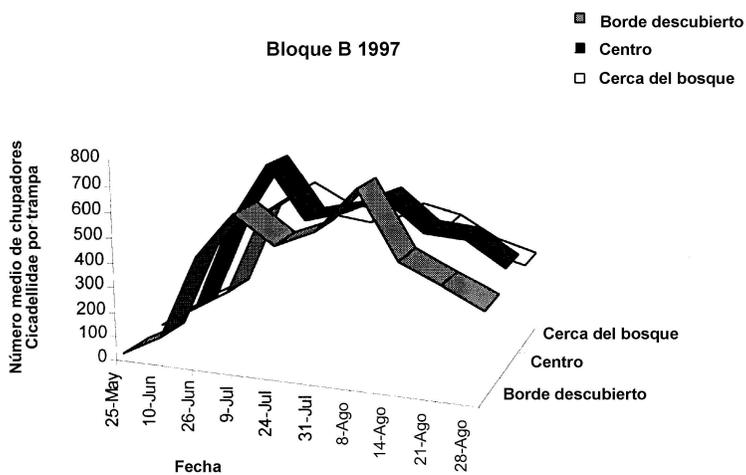


FIGURA 40

Patrones estacionales (números por trampa pegajosa amarilla) de chupadores adultos *E. elegantula* en el bloque B, sin la presencia de corredor pero con un bosque adyacente (P < 0.05; Mann-Whitney U-test) (Hopland, California. 1997, Nicholls et al., 2001)



Los depredadores generalistas de las familias Coccinellidae, Chrysopidae, Nabidae y Syrphidae presentaren un gradiente de densidad poblacional en la viña A, lo que indica que la abundancia y distribución espacial de estos insectos fueron influidas por la presencia del corredor que encauzó la dispersión de los insectos hacia las cepas adyacentes (figuras 41 y 42). La distribución de los depredadores fue más homogénea (pero su abundancia total fue menor) en la viña B, de forma que los datos de capturas de depredadores no mostraron diferencias en el patrón espacial entre las líneas exteriores y las centrales.

Los adultos del parasitoide *Anagrus epos* colonizaron las viñas desde el corredor y zonas forestales. Desde final de julio y durante todo el mes agosto, en ambos años, las mayores densidades se dieron en las líneas centrales del cultivo, donde los cicadélidos eran más abundantes. Siguiendo el patrón de abundancia de los cicadélidos, los adultos de *Anagrus* no mostraron la respuesta de distribución exhibida por los depredadores. Por esta razón, estos investigadores concluyeron que el aumento de los depredadores cerca del corredor vegetal explicaba las más bajas poblaciones de cicadélidos y trips en las primeras 25 líneas. Dicho impacto favorable de los depredadores puede ser aceptado, puesto que se capturaron menos adultos y ninfas de cicadélidos y trips cerca del corredor que en medio de la viña. Durante toda la temporada, en la viña A fue mayor la abundancia total de predadores que en la viña B (figura 43). El corredor proporcionó un constante aporte de alimento alternativo para los depredadores, evitando eficazmente una estricta dependencia de los depredadores por los fitófagos de la vid y evitando la colonización tardía de las viñas. Este complejo de depredadores circuló continuamente en los intersticios de la viña estableciendo un conjunto de interacciones tróficas que condujo a un menor número de cicadélidos y trips en las líneas exteriores de la viña.

Resultados de este estudio sugieren también que la creación de corredores a través de las viñas puede servir como una estrategia principal que permita a los enemigos naturales emerger desde la vegetación forestal de ribera para dispersarse sobre grandes áreas de otros sistemas de monocultivo. Tales corredores vegetales deben de estar constituidos por especies localmente adaptadas y con períodos de floración secuenciales, que atraigan y alberguen a una abundante diversidad de depredadores y parasitoides y que incrementen la biodiversidad. Así, estos corredores o franjas podrían enlazar varios cultivos y vegetación forestal, creando una red que permitiera a muchas especies de insectos benéficos dispersarse a través de regiones agrícolas completas más allá de los límites de la finca (Baudry, 1984).

FIGURA 41

Patrones estacionales de depredadores capturados (número por trampa pegajosa amarilla) en el bloque A, influenciado por la presencia de bosque lindante y del corredor ($P < 0.05$; Mann-Whitney U-test) (Hopland, California. 1997, Nicholls et al., 2001)

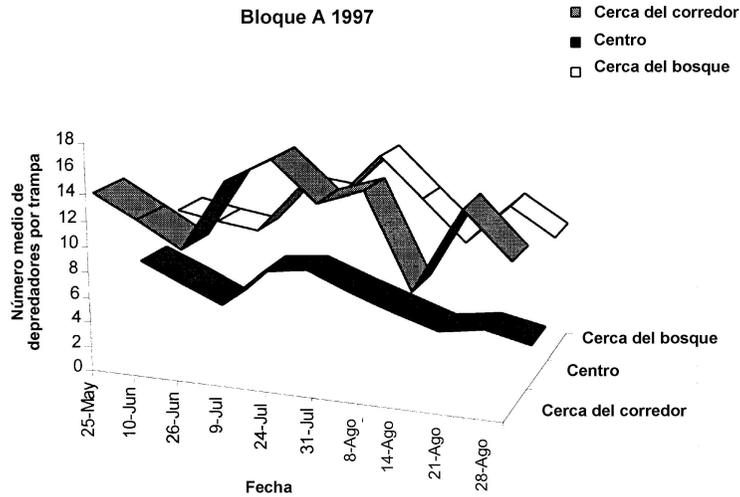


FIGURA 42

Patrones estacionales de depredadores capturados (número por trampa pegajosa amarilla) en el bloque B, sin la presencia de corredor pero con un bosque adyacente ($P < 0.05$; Mann-Whitney U-test) (Hopland, California. 1997, Nicholls et al., 2001)

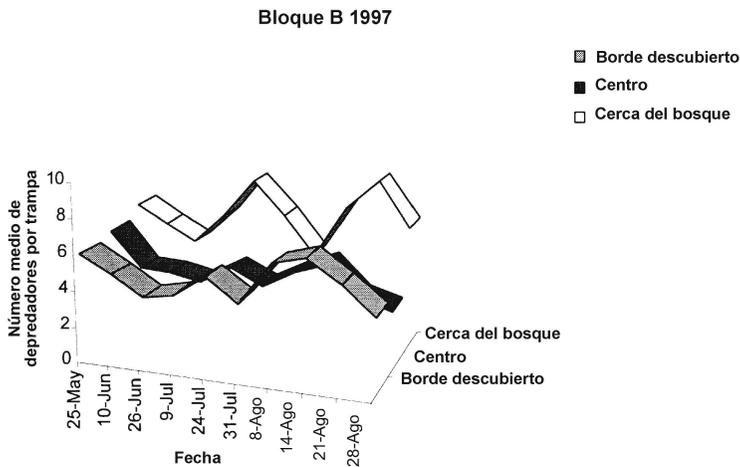
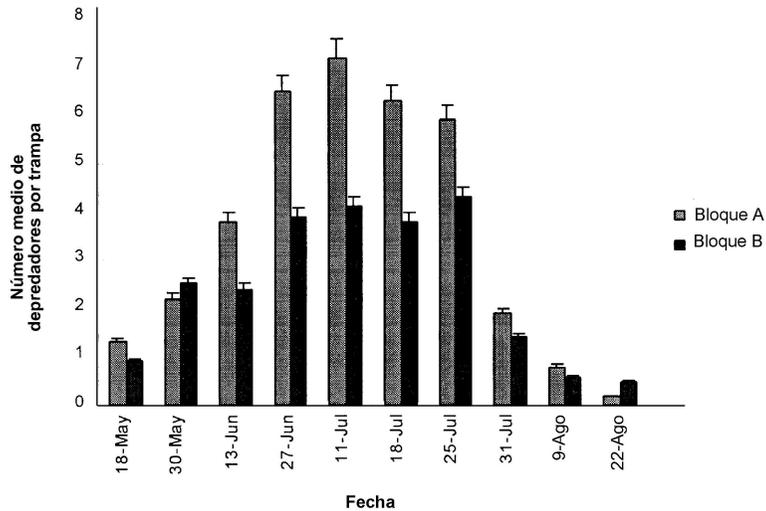


FIGURA 43
Comparación de la abundancia de depredadores generalistas
(número por trampa pegajosa amarilla) entre el bloque A (con corredor)
y el bloque B (sin corredor) ($P < 0.05$, Wilcoxon's signed rank test)
(Hopland, California, 1996, Nicholls et al., 2001)



Caso 3: Manejo de franjas vegetales para aumentar depredadores

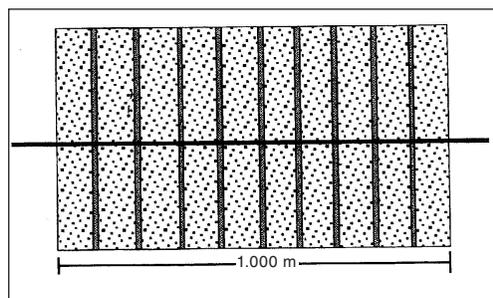
En Suiza, como una forma de favorecer la abundancia de depredadores en cereales, se utilizaron bordes en forma de franjas sucesivas en el campo del cultivo. Una parcela de 8 ha de cereal de invierno fue atravesada por cinco franjas anchas que dejaban espacios de 12, 24 y 36 m entre las franjas (Lys y Nentwig, 1972). Los niveles de recapturas fue significativamente mayor (lo que indica mayor actividad depredadora) en la parcela con las franjas que en la parcela testigo, especialmente en el caso de carábidos, tales como *Poecilus cupreus*, *Carabus granulatus* y *Pterostichus melanarius*. Varias observaciones llevaron a la conclusión de que esta mayor actividad se debió generalmente a una prolongación del período reproductivo en el área con franjas vegetales.

Además del marcado incremento en actividad y densidad, se observó también un fuerte aumento de la diversidad de coleópteros de suelo, sobre todo en el primer año. La estructura vegetal de los campos de

cereales fue enriquecida con el uso de franjas de vegetación. Después de tres años de investigación, los autores concluyeron que las franjas no sólo ofrecen una mayor disponibilidad de alimento, sino también sitios de invernación más adecuados. Además, estas franjas proporcionan refugios durante alteraciones agrícolas o condiciones climáticas desfavorables, tales como sequía. Las franjas vegetales aumentan la probabilidad de supervivencia a muchas especies de carábidos en ecosistemas arables, contrarrestando así la tendencia a la simplificación favorecida por los monocultivos. Nentwig (1998) encontró efectos similares con franjas de 3 a 9 m de anchura sembradas de malas hierbas, separando así grandes campos de cultivo en pequeñas áreas de manera que la distancia entre franjas no excedía de 50 a 100 m. La planta preferida que se usó en las franjas, dentro y alrededor de los cultivos, fue *Phacelia tanacetifolia* (Holland y Thomas. 1996).

Tras la revisión de estos estudios, Corbett y Plant (1993) expusieron la necesidad de desarrollar un modelo para evaluar y predecir la respuesta de los enemigos naturales a las estructuras vegetativas en los ecosistemas. En un campo hipotético con franjas de 10 m de anchura intercaladas a intervalos de 100 m (figura 44) se asume que estas franjas son solamente utilizadas como refugio para la invernación por tres especies de enemigos naturales: (1) un ácaro depredador que tiene muy poca movilidad (un coeficiente de difusión de 1 m²/día); (2) un coccinélido depredador con moderada movilidad (10 m²/día); y (3)

FIGURA 44
Diagrama de un agroecosistema diversificado hipotético.
Las franjas entre los cultivos están puestas cada 100 m.
El modelo predice la abundancia de enemigos naturales a lo largo de un transecto a través del campo (Corbett, 1998)

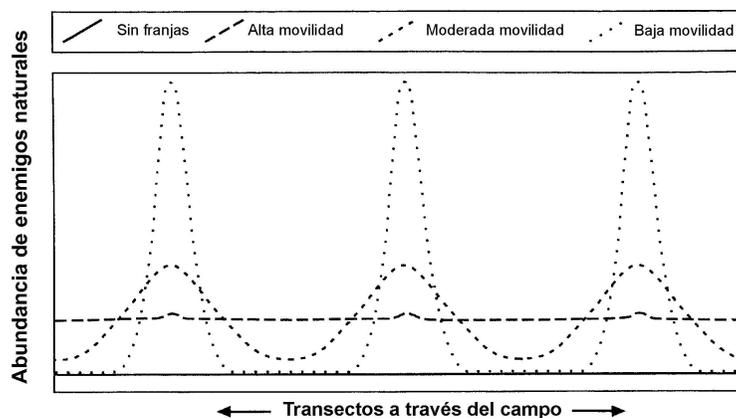


un parasitoide de gran movilidad ($100 \text{ m}^2/\text{día}$). Una vez germinado el cultivo, las franjas no proporcionan mayores recursos que el cultivo, ni aportan un hábitat físico más favorable. La movilidad (p.ej., la probabilidad de trasladarse en un período de tiempo dado) es, por tanto, la misma en las franjas que en el cultivo. Los enemigos naturales invernan en las franjas a una densidad de $10 \text{ individuos}/\text{m}^2$.

De acuerdo al modelo, los patrones espaciales de abundancia para los tres enemigos naturales se ilustran en la figura 45. El modelo predice que los enemigos naturales se dispersarán desde las franjas, aumentando su abundancia en el cultivo con respecto a la que tendrían en un monocultivo. Sin embargo, la distancia hasta la cual se ven favorecidos cada uno de los enemigos naturales varía considerablemente. Para el ácaro depredador, el aumento se limita a la región inmediatamente adyacente a las franjas, con elevado gradiente de disminución de la densidad con el incremento de la distancia. Por otro lado, el parasitoide es favorecido en todo el cultivo sin que haya patrón espacial que sugiera que las franjas influyen en su abundancia. Como consecuencia, los enemigos naturales con baja movilidad no aumentan en abundancia más allá de 20 m desde las franjas, mientras que los de mayor movilidad son favorecidos cuatro veces más.

FIGURA 45

Patrón espacial predicho por un modelo para un campo con franjas entre los cultivos que sirven solamente como refugio de invierno. El pico de abundancia ocurre en la franja entre los cultivos. Se muestran patrones para enemigos naturales hipotéticos con tres movilidades diferentes: baja ($1 \text{ m}^2/\text{día}$), moderada ($10 \text{ m}^2/\text{día}$), y alta ($100 \text{ m}^2/\text{día}$) (Corbett, 1998)

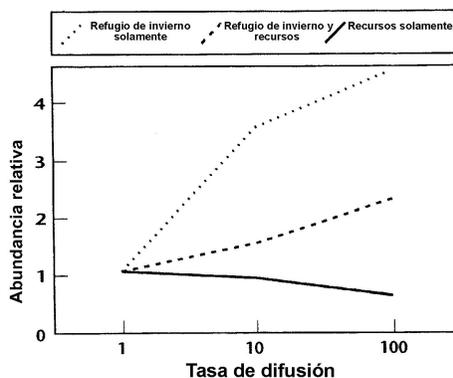


Corbett y Plant (1993) propusieron un segundo escenario usando el mismo campo y los mismo enemigos naturales. En este caso, las zonas intercaladas de vegetación no sirven como refugios de invernación: los enemigos naturales deben colonizar el ecosistema desde fuentes externas. Las franjas, sin embargo, proporcionan más recursos que el cultivo. Por tanto, la probabilidad de trasladarse en un período de tiempo dado es menor en las franjas que en el cultivo. Se asume que los recursos ofrecidos por las franjas son, en algún grado, «sustituibles» por otros del cultivo. Estos recursos podrían ser: (1) presas u hospederos alternativos (recursos «suplementarios»); o (2) recursos de plantas con flor, que son imperfectos sustitutos del hospederos pero que, cuando están disponibles, benefician al enemigo natural (recursos «complementarios»).

El modelo predice que la movilidad de los enemigos naturales podría influir considerablemente en el aumento observado por la mayor diversidad (figura 46). La abundancia de los enemigos naturales muy

FIGURA 46

Efectos de la movilidad en la abundancia de enemigos naturales en cultivos de un agroecosistema diversificado. La «Abundancia relativa» es la tasa de abundancia de enemigos naturales predicha para un sistema diversificado en relación a la predicha para un monocultivo. La abundancia relativa es calculada solamente para las plantas del cultivo ubicadas a más de 20 m de la franja. El efecto de la diversificación se muestra para tres situaciones diferentes: donde la franja dentro del cultivo actúa solamente como un refugio de invierno; donde provee fuente de alimento adicional pero no sitios de refugio, y donde provee ambos (Corbett, 1998)



móviles sería poco favorecida cuando las parcelas de cultivo son de 50 m de anchura, debido a que los depredadores se dispersan entre todas las parcelas dentro del campo de experimentación. La abundancia aumenta con el tamaño de la parcela, ya que conforme las franjas están más distantes su efecto llega a ser más notorio. Sin embargo, hasta en parcelas de 200 m no se detecta el efecto favorecedor que podría ocurrir en un cultivo diversificado a escala comercial. Para enemigos naturales menos móviles, la mejora de abundancia se observa cuando las parcelas son pequeñas, pero el efecto disminuye con el incremento del tamaño de la parcela. Esto es debido a que dicho depredadores son favorecidos solamente en las áreas contiguas a las franjas.

El modelo también predice que la abundancia de los tres enemigos naturales es mayor en las franjas que en el cultivo. Esta acumulación de enemigos naturales en las franjas es debido a la menor tendencia para el movimiento en ellas, lo que da como resultado que las franjas actúen como un sumidero de enemigos naturales. Los parasitoides presentan en el cultivo una densidad espacialmente uniforme y es mayor su acumulación en las franjas. Este efecto sumidero origina una abundancia en el cultivo del 60% de la que sería en un cultivo no diversificado. Los otros enemigos naturales muestran un cierto patrón espacial en el cultivo y un ligero efecto sumidero.

VIII. LA DINÁMICA DE INSECTOS PLAGA EN SISTEMAS AGROFORESTALES

El ecosistema agroforestal es un sistema intensivo de manejo de tierra que combina árboles o arbustos con cultivos o ganado (Nair, 1993). Muchos de los beneficios de este sistema se derivan de la mayor diversidad en comparación con los respectivos monocultivos herbáceos o leñosos. A pesar de que se han llevado a cabo pocas investigaciones sobre interacciones de las plagas dentro de sistemas agroforestales, la agroforestación ha sido recomendada para reducir brotes de plagas generalmente asociadas con los monocultivos. Sin embargo, los efectos sobre las poblaciones de los fitófagos de los distintos diseños agroforestales pueden ser de distinta naturaleza (microclimática, nutricional, enemigos naturales, etc.), factores reguladores que no actúan aisladamente unos de otros.

Las pocas revisiones sobre el manejo de plagas en sistemas agroforestales (Schroth et al., 2000; Rao et al., 2000) presuponen que la alta diversidad de plantas los protege de una mayor cantidad de plagas y enfermedades. Estos autores usan las mismas teorías anticipadas por los agroecólogos para explicar los niveles más bajos de plagas en sistemas de policultivo, tal como se ha tratado en el capítulo 3. También advierten que el uso de mayor diversidad vegetal como estrategia para reducir los riesgos de plagas y enfermedades en sistemas agroforestales implica considerables dificultades técnicas y económicas. Mientras un agricultor es libre para cultivar en parcelas separadas o en asociación, la selección de los cultivos (y por tanto la diversidad de cultivos en la finca) está muy influida por la demanda en el mercado de los productos respectivos y por las necesidades familiares. La selección de árboles frutales y de madera también tienen que respetar las condiciones del mercado local, aunque puede existir más libertad de elección para los

árboles de «servicio», por ejemplo, árboles destinados a biomasa, sombra o protección ante el viento.

La influencia de los árboles en sistemas agroforestales sobre las plagas de insectos

La deliberada asociación entre árboles y cultivos agrícolas puede dar buenos resultados en el control de insectos debido a la complejidad y la permanencia estructural de los árboles y a la modificación de los microclimas y la menor apariencia de las plantas dentro del área de producción.

Las plantas individuales en sistemas de cultivo anual están generalmente muy sincronizadas en su fenología y son de vida corta. La carencia de continuidad temporal es un problema para los enemigos naturales, debido a que la disponibilidad de la presa está limitada a cortos períodos de tiempo y no están disponibles continuamente refugios u otros recursos. La incorporación de árboles con distinta fenología y diversas edades, mediante plantaciones escalonadas, puede proporcionar refugio y un suplemento nutricional más constante para los enemigos naturales, puesto que se aumenta la disponibilidad de los recursos a lo largo del tiempo. Los árboles también pueden proporcionar hospederos alternativos para los enemigos naturales, como es el caso de la plantación de ciruelos contiguos a viñedos que proporcionan refugio a poblaciones invernantes del parasitoide *A. epos* (Murphy et al., 1998).

La sombra de los árboles puede reducir marcadamente la densidad de plagas en cultivos intercalados en el sotobosque. Los setos o rompevientos leñosos tienen una gran influencia en el microclima; a barlovento de un seto, se modifican casi todas las variantes microclimáticas (entrada de calor, velocidad del viento, desecación del suelo y temperatura). Cultivos intercalados altos o cubiertas vegetales densas pueden alterar también la reflectividad, temperatura y evapotranspiración de las plantas sombreadas o en la superficie del suelo, lo que posteriormente puede afectar a los insectos que colonizan de acuerdo al color de fondo o están adaptados a gamas específicas del microclima (Cromartie, 1981). Tanto en insectos adultos como en los estados inmaduros, la velocidad del crecimiento, las tasas de alimentación y la supervivencia pueden ser afectadas drásticamente por los cambios de humedad y de temperatura (Perrin, 1977).

En sistemas agroforestales de cacao y café se han estudiado muy intensamente el efecto de la sombra sobre las plagas y enfermedades

experimentando una transformación de las especies entre cultivos tradicionalmente sombreados y cultivos sin sombra. En plantaciones de cacao, la sombra insuficiente favorece el desarrollo de numerosas especies de insectos fitófagos, incluyendo trips (*Selenothrips rubrocinctus*) y míridos (*Sahlbergella* sp., *Distantiella* sp., etc.). Incluso en plantaciones sombreadas, estos insectos se concentran en puntos donde la sombra de los árboles ha sido eliminada, por ejemplo, a causa del viento (Beer et al., 1997). Bigger (1981) encontró un aumento en las poblaciones de Lepidoptera, Homoptera, Orthoptera y del mírido *Sahlbergella singularis* y una disminución en el número de Díptera y de Hymenoptera parasítica, desde las partes sombreadas hasta las partes sin sombra de una plantación de cacao en Ghana.

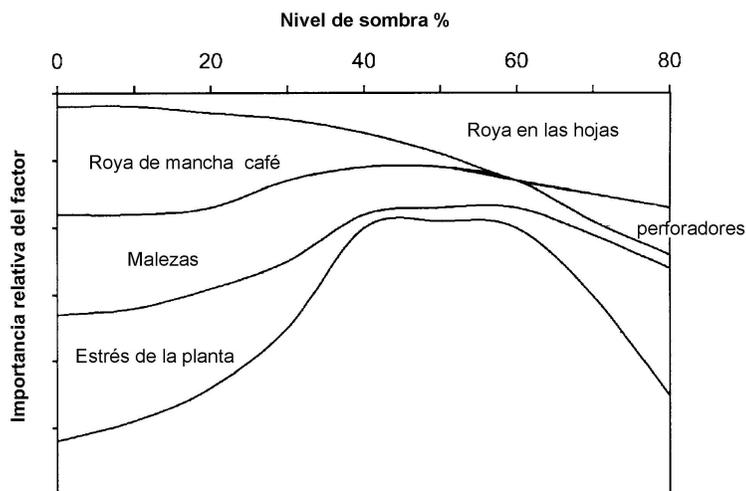
El efecto de la sombra sobre las plagas de insectos es menos clara en cultivos de café que en los de cacao; así, las poblaciones del minador de la hoja (*Leucoptera meyricki*) se reducen en sombra, mientras que pueden aumentar los niveles poblacionales del perforador de la baya del café (*Hypothenemus hampei*). Asimismo, el té no sombreado sufre mayores ataques de trips y ácaros, tales como la araña roja (*Oligonychus coffeae*) y el ácaro rosa (*Acaphylla theae*), mientras que las plantaciones muy húmedas y sombreadas son más dañadas por míridos (*Helopeltis* spp.) (Guharay et al., 2000).

En Centroamérica el perforador de la baya del café parece desarrollarse igual de bien a sol abierto como bajo sombra; sin embargo, el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana* presente de forma natural en el ecosistema, se multiplica y se dispersa más rápidamente con mayor humedad, y las aplicaciones del hongo deben coincidir con el máximo de precipitaciones (Guharay et al., 2000). Staver et al., (2001), después de estudiar la influencia del microclima creado por el manejo de sombras multiestratificadas sobre los fitófagos, enfermedades, malas hierbas y los rendimientos de producción, han definido las condiciones para la mínima expresión del complejo de plagas en plantaciones de café en Centroamérica. Para una zona de café, seca y de baja altitud, la sombra debe situarse entre 35% y 65%, para que favorezca la retención de hojas en la temporada seca y reduzca *Cercospora coffeicola*, *Planococcus citri* y malas hierbas. Evidentemente, las condiciones óptimas de sombra para la supresión de plagas difieren con el clima, altitud y suelo. Los factores críticos para el diseño de sombras estratificadas son: la selección de las especies y asociaciones leñosas, la densidad y la planificación espacial, así como los regímenes de manejo de la sombra (figura 47).

La eliminación total de árboles de sombra puede tener un enorme impacto en la diversidad y densidad de hormigas. Estudiando a la comunidad de hormigas en plantaciones de café, Perfecto y Vandermeer (1996) encontraron una disminución significativa en la diversidad de especies entre las plantaciones con alta densidad de sombra y plantaciones sin sombra. Aunque no se conoce suficientemente la relación entre diversidad de hormigas y control de plagas, se puede suponer que una comunidad diversa de hormigas puede ofrecer más garantías contra los brotes de plagas que una comunidad donde predominan pocas especies. En Colombia, resultados preliminares apuntan a niveles más bajos del perforador del café, la plaga principal del café en la región, en plantaciones sombreadas. Hay más referencias de que una especie de hormiga no dominante sea la responsable del control. Aparentemente, esta especie no vive en plantaciones no sombreadas. El cacao es otra planta que tradicionalmente se cultiva bajo árboles de sombra. Las es-

FIGURA 47

Gráfico conceptual que describe la importancia relativa de los factores que reducen la producción en una zona cafetera baja y seca en Nicaragua. Los efectos muestran ser aditivos con el efecto de cada plaga representado por el área entre las líneas. La línea menor indica el potencial acumulado de disminución de producción bajo diferentes niveles de sombra. Cuando el eje Y es negativo, el rango de disminución de producción es de por lo menos 35 a 65% (Guharay et al., 2000)



pecies de hormigas que han controlado las plagas del cacao son todas las que se desarrollan mejor en condiciones sombreadas.

Una de las consecuencias más obvias de la poda o eliminación de sombra, en lo que se refiere a la comunidad de hormigas, es el cambio de las condiciones microclimáticas. En concreto, el microclima se hace más variable y con niveles más extremos de humedad y temperatura. En un estudio reciente, mediante modificaciones de sombra y hojarasca, se observaron cambios en la composición de la comunidad de hormigas, similares a los que aparecen después de una labor de arado (Perfecto y Vandermeer, 1996).

Las señales químicas usadas por fitófagos pueden ser alteradas en un sistema agroforestal. Los árboles pueden presentar un perfil químico drásticamente diferente al de las plantas herbáceas anuales intercaladas en el sistema, enmascarando o disminuyendo el impacto de las sustancias químicas producidas por el cultivo anual. Varios estudios han demostrado que la interferencia olfativa es un factor que influye en la disminución de la abundancia de artrópodos (Risch, 1981).

La atracción que especies vegetales ejercen sobre plagas de insectos de otras plantas puede ser aprovechada en las asociaciones agroforestales en la forma de cultivos trampas, que concentre las plagas o vectores de enfermedades en un lugar donde causen menos daños o puedan ser más fácilmente neutralizados (p.ej., mediante insecticidas o captura). Estos cultivos trampas son una opción interesante cuando atraen a plagas del cultivo principal dentro del campo (atracción local) pero no cuando atraen plagas desde las áreas situadas fuera del campo (atracción regional). Nascimento et al., (1986) demostraron la fuerte atracción de la *Cratosomus flavofasciatus*, plaga de *Citrus*, por el pequeño árbol *Cordia verbenacea* en Bahía (Brasil) y recomendaron la inclusión de este árbol a distancias de 100 a 150 m en los huertos de *Citrus*. Estos autores especularon sobre la posibilidad de que esta especie podría servir también de trampa para plagas de otros frutales.

En determinados sistemas agroforestales, tales como cultivo en callejones o sistemas con cultivos perennes y leguminosas arbóreas de sombra, se pueden aplicar a los cultivos relativamente grandes cantidades de biomasa rica en N. Altos niveles foliares de N, puede resultar en una disminución de la resistencia de cultivos a las plagas. La reproducción o abundancia de muchas plagas de insectos, especialmente Homoptera, son estimuladas por la alta concentración de nitrógeno libre en las hojas.

Girma et al. (2000) evaluaron los efectos de nueve especies de setos sobre la abundancia de las principales plagas de maíz y frijol y de los

artrópodos depredadores/parásitos asociados. La infestación de la mosca del frijol (*Ophiomyia* spp.) fue significativamente mayor en presencia de setos (35%) que en ausencia (25%). Los setos no influyeron en la infestación de los frijoles por áfidos (*Aphis fabae*). Por el contrario, el maíz asociado con setos tuvo significativamente mayor infestación de los perforadores del tallo de maíz (*Busseola fusca* y *Chilo* spp.) y del áfido (*Rhopalosiphum maidis*) que el maíz aislado, siendo la diferencia del 13% y 11% respectivamente para las dos plagas. Las mariquitas (coccinélido) siguieron la misma tendencia que sus presas, los áfidos, con capturas significativamente mayores en los cultivos aislados que en parcelas con setos o lejos de los setos. La actividad de los himenópteros parásitos fue significativamente mayor cerca de los setos que lejos de ellos. Las capturas de arañas durante el ciclo del maíz aumentaron el 77% en presencia de setos en comparación con cultivos sin setos, pero las capturas durante otras estaciones fueron similares entre los dos sistemas de cultivo.

En uno de los pocos estudios en zonas templadas sobre la influencia de prácticas agroforestales sobre los artrópodos benéficos, Peng et al. (1993) confirmaron el aumento en la diversidad de insectos y la mejora de la abundancia de enemigos naturales en un sistema de cultivo en callejones con respecto a un monocultivo. En este estudio se examinó la diversidad de artrópodos en parcelas de control sembradas con guisantes (*Pisum sativum* var. *Sotara*) en comparación con guisantes intercultivados con cuatro especies leñosas (nogal, sicomoro, fresno y cerezo) y arbustos de avellano. Hubo mayor abundancia de artrópodos en estas parcelas de cultivo en callejones con respecto a las parcelas de control y los enemigos naturales fueron más abundantes en las líneas de árboles y en los callejones que en las parcelas de control. Los autores atribuyeron este incremento de enemigos naturales a la mayor disponibilidad de sitios de invernación y refugio en los sistemas agroforestales. De hecho, Stamps y Linit (1997) argumentan que el sistema agroforestal mantiene la promesa de aumentar la diversidad de insectos y de reducir los problemas de plagas, puesto que la combinación de árboles y cultivos proporciona mayor diversidad y complejidad de nichos tanto en el tiempo como en el espacio que el policultivo de cultivos anuales.

Diseño de sistemas agroforestales por analogía a la sucesión natural

En el centro de la estrategia agroecológica está la idea de que un agroecosistema debe imitar la diversidad y el funcionamiento de los

ecosistemas locales, exhibiendo así un ciclo de nutrientes cerrado, una compleja estructura y una mayor biodiversidad. Se espera que tales mímicas agrícolas, como sus modelos naturales, sean más productivos, resistentes a plagas y conservadores de los nutrientes y de la biodiversidad. Ewel (1986) considera que las comunidades naturales de plantas tienen varios rasgos (supresión de plagas entre ellos) que podrían ser apropiados para su incorporación en los agroecosistemas. Para probar esta idea, Ewel et al. (1982) estudiaron la productividad, crecimiento, elasticidad y características de utilización del recurso de comunidades sucesionales tropicales de plantas. Estos investigadores sostienen que los patrones ecológicos deseables de las comunidades naturales se deberían incorporar en la agricultura mediante el diseño de sistemas de cultivo que imiten aspectos estructurales y funcionales de la sucesión secundaria. Así, las asociaciones vegetales de plantas secundarias que coevolucionan de forma natural en un área deben proporcionar el modelo para el diseño de cultivos mixtos multiespecíficos (Soule y Piper, 1992).

Este método análogo a la sucesión natural requiere una descripción detallada de un ecosistema natural en un medio ambiente específico y la caracterización botánica de todos los componentes del cultivo potencial. Cuando se dispone de esta información, el primer paso es encontrar plantas cultivadas que sean estructural y funcionalmente similares a las plantas del ecosistema natural. La estructura cronológica y espacial de las plantas en los ecosistemas naturales es entonces usada para diseñar un sistema de cultivo análogo (Hart, 1980). En Costa Rica, se han llevado a cabo sustituciones temporales y espaciales de especies silvestres con cultivos botánica, estructural y ecológicamente similares. Así, los miembros de los sistemas naturales, tales como *Heliconia* spp., cucurbitáceas trepadoras, *Ipomoea* spp., leguminosas trepadoras, arbustos, pastos y pequeños árboles, fueron remplazados por plátanos, variedades de calabacines y batatas. Por dos o tres años, cultivos leñosos de crecimiento rápido (nuez de Brasil, melocotonero, palmera, palo de rosa) pueden formar un estrato adicional, manteniendo así una continua cubierta vegetal que evita la degradación del suelo y el lavado de nutrientes y proporciona producciones durante todo el año (Ewel, 1986).

Bajo un esquema de manejo, los estados de sucesión naturales son reducidos al mínimo mediante plantas que se introducen intencionalmente, animales, prácticas de cultivo e inputs que favorecen el desarrollo de interacciones y conexiones entre los componentes del agroecosistema. Las especies vegetales (tanto cultivadas como no cul-

tivadas) se siembran para que capturen y retengan nutrientes en el sistema y contribuyan al buen desarrollo del suelo. Entre estas plantas se incluyen leguminosas, con sus bacterias fijadoras de nitrógeno, y plantas con micorrizas que capturan el fósforo. Conforme el sistema se desarrolla, aumenta la diversidad, la complejidad de las cadenas tróficas y el nivel de interacciones mutualistas, todo lo cual conduce a mecanismos más efectivos de regulación para el control de plagas y enfermedades. Durante el proceso de desarrollo, se ha de procurar construir un agroecosistema complejo e integrado con la menor dependencia posible de aportaciones externas.

Hay muchas maneras de que un agricultor, empezando con un campo de suelo desnudo recién cultivado, pueda permitir el desarrollo de una sucesión vegetal más allá de las primeras fases. Un modelo general es empezar con un monocultivo anual y progresar hacia un sistema de cultivo leñoso perenne.

1. El agricultor comienza por sembrar un simple cultivo anual que crece rápidamente, captura los nutrientes del suelo, da una producción rápida y actúa como una especie pionera en el proceso de desarrollo.
2. Como segundo paso (o en lugar del anterior), el agricultor puede sembrar un policultivo de plantas anuales que presenta componentes diferentes de la etapa pionera. Las especies han de diferir en sus necesidades de nutrientes, atraer a diferentes insectos, tener diferente profundidad de raíz y devolver una proporción diferente de su biomasa al suelo. Una de ellas podría ser una leguminosa fijadora de nitrógeno. Todas estas primeras especies contribuirían a iniciar la recuperación de procesos y modificarían el medio de forma que las plantas no cultivadas y los animales —especialmente los macroorganismos y microorganismos necesarios para el desarrollo del ecosistema de suelo— puedan también empezar su colonización.
3. Después de la etapa inicial de desarrollo, se pueden introducir cultivos perennes de corta vida. Aprovechando la cubierta vegetal creada por los cultivos pioneros, estas especies pueden diversificar el agroecosistema en importantes aspectos ecológicos. Sistemas radicales más profundos, mayor cantidad de materia orgánica almacenada en la biomasa y mayor diversidad microclimática y de hábitat, todo ello contribuye al avance de la sucesión vegetativa en el agroecosistema.

4. Una vez que las condiciones del suelo mejoran suficientemente, la tierra está preparada para incorporar cultivos perennes de vida más larga, especialmente frutales o árboles leñosos, junto a cultivos anuales o perennes de vida corta mantenidos entre ellos. Mientras los árboles están en su etapa temprana de crecimiento tienen un impacto limitado sobre el medio ambiente que les rodea. A su vez, estos cultivos se benefician de los cultivos anuales que tienen a su alrededor, pues en las primeras etapas de su crecimiento son generalmente más susceptibles a la interferencia de especies agresivas de malas hierbas que de lo contrario podrían ocupar el área.
5. Conforme se desarrollan los cultivos leñosos, el espacio entre los árboles puede seguir siendo manejado con cultivos anuales y perennes de vida corta.
6. Una vez que los árboles alcanzan su completo desarrollo, se ha llegado al punto final del proceso. Esta última etapa está dominada por plantas leñosas, que son clave como vegetación de barbecho mejoradoras del sitio debido a sus sistema radical profundo y permanente.

Una vez que se ha creado un agroecosistema análogo a la sucesión vegetal, los problemas se convierten en como manejarlo. El agricultor tiene tres opciones básicas:

- Regresar el sistema completo a las etapas iniciales de sucesión introduciendo una alteración importante, tal como un aclareo de los árboles del sistema perenne. Muchas de las ventajas ecológicas que se han logrado se perderán y el proceso empezará de nuevo.
- Mantener el sistema como un agroecosistema basado en cultivos leñosos.
- Volver a introducir una alteración en el agroecosistema de manera controlada y localizada, aprovechando las dinámicas que tales modificaciones originan en un ecosistema. Pequeñas áreas pueden ser despejadas, devolviéndolas a fases más tempranas en la sucesión y permitiendo el retorno a los cultivos perennes de corta vida o anuales. Si se tiene cuidado con el proceso de alteración, el ecosistema hipogeo puede mantenerse en una posterior etapa de desarrollo, mientras que el sistema epigeo puede ser utilizado por especies altamente productivas que están disponibles para su cosecha.

Según Ewel (1999), las tierras bajas tropicales húmedas son la única zona donde sería rentable imitar los ecosistemas naturales, en lugar de luchar por imponer simplicidad hortícola a través de altos inputs en ecosistemas que son complejos por naturaleza. Esta área se caracteriza por ambientes de bajo estrés abiótico, pero por una actividad biológica intrincada e irrefrenable. Las claves para el éxito agrícola en esta región son: (1) encauzar la productividad hacia productos de importancia económica y nutricional, (2) mantener una diversidad vegetal adecuada para compensar las pérdidas, mediante un sistema lo suficientemente simple para ser hortícolamente manejable, (3) manejar plantas y fitófagos para facilitar la resistencia asociada, y (4) utilizar plantas perennes para mantener la fertilidad del suelo, evitar la erosión y hacer un uso completo de los recursos.

Para muchos, el enfoque de un ecosistema análogo al natural es la base para el fomento de los sistemas agroforestales, especialmente para la construcción de agroecosistemas de tipo forestal que imitan la sucesión natural de plantas y presentan bajos requerimientos de fertilizantes, amplio uso de los nutrientes disponibles y alta protección contra las plagas (Sánchez, 1995).

La necesidad de nuevas investigaciones

Los efectos de las plantas agroforestales sobre las plagas y enfermedades pueden ser divididos en componentes biológicos (relacionados con las especies) y físicos (por ejemplo, el microclima). Los primeros son muy específicos para cada combinación plaga-planta o enfermedad-planta y deben ser estudiados caso por caso. Los segundos son más fáciles de generalizar, pero aun así dependen de las condiciones climáticas regionales. Con base en resultados de estudios de cultivos intercalados, se espera que los sistemas agroforestales puedan proporcionar oportunidades para aumentar perceptiblemente la diversidad de artrópodos y reducir las poblaciones de plagas, en comparación con el policultivo de cultivos anuales o de árboles por sí solos. Sin embargo, se necesita un mayor esfuerzo investigador en áreas específicas, como por ejemplo, el estudio de las diferencias en poblaciones de artrópodos entre sistemas agroforestales y sistemas agrícolas tradicionales, el conocimiento de los mecanismos específicos que hay detrás de la regulación de plagas mediante prácticas agroforestales, así como investigación básica en los ciclos biológicos de las plagas y de sus potenciales enemigos naturales. Un entendimiento de cuáles son las características de los árboles que



modifican las poblaciones de plagas —refugio, alimento o recursos de hospederos para enemigos naturales, continuidad temporal, alteración del microclima o apariencia— debe contribuir al desarrollo de futuras prácticas de diseño agroforestal (Rao et al., 2000).

El buen diseño de los sistemas agroforestales puede reducir el estrés del cultivo al proporcionar a las plantas la cantidad correcta de sombra, reducir las temperaturas extremas, protegerlas de fuertes vientos, y mejorar la fertilidad del suelo. Todo ello favorece la tolerancia de los cultivos a los daños por las plagas y a las enfermedades e influye, al mismo tiempo, sobre las condiciones de desarrollo de los organismos causantes de plagas y enfermedades y de sus enemigos naturales. Por otro lado, los sistemas pobremente diseñados pueden aumentar la susceptibilidad de los cultivos a las plagas.





IX. DISEÑO DE AGROECOSISTEMAS BOTÁNICAMENTE DIVERSOS Y RESILIENTES A LAS PLAGAS

Los monocultivos y el fracaso de estrategias convencionales de control de plagas

Hasta hace cuatro décadas, los rendimientos de los cultivos en los sistemas agrícolas de EE UU dependían de recursos internos, reciclado de materia orgánica, mecanismos de control biológico natural y del patrón de lluvias. Las producciones agrícolas eran modestas pero estables. La producción estaba garantizada por el crecimiento de más de un cultivo o variedad en espacio y tiempo en el mismo campo, como una garantía contra el desarrollo de plagas o el clima severo. Las aportaciones de nitrógeno eran obtenidas mediante rotaciones de los cultivos principales con legumbres. A su vez, las rotaciones suprimían insectos, malas hierbas y enfermedades al romper eficazmente el ciclo biológico de estos organismos. Un agricultor típico del cinturón del maíz sembraba maíz en rotación con varios cultivos, como la soja, y la producción de pequeños granos era intrínseca al mantenimiento de ganado (USDA, 1973). La mayoría del trabajo era familiar con ayuda ocasional de personal contratado y no adquirían equipamientos ni servicios especializados de fuentes externas a la finca (Altieri, 1995; Gliessman, 1999). En el mundo en vías de desarrollo, los pequeños agricultores utilizaban aún sistemas de agricultura más complejos y biodiversos guiados por el conocimiento indígena que ha resistido la prueba del tiempo (Thrupp, 1997). En este tipo de sistemas la conexión entre agricultura y ecología era bastante fuerte y los signos de degradación medioambiental rara vez eran evidentes.

Sin embargo, conforme progresaba la modernización agrícola, la conexión de ecología-agricultura fue frecuentemente suspendida al ignorar o anular los principios ecológicos. Puesto que los beneficios económicos,

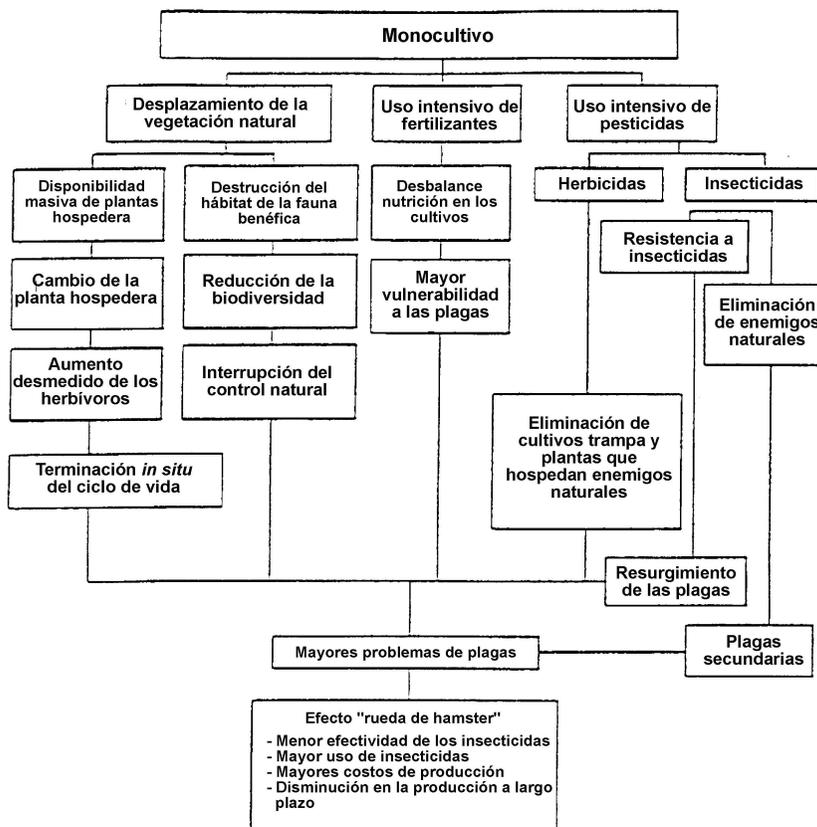
más que las necesidades de la gente o criterios medioambientales, conformaban la producción agrícola, los intereses agroindustriales y las políticas predominantes favorecían fincas de gran tamaño, producción especializada, monocultivos y mecanización.

Hoy, los monocultivos han aumentado drásticamente en todo el mundo, principalmente por la expansión geográfica de áreas anualmente dedicada a cultivos simples. Así, el monocultivo ha implicado la simplificación de la biodiversidad, lo que al final conduce a un ecosistema artificial que requiere constante intervención humana por medio de aporte de agroquímicos, que además del incremento temporal de las producciones, originan unos costes sociales y medioambientales indeseables. Mientras que se mantenga el monocultivo como base estructural de los sistemas agrícolas modernos, los problemas de plagas continuarán siendo el resultado de un espiral negativo que se refuerza a sí mismo (figura 48). El agravamiento de los problemas de plagas debido a la simplificación vegetal ha sido el tema de este libro, pero dichos problemas también pueden ser consecuencia del uso excesivo de fertilizantes y productos fitosanitarios de naturaleza química (Pelan et al., 1995).

Un síntoma de la crisis medioambiental que afecta a la agricultura son las sustanciales pérdidas de producción debido a plagas, enfermedades y malas hierbas, que se cifran en alrededor del 20% al 30% para la mayoría de los cultivos (niveles similares a los de hace cuarenta años), a pesar del aumento en el uso de pesticidas (aproximadamente 4,7 billones de libras de pesticidas fueron utilizadas en todo el mundo en 1995, 1,2 billones de libras sólo en EE UU). Las plantas cultivadas que crecen en monocultivos genéticamente homogéneos no poseen los mecanismos de defensa ecológica necesarios para tolerar el impacto de las plagas y enfermedades. Los agricultores modernos han seleccionado cultivos principalmente para altas producciones y palatabilidad, haciéndolos más susceptibles a plagas y enfermedades al haber sacrificado la resistencia natural por la productividad. En consecuencia, las prácticas agrícolas modernas reducen o eliminan los recursos y oportunidades para los enemigos naturales de las plagas, por lo que sus poblaciones disminuyen y pierden eficacia como agentes de control biológico de las plagas. Debido a esta carencia de control natural, los agricultores de EE UU realizan una inversión anual de 40 billones de dólares en aplicaciones de insecticidas, que según se estima produce un beneficio de 16 billones de dólares en los cultivos. Sin embargo, los costes indirectos del uso de los pesticidas para el medio ambiente y la salud

pública deben de estar equilibrados con los beneficios. Con base en los datos disponibles, el coste medioambiental (impactos en la vida silvestre, polinizadores, enemigos naturales, peces, agua y desarrollo de resistencia) y los costes sociales (intoxicaciones y enfermedades) del uso de pesticidas alcanzan 8 billones de dólares cada año (Conway y Pretty, 1991). Es preocupante que el uso de pesticidas es todavía alto e incluso creciente en algunos sistemas de cultivo. Datos de California muestran que de 1991 a 1995 el uso de pesticidas aumentó de 161 a 212 millones de libras de ingrediente activo. Este incremento no fue debido al

FIGURA 48
Consecuencias ecológicas del monocultivo con especial referencia a problemas de plagas y el espiral negativo causado por los agroquímicos



aumento de superficie sembrada, ya que la extensión en acres en todo el estado permaneció constante durante este período. Gran parte de este aumento se debió a la intensificación de algunos cultivos (vid, fresas) y a la mayor utilización de pesticidas especialmente tóxicos, muchos de los cuales están relacionados con el cáncer (Liebman, 1997).

Por otro lado, cada vez hay más pruebas que sugieren que los cultivos con fertilización química son más susceptibles al ataque de plagas y enfermedades que los cultivos que se desarrollan en suelos ricos en materia orgánica y biológicamente activos. Muchos estudios indican que la susceptibilidad fisiológica de los cultivos y los patógenos pueden ser afectados por el tipo de fertilizante (orgánico o químico). Estudios que documentan menores densidades de insectos fitófagos en sistemas de bajos inputs han atribuido en parte tal reducción al bajo contenido de nitrógeno del follaje en sistemas de cultivo biológico (Altieri, 1995).

De acuerdo a estas conclusiones, el principal reto para los científicos y los agricultores que abogan por el control de plagas con base más ecológica (EBPM) es encontrar estrategias que superen las limitaciones ecológicas impuestas por los monocultivos (carencia de diversidad y desequilibrios en la nutrición foliar), convirtiendo los cultivos en agroecosistemas diversificados que dependan de recursos internos y sinergismos hipogeos y epigeos más que de altas aportaciones externas. Este capítulo proporciona algunas ideas y principios del diseño de agroecosistemas que puede conducir a una más óptima regulación biológica de las plagas.

Hacia una agricultura sostenible

La búsqueda de un sistema agrícola autosostenible, de baja inversión y energéticamente eficiente es ahora de principal interés para muchos investigadores, agricultores y políticos en todo el mundo. Cada vez más sistemas sostenibles de producción de alimentos intentan aprovechar al máximo los productos y bondades de la naturaleza mientras no se dañe el medio ambiente (Altieri, 1995, 1999; Thrupp, 1997; Conway, 1994; Pretty, 1995, 1997; Pretty y Hine, 2000). Esto se puede hacer integrando procesos naturales, tales como el ciclo de nutrientes, la fijación de nitrógeno, la regeneración del suelo y la acción de los enemigos naturales de las plagas, dentro de los procesos de la producción alimentaria. Una agricultura sostenible también reduce al mínimo el uso de inputs no renovables (pesticidas y fertilizantes), que dañan el medio ambiente o perjudican la salud de los agricultores y

los consumidores, mediante el fomento de tecnologías regenerativas y conservadores de los recursos. Se hace un mejor uso del conocimiento y técnicas de los agricultores aumentando la confianza en sí mismos. También se consigue aprovechar la capacidad de la gente en el trabajo en equipo para resolver problemas comunes de manejo, tales como el control de plagas a escala regional. La mayoría de la gente involucrada en la promoción de la agricultura sostenible tiene como objetivo la creación de una forma de agricultura que mantenga la productividad a largo plazo (Pretty, 1995, Altieri, 1995):

- Optimizando el uso de los recursos disponibles localmente mediante la combinación de los diferentes componentes del sistema agrario, por ejemplo, plantas, animales, tierra, agua, clima y personas, de manera que se complementen entre sí y tengan los mayores efectos sinérgicos posibles.
- Reduciendo el uso de inputs externos a la finca y que generalmente tienen el potencial de dañar el medio ambiente o perjudicar la salud de los agricultores y consumidores.
- Contando principalmente con los recursos del propio agroecosistema, reemplazando las aportaciones externas con el reciclado de nutrientes, mejor conservación y el uso extenso de recursos locales.
- Mejorando la combinación de los patrones de cultivo y su potencial productivo con las restricciones medioambientales de clima y paisaje para asegurar la sostenibilidad a largo plazo de los niveles de producción.
- Trabajando para valorar y conservar la biodiversidad, tanto en el paisaje salvaje como en el domesticado, y haciendo un uso óptimo del potencial genético y biológico de las especies de animales y plantas.
- Aprovechando al máximo las prácticas y conocimientos locales, incluyendo enfoques innovadores aún no completamente entendidos por los científicos pero ampliamente adoptados por los agricultores.

Como se ha subrayado en este libro, una estrategia clave en agricultura sostenible es restablecer la diversidad agronómica del paisaje agrícola (Altieri, 1997). La diversidad puede ser aumentada en el tiempo, a través de rotaciones y secuenciación de cultivos, y en el espacio en forma de cubiertas vegetales, cultivos intercalados, agroforestación,

mezclas cultivo-ganadería y manejo de la vegetación fuera de la zona cultivada. La diversificación vegetal no sólo resulta en una regulación de las plagas mediante el restablecimiento del control natural, sino que también produce un reciclado óptimo de nutrientes, la conservación de suelo, la conservación de energía y la menor dependencia de aportaciones externas al ecosistema.

Requisitos de los agroecosistemas sostenibles

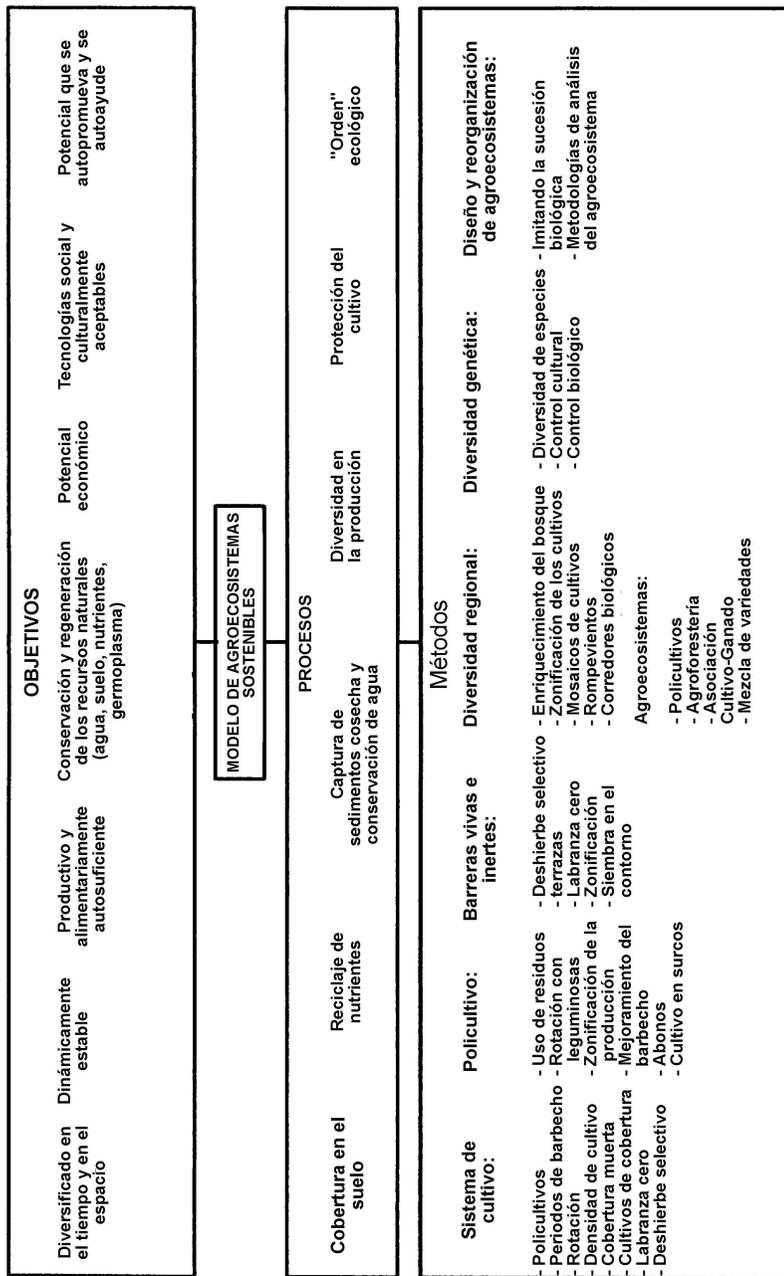
Los principios básicos de un agroecosistema sostenible son la conservación de los recursos renovables, adaptación de las combinaciones cultivo-ganadería al medio ambiente y mantenimiento de un moderado pero sostenible nivel de productividad. Para hacer énfasis en la sostenibilidad ecológica a largo plazo más que en la productividad a corto plazo, el sistema productivo debe hacer lo siguiente:

1. Reducir el uso de energía y recursos y regular la inversión total de energía para que sea alta la relación output/input.
2. Reducir la pérdida de nutrientes (conteniendo eficazmente la lixiviación, la escorrentía y la erosión) y mejorar el reciclado de nutrientes mediante el uso de leguminosas, abono orgánico, compost y otros mecanismos.
3. Fomentar la producción local de cultivos adaptados a las condiciones naturales y socioeconómicas.
4. Mantener una producción adecuada mediante la preservación de la base del recursos naturales reduciendo al mínimo la degradación del suelo o la erosión genética.
5. Reducir costes e incrementar la eficiencia y viabilidad económica de las fincas de pequeño y mediano tamaño, favoreciendo de este modo un sistema agrícola diverso y potencialmente resiliente (Altieri, 1987).

Como se muestra en la figura 49, desde un punto de vista del manejo, entre los componentes básicos de un agroecosistema sostenible se incluyen:

1. Cobertura vegetal como una medida eficaz de conservación de suelo y agua, por medio de prácticas de no-laboreo, acolchado, uso de cultivos de cubierta, etc.
2. Aporte regular de materia orgánica a través de la adición de estiércol o compost y el fomento de la actividad biótica del suelo.

FIGURA 49
Métodos de diversificación de agroecosistemas para asegurar procesos ecológicos y objetivos del desarrollo rural sostenible



3. Mecanismos de reciclado de nutrientes mediante el uso de rotaciones de cultivo, sistemas mixtos cultivo-ganadería, agroforestación y sistemas de cultivos intercalados basados en leguminosas, etc.
4. Regulación de plagas mediante el aumento de la actividad de los agentes de control biológico, por modificación de la biodiversidad y por introducción y conservación de enemigos naturales.

El diseño de agroecosistemas sanos

Como se ha mostrado en los capítulos anteriores, los sistemas de cultivo diversificados, tales como los basados en cultivos intercalados y agroforestación o cubiertas vegetales en huertos, han sido recientemente objeto de muchas investigaciones. Este interés se basa principalmente en la nueva evidencia emergente de que estos sistemas son más estables y conservan mejor los recursos (Vandermeer y Perfecto, 1995). Muchos de estos atributos están relacionados con los altos niveles de biodiversidad funcional asociada a los sistemas complejos de cultivo. La conexión entre biodiversidad y la función del ecosistema ha sido un tema principal en este libro. Los diversos estudios y los diseños utilizados para probar los efectos que tiene la diversidad vegetal sobre la regulación de las poblaciones de insectos fitófagos son una fuente clave de información para desarrollar estrategias que aumenten la abundancia y la eficacia de los enemigos naturales asociados (Altieri y Letourneau, 1984).

Las características de autorregulación inherentes a las comunidades naturales se pierden cuando el hombre modifica y simplifica estas comunidades rompiendo el delgado hilo de las interacciones que existen entre sus componentes. Los agroecólogos sostienen que este daño en los agroecosistemas puede ser reparado restableciendo la homeostasis comunitaria por medio de la adición o fomento de biodiversidad (Altieri y Nicholls, 2000).

El primer paso es identificar la causa principal de la inestabilidad o «falta de inmunidad» de los agroecosistemas (tabla 17). El segundo paso es fomentar las prácticas de manejo que optimicen los procesos claves que son la base de la salud de los agroecosistemas (tabla 18). Todas estas prácticas deben conducir al aumento de la biodiversidad funcional hipogea y epigea, que a su vez desempeña un papel ecológico en restaurar la capacidad productiva del sistema.

También es un paso importante identificar el tipo de biodiversidad que se quiere mantener o aumentar en orden a realizar los servicios

TABLA 17
CAUSAS DEL MAL FUNCIONAMIENTO DE AGROECOSISTEMAS

-
- Monocultivo
 - Uniformidad genética
 - Baja biodiversidad funcional
 - Baja actividad biológica del suelo
 - Bajo contenido de materia orgánica
 - Excesivo uso de pesticidas
 - Excesivo uso de fertilizantes
 - Deficiencias de nutrientes
 - Desbalances hídricos
-

TABLA 18
**RUTAS Y MECANISMOS PARA MEJORAR LA INMUNIDAD
Y LA SALUD DEL AGROECOSISTEMA**

Rutas

- Fortalecer el sistema inmunológico (funcionamiento óptimo de la regulación natural de plagas)
- Decrecer la toxicidad eliminando los agrotóxicos
- Optimizar la función metabólica (descomposición de materia orgánica y reciclaje de nutrientes)
- Balancear los mecanismos regulatorios (balance hídrico, ciclo de biomasa y nutrientes, regulación poblacional, etc.)
- Incrementar la conservación y regeneración de recursos naturales (suelo, agua y biodiversidad)
- Incrementar y sustentar la productividad a largo plazo

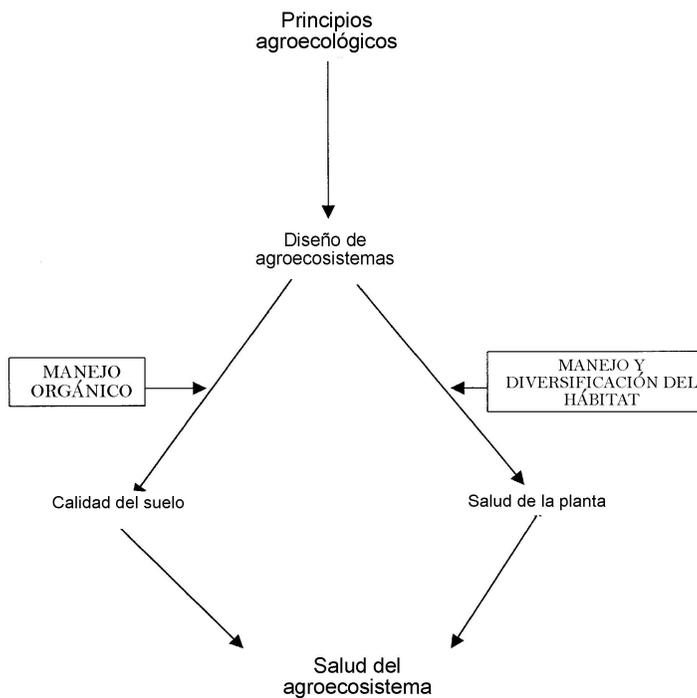
Mecanismos

- Incrementar la diversidad de especies y diversidad genética en el tiempo y en el paisaje, a nivel del campo y del paisaje
 - Incrementar la biodiversidad funcional (enemigos naturales, polinizadores, antagonistas, etc.)
 - Aumentar la materia orgánica y actividad biológica del suelo
 - Aumentar la cobertura del suelo y la habilidad competitiva de los cultivos
 - Eliminar los insumos tóxicos
-

ecológicos fundamentales, y entonces determinar las mejores prácticas que favorecerán los componentes de dicha biodiversidad. La figura 5 (capítulo 1) mostraba que hay muchas prácticas y diseños agrícolas que tienen la capacidad de aumentar la diversidad funcional y otros que la afectan negativamente. La idea es aplicar las mejores prácticas de

manejo para mejorar o regenerar el tipo de biodiversidad que subvenciona la salud y sostenibilidad de los agroecosistemas al proporcionar servicios ecológicos, tales como control biológico de plagas, reciclado de nutrientes, conservación de agua y suelo, etc. (Gliessman, 1999). Como se representa en la figura 50, la sanidad del cultivo se puede conseguir estableciendo mecanismos que ayudan a la regulación de las plagas de insectos a través de dos pilares: (1) por aumento de la rica biodiversidad de enemigos naturales que alberga un agroecosistema diversificado, tal como ha sido explicado en este libro, y (2) por el fomento de un suelo sano, rico en materia orgánica y con un amplio componente biótico.

FIGURA 50
Los pilares de la salud del agroecosistema



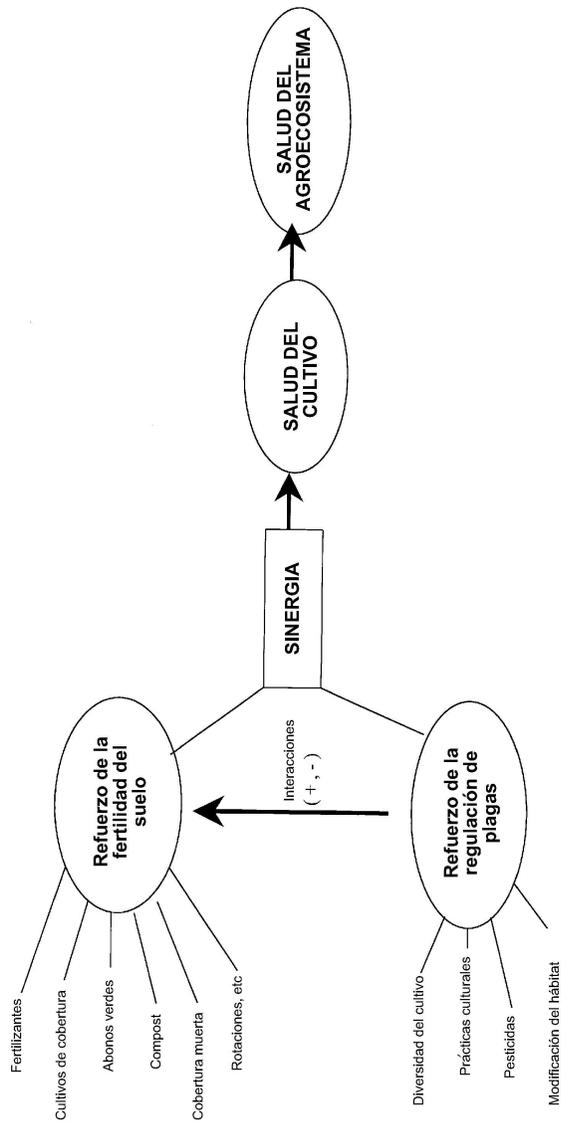
Suelos sanos – plantas sanas

Las áreas del manejo integrado de plagas (IPM) y el manejo integrado de la fertilidad del suelo (ISFM) se han desarrollado separadamente sin tener en cuenta que los agroecosistemas de bajos inputs dependen, para mantener su integridad, de sinergias entre la diversidad vegetal y la actividad continuada de la comunidad microbiana del suelo y su relación con la materia orgánica. Es crucial para los científicos el entender que la mayoría de los métodos de control de plagas usados por los agricultores también pueden ser considerados estrategias de manejo de fertilidad-suelo y que hay interacciones positivas entre suelos y plagas que, una vez identificadas, pueden proporcionar guías para optimizar el funcionamiento de todo el agroecosistema (figura 51). Cada vez más, las investigaciones están demostrando que la capacidad de una planta cultivada para resistir o tolerar plagas y enfermedades está vinculada a las propiedades físicas, químicas y especialmente biológicas del suelo. Los suelos con alto contenido de materia orgánica y rica actividad biológica muestran, generalmente, buena fertilidad así como complejas cadenas tróficas y organismos benéficos que evitan las infecciones. Por otro lado, las prácticas agrícolas que causan desequilibrios nutricionales pueden disminuir la resistencia a las plagas (Phelan et al., 1995).

Es por esta razón que las estrategias de diversificación de los cultivos, resaltadas en este libro, deben ser complementadas mediante aplicaciones periódicas de enmiendas orgánicas (residuos de cosecha, estiércol animal y compost) para mantener o mejorar la calidad y la productividad del suelo. Mucho se sabe acerca de los beneficios de las rotaciones multiespecíficas, cubiertas vegetales, agroforestación y cultivos intercalados. Algo menos conocidos son los efectos multifuncionales de la enmienda orgánica más allá de los efectos documentados en la mejora de la estructura suelo y del contenido de nutrientes del suelo. Estiércol muy maduro y compost pueden servir como fuentes de sustancias estimulantes del crecimiento, tales como ácido indol 3-acético, ácido húmico y ácido fúlvico (Hendrix et al., 1990). Los efectos beneficiosos de sustancias con ácido húmico sobre el crecimiento de las plantas son causados por una serie de mecanismos, muy similares a los que resultan de la aplicación directa de reguladores del crecimiento de las plantas.

La capacidad de una planta cultivada para resistir o tolerar las plagas está relacionada con óptimas propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo. Adecuada humedad, buen laboreo, pH mode-

FIGURA 51
Interacción de las prácticas de manejo del suelo y las plagas usadas por agricultores, algunas de las cuales en sinergia conducen a cultivos saludables y productivos



rado, cantidades correctas de materia orgánica y de nutrientes, así como una comunidad diversa y activa de organismos de suelo, todo ello en conjunto contribuyen a la sanidad de la planta. Los suelos ricos en materia orgánica presentan, generalmente, buena fertilidad así como unas complejas cadenas tróficas y organismos beneficiosos que evitan las infecciones causadas por organismos patógenos, tales como *Phthium* y *Rhizoctonia* (Hendrix et al., 1990). Por otro lado, prácticas agrícolas como altas aplicaciones de abono nitrogenado pueden causar desequilibrios nutricionales y hacen que los cultivos sean susceptibles a enfermedades por *Phytophthora* y *Fusarium* y estimulan los ataques de insectos homópteros, tales como áfidos y cicadélidos (Campbell, 1989). De hecho, hay una creciente evidencia de que los cultivos que se desarrollan en suelos ricos en materia orgánica y biológicamente activos son menos susceptibles al ataque de fitófagos. Muchos estudios sugieren que la susceptibilidad fisiológica de los cultivos a las plagas de insectos y a patógenos puede ser afectada por el tipo de fertilizante utilizado (orgánico o químico).

Hay abundante literatura sobre los beneficios de enmiendas orgánicas al estimular los antagonistas autóctonos que favorecen el control biológico de las enfermedades de las plantas. Varias especies de bacterias de los géneros *Bacillus* y *Pseudomonas*, así como el hongo *Trichoderma*, son antagonistas claves que suprimen patógenos a través de competencia, lisis, antibiosis o hiperparasitismo (Palti, 1981).

Los estudios que señalan menor abundancia de diferentes insectos fitófagos en sistemas de bajos inputs han atribuido, en parte, esta reducción al bajo contenido de nitrógeno en el follaje de los cultivos ecológicos (Altieri, 1985). En cultivos ecológicos de arroz de Japón, las inmigraciones del cicadélido *Sogatella furcifera* fueron significativamente menores, mientras que el nivel de población de hembras y el índice de supervivencia de los estados inmaduros de las generaciones siguientes fueron más bajas que en arroz convencional. En consecuencia, disminuyó la densidad de ninfas y adultos de cicadélidos en las sucesivas generaciones (Kajimura, 1995). En Inglaterra, el cultivo convencional de trigo tuvo mayor infestación del áfido *Metopolophium dirhodum* que el ecológico. El cultivo convencional también tuvo mayores niveles de aminoácidos proteínicos libres en las hojas durante junio, lo que se pensó que era el resultado del abonado nitrogenado de principios de abril. Sin embargo, la diferencia de infestación del áfido entre ambos cultivos se atribuyó a la respuesta de los áfidos a las proporciones relativas de determinados aminoácidos, no proteínicos y proteínicos,

en las hojas en el momento de la colonización de los cultivos por el áfido (Kowalski y Visser, 1979). En experimentos de invernadero, las hembras del taladro europeo del maíz, cuando se les da elegir entre maíz en cultivo ecológico o convencional (químicamente tratado), prefirieron poner significativamente más huevos en las plantas fertilizadas químicamente (Phelan et al., 1995).

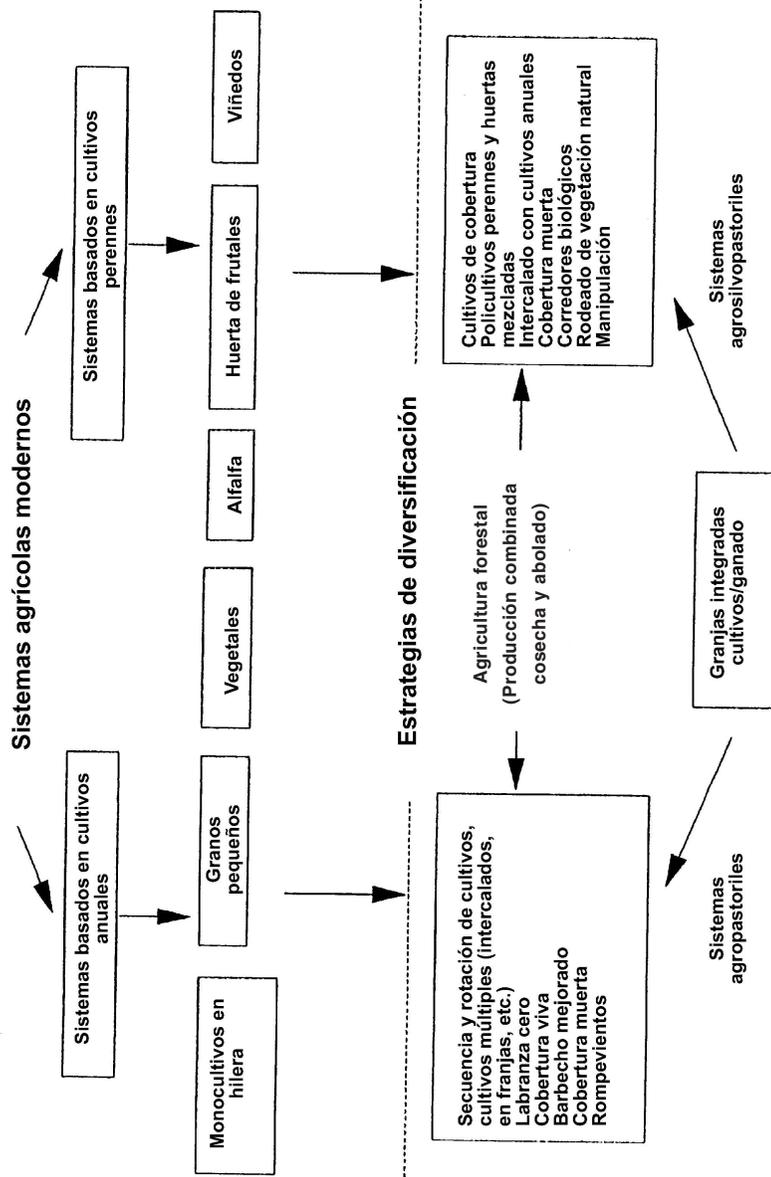
Restauración de la diversidad en los sistemas agrícolas

La mayoría de las regiones del mundo tienen muchos tipos de sistemas agrícolas en función de las variaciones locales en clima, suelo, relaciones económicas, estructura social e historia. Está claro que estos sistemas están siempre cambiando de tamaño, modelos de tenencia de tierra, intensidad tecnológica, desplazamientos poblacionales, disponibilidad de recursos, degradación medioambiental, crecimiento o estancamiento económico, cambio político, y así sucesivamente. Los agricultores se adaptan a algunos de estos cambios respondiendo mediante innovación tecnológica a las variaciones del ambiente físico, precios de inputs, etc. La inclinación de los agricultores hacia métodos agrícolas más sostenibles es una respuesta lógica a las actuales restricciones socioeconómicas y medioambientales.

Los conceptos básicos de un sistema agrícola autosostenible, de bajos inputs, diversificado y eficiente deben ser concretados en sistemas alternativos prácticos que se adapten a las necesidades específicas de las comunidades agrícolas en las diferentes regiones agroecológicas del mundo. Una estrategia principal de la agricultura sostenible es restaurar la diversidad agrícola en el tiempo y en el espacio mediante rotaciones de cultivo, cubiertas vegetales, cultivos intercalados, mezclas de cultivo-ganadería, etc. (Altieri, 1987). Como se ha visto en la figura 52, se dispone de diferentes opciones para diversificar los sistemas de cultivo dependiendo de si los actuales monocultivos a modificar están basados en cultivos anuales o perennes. La diversificación también se puede dar fuera del cultivo, por ejemplo, en sus bordes mediante rompevientos, refugios y setos o corredores vegetales, que pueden mejorar el hábitat para la vida silvestre e insectos benéficos, proporcionar madera, materia orgánica y recursos para abejas polinizadoras y, además, modificar la velocidad del viento y el microclima (Altieri y Letourneau, 1982; Kemp y Barrent, 1989).

En este libro, se han explorado muchas estrategias alternativas de diversificación que muestran efectos benéficos en la fertilidad del suelo,

FIGURA 52
Estrategias de diversificación de agroecosistemas modernos basados en cultivos anuales o perennes



protección del cultivo y rendimientos productivos. Las principales son las siguientes:

1. *Rotación de cultivos*: Diversidad temporal incorporada a los sistemas de cultivo, proporcionando nutrientes y rompiendo el ciclo biológico de muchas plagas, enfermedades y malas hierbas.
2. *Policultivos*: Sistemas de cultivo complejo en los que dos o más especies vegetales se siembran con una proximidad espacial tal que resulte en competencia o complementariedad aumentando así las producciones (Francis, 1986; Vandermeer, 1989).
3. *Sistemas agroforestales*: Un sistema agrícola donde los árboles han crecido junto con cultivos anuales o ganado, resultando en unas mejores relaciones de complementariedad entre sus componentes que incrementa el uso múltiple del agroecosistema (Nair, 1993).
4. *Cubiertas vegetales*: El uso de leguminosas puras o mixtas, o de otras especies vegetales, bajo árboles frutales con el propósito de mejorar la fertilidad del suelo, favorecer control biológico de las plagas y modificar el microclima del huerto (Finch y Sharp, 1976).
5. *Integración de Ganado*: En los agroecosistemas esto ayuda a obtener altas producciones de biomasa y un reciclaje óptimo.

Si se usan estas tecnologías alternativas, se mejoran las posibilidades de interacciones complementarias entre los componentes del agroecosistema, dando como resultado uno o más de los siguiente efectos:

1. Cubierta vegetal continua para la protección del suelo.
2. Producción constante de alimento, asegurando una dieta variada y diversos productos de mercado.
3. Cierre de los ciclos de nutrientes y uso efectivo de los recursos locales.
4. Conservación de suelo y agua mediante acolchado y protección ante el viento.
5. Mejor control de las plagas mediante la diversificación que proporciona recursos a los organismos benéficos.
6. Incremento de la capacidad del uso múltiple del paisaje o de la producción sostenida sin depender de la aportación de compuestos químicos que degradan el medio ambiente.

En resumen, los principales principios ecológicos para el diseño de agroecosistemas diversificados y sostenibles incluyen:

1. *Incremento de la diversidad de especies*, ya que esto permite un uso más completo de los recursos (nutrientes, radiación, agua, etc.), protección a plagas y crecimiento compensatorio. Muchos investigadores han destacado la importancia de varias combinaciones espaciales y temporales de plantas que facilitan el uso de recursos complementarios o que proporcionan las ventajas de cultivos intercalados, como es el caso de leguminosas que favorecen el crecimiento de cereales al suministrarle una fuente extra de nitrógeno. El crecimiento compensatorio es otro rasgo atractivo: cuando una especie sucumbe a las plagas o clima, otra especie ocupa el vacío y mantiene el pleno de los recursos disponibles. Los cultivos mixtos también reducen los riesgos al crear un tipo de textura vegetal que controla las plagas especialistas.
2. *Aumento de longevidad* mediante la incorporación de cultivos perennes que proporcionan una cubierta vegetal continua que puede también proteger el suelo. La caída constante de las hojas incorpora materia orgánica y permite la circulación ininterrumpida de los nutrientes. Sistemas densos de plantas leñosas de larga vida y de raíz profunda actúan como sistema efectivo para capturar nutrientes, compensando las pérdidas negativas de la lixiviación.
3. *Existencia de barbecho* para restaurar la fertilidad del suelo a través de mecanismos biológicos y reducir las poblaciones de plagas agrícolas al ser interrumpidos sus ciclos biológicos.
4. *Aumento de aporte* de materia orgánica al incluir plantas productoras de biomasa. La acumulación de materia orgánica, tanto «activa» como de «fracción lenta», es clave para activar la biología, mejorar la estructura y macroporosidad y elevar el estatus de nutrientes de los suelos.
5. *Incremento de la diversidad paisajística* teniendo un mosaico de agroecosistemas representativo de varias etapas de sucesión. El riesgo de fallo total se diluye entre varios sistemas de cultivo y dentro de cada uno de ellos. Un mejor control de plagas está también relacionado con la heterogeneidad espacial a escala de paisaje.

Aumento de la biodiversidad circundante

Como se discutió en el capítulo 7, la modificación de la vegetación adyacente a los campos agrícolas puede ser clave en la provisión de lugares de invernación y recursos alimenticios alternativos para los artrópodos entomófagos. El impacto de tales bordes de vegetación depende

de la composición vegetal y de la expansión espacial de su influencia sobre la abundancia de los enemigos naturales, que está determinada por la distancia a la que los enemigos naturales se dispersan dentro del cultivo (Corbett y Rosebheim, 1996). Otros autores han destacado la importancia de la complejidad paisajística, como por ejemplo grandes barbechos, bosques ribereños u otros rasgos próximos a los campos de cultivo. Las investigaciones han demostrado que la abundancia y eficiencia de los enemigos naturales aumenta con la heterogeneidad de paisaje, mientras que los daños por fitófagos aumentan conforme disminuye el porcentaje del área no cultivada en el paisaje (Thies y Tschardtke, 1999). Tales observaciones sugieren que para conseguir el máximo impacto de los enemigos naturales mediante la modificación del hábitat, los agroecólogos deben mirar más allá de los límites inmediatos de las tierras agrícolas par incluir los hábitats no cultivados que separan o rodean los campos cultivados. Landis y Marino (1996a) argumentan que para conservar eficazmente los enemigos naturales en paisajes de sucesión temprana se requiere la creación y manejo de hábitats de sucesión intermedia o tardía. En esencia, este es un proceso de refragmentación de paisajes muy alterados por la adición de una red de hábitats más estables en diferentes estados de sucesión. Estos hábitats deben realizar múltiples funciones como servir de franjas trampa perpendiculares a la dirección del viento, franjas-filtro, zonas ribereñas amortiguadoras o sistemas de producción agroforestal (Landis y Marino, 1996b).

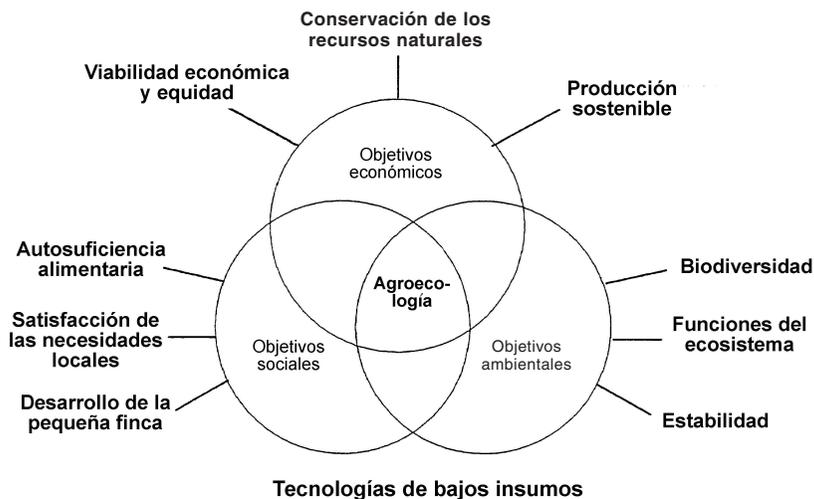
Hay suficiente información de ciertas formas de control biológico y cultural aplicable a algunas plagas de biología conocida. Con base en tal información, Perrin (1980) adelantó una serie de propuestas de manejo medioambiental para mejorar el control de plagas de insectos que afectan al sistema cereal-colza en el sur de Inglaterra. Aunque Perrin sugiere algunos cambios importantes en el diseño de los sistemas cereal-colza, el protocolo no trata algunos dilemas importantes, tales como si es más conveniente retirar los setos o detener la pulverización aérea de insecticidas. Sin embargo, la propuesta de Perrin es un paso en la dirección correcta en la que se avanza a un enfoque regional donde la diversidad del paisaje se modifica de manera coordinada por todos los sectores agrícolas involucrados. Estas posibilidades de cooperación no se fomentan si predominan la confrontación antagonista entre producción y conservación. Tale conflictos están bien ilustrados por el debate de los setos en Inglaterra, donde por un lado su retirada aumenta la eficiencia con que la tierra puede ser cultivada con ma-

quinaria moderna, pero por otro lado puede disminuir la diversidad y abundancia local y abundancia de aves, insectos y plantas. En estos casos, se debe desarrollar un enfoque agroecológico, de forma que los objetivos económicos, sociales y medioambientales sean definidos por la comunidad rural local y se desarrollen tecnologías de baja inversión para armonizar el crecimiento económico, la justicia social y la conservación medioambiental (figura 53).

Caso 1: Diversificación de un agroecosistema de cebolla en Michigan

Para optimizar la mortalidad de la plaga principal de la cebolla (la mosca de la cebolla) en Michigan, se diseñó un agroecosistema funcionalmente diverso. Este diseño se basó en modelos cuantitativos que describen la relación entre los componentes del sistema. A partir del conocimiento de estas interacciones cuantitativas, se pueden obtener diseños que incluyan enfermedades, malas hierbas, insectos, etc., con tal que las relaciones que sean usadas en la construcción de estos mo-

FIGURA 53
El papel de la agroecología en la satisfacción de los objetivos sociales, ambientales y económicos del desarrollo rural sustentable en áreas rurales

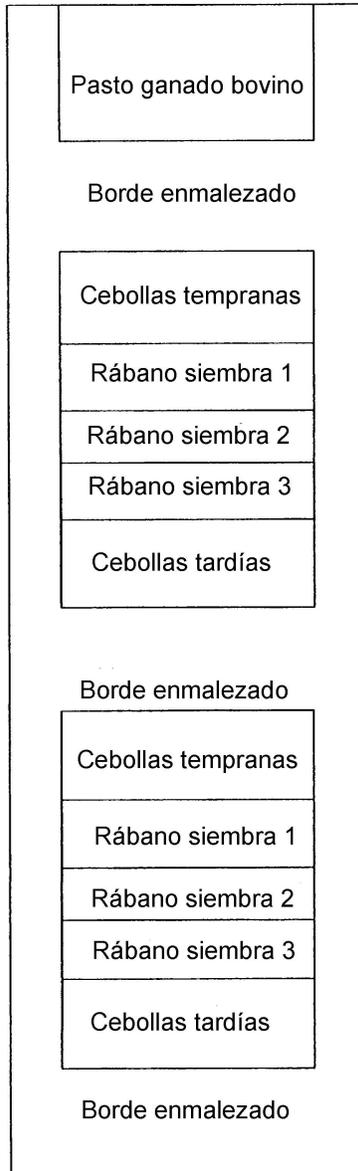


delos sean estructuras independientes o incorporen las características estructurales como una variable.

El diseño alternativo del agroecosistema de cebolla que se presenta en la figura 54, acentúa la diversidad funcional o planificada. El pasto para el ganado y los bordes con hierbas proporcionan néctar y hospederos alternativos al parásito de la mosca de la cebolla, *Aphaereta pallipes* (Grodén, 1982). El pasto proporciona también una rica fuente de lombrices de tierra, que de este modo elevan potencialmente al máximo las densidades de libélulas depredadoras de la mosca de la cebolla. Las franjas largas y estrechas de cebollas reducen al mínimo la distancia desde un punto del cultivo a los bordes herbáceos y al pasto. Esto es importante pues la cantidad de *A. pallipes* disminuye exponencialmente desde estos bordes hacia el centro del cultivo (Grodén, 1982). También es verdad que las moscas de la cebolla se infectaron con el hongo *Entomophthora muscae*. Los bordes con hierba segada proporcionan lugares de acoplamiento a las moscas enfermas. Los bordes estrechos hacen máxima la probabilidad de que las esporas de *E. muscae* encuentren allí moscas sanas cuando se agrupan en los lugares de reposo y cuando van a copular durante el medio día. Cortando algo las hierbas del borde, este efecto de hacinamiento puede incrementarse. La siembra de rábanos contiguos a las cebollas proporciona un hospedador alternativo para la mosca y, por tanto, el suministro continuo de alimento para el estafilínido predador *Aleochara bilineata*. Se deben utilizar varias siembras para proporcionar recursos alimenticios para la mosca a lo largo de la temporada y se deben incorporar al diseño varias fechas de siembra de cebollas (Grodén, 1982). Grodén también demostró que cebollas de siembra temprana adyacentes a cebollas de siembra tardías servían como cultivo trampa muy atrayente, lo que resultaba en una concentración de las poblaciones de la mosca de la cebolla en las plantas de siembra temprana. Debido a que las cebollas de siembra tardía no son prácticamente afectadas, las de siembra temprana pueden ser colocadas cerca del interfase del rábano a fin de concentrar el conjunto de hospederos para *A. bilineata*, haciendo de este modo más eficiente la búsqueda de la presa.

Con objeto de solucionar el problema de la emergencia de la mosca después de la recogida de cebollas, el manejo de las cebollas desechadas se convierte en una cuestión principal. Una opción consiste en la siembra de una cubierta vegetal de centeno o avena de otoño inmediatamente después de la recolección, de manera que en una semana la cubierta esconde las cebollas no recogidas, dificultando que sean localizadas por las moscas. Una modificación a esto es no cosechar una

FIGURA 54
Diseño agroecológico para minimizar el impacto del gusano de la cebolla
y la necesidad del uso de pesticidas para controlar esta plaga (Grodén, 1982)



pequeña porción de líneas de cebollas y luego, mientras se siembra la cubierta vegetal, cortar las puntas de éstas y dejarlas en la tierra. Las puntas cortadas son muy atractivas para la mosca de la cebolla (más que las cebollas no recogidas); sin embargo, los estados inmaduros de la mosca no pueden sobrevivir en ellas porque éstas se secan antes de que se complete el desarrollo del insecto. Así, las puntas cortadas sirven para evitar que las moscas realicen la puesta en las cebollas no recogidas hasta que crece la cubierta vegetal y, entonces, se reduce drásticamente la eficacia de búsqueda de las hembras. Además, la rotación de cultivos reduce significativamente la cantidad de moscas que colonizarán un campo de cebollas en primavera (Mortison et al., 1988).

Caso 2: Un sistema de pequeña finca diversificada en Chile

Desde 1980, el Centro de Educación y Tecnología (CET), una organización no gubernamental chilena, ha iniciado un programa de desarrollo rural dirigido a ayudar a campesinos de escasos recursos a obtener una alimentación autosuficiente durante todo el año y restablecer las capacidades productivas de su pequeño terreno. El enfoque del CET ha sido establecer varias fincas modelos (de 0,5 ha) donde se puedan conseguir la mayoría de los requerimientos alimenticios de una familia con escaso capital y terreno. El factor crítico de este sistema para el uso eficiente de los escasos recursos es la diversidad.

La finca CET es una combinación diversificada de cultivos, árboles y animales. En un intento por obtener la máxima eficiencia de la producción, los componentes son estructurados para reducir al mínimo las pérdidas del sistema y para fomentar las interacciones positivas. Así, cultivos, animales y otros recursos de la finca son manejados para optimizar la eficiencia de la producción, el reciclado de materia orgánica y nutrientes y la protección de cultivo. Los componentes principales incluyen los siguientes:

- Hortalizas: espinaca, col, tomate, lechuga, etc.
- Cultivos intercalados Maíz-frijol-patata y arveja-haba-frijol.
- Cereales: trigo, avena y cebada.
- Cultivos forrajeros: trébol, alfalfa, raigrás.
- Frutales: vid, naranjo, melocotonero, manzano, etc.
- No frutales: falsa acacia, acacia de las tres espinas, sauce, etc.
- Animales domésticos: gallinas, cerdos, patos, gansos, abejas y vacas lecheras.

Los componentes de animales y plantas se escogen de acuerdo con: (1) las contribuciones nutricionales de animales y cultivos, (2) su adaptación a las condiciones agroclimáticas, (3) patrones de consumo del campesino local, y (4) posibilidades de comercialización. El diseño se basa también en los patrones de cultivo, los cultivos y las técnicas de cultivo practicadas por los campesinos locales. En Chile, los campesinos producen una gran variedad de cultivos y animales. No es difícil en una sola finca encontrar de cinco a diez cultivos leñosos, de diez a quince cultivos anuales y de tres a cinco especies animales.

La distribución física de estas fincas modelo varía en función de las condiciones locales; sin embargo, la mayoría de las hortalizas son producidas en camas elevadas fuertemente compostadas, cada cama elevada puede producir hasta 83 kg de hortalizas frescas al mes en la sucesión del jardín. El resto de las hortalizas, cereales, leguminosas y plantas forrajeras se producen en un sistema de rotación de 6 años (figura 55). Esta rotación fue diseñada para proporcionar la máxima variedad de cultivos básicos en seis parcelas, aprovechando los efectos restauradores de las rotaciones en el suelo. Cada parcela recibió los siguientes tratamientos durante el período de 6 años (figura 56):

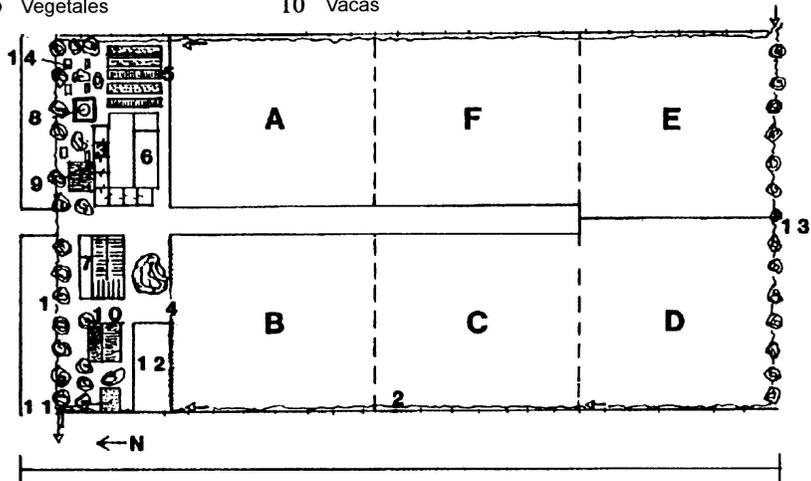
- Año 1: Verano: maíz, frijol y patata.
Invierno: arvejas y habas.
- Año 2: Verano: tomate, cebolla y calabacín.
Invierno: pasto suplementario (avena, trébol, raigrás).
- Año 3: Verano: soja, cacahuate o girasol.
Invierno: trigo con pasto acompañante.
- Año 4-6: Pasto permanente: trébol, alfalfa y raigrás.

En cada parcela los cultivos se desarrollan en varios diseños temporales y espaciales, tales como cultivo en franjas, cultivo intercalado, cultivo mixto, coberturas vegetales y acolchado vivo, para optimizar el uso de los limitados recursos y fomentar los atributos de autosostenibilidad y conservación de recursos del sistema. Una importante consideración en el diseño rotacional fue la estabilidad del sistema en términos de mantenimiento de la fertilidad del suelo y la regulación de plagas. Se acepta que una rotación de cereal y cultivo forrajero de leguminosa proporciona significativos aportes adicionales de nitrógeno y muchas mayores producciones en el cultivo subsiguiente de cereal, con respecto al monocultivo continuo de cereal. Los rendimientos del cereal dependen de la eficiencia de las leguminosas en la aportación de nitró-

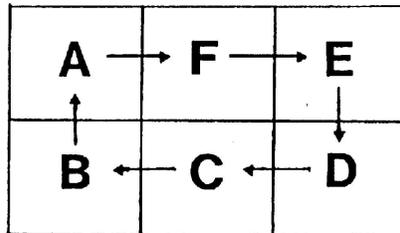
FIGURA 55

Diseño de un sistema agrícola autosuficiente modelo, basado en un esquema de rotación de seis años adaptable a un ambiente mediterráneo (adaptado de Altieri, 1987)

- | | | |
|--------------------|--------------------------|----------------------|
| 1 Árboles frutales | 6 Casa | 11 Cerdos |
| 2 Irrigación | 7 Pollos, pila de madera | 12 Pila de compost |
| 3 Viñedo | 8 Pozo de agua | 13 Árboles |
| 4 Bayas | 9 Horno | 14 Panales de abejas |
| 5 Vegetales | 10 Vacas | |



A Maíz Frijol Papa	F Pastura (tercer año)	E Pastura (Segundo año)
B Habas o alverjas Tomate Cebolla Calabaza	C Avena/trébol soja cacahuete Girasol	D Trigo y pastura Primer año

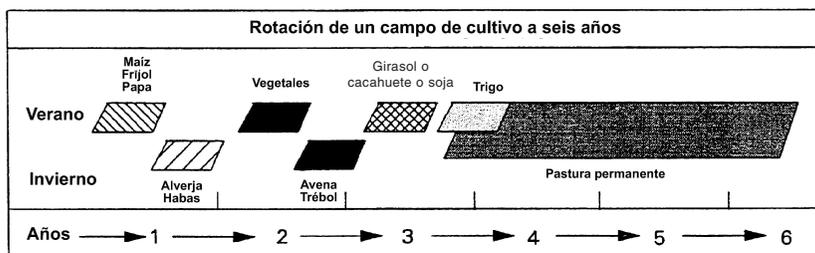


geno. Estudios en Chile y en otras partes del mundo, han demostrado que leguminosas como trébol oloroso, alfalfa y arveja velluda pueden producir entre 2,3 a 10 toneladas/ha de materia seca y fijar entre 76 y 367 kg de nitrógeno/ha. Esto es suficiente para satisfacer la mayoría de los requerimientos de nitrógeno de los cultivos hortícolas.

El esquema rotacional proporciona una cobertura vegetal prácticamente continua que favorece el control de las malas hierbas anuales. Las cubiertas vegetales de leguminosas en cultivos anuales, como maíz, col y tomate, reducen significativamente las malezas. Además, estos sistemas disminuyen la erosión, conservan la humedad y, por tanto, ofrecen un gran potencial a los agricultores de laderas.

El esquema de rotación de cultivos tiene también un profundo impacto en las poblaciones de plagas de insectos. Por ejemplo, el gusano de la raíz del maíz (*Diabrotica* spp.) alcanza consistentemente mayores niveles de población en monocultivos continuos de maíz que en cultivos de maíz seguido de soja, trébol, alfalfa u otros. La presencia de alfalfa en el esquema de rotación favorece la abundancia y diversidad de depredadores y parásitos de insectos en la finca. El corte de alfalfa en bandas forzó el movimiento de depredadores desde la alfalfa a otros cultivos. El corte de alfalfa y la distribución del heno, que contiene gran número de insectos beneficiosos, a través de la finca aumentaron las poblaciones de enemigos naturales. Los rastrojos del cereal usados como acolchado en los cultivos sucesivos, redujeron significativamente las poblaciones de mosca blanca, el principal vector de varios virus, al afectar su atracción a las plantas hospedadoras. Arañas, escarabajos del suelo y otros depredadores, también aumentaron en el hábitat alternativo proporcionado por el acolchado.

FIGURA 56
Secuencia de cultivos en una rotación de seis años diseñado para la zona central de Chile



El personal de CET ha realizado un estrecho seguimiento del funcionamiento de esta finca con sistemas de cultivos integrados. A través de los años ha mejorado la fertilidad del suelo (los niveles de P_2O_5 , que inicialmente estaban disminuyendo, aumentaron de 5 a 15 ppm) y no se han registrado problemas graves de enfermedades o plagas. Los árboles frutales del huerto y las parcelas rotacionales de alrededor producen cerca de 843 kg de frutas al año (uvas, membrillo, peras, ciruelas, etc.). La producción de forraje alcanza alrededor de 18 toneladas/0,21 ha por año, la producción de leche promedia 3.200 l/año y la producción de huevos alcanza 2.531 unidades. El análisis nutricional del sistema basado en la producción de componentes de varias plantas y animales (leche, huevos, carne, frutas, hortalizas, miel, etc.) muestra que se produce un superávit del 250% de proteína, 80% y 550% de vitamina A y C, respectivamente, y 330% de calcio. El análisis económico familiar indica que dada una lista de preferencias, el balance entre la venta de excedentes y la compra de artículos de consumo da un ingreso neto de 790 dólares. Si toda la producción de la finca se vende al por mayor, la familia podría generar un ingreso neto de 1.635 dólares, equivalente a un ingreso mensual de 136 dólares, que supera 1,5 veces el salario mínimo en Chile (Yurjevic, 1991).

CONCLUSIÓN

La agricultura convencional de producción comercial ha conducido a la simplificación de los sistemas de cultivo. La expansión de los monocultivos ha mermado la abundancia y actividad de los enemigos naturales debido a la eliminación de recursos alimenticios y lugares de invernación (Corbett y Rosenheim, 1996). Muchos científicos han mostrado su preocupación por la menor contribución de los agentes de biocontrol a la regulación de las plagas debido a los niveles acelerados de eliminación de hábitats (Fry, 1995; Sotherton, 1984). Por esta razón muchos investigadores citados en este libro han propuesto opciones, a escala de cultivo y de paisaje, para rectificar este declive aumentando la diversidad vegetal de los agroecosistemas y de las áreas circundantes.

Este libro ha examinado cientos de estudios que muestran las interacciones complementarias que se producen entre cultivos y/o entre cultivos y malas hierbas en los policultivos y entre los componentes vegetales cultivados y no cultivados adyacentes en los agroecosistemas. Estas interacciones pueden tener efectos positivos o negativos, directos o indirectos, en el control biológico de las plagas específicas del cultivo. La explotación de estas interacciones en situaciones reales implica el diseño del agroecosistema y su manejo, y requiere el conocimiento de las numerosas relaciones entre plantas, fitófagos y enemigos naturales (Altieri y Letourneau, 1982). El objetivo principal de este enfoque es restaurar los mecanismos de control natural por medio del aumento de biodiversidad, más que forzar el establecimiento del control biológico en ambientes simplificados (como monocultivos), donde los elementos ecológicos esenciales no permiten el funcionamiento óptimo de los enemigos naturales (Van Driesche y Bellows, 1996).

Una estrategia clave en agroecología es explotar la complementariedad y sinergia que derivan de las diferentes combinaciones de cultivos, árboles y animales en agroecosistemas que se rigen por arreglos espaciales y temporales, tales como policultivos, sistemas agroforestales y mezclas cultivo-ganadería. Esto implica la identificación del tipo de biodiversidad que es deseable mantener y/o fomentar, con objeto de llevar a cabo servicios ecológicos, y luego determinar las mejores prácticas que favorezcan los componentes de esta biodiversidad. Muchas prácticas y diseños agrícolas tienen potencial para aumentar la biodiversidad funcional mientras que otros la afectan negativamente. Lo ideal es aplicar las mejores prácticas de manejo para favorecer o regenerar el tipo de biodiversidad que mejor pueda colaborar en la sostenibilidad de los agroecosistemas, al proporcionar servicios ecológicos como el control biológico de plagas, el reciclado de nutrientes, la conservación de agua y suelo, y otros. La función de los agroecólogos debe ser fomentar las prácticas agrícolas que aumentan la abundancia y la diversidad de los organismos benéficos epigeos e hipogeos, que a su vez proporcionan servicios ecológicos claves para los agroecosistemas (Altieri y Nicholls, 2000).

Para que esta estrategia de diversificación se lleve más rápidamente a la práctica, es necesario un conocimiento mucho más profundo de la ecología de los parasitoides y depredadores dentro y fuera del hábitat cultivado, identificando los recursos que son necesarios para su supervivencia y reproducción (Gurr et al., 1998). También es importante determinar en qué medida las poblaciones del interior del cultivo contribuyen a la población global del enemigo natural en los años siguientes. Si estas contribuciones fueran mínimas, las inversiones en el manejo de hábitat deberían orientarse específicamente a aumentar la fuente poblacional fuera del cultivo para asegurar un mayor número de inmigraciones anuales, una acción que equivale a la dosis de un biocida químico. Sin embargo, si las subpoblaciones dentro del cultivo contribuyen significativamente cada año a la dinámica de la metapoblación del enemigo natural, entonces las modificaciones del hábitat deben considerar no sólo tácticas favorecedoras de la inmigración en el cultivo, sino también las que aumenten la probabilidad de emigraciones sucesivas cuando estos hábitats llegan a ser inadecuados. Tales acciones, podrían incluir: la adición de especies vegetales que proporcionen hospederos alternativos y fuentes alimenticias, la incorporación de hábitats que sirvan como lugares de invernación o la utilización de corredores dentro del sistema de cultivo que faciliten el movimiento entre los subcomponentes metapoblacionales.

En resumen, hay cuatro temas claves a considerar cuando se pone en práctica el manejo del hábitat:

1. La selección de las especies vegetales más apropiadas y su despliegue espacial y temporal.
2. Los mecanismos de comportamiento del depredador-parasitoide que son influidos por el manejo del hábitat.
3. La escala espacial sobre la cual opera la mejora del hábitat.
4. Los aspectos negativos potenciales asociados a la adición de nuevas plantas en el agroecosistema (Landis et al., 2000).

Las técnicas propuestas de manejo de hábitat deben, por supuesto, encajar en los sistemas de cultivo existentes y adaptarse a las necesidades y circunstancias de los agricultores.

Prokopy (1994) ha advertido que todas las interacciones de diversificación deberían ser evaluadas en el contexto de un programa amplio del manejo integrado del cultivo. La razón de esta advertencia es que los beneficios potenciales pueden ser menores que los costes imprevistos. Por ejemplo, aunque las plantas de zarzadoras, en California, sirven como una planta hospedadora alternativa para el parasitoide *A. epos*, estas mismas plantas pueden ser un reservorio para la bacteria responsable de la enfermedad de Pierce, una grave enfermedad de la vid transmitida por el cicadélido verdeazulado. Así, una acción tomada para aumentar la eficacia de los enemigos naturales podría provocar pérdidas por el incremento de los niveles de plantas enfermas. Sin embargo, las acciones para reducir la enfermedad de Pierce consistentes en la eliminación de plantas hospedadoras del cicadélido en los hábitats de ribera, como se recomendó en Napa Valley de California, pueden a su vez conducir a una reducción de los enemigos naturales del cicadélido *Erythroneura* spp. Es, por tanto, de gran importancia proporcionar la clase de diversidad correcta en un agroecosistema.

Estudios recientes en sistemas de pradera sugieren que no hay conexiones simples entre la diversidad de especies y la estabilidad del ecosistema. Lo que está claro es que las características biológicas de las especies son al menos tan importantes como el número total de especies. Recientes experimentos en parcelas de pradera han concluido que las diferentes funciones de las plantas son, al menos, tan importantes como el número total de especies en la determinación de los procesos y los servicios de los agroecosistemas (Tilman et al., 1996).

Este último hallazgo tiene implicaciones prácticas para el manejo de los agroecosistemas. Cuando sea más fácil imitar procesos específicos en lugar de duplicar toda la complejidad de la naturaleza, el objetivo se debe centrar en la incorporación de un componente específico de biodiversidad que desempeñe un papel específico, tal como una planta fijadora de nitrógeno, que proporcione cubierta para la protección del suelo, o que albergue recursos para los enemigos naturales. En el caso de agricultores sin limitaciones importantes de recursos y económicas, capaces de afrontar cierto riesgo, se puede establecer una rotación o una simple asociación de cultivos para conseguir un nivel deseado de estabilidad. En el caso de agricultores de escasos recursos, que no pueden tolerar un fallo de producción, la mejor opción puede ser un sistema de policultivo altamente diversificado. Es evidente que el beneficio de los agroecosistemas complejos es de bajo riesgo; si una especie muere por enfermedad, ataque de plagas, o clima, otra especie está disponible para llenar el vacío y mantener la utilización completa de recursos.

El tema central en agricultura sostenible no es alcanzar la máxima producción, sino la estabilización a largo plazo (Reganol et al., 2001). La productividad agrícola sostenida requerirá más que una simple modificación de las técnicas tradicionales. El desarrollo de agroecosistemas autosuficientes, diversificados y económicamente viables, nace de nuevos diseños de sistemas de cultivo y/o ganadería manejados con tecnologías adaptadas al medio ambiente local que están dentro de las posibilidades de los agricultores. La conservación de energía, la calidad ambiental, salud pública y desarrollo socioeconómico equitativo deben considerarse para tomar decisiones sobre especies de cultivo, rotaciones, distancia entre líneas, fertilización, control de plagas y enfermedades y cosecha. Muchos agricultores no se cambiarán a sistemas alternativos si no hay unas buenas perspectivas de beneficio económico, generado por una mayor producción o por menores costes de producción. Las diferentes actitudes dependerán principalmente de la percepción por los agricultores de beneficios económicos a largo y corto plazo de la agricultura sostenible.

La restauración del control natural en los agroecosistemas por medio del manejo de la vegetación, no sólo sirve para regular las poblaciones de las plagas sino que también ayuda a conservar energía, mejorar la fertilidad del suelo, minimizar los riesgos y reducir la dependencia de los recursos externos. El objetivo final del diseño agroecológico es la integración de los componentes de forma que se mejore la eficiencia biológica completa, se conserve la productividad del agroecosistema y

se mantenga su autosostenibilidad. La meta es diseñar un conjunto de agroecosistemas dentro de una unidad paisajística, cada uno imitando la estructura y funcionamiento de los ecosistemas naturales, esto es, sistemas que incluyan:

1. Cobertura vegetal como un medio de conservación eficiente de suelo y agua, a través del uso de prácticas de no laboreo, acolchado, uso de cubiertas vegetales y otros métodos apropiados.
2. Suministro periódico de materia orgánica mediante el uso de estiércol, biomasa vegetal, compost y fomento de la actividad biótica del suelo.
3. Mecanismos de reciclado de nutrientes mediante rotaciones de cultivo, sistemas agropecuarios basados en las leguminosas, etc.
4. Control de plagas mediante la mejora de la actividad de los agentes de control biológico, por introducción o conservación, o mediante diseño de la vegetación.

Todo ello es particularmente importante en países subdesarrollados donde no se dispone de inversiones sofisticadas o puede que no sean económica o ambientalmente aconsejables, especialmente par los agricultores de escasos recursos. La futura investigación en esta área debe proporcionar una base ecológica para el diseño de agroecosistemas diversificados, estables y autosostenibles. Estos sistemas son urgentemente necesarios en todo el mundo, en una era de deterioro de la calidad medioambiental, empeoramiento de la situación energética y costes de producción cada vez mayores. Este enfoque de la agricultura será práctico sólo si es económicamente sensible y se lleva a cabo dentro de los requerimientos de un correcto sistema de manejo agrícola. Sin embargo, dada la tendencia mundial hacia la producción especializada a gran escala, realmente no hay mucho espacio para la puesta en práctica de un programa regional de manejo de hábitat. Nuevas alternativas tecnológicas, tales como los cultivos transgénicos, utilizados en más de 80 millones de hectáreas en el año 2005, están conduciendo a la agricultura hacia una nueva especialización, y los efectos potenciales de los cultivos transgénicos en organismos benéficos son foco de preocupación para los profesionales del control biológico (Rissler y Mellon, 1996; Hilbeck et al., 1998; Altieri, 2000).

El mantenimiento de diversidad a largo plazo requiere una estrategia de manejo que considere los patrones del paisaje y de la biogeografía regional, así como el diseño de agroecosistemas respetuosos con el

medio ambiente, por encima de los intereses puramente económicos. Es por ello que varios autores se han preguntado repetidamente si los problemas de plagas de la agricultura moderna pueden ser ecológicamente aliviados en el contexto de la actual estructura agrícola intensiva en capital. Buttel (1980) sugiere que muchos problemas de la agricultura moderna radican en esa estructura y pide la consideración de un importante cambio social, reforma agraria, rediseño de maquinaria, investigación y reorientación de la extensión en el sector agrícola para aumentar las posibilidades de mejorar la protección del cultivo a través del manejo de la vegetación. El que se lleve a la práctica el potencial y expansión del manejo de plagas con base ecológica, dependerá de cambios de actitud por parte de los investigadores y políticos, de políticas agrarias conducentes, de la existencia de mercado para los productos ecológicos y, también, de los movimientos de agricultores y consumidores en demanda de una agricultura más sana y viable.

Es crucial que los científicos involucrados en la búsqueda de tecnologías agrícolas sostenibles se interesen en quienes finalmente se beneficiarán con ellas. Qué se produce, cómo se produce y para quién se produce, son preguntas clave que necesitan ser contestadas si se quiere que emerja una agricultura socialmente justa. Cuando se plantean estas preguntas, es inevitable que surjan cuestiones sobre la propiedad de la tierra, la condición de la mano de obra, tecnología apropiada, sanidad pública y política de investigación. Hay sin duda importantes desafíos de los que ocuparse a la hora del desarrollo de una agricultura sostenible en el siglo XXI. Tales cuestiones deben ser urgentemente resueltas por científicos y agricultores comprometidos trabajando en asociación.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, J. B. y M. E. DREW (1965), «Grain aphids in New Brunswick. III. Aphid populations in herbicide-treated oatfields». *Canadian Journal of Zoology* 43: 789-794.
- ADAMS, M.W., A.H. ELLINGBAE y E.C. ROSSINEAU (1971), «Biological uniformity and disease epidemics». *BioScience* 21:1067-1070.
- ALDRICH, R. J. (1984), *Weed-crop ecology-principles in weed management*. Breton Publishers, North Scituate, MA.
- ALGHALI, A.M. (1993), «Intercropping as a component in insect pest management for grain cowpea production in Nigeria». *Insect Sci. Appl.* 14:49-54
- ALI, A. D. y T. E. REAGAN (1985), «Vegetation manipulation impact on predator and prey populations in Louisiana sugar-cane ecosystems». *Journal of Economic Entomology* 7-8: 1409-1414.
- ALI, M.I., and M.A. KARIM (1989), «The use of trap crop in manipulating population of the cotton jassid on cotton». *Bangladesh J. Zool.* 17:159-164.
- ALLEN, W. W. y R. F. SMITH (1958), «Some factors influencing the efficiency of *Apanteles medicagines* Muesebeck (Hymenoptera: Braconidae) as a parasite of the alfalfa caterpillar, *Colias philodice eurytheme* Boisduval». *Hilgardia* 28: 1.
- ALTIERI, M. A. (1984), «Patterns of insect diversity in monocultures and polycultures of brussels sprouts». *Protection Ecology* 6: 227-232.
- (1987), *Agroecology: the scientific basis of alternative agriculture*. Westview Press, Boulder, CO.
- (1991), «Increasing biodiversity to improve insect pest management in agroecosystems». En *Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*, ed. DL Hawksworth, pp. 165-82. Wallingford, UK: CAB Int. 302 pp.
- (1991a), «How best can we use biodiversity in agroecosystems». *Outlook on Agriculture* 20: 15-23.
- (1991b), «Traditional farming in Latin America». *The Ecologist* 21: 93-96.

- (1991c), «Ecology of tropical herbivores in polycultural agroecosystems». En: *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandez, and W. W. Benton, eds. Wiley, Nueva York, pp. 607-617.
- (1995), «Agroecology: the science of sustainable agriculture». Westview Press, Boulder.
- (1999), «The ecological role of biodiversity in agroecosystems». *Agric. Ecosyst. Env.* 74:19-31.
- (2000), «The ecological impacts of transgenic crops on agroecosystem health». *Ecosystem Health* 6:13-23.
- y J. D. DOLL (1978), «Some limitations of weed biocontrol in tropical crop ecosystems in Columbia». En: *Proceedings IV International Symposium on Biological Control of Weeds*. T. E. Freeman, ed. Univ. Florida, Gainesville. pp. 74-82.
- y C.I. NICHOLLS (2000), «Applying agroecological concepts to development of ecologically based pest management systems». En *Proc. of a Workshop «Professional societies and ecological based pest management systems.»* pp. 14-19. National Research Council. Washington D.C.
- C. A. FRANCIS, A. SCHOONHOVEN, y J. DOLL (1978), «A review of insect prevalence in maize (*Zea mays* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) polycultural systems». *Field Crops Research* 1: 33-49.
- y S. R. GLIESSMAN (1983), «Effects of plant diversity on the density and herbivory of the flea beetle, *Phyllotreta cruciferae* Goeze, in California collard (*Brassica oleracea*) cropping systems». *Crop Protection* 2: 497-501.
- y S. B. HECHT (1991), *Agroecology and small farm development*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- y D. K. LETOURNEAU (1982), «Vegetation management and biological control in agroecosystems». *Crop Protection* 1: 405-430.
- y D. K. LETOUMEAU (1984), «Vegetation diversity and insect pest outbreaks». *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* 2: 131-169.
- W. J. LEWIS, D. A. NORDLUND, R. C. GUELDNER, y J. W. TODD (1981), «Chemical interactions between plants and *7wchogramma* wasps in Georgia soybean fields». *Protection Ecology* 3: 259-263.
- y M. LIEBMAN (1988), «Weed management: ecological guidelines». En *Weed management in agroecosystems: Ecological approaches*. M. A. Altieri y M. Z. Liebman, eds. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 183-218.
- y L. L. SCHMIDT (1985), «Cover crop manipulation in northern California orchards and vineyards: effects on anthropod communities». *Biological Agriculture and Horticulture* 3: 1-24.
- y L. L. SCHMIDT (1986a), «Population trends and feeding preferences of flea beetles (*Phyllotreta cruciferae* Goeze) in collard-wild mustard mixtures». *Crop Protection* 5: 170-175.

- y L. L. SCHMIDT (1986b), «The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 16: 29-43.
 - y L. L. SCHMIDT (1987), «Mixing cultivars of broccoli reduces cabbage aphid populations». *California Agriculture* 41: 24-26.
 - A. V. SCHOONHOVEN, and J. D. DOLL (1977), «The ecological role of weeds in insect pest management systems: A review illustrated with bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cropping systems». *PANS* 23: 195-205.
 - y J. W. TODD (1981), «Some influences of vegetational diversity on insect communities of Georgia soybean fields». *Protection Ecology* 3: 333-338.
 - J. W. TODD, E. W. HAUSER, M. PATTERSON, G. A. BUCHANAN, y R. H. WALKER (1981), «Some effects of weed management and row spacing on insect abundance in soybean fields». *Protection Ecology* 3: 339-343.
 - y W. H. WHITCOMB (1979a), «Manipulation of insect patterns through seasonal disturbance of weed communities». *Protection Ecology* 1: 185-202.
 - y W. H. WHITCOMB (1979b), «The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects». *Hort. Science* 14: 12-18,
 - y W. H. WHITCOMB (1980), «Weed manipulation for insect management in com». *Environmental Management* 4: 483-489.
 - R. C. WILSON y L. L. SCHMIDT (1985), «The effects of living mulches and weed cover on the dynamics of foliage and soil arthropod communities in three crop systems». *Crop Protection* 4: 201-213.
- ANDERSON, R. N. 1968. *Germination and establishment of weeds for experimental purposes*. Weed Science Society of America, USDA, Washington, DC.
- ANDOW, D. (1983), «Effect of agricultural diversity on insect populations», pp. 91-115. En W. Lockeretz [ed.], *Environmentally sound agriculture*. Praeger, Nueva York.
- (1983), «The extent of monoculture and its effects on insect pest populations with particular reference to wheat and cotton». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 9: 25-35.
 - (1991a), «Vegetational diversity and arthropod population response». *Annual Review of Entomology* 36: 561-586.
 - (1991b), «Yield loss to arthropods in vegetational diverse agroecosystems». *Environ. Entomol.* 20: 1228-1235.
 - (1996), «Augmenting natural enemies in maize using vegetational diversity». En *Biological Pest Control in Systems of Integrated Pest Management*. Food Fertil. Technol. Cent. Book Ser. No. 47, pp. 137-53
 - A. G. NICHOLSON, H. C. WIEN, y H. R. WILSON (1986), «Insect populations on cabbage grown with living mulches». *Environmental Entomology* 15: 293-299.

- y D. R. PROKRYM (1990), «Plant structural complexity and host finding by a parasitoid». *Oecologia* 62: 162-165.
- y S. J. RISCH (1985), «Predation in diversified agroeco-systems: relations between a coccinellid predator *Coleomegilla maculata* and its food». *Journal of Applied Ecology* 22: 357-372.
- ANDREWS, D. J. y A. H. KASSAM (1976), «The importance of multiple cropping in increasing world food supplies». En *Multiple cropping*. ASA Special Publication No. 27. G. B. Triplett, P. A. Sanchez y R. I. Papendick, eds. American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 1-10.
- AVELING, C. (1981), «The role of *Anthocoris* species (Hemiptera: Anthocoridae) in the integrated control of the damson-hop aphid (*Phorodon humuli*)». *Annals of Applied Biology* 97: 143.
- BACH, C. E. (1980a), «Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle», *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology* 61: 1515-1530.
- (1980b), «Effects of plant diversity and time of colonization on an herbivore-plant interaction». *Oecologia* 44: 319-326.
- BALIDDAWA, C.W. (1985), «Plant species diversity and crop pest control: an analytical review». *Insect Sci. Appl.* 6: 479-487.
- BANTILAN, R. T., M. C. PALADA, y R. R. HARWOOD (1974), «Integrated weed management. 1. Key factors affecting crop weed balance». *Philippine Weed Science Bulletin* 1: 14-36.
- BARBOSA, P. (ed.) (1998), *Conservation Biological Control*. San Diego, CA: Academic. 396 pp.
- BARNEY, R. J., W. O. LAMP, E. J. ARMBRUST y G. KAPUSTA (1984), «Insect predator community and its response to weed management in spring-planted alfalfa». *Protection Ecology* 6: 23-33.
- BAUDRY, J. (1984), «Effects of landscape structure on biological communities: the case of heterogenous network landscapes». Vol I. pp. 55-65 En *Methodology in landscape ecological research and planning*. J. Brandt and P. Agger (eds.). Roskilde University Center, Roskilde, Dinamarca.
- BEER, J., R. MUSCHLER, D. KASS, E. SOMARRIBA (1997), «Shade management in coffee and cacao plantations. American Society of Agronomy». (Symposium on Tropical Agroforestry Indianapolis, Indiana, USA November 5, 1996). Nair, P. K. R. Latt, C. R., (eds.). En *Forestry Sciences: Directions in tropical agroforestry research*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands. 139-164.
- BENDIXEN, L. E. y D. J. HOM (1981), *An annotated bibliography of weeds as reservoirs for organisms affecting crops. 111. Insects*. Agricultural Research and Development Center, Wooster, Ohio.
- BENTLEY, S. y J. B. WHITTAKER (1979), «Effects of grazing by a chrysomelid beetle», *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *Journal of Ecology* 67: 79-90.

- BEETS, W. C. (1990), *Raising and sustaining productivity of small holder farming systems in the tropics*. AgBe Publishing, Alkmaar, Holanda.
- BHATNAGAR, V S. y J. C. DAVIES (1981), «Pest management in intercrop subsistence farri-ting. Proc. *Int. Workshop on Intercropping*. ICRISAT, Patanchem», India.
- BIGGER, M. (1981), «Observations on the insect fauna of shaded and unshaded Amelonado cocoa». *Bull. Entomol. Res.* 71 (1): 107-119.
- BOBB, M. L. (1939), «Parasites of the oriental fruit moth in Virginia». *Journal of Economic Entomology* 32: 605.
- BOLLER, E.F. (1990), «The ecosystem approach to plan and implement integrated plant protection in viticulture of eastern Switzerland». En R. Cayalloro (ed.) *Plant-protection problems and prospects of integrated control in viticulture*. Proc. Int. CEC-IOBC Symposium pp. 607-617.
- (1992), «The role of integrated pest management in integrated production of viticulture in Europe». *Brighton Crop Protection Conference* pp. 499-506.
- BROWN, L. R. y J. E. YOUNG (1990), «Feeding the world in the nineties». En *State of the world*. L. R. Brown et al., eds. W. W Norton & Co., NY, p. 59-78.
- BRUSH, S.B. (1982), «The natural and human environment of the central Andes». *Mt. Res. Devel.* 2: 14-38.
- BUCHANAN, G. A. (1977), «Weed biology and competition». En *Research methods in weed science*, B. Truelove, ed. Southern Weed Science Society, Auburn, Alabama. pp. 25-41.
- BUGG, R.L. (1993), «Habitat manipulation to enhance the effectiveness of aphidophagous hover flies (Diptera: Syrphidae)». *Sust. Agric.* 5:12-15.
- y DUTCHER, J.D. (1989), «Warm-season cover crops for pecan orchards: horticultural and entomological implications». *Biol. Agric. Hort.* 6: 123-148.
- EHLER, L.E., and WILSON, L.T. (1987), «Effect of common knotweed (*Polygonum aviculare*) on abundance and efficiency of insect predators of crop pests». *Hilgardia* 55: 1-53.
- ELLIS R.T., CARLSON R.W. (1989), «Ichneumonidae (Hymenoptera) using extra floral nectar of faba bean (*Vicia faba* L.: Fabaceae) in Massachusetts». *Biol. Agric. Hort.* 6:107-14.
- y J. D. DUTCHER (1989), «Warm-season cover crops for use in pecan orchards: Horticultural and entomological implications». *Biological Agriculture and Horticulture* 6: 123-148.
- y WADDINGTON, C. (1994), «Using cover crops to manage arthropod pests of orchards: a review». *Agric. Ecosyst. Environ.* 50: 11-28.
- BURN, A. J. (1987), «Cereal crops». En *Integrated pest management*. A. J. Bum, T. H. Coaker and P. C. Jepson, eds. Academic Press, Londres, pp. 209-256.
- T. H. COAKER, and P. C. JEPSON, eds. (1987), *Integrated pest management*. Academic Press, Londres.

- BUSCHMAN, L. L., H. N. PITRE, y H. F. HODGES (1984), «Soybean cultural practices: effects on populations of geocorids, nabids, and other soybean arthropods». *Environmental Entomology* 13: 305-317.
- BUTTEL, F. H. (1980), «Agricultural structure and rural ecology: toward a political economy of rural development». *Sociologia Ruralis* 20: 44-62.
- CAMPBELL, R. (1989), *Biological Control of Microbial Plant Pathogens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CAPINERA, J.L., T.J. WEISSLING, y E.E. SCHWEIZER (1985), «Compatibility of intercropping with mechanized agriculture: effects of strip intercropping of pinto beans and sweet corn on insect abundance in Colorado». *J. Econ. Entomol.* 78: 354-357.
- CHIVERTON, P. A. (1989), «The creation of within-field overwintering sites for natural enemies of cereal aphids». En *Brighton Crop Protection Conference-Weeds*. Fam, Surrey. British Crop Protection Council. pp. 1093-1096.
- CHIVERTON, P.A. y N.W. SOTHERTON (1991), «The effects on beneficial arthropods of the exclusion of herbicides from cereal crop edges». *J. Appl. Ecol.* 28: 1027-1039.
- CHUMAKOVA, B. M. (1960), «Supplementary feeding as a factor increasing the activity of parasites of harmful insects». *Trudy Vsesoyuznogo Nauchno-issledovatel'skogo Instituta Zashchity Rastenii* 15: 57-70.
- COAKER, T.J. (1980), «Insect pest management in *Brassica* crops by intercropping. Integrated control of *Brassica* Crops». *IOBC WPRS Bull.* 3: 117-125.
- COLL, M. (1998), «Parasitoid activity and plant species composition in intercropped systems». En *Enhancing Biological Control*. C. Pickett and R. Bugg, eds. University of California Press, Berkeley.
- BOTRELL, D.G. (1994), «Effect of nonhost plants on an insect herbivore in diverse habitats». *Ecology* 75: 723-731.
- BOTRELL, D.G. (1996), «Movement of an insect parasitoid in simple and diverse plant assemblages». *Ecol. Entomol.* 21: 141-149.
- COLLINS, F. L. y S. J. JOHNSON (1985), «Reproductive response of caged adult velvet bean caterpillar and soybean looper to the presence of weeds». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 14: 139-149.
- CONWAY, G.R. y J.N. PRETTY (1991), «Unwelcome harvest: agriculture and pollution». Earthscan Pub., Londres.
- COOMBES, D. S and N. W. SOTHERTON (1986), «The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals». *Annals of Applied Biology* 108: 461-474.
- CONWAY, G.R. (1994), «Sustainability in agricultural development». *Journal for Farming Systems and Research Extension* 4:1-14.
- CORBETT, A. (1998), «The importance of movement in response of natural enemies to habitat manipulation». See Ref. 125, pp. 25-48.
- PLANT, R.E. (1993), «Role of movement in the response of natural enemies

- to agroecosystem diversification: a theoretical evaluation». *Environ. Entomol.* 22: 519-31.
- ROSENHEIM J.A. (1996), «Impact of a natural enemy overwintering refuge and its interaction with the surrounding landscape». *Ecol. Entomol.* 21: 155-64.
- COSTELLO, M.J., ALTIERI, M.A. (1994), «Living mulches suppress aphids in broccoli». *Calif. Agric.* 48:24-28.
- ALTIERI, M.A. (1995), «Abundance, growth rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on broccoli grown in living mulches». *Agric. Ecosyst. Environ.* 52: 187-96.
- DAANE, K.M. (1998), «Influence of groundcover on spider populations in a table grape vineyard». *Ecol. Entomol.* 23: 33-40.
- COWGILL, S.E., WRATTEN, S.D., y SOTHERTON, N.W. (1993b), «The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphys balteatus* (Diptera: Syrphidae) on farmland». *Ann. Appl. Biol.* 122: 223-231.
- CROFT, B. A. (1975), «Tree fruit pest management». En *Introduction to insect pest management*. R. L. Metcalf and W. H. Luckmann, eds., J. Wiley & Sons, Nueva York. pp. 471-507.
- y S. C. HOYT (1983), *Integrated management of insect pests of pome and stone fruits*. J. Wiley & Sons, Nueva York.
- CROMARTIE, W. J. (1991), «The environmental control of insects using crop diversity». En *CRC handbook of pest management in agriculture*. D. Pimentel, ed. Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 223-251.
- DAANE, K.M., M.J. COSTELLO, G.Y. YAKOTA y W.J. BENTELEY (1998a), *Can we manipulate leafhopper densities with management practices?* Grape Grower 30: 18-36.
- y M.J. COSTELLO (1998b), *Can cover crops reduce leafhopper abundance in vineyards?* California Agriculture 52: 27-32.
- DAMBACH, C. A. (1948), *Ecology of crop field borders*. Ohio State University Press, Columbus, OH, 203 pp.
- DE LOACH, C. J. (1970), «The effect of habitat diversity on predation». *Proceedings of Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management* 2: 223-24 1.
- DEMPSTER, J. P. (1969), «Some effects of weed control on the numbers of the small cabbage white (*Pieris rapae* L.) on brussel sprouts». *Journal of Applied Ecology* 6: 339-405.
- y T. H. COAKER (1974), «Diversification of crop ecosystems as a means of controlling pests». En *Biology in pest and disease control*. D. P. Jones y M. E. Solomon, eds. Wiley & Sons, Nueva York, pp. 106-114.
- DENNIS, P., FRY, G.L.A. (1992), «Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farms?» *Agric. Ecosyst. Environ.* 40: 95-115.
- DOUTT, R.L. y J. NAKATA (1973), «The *Rubus* leafhopper and its egg parasitoid:

an endemic biotic system useful in grape-pest management». *Environmental Entomology* 2: 381-386.

- DUELLI, P., STUDER, M., MARCHAND, I., JAKOB, S. (1990), «Population movements of arthropods between natural and cultivated areas». *Biol. Conserv.* 54: 193-207.
- DUTCHER, J. (1998), «Conservation of Aphidophaga in pecan orchards». *Conservation Biological Control*. P. Barbosa, ed. Academic Press, San Diego.
- EDLAND, T. (1995), «Integrated pest management in fruit orchards». En *Biological Control: benefits and risks*. pp. 97-105. H.M.T. Hokkanen y J.M. Lynch (eds.) Cambridge University Press, Cambridge.
- EL TITI, A. (1986), «Management of cereal pests and disease in integrated farming systems». *Proe. 1986 Brit. Crop Protect. Conf. Pests and Diseases*. pp. 147-156.
- EWEL, J. J. (1986), «Designing agricultural ecosystems for the humid tropics». *Annual Review Ecology and Systematics* 17: 245-271.
- (1999), «Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use». *Agroforestry Systems*. 45: 1-21.
- F. BENEDICT, C. BERISH, y B. BROWN (1982), «Leaf area, light transmission, roots and leaf damage in nine tropical plant communities». *Agro-ecosystems* 7: 305-326.
- FEENY, P. (1976), «Plant apparency and chemical defense». *Recent Advances in Phytochemistry* 10: 1-49.
- (1977), «Defensive ecology of the Cruciferae». *Annals of Missouri Botanical Garden* 64: 221-234.
- FINCH, S. and R.H. COLLIER (2000), «Host-plant selection by insects: A theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96 (2): 91-102.
- y M. KIENEGGER (1997), «A behavioural study to help clarify how undersowing with clover affects host-plant selection by pest insects of brassica crops». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84 (2): 165-172.
- Finch, C. V. y C. W. Sharp. 1976. *Cover crops in California Orchards and Vineyards*. USDA Soil Conservation Service, USDA, Washington, DC.
- FLAHERTY, D. (1969), «Ecosystem trophic complexity and the Willamette mite», *Eotetranychus willamettei* (Acarine: Tetranychidae) densities. *Ecology* 50: 911-916.
- FLINT, M. L. y P. A. ROBERTS (1988), «Using crop diversity to manage pest problems: some California examples». *American Journal of Alternative Agriculture* 3: 164-167.
- FOSTER, M.A. y W.G. RUESINK (1984), «Influence of flowering weeds associated with reduced tillage in corn on a black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) parasitoid, *Meteorus rubens* (Nees von Esenbeck)». *Environ. Entomol.* 13: 664-668.

- FOWLER, C. and P. MOONEY (1990), *Shattering. Food, politics and the loss of genetic diversity*. The University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- FRANCIS C.A. (1986), *Multiple cropping systems*. MacMillan, Nueva York.
- (1990), *Sustainable agriculture in temperate zones*. Wiley & Sons, Nueva York.
- C. A. FLOR, y S. R. TEMPLE (1976), «Adapting varieties for intercropped systems in the tropics». En *Multiple cropping*. ASA Special Publication No. 27. G. B. Triplett, P. A. Sanchez and R. I. Papendick, eds. American Society of Agronomy, Madison, WI pp. 235-254.
- FRANK, T. (1997), «Species diversity of ground beetles (Carabidae) in sown weed strips and adjacent fields». *Biol. Agric. Hort.* (En prensa).
- y W. NENTWIG (1995), «Ground dwelling spiders (Araneae) in sown weed strips and adjacent fields». *Acta Oecologia* 16: 179-193.
- FRY, G. (1995), «Landscape ecology of insect movement in arable ecosystems». En *Ecology and Integrated Farming Systems*. D. M. Glen, M.P. Greaus y H.M. Anderson (eds.) John Wiley & Sons. Briston, UK. pp. 177-202.
- FYE, A. E. (1983), «Cover crop manipulation for building pear psylla (Homoptera: Psyllidae) predator population in pear orchards», *Journal of Economic Entomology* 76: 306-3 10.
- GARCIA, M. A. y M. A. ALTIERI (1992), «Explaining differences in flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behavior». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 62: 201-209.
- GIRMA, H., M.R. RAO, S. SITHANANTHAM (2000), «Insect pests and beneficial arthropod populations under different hedgerow intercropping systems in semiarid Kenya». *Agroforestry Systems* 50 (3): 279-292.
- GLIESSMAN, S.R. 1999. *Agroecology: ecological processes in agriculture*. Ann Arbor Press, Michigan.
- y M. AMADOR A. (1980), «Ecological aspects of production in traditional agroecosystems in the humid lowland tropics of Mexico». En *D-opical ecology and development. J. 1*. Furtado, ed. ISTE, Kuala Lumpur. pp. 601-608.
- GOLD, C. S. (1987), «Crop diversification and tropical herbivores: effects of intercropping and mixed varieties on the cassava whiteflies», *Aleurotrachelus socialis* and *Rialeurodes variabilis* in Colombia. Unpublished Ph.D. dissertation. University of California at Berkeley, CA. 362 pp.
- y M.A. ALTIERI (1989), «The effects of intercropping and mixed varieties on predators and parasitoids of cassava whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) in Colombia». *Bull. Entomol. Res.* 79: 115-121.
- M. A. ALTIERI, y A. C. BELLOTTI (1989), «Relative oviposition rates of the cassava homworm, *Erinnyis ello* (Lep.: Sphingidae) and accompanying parasitism by *Telenomus sphingis* (Hym.: Scelionidae) on upper and lower surfaces of cassava». *Entomophaga* 34: 73 -76.

- M. A. ALTIERI, y A. C. BELLOTTI (1989), «The effects of intercropping and mixed varieties of predators and parasitoids of cassava whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) in Columbia». *Bull. Entomol. Res.* 79: 115-121.
- M. A. ALTIERI, y A. C. BELLOTTI (1990), «Direct and residual effects of short duration intercrops on the cassava whiteflies *Aleurotrachelus socialis* and *Dialeurodes variabilis* (Homoptera: Aleyrodidae) in Colombia». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 32: 57-67.
- GOODMAN, D. (1975), «The theory of diversity-stability relationships in ecology». *Quarterly Review of Biology* 50: 237-266.
- GOULD, F. (1986), «Simulation models for predicting durability of insect-resistant genoplasm: a deterministic diploid, two-locus model». *Environmental Entomology* 15: 1 -10.
- GRIGG, D. B. (1974), *The agricultural systems of the world. An evolutionary approach*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- GRODEN, E. (1982), «The interactions of toot maggots and two parasitoids», *Aleochara bilineata* (Gyll.) and *Aphaereta pillipes* (Say). M.S. thesis. Michigan State University, East Lansing. p. 152.
- GUHARAY, F., J. MONTERREY, D. MONTERROSO, y C. STAVER (2000), *Manejo integrado de plagas en el cultivo de café*. CATIE. Managua, Nicaragua.
- GURR, G.M., VAN EMDEN, H.F., WRATTEN, S.D. (1998), «Habitat manipulation and natural enemy efficiency: implications for the control of pests». En *Conservation biological control*. P. Barbosa (ed). Academic Press, Nueva York. pp. 155-183.
- GURR, G.M., WRATTEN, S.D., IRVIN, N.A., HOSSAIN, Z., BAGGEN, L.R., et al. (1998), Habitat manipulation in Australasia: recent biological control progress and prospects for adoption. In *Pest Management—Future Challenges: Proc. 6th Aust. App. Entomol. Res. Conv. 29 Sept.—2 Oct. Vol. 2*, ed. M.P. Zaluki, R.A.I. Drew, G.G. White, pp. 225035. Brisbane: Univ. Queensland. 356 pp.
- GUT, L. J., C. E. JOCHUMS, P. H. WESTIGARD, y W. J. LISS (1982), «Variation in pear psylla (*Psylla pyricola* Foerster) densities in southern Oregon orchards and its implications». *Acta Horticulture* 124: 101-111.
- HAGEN, K. S. (1986), «Ecosystem analysis: plant cultivars (HPR) entomophagous species and food supplements». En *Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects*. D. J. Boethal and R. D. Eikenbary, eds. Ellis Harwood, Chichester, Inglaterra. pp. 151-195.
- HARLAN, J. R. (1975), «Our vanishing genetic resources». *Science* 188: 618-622.
- HART, R. D. (1974), «The design and evaluation of a bean, com and manioc polyculture cropping system for the humid tropics». Ph.D, dissertation. University of Florida, Gainesville, FL, 158 pp.
- (1980), *Agroecosistemas*. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- HARWOOD, R. R. (1974), «Farmer-oriented research aimed at crop intensification». En *Proceedings of Cropping Systems Workshop*, IRRI. International Rice Research Institute, Los Banos, Filipinas.

- (1979), *Small farm development-understanding and improving farming systems in the humid tropics*. Westview Press, Boulder, CO.
- HASSE, V. y J. A. LITSINGER (1981), *The influence of vegetational diversity of host-finding and larval survivorship of the Asian corn borer, Ostrinia furnacalis Guenee*. International Rice Research Institute Saturday sen-dnary. Dept. Entomol. IRRI.
- HAUSAMMANN, A. (1996a), «The effects of weed strip-management on pests and beneficial arthropods in winter wheat fields». *J. Plant Dis. Prot.* 103: 70-81.
- HAYNES, R. J. (1980), «Influence of soil management practice on the orchard agroecosystem». *Agroecosystems* 6: 3-32.
- HELENIUS, J. (1989), «The influence of mixed intercropping of oats with field beans on the abundance and spatial distribution of cereal aphids. (Homoptefa: Aphididae)». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 25: 53 -73.
- (1998), «Enhancement of predation through within-field diversification». En *Enhancing biological control*. E. Pickett and R.L. Bugg (eds.) University of California Press, Berkeley. pp. 121-160.
- (1991), «Insect numbers and pest damage in intercrops vs. monocrops: concepts and evidence from a system of faba bean, oats and *Rhopalosiphum padi* (Homoptera, Aphididae)». *J. Sustainable Agric.* 1:57-80.
- HENDRIX, P.F., D.A. CROSSLEY, J.M. BLAIR, D.C. COLEMAN (1990), «Soil biota as components of sustainable agroecosystems». En C.A. Edwards (ed.) *Sustainable agricultural systems*. Soil and Water Conservation Society, Iowa. pp. 637-54.
- HICKMAN, J.M. WRATTEN, S.D. (1996), «Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hoverfly larvae in cereal fields». *J. Econ. Entomol.* 89: 832-40.
- HILBECK, A., M. BAUMGARTNER, P.M. FRIED, F. BIGLER (1998), «Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn-fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae)». *Environmental Entomology* 27 (2): 480-487. Hodek, 1. 1973. *Biological of Coccinellidae*. Junk NX Publishers, Academia, La Hoja, Paisés Bajos.
- HOKKANEN, H. M. T. (1991), «Trap cropping in pest management». *Annual Review of Entomology*. 36: 119-13 8.
- HOLLAND, J.M., THOMAS, S.R., COURTS, S. (1994), «*Phacelia tanacetifolia* flower strips as a component of integrated farming». En *Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation*, ed. N. Boatman, pp. 215-20. Farnham: Br. Crop Prot. Council. 404 pp.
- HOLLAND, J.M., THOMAS S.R. (1996), «*Phacelia tanacetifolia* flower strips: their effect on beneficial invertebrates and gamebird chick food in an integrated farming system». *Acta Jutl.* 71: 171-82.
- HOOKS, C.R.R., VALENZULA, H.R., DEFRANK J. (1998), «Incidence of pests and arthropod natural enemies on zucchini grown with living mulches». *Agric. Ecosyst. Environ.* 69: 217-31.

- HOROWITZ, M. T., T. BLUMDEL, G. HERTZLINGER y N. HULIN (1962), «Effects of repeated applications of ten soil-active herbicides on weed populations». *Weed Research* 14: 97-109.
- HOVELAND, C. S., G. G. BUCHANAN, y M. C. HARRIS (1976), «Response of weeds to soil phosphorus and potassium». *Weed Science* 24: 194-201.
- HUFFAKER, C. B. and P. S. MESSENGER (1976), *Theory and practice of biological control*. Academic Press, Nueva York.
- IDRIS, A.B., GRAFIUS, E. (1995), «Wildflowers as nectar sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae)». *Environ. Entomol.* 24: 1726-35.
- IGZOBURKIE, M. U. (1971), «Ecological balance in tropical agriculture». *Geographical Review* 61: 519-529.
- JMHASLY, P., NETWIG, W. (1995), «Habitat management in winter wheat and evaluation of subsequent spider predation on insect pests». *Acta Oecol.* 16: 389-403.
- JOHNSON, T. B., F. T. TURPIN y M. K. BERGMAN (1984), «Effect of foxtail infestation on corn rootworm larvae (Coleoptera: Chrysomelidae) under two com-planting dates». *Environmental Entomology* 13: 1245-1248.
- KAJAK, A., LUKASIEWICZ, J. (1994), «Do semi-natural patches enrich crop fields with predatory epigeal arthropods?» *Agric. Ecosyst. Environ.* 49: 149-61.
- KAJIMURA, T.Y. (1995), «Effect of organic rice farming on planthoppers». *Reproduction of the white-backed planthopper, Sogatella furcifera (Homoptera Delphacidae)*. Res. Pop. Ecol. 37:219-224.
- KAJIMURA, T. Y. MAEOKA, I. WIDIARTA, T. SUDO, K. HIDAKA, F. NAKASUJI, K. NAGAI (1993), «Effects of organic farming of rice plants on population density of leafhoppers and planthoppers. I. Population density and reproductive rate». *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 37 (3): 137-144.
- KAREIVA, P. (1983), «The influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement». En *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. R. F. Denno y M. S. McClure, eds. Academic Press, Nueva York. pp. 259-289.
- (1986), «Trivial movement and foraging by crop colonizers». En *Ecological theory and integrated pest management practice*. M. Kogan, ed. Wiley & Sons, Nueva York. pp. 59-82.
- KEMP, J.C., y BARRETT, G.W. (1989), «Spatial patterning: impact of uncultivated corridors on arthropod populations within soybean agroecosystems». *Ecology* 70: 114-128.
- KEVAN, P.G., E.A. CLARK y V.G. THOMAS (1990), «Insect pollinators and sustainable agriculture». *Am. J. Alternative Agric.* 5: 13-22.
- KHAN, Z.R., J.A. PICKETT, J. van DER BERG y C.M. WOODCOCK (2000), «Exploiting chemical ecology and species diversity: stemborer and *Striga* control for maize in Africa». *Pest Management Science* 56: 1-6.

- KIDO, H., D. L. FLAHERTY, C. E. KENNETT, N. R. MCCALLEY, y D. E. BOSCH (1981), «Seeking the reasons for differences in orange tortrix infestations». *California Agriculture* 35: 27-28.
- KLINGER, K. (1987), «Effects of margin-strips along a winter wheat field on predatory arthropods and the infestation by cereal aphids». *Journal of Applied Entomology* 104(1):47-58
- KLOEN, H. y M. A. ALTIERI (1990), «Effect of mustard (*Brassica hirta*) as a non-crop plant on competition and insect pests in broccoli (*Brassica oleraceae*)». *Crop Protection* 9: 90-96.
- KOWALSKI, R., P.E. VISSER (1979), «Nitrogen in a crop-pest interaction: cereal aphids». En J.A. Lee (ed.) *Nitrogen as an ecological parameter*. Blackwell Scientific Publ., Oxford. pp. 67-74.
- LAGERLOF, J., y WALLIN, H. (1993), «The abundance of arthropods along two field margins with different types of vegetation composition: an experimental study». *Agric. Ecosys. Environ.* 43: 141-154.
- LANDIS, D.A., y HAAS, M.J. (1992), «Influence of landscape structure on abundance and within field distribution of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) larval parasitoids in Michigan». *Environ. Entomol.* 21: 409-416.
- P. MARINO (1996), Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications* 6 (1): 276-284.
- P.C. MARINO (1996), «Parasitoid communities of pest lepidoptera in agricultural landscapes: Theory, reality and implications for biological control». *Bulletin of the Ecological Society of America* 77 (3 SUPPL. PART 2): 250. Annual Combined Meeting of the Ecological Society of America on Ecologists/Biologists as Problem Solvers Providence, Rhode Island, USA August 10-14, 1996.
- LANDIS, D.A., F.D. MENALLED. 1998. Ecological considerations in the conservation of effective parasitoid communities in agricultural systems. See Ref. 12, pp. 101-21.
- F.D. MENALLED, J.C. LEE, D.M. CARMONA, A. PEREZ-VALDEZ (1999), «Habitat modification to enhance biological control in IPM». En *Emerging Technologies for Integrated Pest Management: Concepts, Research, and Implementation*. ed. G.G. Kennedy, T.B. Sutton. St. Paul: APS Press. En prensa.
- S.D. WRATTEN y G.A. GURR (2000), «Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture». *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- LASACK, P. M. y L. P. PEDIGO (1986), «Movement of stalk borer larvae (Lepidoptera: Noctuidae) from noncrop areas into com». *Journal of Economic Entomology* 79: 1697-1702.
- LASHOMB, J. H. y Y. S. NG (1984), «Colonization by Colorado potato beetles, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae), in rotated and non-rotated potato fields». *Environmental Entomology* 13: 1352-1356.

- LATHEEF, M. A. y R. D. IRWIN (1980), «Effects of companionate planting on snap bean insects, *Epilachna varivestis* and *Heliothis zea*». *Environmental Entomology* 9: 195-198.
- LESAR, C. D. y J. D. UNZICKER (1978), «Soybean spiders: species composition, population densities and vertical distribution». *Illinois Natural History Survey Biological Notes No. 107*.
- LEIUS, K. (1967), «Influence of wild flowers on parasitism of tent caterpillar and codling moth». *Canadian Entomologist* 99: 444-446.
- LESTON, D. (1973), «The ant mosaic-tropical tree crops and the limiting of plots and diseases». *PANS* 19: 311.
- LETOURNEAU, D. K. (1983), «The effects of vegetational diversity on herbivorous insects and associated natural enemies: Examples from tropical and temperate agroecosystems». PhD dissertation. University of California, Berkeley, CA. 109 pp.
- (1987), «The enemies of hypothesis: tritrophic interaction and vegetational diversity in tropical agroecosystems». *Ecology*. 68: 1616-1622.
- y M. A. ALTIERI (1983), «Abundance patterns of a predator *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthoconidae) and its prey», *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae): habitat attraction in polycultures versus monocultures. *Environmental Entomology* 122: 1464-1469.
- LEVINE, E. (1985), «Oviposition by the stalk borer, *Papailrema nebris* (Lepidoptera: Noctuidae) on weeds, plant debris, and cover crops in cage tests». *Journal of Economic Entomology* 78: 65-68.
- LEVINS, R. y M. WILSON (1979), «Ecological theory and pest management». *Annual Review of Entomology* 25: 7-29.
- LEWIS, T. (1965), «The effects of shelter on the distribution of insect pests». *Scientific Horticulture* 17: 74-84.
- LIANG, W. and HUANG, M. (1994), «Influence of citrus orchard ground cover plants on arthropod communities in China: A review». *Agric. Ecosys. Environ.* 50: 29-37
- LINCOLN, C. y D. ISLEY (1947), «Corn as a trap crop for the cotton bollworm». *Journal of Economic Entomology* 40: 437-438.
- LIEBMAN, J. (1997), *Rising toxic tide: pesticide use in California, 1991-1995*. Pesticide Action Network, San Francisco.
- y E.R. GALLANDT (1997), «Many little hammers: ecological management of crop-weed interactions». En *Ecology in Agriculture*, L.E. Jackson (ed.) Academic Press, San Diego. pp. 291-343.
- LITSINGER, J. A. y K. MOODY (1976), «Integrated pest management in multiple cropping systems», pp. 293-316. En *Multiple Cropping*. eds. R.I. Papendick, P.A. Sanchez, and G.B. Triplett. Special Publication 27. American Society of Agronomy, Madison, WI.
- V. HASSE, A.T. BARRION y H. SCHMUTTERER (1991), «Response of *Ostrinia*

- furnacalis* (Guenee) (Lepidoptera: Pyralidae) to intercropping». *Environ. Entomol.* 20: 988-1004.
- LYS, J.A. (1994), «The positive influence of strip-management on ground beetles in a cereal field: increase, migration and over-wintering». En *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. ed. K. Desender, M. Dufrene, M. Loreau, M.L. Luff, J.P. Maelfait. pp. 451-55. Dordrecht/Boston/Londres: Kluwer. 474 pp.
- y NENTWIG (1992), «Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 4. Surface activity, movements and density of abundant carabid beetles in a cereal field». *Oecologia* 92: 373-382.
- ZIMMERMANN, M., NETWIG, W. (1994), «Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management». *Entomol. Exp. Appl.* 73:1-9.
- MAIER, C. T. (1981), «Parasitoids emerging from puparia of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) infesting hawthorn and apple in Connecticut». *Canadian Entomologist* 113: 867.
- MARCOVITCH, S. (1935), «Experimental evidence on the value of strip cropping as a method for the natural control of injurious insects, with special reference to plant lice». *Journal of Economic Entomology* 28: 26-70.
- MARINO, P.C., LANDIS, D.L. (1996), «Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems». *Ecol. Appl.* 6:276-84.
- MARVIER, M. (2001), «Ecology of transgenic crops». *American Scientist* 89: 160-167.
- MATTESON, P.C. (1982), «The effects of intercropping with cereals and minimal permethrin applications on insects of cowpea and their natural enemies in Nigeria». *Trop. Pest Manage.* 28: 372-380.
- MATTESON, P. C., M. A. ALTIERI, y W. C. GAGNE (1984), «Modification of small farmer practices for better management». *Annual Review of Entomology* 29: 383-402.
- MAYSE, M. A. (1983), «Cultural control in crop fields: a habitat management technique». *Environmental Entomology* 7: 15-22.
- y P. W. PRICE (1978), «Seasonal development of soybean arthropod communities in east central Illinois». *Agroecosystems* 4: 387-405.
- MCCLURE, M. (1982), «Factors affecting colonization of an orchard by leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) vectors of peach x-disease». *Environmental Entomology* 11: 695.
- MCCNEELY, J. A., K. R. MILLER, W. V REID, R. A. MITTERMEIER, y T. B. WERNER (1990), *Conserving the world's biological diversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. WRI, Conserv. Intl., World Wildlife Fund, World Bank, Washington, DC.
- MCPHERSON, R.M., y L.D. NEWSOM (1984), «Trap crops for control of stink bugs in soybean». *J. Ga. Entomol. Soc.* 19: 470-480.
- MENALLED, F.D., MARINO, P.C., GAGE, S.H., LANDIS, D.A. (1999), «Does

- agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity?» *Ecol. Appl.* 9:634-41.
- Michigan State University Extension (2000), «Michigan Field Crop Pest Ecology and Management». Bulletin E2704 p. 102.
- MONTEITH, L. G. (1960), «Influence of plants other than the food plants of their host on host-finding by tachinid parasites». *Canadian Entomologist* 92: 641-652.
- MOORE, L., y T.F. WATSON (1990), «Trap crop effectiveness in community boll weevil control programs». *J. Entomol. Sci.* 25: 519-525.
- MORTINSON, T. E., J. P. NYROP, y C. J. ECKENROAD (1988), «Dispersal of the onion fly (*Diptefa Anthomyiidae*) and larval damage in rotated onion field». *Journal of Economic Entomology* 81: 509-514.
- MURDOCH, W. W. (1975), «Diversity, stability, complexity and pest control». *Journal of Applied Ecology* 12: 745-807.
- MURPHY, B.C., J.A. ROSENHEIM, J. GRANETT (1996), «Habitat diversification for improving biological control: Abundance of *Anagrus epos* (Hymenoptera: Mymaridae) in grape vineyards». *Environ, Entomol.* 25(2)495-504.
- J.A. ROSENHEIM, R.V. DOWELL, J. GRANETT (1998), «Habitat diversification tactic for improving biological control: Parasitism of the western grape leafhopper». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 87 (3): 225-235.
- MYERS, N. (1984), *The primary source: Tropical forests and our future*. W. W. Norton, Nueva York.
- NAFUS, D. y L. SCHREINER (1986), «Intercropping maize and sweet potatoes. Effects on parasitization of *Ostrinia furnacalis* eggs by *Trichogramma chilonis*». *Agriculture, Ecosystem and Environment* 15: 189-200.
- NAIR, P.K. (1993), *An introduction to agroforestry*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos.
- NASCIMENTO, A S., A.L.M. MESQUITA, R.C. CALDAS (1986), «Population fluctuation of the citrus borer, *Cratosomus flavofasciatus* Guérin, 1844 (Coleoptera: Curculionidae), on the trap plant, *Cordia verbenacea* (Boraginaceae)». *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 15:125-134.
- National Academy of Sciences (1969), *Principles of plant and animal control. Vol. 3. Insect pest management and control*. National Academy of Science, Washington, DC. pp. 100- 164.
- (1972), *Genetic vulnerability of major crops*. National Academy of Science, Washington, DC.
- NENTWIG, W. (1998a), «Weedy plant species and their beneficial arthropods: potential for manipulation in field crops». See Ref. 125, pp. 49-72.
- (1988b), «Augmentation of beneficial arthropods by strip management. 1. Succession of predaceous arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predaceous species in a meadow». *Oecologia* 76:597-606.
- C. HEIDGER (1989), «Augmentation of beneficial arthropods by strip

- management: 3. Artificial introduction of a spider species which preys on wheat pest insects». *Entomophaga* 34(4):511-522
- NETTLES, W. C. (1979), «*Eucelatoria* sp. females: factors influencing response to cotton and okra plants». *Environmental Entomology* 8: 619-623.
- NICHOLLS, C.I., M.P. PARRELLA and M.A. ALTIERI (2000), «Reducing the abundance of leafhoppers and thrips in a northern California organic vineyard through maintenance of full season floral diversity with summer cover crops». *Agricultural and Forest Entomology* 2: 107-113.
- NICHOLLS, C.I., M.P. PARRELLA y M.A. ALTIERI (2001), «The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard». *Landscape Ecology* 16: 133-146.
- NORDLUND, D. A., R. B. CHALFANT y W. J. LEWIS (1984), «Arthropod populations, yield and damage in monocultures and polycultures of corn, beans and tomatoes». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 11: 353-367.
- NORMAN, M. J. T. (1979), *Annual cropping systems in the tropics*. University Presses of Florida, Gainesville, FL.
- NORRIS, R. R (1982), «Interactions between weeds and other pests in the agroecosystem». En *Biometeorology in integrated pest management*. J. L. Hatfield and I. J. Thomason, eds. Academic Press, Nueva York. pp. 343-406.
- O'CONNOR, B. A. (1950), «Premature nutfall of coconuts in the British Solomon Islands Protectorate». *Agriculture Journal*, Fiji Department of Agriculture 21: 1-22.
- PALADA, M. C., S. GANSER, R. HOFSTETTER, B. VOLAK, y M. CULIK (1983), Associations of interseeded legume cover crops and annual row crops in year-round cropping systems. En *Experimentally sound agriculture*. N. Lockeretz, ed. Praeger, Nueva York. pp. 193-214.
- PALTI, J. (1981), *Cultural practices and infectious crop diseases*. Springer, Nueva York p.243
- PAOLETTI, M. G., B. R. STINNER, y G. G. LORENZONI (1989), *Agricultural ecology and environment*. Elsevier, Amsterdam.
- PATT, J.M., G.C. HAMILTON, J.H. LASHOMB (1996), «Impact of selected insecticides used in eggplant production on *Edovum putteri* Grissell (Hymenoptera: Eulophidae)». *Journal of Entomological Science* 31 (4): 432-439.
- PENG, R. K., L.D. INCOLL, S.L. SUTTON, C. WRIGHT, A. CHADWICK (1993), «Diversity of airborne arthropods in a silvoarable agroforestry system». *Journal of Applied Ecology* 30 (3): 551-562.
- PEPPERS, B. B. y B. F. DRIGGERS. 1934. «Non-economic insects as intermediate hosts of parasites of the oriental fruit moth». *Annals of the Entomological Society of America* 27: 593-598.
- PERFECT, T.J. (1991), «Biodiversity and tropical pest management». En *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: it's role in sustainable*

- agriculture*. D.L. Hawksworth, (ed.) CAB international, Wallingford, U.K. pp. 145-148.
- PERFECTO I. (1995), «Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem»: Ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5 (4): 1084-1097.
- y J.H. VANDERMEER (1996), «Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem». *Oecologia* 108: 577-582.
- PERRIN, R. M. (1975), «The role of the perennial stinging nettle *Urtica dioica* as a reservoir of beneficial natural enemies». *Annals of Applied Biology* 81: 289-297.
- (1977), «Pest management in multiple cropping systems». *Agro-ecosystems* 3: 93-118.
- y M.L. PHILLIPS (1978), «Some effects of mixed cropping on the population dynamics of insect pests». *Entomol. Exp. Appl.* 24: 385-393.
- (1980), «The role of environmental diversity in crop protection». *Protection Ecology* 2: 77-114.
- y M. L. PHILLIPS (1978), «Some effects of mixed cropping on the population dynamics of insect pests». *Entomology and Application* 24: 385-393.
- PETERSON, P. (1926), «Oriental fruit moth damage in cultivated and uncultivated orchards». *Proc. Annual Meeting of the New Jersey State Hort. Soc.* 3: 83-86.
- PHELAN, P. L., J.F. MASON, B.R. STINNER (1995), «Soil-fertility management and host preference by European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Huebner), on *Zea mays* L.: A comparison of organic and conventional chemical farming». *Agriculture Ecosystems & Environment* 56 (1): 1-8.
- PIERCE, W. D., R. A. CUSHMAN y C. E. HOOD (1912), *The insect enemies of the cotton boll weevil*. Bureau of Entomology Bulletin No. 100, USDA, Washington, DC.
- PICKETT, C.H. y R.L. BUGG (1998), *Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*. University of California Press, Berkeley. 422 pp.
- PIMENTEL, D. (1961), «Species diversity and insect population outbreaks». *Annals of Entomological Society of America* 54: 76-86.
- PIMENTEL, D., D. ANDOW, R. DYSON-HUDSON, D. GALLAHAN, S. JACOBSON, M. IRISH, S. KROOP, A. MOSS, I. SCHREINER, M. SHEPARD, T. THOMPSON, y B. VINZANT (1980), «Environmental and social costs of pesticides: a preliminary assessment». *Oikos* 34: 126-140.
- POLLARD, E. (1968), «Hedges IV. A comparison between the carabidae of a hedge and field site and those of a woodland glade». *Journal of Applied Ecology* 5: 649-657.
- POLLARD, E. (1971), Hedges. VI. «Habitat diversity and crop pests: a study of *Brevicoryne brassicae* and its syrphid predators». *J. Appl. Ecol.* 8: 751-780.
- POWELL, W. (1986), «Enhancing parasitoid activity in crops». En *Insect Parasitoids*. J. Waage and D. Greathead, eds. Academic Press, Londres. pp. 319-335.

- POWER, A. G. (1987), «Plant community diversity, herbivore movement, and an insect-transmitted disease of maize». *Ecology* 68: 1658-1669.
- (1990), «Cropping systems, insect movement, and the spread of insect-transmitted diseases in crops», pp. 47-69. En S.R. Gliessman [ed.], *Agroecology: researching the ecological basis for sustainable agriculture*, vol. 78. Springer, New York.
- PRETTY, J.N. (1995), «Regenerating agriculture: Policies and practice for sustainability and self-reliance». *Regenerating agriculture: Policies and practice for sustainability and self-reliance*. Earthscan Publications Ltd., Londres.
- (1997), *The sustainable intensification of agriculture*. National Resources Forum 21:247-256.
- R. HINE (2000), «Feeding the world with sustainable agriculture: a summary of new evidence». Final report from «SAFE-World» Research Project. Univ. of Essex, Inglaterra.
- PRICE, P. (1976), «Colonization of crops by arthropods: non-equilibrium communities in soybean fields». *Environ. Entomol.* 5: 605-611.
- PRICE, P. W., C. E. BOUTON, P. GROSS, B. A. MCPHERSON, J. N. THOMPSON y A. E. WEISE (1980), «Interactions among three trophic levels: influence of plants on interaction between insect herbivores and natural enemies». *Annual Review of Ecology* 11: 41-60.
- PROKOPY, R.C. (1994), «Integration in orchard pest and habitat management: a review». *Agric. Ecosys. Environ.* 50: 1-10.
- PUVUK, D.M. y STINNER, B.R. (1992), «Influence of weed communities in corn plantings on parasitism of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) by *Erioborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae)». *Biol. Cont.* 2: 312-316.
- RABB, R. L. (1978), «A sharp focus on insect populations and pest management from a wide area view». *Bulletin of the Entomological Society of America* 24: 55-60.
- RABB, R. L., R. E. STINNER, y R. VAN DEN BOSCH (1976), «Conservation and augmentation of natural enemies». En *Theory and practice of biological control*. C. B. Huffaker and P. Messenger, eds. Academic Press, Nueva York. pp. 233-254.
- RAO, M. R., M.P. SINGH, R. DAY (2000), «Insect pest problems in tropical agroforestry systems: Contributory factors and strategies for management». *Agroforestry Systems* 50 (3): 243-277.
- READ, D. P., P. P. FEENY, y R. B. ROOT (1970), «Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassica* (Hymenoptera: Cynipidae)». *Canadian Entomologist* 102: 1567-1578.
- REGANOLD, J.P., J.D. GLOVER, P.K. ANDREWS y H.R. HINMAN (2001), «Sustainability of three apple production systems». *Nature* 410: 926-930.

- RHOADES, D. F. y R. G. CATES (1976), «Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry». *Recent Advances in Phytochemistry* 10: 168-213.
- RISCH, S. J. (1980), «The population dynamics of several herbivorous beetles in a tropical agroecosystem: the effect of intercropping corn, beans and squash in Costa Rica». *Journal of Applied Ecology* 17: 593-612.
- (1981), «Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses». *Ecology* 62: 1325-1340.
- (1983), «Intercropping as a cultural pest control: prospects and limitations». *Environ. Management* 7: 9-14.
- (1987), «Agricultural ecology and insect outbreaks», pp. 217-238. En *Insect Outbreaks* [eds]. P. Barbosa y J. C. Schultz. Academic Press, San Diego
- D. ANDOW, y M. A. ALTIERI (1983), «Agroecosystem diversity and pest control: Data, tentative conclusions, and new research directions». *Environmental Entomology* 12(3): 625-629.
- RISSLER, J. y M. MELLON (1996), *The ecological risks of engineered crops*. MIT Press, Cambridge.
- ROBINSON, R.A. (1996), «Return to resistance: breeding crops to reduce pesticide resistance». *Ag. Access*. Davis, CA.
- ROBINSON, R.R., J.H. YOUNG, y R.D. MORRISON (1972), «Strip-cropping effects on abundance of predatory and harmful cotton insects in Oklahoma». *Environ. Entomol.* 1: 145-149.
- ROOT, R. B. (1973), «Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*)». *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- ROOT, R. B. (1975), «Some consequences of ecosystem texture». En *Ecosystem analysis and prediction*. S. A. Levin, ed. Ind. Appl. Math., Philadelphia, PA.
- ROSSET, P, J. VANDERMEER, M. CANO, P. G. VARTÉLA, A. SNOOK, y C. HELLPAP (1985), «El Frijol como cultivo trampa para el combate de *Spodoptera sunia* Guenee (Lepidoptera: Noctuidae) en plantulas de tomate». *Agronomia Costarricense* 9: 99-102.
- RUSSELL, E. P. (1989), «Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids». *Environmental Entomology* 18: 590-599.
- SANCHEZ, P.A. (1995), «Science in agroforestry». *Agroforestry Systems* 30:5-55.
- SHELLHORN, N.A., V.L. SORK (1997), «The impact of weed diversity on insect population dynamics and crop yield in collards, *Brassica oleracea* (Brassicaceae)». *Oecologia* 111 (2): 233-240.
- SCHOONHOVEN, A. VON, C. CARDONA, J. GARCIA, y R. GARZON (1981), «Effect of weed covers on *Empoasca kraemeri* Ross and Moore». Populations and dry bean yields. *Environmental Entomology* 10: 901-907.
- SCHUSTER, M.F. (1980), «Cotton ecosystem diversification and plant bug trapping with interplanted alfalfa in the delta of Mississippi». *Miss. Agric. For. Exp. Stn. Tech. Bull.* 98.

- SCHROTH, G., U. KRAUSS, L. GASPAROTTO, J. AGUILAR, A. DUARTE, K. VOHLAND (2000), «Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics». *Agroforestry Systems* 50 (3): 199-241.
- SENGONCA, C., B. FRINGS (1988), «The influence of *Phacelia tanacetifolia* to pests and beneficial insects in sugar beet plots». *Pedobiologia* 32(5-6):311-316.
- SETTLE, W. H., L. T. WILSON, D. L. FLAHERTY, y G. M. ENGLISH-LOEB (1986), «The variegated leafhopper, as increasing pest of grapes». *California Agriculture* 40: 30-32.
- SHAHJAHAN, M. y A. S. STREAMS (1973), «Plant effects on host-finding by *Leiophron pseudopallipes* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the tarnished plant bug». *Environmental Entomology* 2: 921-925.
- SHEEHAN, W. (1986), «Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review». *Environmental Entomology* 15: 456-461.
- SLOSSER, J. E. y E. P. BORING 111 (1980), «Shelterbelts and bollweevils: a control strategy based in management of overwintering habitat». *Environmental Entomology* 9: 1-6.
- SLOSSER, J. E., R. F. GEWIN, I. R. PRICE, L. J. MEINKE, y J. R. BRYSON (1984), «Potential of shelterbelt management for boll weevil (Col: Curculionidae) control in the Texas Rolling Plains». *Journal of Economic Entomology* 77: 377-385.
- SLOSS, R. R. (1967), «Population dynamics of the walnut aphid *Chromaphis juglandicola* (Kalt.) in northern California». *Ecology* 48: 41-58.
- SMITH, H.A. y R. MCSORLEY (2000), «Intercropping and pest management: a review of major concepts». *American Entomologist* 46: 154-161.
- SMITH, J. G. (1969), «Some effects of crop background on populations of aphids and their natural enemies on brussels sprouts». *Annals of Applied Biology* 63: 326-330.
- (1976a), «Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on Brussels sprouts». *Ann. Appl. Biol.* 83: 1-13
- (1976b), «Influence of crop background on natural enemies of aphids on Brussels sprouts». *Ann. Appl. Biol.* 83: 1-13.
- SMITH, M.W., ARNOLD, D.C., EIKENBARY, R.D., RICE, N.R., SHIFERAW, A., CHEARY, B.S., y CARROLL, B.L. (1996), «Influence of ground cover on beneficial arthropods in pecan». *Biol. Cont.* 6: 164-176.
- SMITH, R. F. y H. T. REYNOLD (1972), «Effects of manipulation on cotton agroecosystems on insect pest populations». En *The careless technology*. T. Farvar and J. P. Martin, eds. Natural History Press, Nueva York.
- SOLOMON, M. G. (1981), «Windbreaks as a source of orchard pests and predators», En *Pests, pathogens and vegetation: the role of weeds and wild plants in the ecology of crop pests and diseases*. J. M. Thresh, ed., Pitman, Boston, MA. pp. 273-283.
- SOTHERTON, N.W. (1984), «The distribution and abundance of predatory arthropod overwintering on farmland». *Ann. Appl. Biology*. 105: 423-424.

- SOUTHWOOD, T. R. E. y M. J. WAY (1970), «Ecological background to pest management». En *Concepts of pest management*. R. L. Rabb and F. E. Guthrie, eds. North Carolina State University, Raleigh, NC.
- SOULE, J.D. y J.K. PIPER (1992), *Farming in nature's image*. Island Press, Washington D.C.
- SPEIGHT, M.R. (1983), «The potential of ecosystem management for pest control». *Agric. Ecosys. Environ.* 10: 183-199.
- y J. H. LAWTON (1976), «The influence of weed cover on the mortality imposed on artificial prey by predatory ground beetles in cereal fields». *Oecologia* 23: 211-223.
- SRINIVASAN, K., y P.N.K. MOORTHY (1991), «Indian mustard as a trap crop for management of major lepidopterous pests on cabbage». *Trop. Pest Manage.* 37: 26-32.
- STAMPS, W. T., M.J. LINIT (1997), «Plant diversity and arthropod communities: Implications for temperate agroforestry». *Agroforestry Systems* 39 (1): 73-89.
- STAVAR, C., F. GUHARAY, D. MONTEROSO, y R.G. MUSCHLER (2001), «Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America». *Agroforestry Systems*. 53: 151-170.
- STEPHENS, C. S. (1984), «Ecological upset and recuperation of natural control of insect pests in some Costa Rican banana plantations». *Turrialba* 34: 101-105.
- STEM, V M. (1979), «Interplanting alfalfa in cotton to control Lygus bugs and other insect pests». *Proceedings of Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management 1*: 21-26.
- (1981), «Environmental control of insects using trap crops, sanitation, prevention and harvesting». En *CRC Handbook of Pest Management in Agriculture. Vol. 1*. D. Pimentel, ed. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 199-207.
- STINNER, R. E., C. S. BARFIELD, J. L. STIMAC, y L. DOHSE (1983), «Dispersal movement of insect pests». *Annual Review of Entomology* 28: 319-335.
- STRONG, D. R., J. H. LAWTON and R. SOUTHWOOD (1984), *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Londres.
- SWIFT, M.J. y J.M. ANDERSON (1993), «Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems». En *Biodiversity and Ecosystem Function*. E.D. Scholze and H. Mooney (eds.) Primavera, Berlín, pp. 15-42.
- SYME, P. D. (1975), «The effects of flowers on the longevity and fecundity of two native parasites of the European pine shoot moth in Ontario». *Environmental Entomology* 4: 337-346.
- TAHVANAINEN, J. O., y R. B. ROOT (1972), «The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae)». *Oecologia* 10: 321-346.
- TELENGA, N. A. (1958), «Biological method of pest control in crops and forest plants in the USSR». En *Report of the Soviet Delegation*. Ninth International Conference on Quarantine and Plant Protection, Moscú, pp. 1-15.

- THEUNISSEN, J., y G. SCHELLING (1993), «Suppression of *Thrips tabaci* populations in intercropped leek». Med. Fac. Landbouww. Univ. Gent. 58/2a: 383-390.
- C.J.H. BOOIJ, y L.A. LOTZ (1995), «Effects of intercropping white cabbage with clovers on pest infestation and yield». *Entomol. Exp. Appl.* 74: 7-16.
- y H. den OUDEN (1980), «Effects of intercropping with *Spergula arvensis* on pests of brussel sprouts». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 22: 260-268.
- THIELE, H. (1977), *Carabid beetles in their environments*. SpringerVerlag, Nueva York.
- THIES, C. y T. TSCHARNTK (1999), Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-395.
- THOMAS, M.B. y S.D. WRATTEN (1990), «Ecosystem diversification to encourage natural enemies of cereal aphids», pp. 691-696. En *Pests and disease*, Brighton Crop Protection Conf.
- WRATTEN, S.D., y SOTHERTON, N.W. (1992), «Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition». *J. Appl. Ecol.* 29: 524-531.
- THOPHAM, M. y J. W. BEARDSLEY (1975), «An influence of nectar source plants on the New Guinea sugarcane weevil parasite, *Lixophaga sphenophori* (Villeneuve)». *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 22: 145-155.
- THRESH, J. M. (1981), *Pests, pathogens and vegetation: The role of weeds and wild plants in the ecology of crop pests and diseases*. Pitman, Boston, MA.
- THRUPP, L.A. (1997), «Linking Biodiversity and Agriculture: Challenges and Opportunities for Sustainable Food Security». *World Resources Institute*, Washington, D.C.
- TILMAN, D., D. WEDIN, J. KNOPS (1996), «Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems». *Nature* 379 (6567): 718-720.
- TOLEDO, V.M., J. CARABIAS, C. MAPES, y C. TOLEDO (1985), *Ecología y Autosuficiencia Alimentaria*. Siglo XXI. Mexico City.
- TONHASCA, A. (1993), «Effects of agroecosystem diversification on natural enemies of soybean herbivores». *Entomol. Exp. Appl.* 69: 83-90.
- TRENBATH, B. R. (1976), «Plant interactions in mixed crop communities». En *Multiple cropping*. ASA Special Publication No. 27. G. B. Triplett, P. A. Sanchez, y R. J. Papendick, eds. American Society of Agronomy, Madison, WI. pp. 129-169.
- TRUJILLO-ARRIAGA, J. y M. A. ALTIERI (1990), «A comparison of aphidophagous arthropods on maize polycultures and monocultures in Central Mexico». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 3 1: 337-349.
- TURNBULL, A. L. (1969), «The ecological role of pest populations». *Proceedings of Tall 7Ymbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management* 1: 219-232.
- U.S. Department of Agriculture (USDA) (1973), «Monocultures in agriculture, causes and problems». *Report of the Task Force on Spatial Heterogeneity in*

- agricultural landscapes and enterprises*. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- UVAH, I. L. I. y T. H. COAKER (1984), «Effect of mixed cropping on some insect pests of carrots and onions». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 36: 159-167.
- VAN DEN BOSCH, R. y A. D. TELFORD (1964) «Environmental modification and biological control». En *Biological control of insect pests and weeds*. P. DeBach, ed. Chapman and Hall, Londres, pp. 459-488.
- VAN DRIESCHE, R.G. y T.S. BELLOWS, Jr. (1996), *Biological Control*. Chapman and Hall, Nueva York.
- VAN EMDEN, H.F. (1965), «The effect of uncultivated land on the distribution of cabbage aphid on an adjacent crop». *J. Appl. Ecol.* 2: 171-196.
- (1965), «The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects». *Scientific Horticulture* 17: 121-136.
- (1990), «Plant diversity and natural enemy efficiency in agroecosystems», pp. 63-80. En *Critical issues in biological control*. [eds.] M. Mackauer, L.E. Ehler and J. Roland. Intercept Ltd, Andover, U.K.
- y DABROWSKI, Z.T. (1997), «Issues of biodiversity in pest management». *Insect Sci. Appl.* 15: 605-620.
- y G. F. WILLIAMS (1974), «Insect stability and diversity in agroecosystem». *Annual Review of Entomology* 19: 455-475.
- VAN HUIS, A. (1981), *Integrated pest management in the smallfarmer's maize crop in Nicaragua*. H. Veenman and B. V Zonen, Wageningen, Países Bajos.
- VANDERMEER, J. (1981), «The interference production principle: an ecological theory for agriculture». *BioScience* 31: 361-364.
- (1989), *The ecology of intercropping*. «Cambridge University Press, Cambridge», UK.
- y I. PEREFECTO (1995), «Breakfast of biodiversity». *Food First Books*, Oakland, California.
- VARCHOLA, J. M., J.P. DUNN (1999), «Changes in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in farming systems bordered by complex or simple roadside vegetation». *Agriculture Ecosystems & Environment* 73 (1): 41-49.
- VRABEL, T. E., P. L. MINNOTTI y R. D. SWEET (1980), «Seeded legumes as living mulches in corn». Paper No. 764. Department of Vegetable Crops. Cornell University, Ithaca, NY.
- WAINHOUSE, D. and T. H. COAKER (1981), «The distribution of carrot fly (*Psila rosae*) in relation to the fauna of field boundaries». En *Pests, pathogens and vegetation: The role of weeds and wild plants in the ecology of crop pests and diseases*. J. H. Thresh, ed. Pitman, Boston, MA. pp. 263-272.
- WALKER, R. H., M. G. PATTERSON, E. HAUSER, D. ISENHOUR, J. TODD, y G. A. BUCHANAN (1984), «Effects of insecticide, weed-free period, and row spacing on soybean (*Glycine max*) and sicklepod (*Cassia obtusifolia*) growth». *Weed Science* 32: 702-706.

- WALLIN, H. (1985), «Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats». *Pedobiologia* 28(1):19-34
- WATT, R. E. F. (1973), *Principles of environmental science*. McGraw Hill, Nueva York.
- WAY, M.J. (1977), «Pest and disease status in mixed stands vs. monocultures: the relevance of ecosystem stability», pp. 127-138. En *Origins of pest, parasite, disease and weed problems*. [eds]. J.M. Cherrett and G.R. Sagar. Blackwell, Oxford.
- WETZLER, R. E. y S. J. RISCH (1984), «Experimental studies of beetle diffusion in simple and complex crop habitats». *Journal of Animal Ecology* 53: 1-19.
- WHITE, A.J., WRITTEN, S.D., BERRY, N.A., y WEIGMANN, U. (1995), «Habitat manipulation to enhance biological control of *Brassica* pests by hover flies (Dipter: Syrphidae)». *J. Econ Entomol.* 88: 1171-1176.
- WILLIAM, R. D. (1981), «Complementary interactions between weeds, weed control practices, and pests in horticultural cropping Systems». *HortScience* 16: 508-513.
- WOOD, B. J. (1971), «Development of integrated control programs for pests of tropical perennial crops in Malaysia». En *Biological control*. C. B. Huffaker, ed. Plenum Press, Nueva York. pp. 422-457.
- WRATTEN, S. D. (1987), «The effectiveness of native natural enemies». En *Integrated pest management*. A. J. Burn, T. H. Coaker, y P. C. Jepson, eds. Academic Press, Londres. pp. 89-112.
- WRATTEN, S.D. y van EMDEN (1995), «Habitat management for enhanced activity of natural enemies of insect pests». En *Ecology and Integrated Farming Systems*. [eds.] D.M. Glen, M.P. Greaves, y H.M. Anderson). pp. 117-145. John Wiley and Sons. Chichester, U.K.
- WRUBEL, R. P. (1984), *The effect of intercropping on the population dynamics of the arthropod community associated with soybean (Glycine max)*. M.S. thesis. University of Virginia.
- WYSS, E., U. NIGGLI y W. NENTWIGG (1995), «The impact of spiders on aphid populations in a strip-managed apple orchard». *Journal of Applied Entomology*. 114: 473-478.
- YAN, Y.H., Y. YI, X.G. DU, B.G. ZHAO (1997), «Conservation and augmentation of natural enemies in pest management of Chinese apple orchards». *Agriculture Ecosystems & Environment* 62 (2-3): 253-260.
- YURJEVIC, A. M. (1991), «The assessment of agroecological bottom up development». PhD dissertation. Latin American Studies, University of California, Berkeley, CA.
- ZANDSTRA, B. H. y P. S. MOTOOKA (1978), «Beneficial effects of weeds in pest management-a review». *PANS* 24: 333-338.
- ZIMDAHL, R. L. (1980), *Weed-crop competition-a review*. International Plant Protection Center, Corvallis, OR.



LOS AUTORES

M.A. Altieri, Ph.D., es profesor de Agroecología en la Universidad de California, Berkeley desde 1981. Su trabajo es internacionalmente reconocido por ser pionero en la aplicación de la agroecología en el desarrollo de estrategias ecológicas de manejo de plagas. Ha publicado más de diez libros, entre ellos *Agroecología: bases científicas de la agricultura sustentable* y más de doscientos artículos científicos en varias revistas.

Clara I. Nicholls, Ph.D., es profesora-instructora en UC Berkeley, donde enseña Desarrollo Rural Sostenible en América Latina, y es profesora visitante en la Universidad de Antioquia en Colombia. Es experta en control biológico y en especial en estrategias de manejo de hábitat para incrementar poblaciones de insectos benéficos en agroecosistemas. Sus numerosas publicaciones en el tema se encuentran en varias revistas científicas internacionales.

