

Evaluando la diversidad de plantas en los agroecosistemas como estrategia para el control de plagas

Sandra B. Muriel R.¹
León D. Vélez V.²

RESUMEN. La contribución de la diversidad de plantas al control de insectos plagas en los agroecosistemas constituye un principio agroecológico ampliamente aceptado. Aunque muchos estudios experimentales lo apoyan, hay otros con resultados opuestos a los esperados. Con el propósito de evaluar el efecto de la diversidad de plantas en los agroecosistemas como estrategia para el control de insectos plagas, en este ensayo se revisan los estudios experimentales sobre el tema publicados desde 1998 hasta 2003 en CAB International y se analizan los casos con resultados opuestos a los esperados de mayor regulación de insectos plagas en agroecosistemas más diversificados. El 30% de los trabajos seleccionados no apoya el principio agroecológico, lo cual puede explicarse por tres factores: 1) diferencias en los mecanismos de historia de vida de los insectos; 2) efectos indirectos de la diversidad mediados por el efecto en la calidad del recurso; 3) el paisaje circundante, la escala espacial de los agroecosistemas y la escala temporal de los estudios y de las respuestas de los insectos y sus enemigos naturales. Finalmente, se concluye que aunque la diversidad de plantas en los agroecosistemas generalmente es una estrategia adecuada para el control de insectos plagas, no debe ser asumida como un postulado inequívoco, debido a la influencia simultánea de diferentes procesos que afectan las poblaciones de insectos. Esta evidencia experimental debe ser incorporada en los análisis sobre el funcionamiento de los agroecosistemas diversificados.

Palabras clave: Agroecosistema, diversidad de plantas, insectos – plagas, enemigos naturales, manejo.

ABSTRACT. Evaluation of plant diversity as an insect-pest control strategy. It is widely accepted that more diverse agroecosystems are less affected by insect-pests. There is an abundant body of experimental evidence that supports this belief, but there are also experimental results that contradict it. In order to evaluate plant diversity as a pest control strategy, we reviewed experimental studies published in CAB international between 1998 and 2003. We concentrated on the studies of cases where greater diversification did not lead to more insect-pest regulation. Thirty-three percent of the studies do not support the general assumption of an effective pest control in diversified agroecosystems, which could be explained by the following factors: 1) differing insect life cycles; 2) indirect effects of non-host vegetation on resource quality; 3) surrounding landscape, spatial and temporal scales, and insect population dynamics. Although plant diversity in agroecosystems is generally a convenient strategy for pest control, it is also necessary to evaluate specific designs for each case, due to the simultaneous effect of different variables.

Keywords: Agroecosystem, plant diversity, insect-pests, natural enemies, management.

Introducción

La contribución de la diversidad de plantas al control de insectos plagas en los agroecosistemas constituye uno de los principios agroecológicos más difundidos, ampliamente aceptados y mejor documentados (Risch 1980, Risch 1981, Zúñiga *et al.* 1981, Gliessman y

Altieri 1982, Cortez y Trujillo 1994, Altieri 1997, 1999, Siesmann *et al.* 1998, Hunter 2002, Nicholls 2000, Nicholls y Altieri 2002).

Las hipótesis de Root (1973) sugieren que los herbívoros especialistas son más abundantes en parches

¹ Fundación EcoAndina. Avenida 2da oeste # 10 – 54, Cali, **Colombia**. velezmuriel@epm.net.co

² Departamento de Ciencias Agronómicas, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. A.A. 568, Medellín, **Colombia**. ldvelez@unalmed.edu.co

menos diversos, grandes o más densos y sus depredadores son más efectivos en parches más diversos. Algunos autores han concluido que las hipótesis de Root (1973) son complementarias, debido a que en los agroecosistemas más diversos los insectos plagas podrían tener más dificultades para encontrar su planta hospedante y, a su vez, los enemigos naturales encuentran allí más fuentes de alimento, como otras presas en épocas de escasez del alimento principal y mayor cantidad de polen y néctar necesarios para su madurez reproductiva (Trenbath 1993, Wratten y Van Emden 1995).

Vandermeer (1989) propuso tres hipótesis alternativas, intentando abarcar una mayor generalidad en los procesos explicativos que determinan la regulación de insectos plagas en agroecosistemas diversificados: la hipótesis del cultivo interrumpido, la hipótesis del cultivo trampa y la hipótesis de los enemigos. De manera similar a la ocurrencia de las hipótesis de Root, el autor resalta la posibilidad de participación simultánea de dos o más hipótesis en los resultados de un experimento determinado.

Sin embargo, es importante resaltar también los estudios experimentales que han obtenido resultados opuestos al principio generalizado de una mayor regulación de insectos plagas en agroecosistemas más diversificados (Cromartie 1975, Bach 1988a, b, Trenbath 1993, Coll y Bottrel 1994, Asman *et al.* 2001, Hunter 2002). Estos estudios sugieren que el efecto de la diversidad sobre los insectos es altamente variable, además de la existencia de otros factores y mecanismos complejos que no habían sido considerados en las hipótesis anteriores, los cuales interactúan con la diversidad de plantas en su efecto sobre las poblaciones de insectos.

En este ensayo se intenta refutar el equívoco de postular como principio que una mayor diversidad de plantas siempre determina una mayor regulación de insectos plagas, lo cual se sustenta a partir de evidencias experimentales. Asimismo, se establece en qué medida se puede generalizar el efecto de la diversidad y se proponen otros factores críticos que deben ser considerados para el manejo de las poblaciones de insectos en los cultivos. De este modo, se pretende contribuir a una mayor comprensión de la funcionalidad de la diversidad de plantas en la regulación de artrópodos en los agroecosistemas.

Metodología

Inicialmente, se hizo una revisión de resúmenes de los estudios experimentales listados en la base de datos CAB International desde 1998 a 2003 relacionados con el efecto de la diversidad de plantas sobre los insectos plagas y sus enemigos naturales.

En la búsqueda se incluyeron las palabras “agroecosistemas”, “insectos plagas”, “intercultivo” y “diversidad de plantas”. Se encontraron 350 artículos, entre los cuales se seleccionaron únicamente los estudios experimentales que compararon el efecto de agroecosistemas diversos frente a monocultivo, o que consideraron variables relacionadas con gradientes de diversidad, de tal modo que se pudieran establecer comparaciones. Entre estos estudios, se revisaron detalladamente los artículos originales disponibles.

Finalmente, se analizaron los casos donde la diversidad de plantas determina efectos opuestos a los esperados de disminución de los insectos – plagas, y se incluyeron otros artículos conocidos con anterioridad, para intentar explicar las condiciones en las cuales se dan estos resultados.

Resultados

Los estudios experimentales seleccionados establecen una relación estrecha entre la diversidad de plantas y las variables complejidad estructural del agroecosistema, composición florística y abundancia relativa de las plantas dentro del agroecosistema y por fuera de sus límites, es decir a escala de paisaje (Cuadro 1).

Las investigaciones fueron desarrolladas en una amplia variedad de sistemas, por lo cual resulta difícil generalizar sobre los efectos de la diversidad y los mecanismos explicativos. Por ejemplo, hay diferencias en el número de especies vegetales que se comparan con el monocultivo (siembra de otras plantas de importancia económica o desarrollo de la sucesión natural), el tiempo de evaluación de las poblaciones (desde algunas semanas hasta varios años), en el área considerada en el estudio (desde algunos metros cuadrados hasta varias hectáreas), y en el arreglo espacial de las plantas (bordes o fajas alrededor de las parcelas del cultivo principal de tamaños variables, siembra de otras especies intercaladas, calles compuestas de otras especies atravesando el cultivo principal). Algunos tipos de bordes son largos y estrechos, otros, en cambio, son amplios (Cuadro 1).

Cuadro 1. Estudios relacionados con el efecto de la diversidad de las plantas sobre el control de insectos plagas en el agroecosistema, publicados en el período 1998-2003.

	Objetivo del estudio	Resultados relacionados con el efecto de la diversidad de plantas sobre los insectos	Escala espacial del estudio	Escala temporal del estudio	Autor
1	Efectos de la composición de la vegetación y la escala de la fragmentación sobre <i>Coccinella septempunctata</i> y <i>Pterostichus melanarius</i> . El sistema experimental estuvo formado por parcelas de brócoli y vegetación natural (2).	<i>C. septempunctata</i> fue más abundante en condiciones de menor fragmentación, pero no fue afectado por el porcentaje de cobertura del cultivo ni por la composición de la vegetación. <i>P. melanarius</i> no fue afectado por ninguna de las variables.	Parcela	Dos años	Banks 1999
2*	Efecto de <i>Helianthus annuus</i> , <i>Carthamus tinctorius</i> , <i>Sorghum bicolor</i> , <i>Medicago sativa</i> , y <i>Lycopersicon esculentum</i> como refugios de insectos depredadores. Cada especie fue plantada en callejones dentro de cultivos de algodón (2).	Las densidades de insectos benéficos fueron mayores en el cultivo de algodón con callejones de <i>M. sativa</i> que en alguna otra de las especies.	Parcela	Tres años	Mensah 1999
3*	Evaluación de árboles en los bordes y de diferentes plantas de cobertura dentro del cultivo, como fuentes de enemigos naturales del psilido del peral (<i>Cacopsylla pyri</i>), en dos huertos de peras (2).	La composición florística de los bordes y de la cobertura del suelo abrigan diferentes comunidades de enemigos naturales.	Parcela	No disponible	Rieux et al. 1999
4	Efectos de la simplicidad estructural del paisaje agrícola sobre el control biológico de <i>Meliponini aeneus</i> (2).	La mayor simplicidad estructural correlacionó con la mayor cantidad de daño de las plantas y con la menor mortalidad causada por parasitismo. El parasitismo no se relacionó con la densidad del hospedante ni con el porcentaje de cultivo en el paisaje.	Paisaje	Comparación entre bordes de un año y seis años	Thies y Tschamtker 1999
5	Efecto de la cantidad de bordes con árboles maderables que rodean las parcelas sobre la densidad y riqueza de insectos herbívoros en cultivos de <i>M. sativa</i> (1).	La cantidad de bordes de árboles maderables favorece la mayor riqueza pero no la mayor densidad de insectos herbívoros en las parcelas de cultivo. Cuanta mayor edad de los bordes, mayor riqueza de insectos.	Paisaje	Dos años	Holland y Fahrig 2000
6	Efecto de un corredor y cultivos de cobertura dentro de un viñedo orgánico sobre la abundancia de enemigos naturales (2).	La mayor abundancia de depredadores y menor abundancia de dos insectos plagas estuvo asociada con la presencia de cultivos de cobertura de verano y con un corredor dentro del cultivo, la abundancia disminuye al aumentar la distancia del corredor.	Paisaje	Dos años	Nicholls 2000
7	Efecto del intercultivo sobre la oviposición y comportamiento de emigración de dos polillas especialistas (1).	Una de las especies no mostró diferencias entre el monocultivo y el intercultivo, mientras que la segunda redujo la cantidad de huevos en el intercultivo.	Parcela	Un año	Asman et al. 2001
8	Efecto de la complejidad del paisaje y del cultivo sobre cinco escarabajos carábidos depredadores de áfidos en cinco granjas tradicionales y cinco orgánicas (2).	La estructura del paisaje, particularmente la relación perímetro/área de la parcela, y la diversidad del cultivo influyen en las poblaciones de insectos depredadores.	Parcela	No disponible	Osman et al. 2001
9	Efecto de la composición y edad de los bordes (hábitats estrechos y alargados) sobre insectos herbívoros y sus enemigos naturales. Se tuvieron cinco tipos de bordes que variaron en composición florística y la edad (3).	Los bordes aumentan la riqueza de artrópodos. La edad de los bordes y el tamaño de barbechos adyacentes fueron los factores que más influyeron a la riqueza de artrópodos y en la relación depredador/presa.	Paisaje	Un año, se compararon bordes de uno y seis años	Denys y Tschartke 2002
10*	Comparación de parcelas en dos arreglos: monocultivo de pino y pino mezclado con otras especies de hoja ancha; se evaluó en el nivel de infestación por <i>Dorycteria Sylvestrella</i> (1).	El nivel de infestación fue menor en el arreglo de pino mezclado con otras especies.	Paisaje	No disponible	Jactel et al. 2002
11*	Comparación de la incidencia de los insectos plagas <i>Lobesia botrana</i> y <i>Empoasca vitis</i> y sus enemigos naturales en granjas agroforestales tradicionales y modernas de monocultivos de vid (3).	Los monocultivos mostraron densidades más altas de los herbívoros <i>Lobesia botrana</i> y <i>Empoasca vitis</i> y un menor número de depredadores y parásitos que las granjas diversificadas.	No disponible	Dos años	Nichols y Altieri 2002
12	Efecto de la estructura de la vegetación y de la diversidad de plantas sobre una comunidad de escarabajos Scarabaeidae (2).	La estructura de la vegetación fue más importante que la diversidad taxonómica de las plantas. No se compara con agroecosistemas mono-específicos.	Parcela	Tres años	Brose 2003
13	Impacto de la diversidad estructural del paisaje en la tasa de parasitismo sobre <i>Pseudaletia unipuncta</i> y la diversidad de parasitoides, en cultivos de maíz, durante un período de 5 años.	Los dos parasitoides más importantes respondieron diferencialmente a la misma estructura de paisaje. Mientras <i>Glyptapanteles militaris</i> estuvo presente en paisajes complejos y paisajes más simples, <i>Meteorus communis</i> se encontró principalmente en paisajes complejos. Las respuestas de una misma especie variaron entre años.	Paisaje	Cinco años, no consecutivos	Menalled et al. 2003

* Información obtenida a partir de los resúmenes de los artículos (CAB International 2003).

(1) = Estudio centrado en insectos herbívoros

(2) = Estudio centrado en artrópodos enemigos naturales de los insectos plagas.

(3) = Estudio centrado en insectos herbívoros y sus enemigos naturales.

Las medidas del efecto de la diversidad de plantas sobre los insectos y sus enemigos naturales utilizadas en los artículos seleccionados fueron: riqueza y abundancia de insectos herbívoros (Holland y Fahrig 2000); riqueza y abundancia de enemigos naturales (Mensah 1999, Banks 1999, Rieux *et al.* 1999, Nicholls 2000, Asman *et al.* 2001, Brose 2003, Mellaned *et al.* 2003); relación depredador/presa (Denys y Tschartke 2002); abundancia de herbívoros y porcentaje de parasitoidismo (Thies y Tschartke 1999, Mellaned *et al.* 2003); incidencia de insectos plagas y número de depredadores y parasitoides (Altieri y Nicholls 2002); nivel de infestación (Jactel *et al.* 2002), y condición de las poblaciones de depredadores medida a través de la longitud de los élitros, masa corporal y reserva de grasa (Ostman *et al.* 2001). El supuesto que subyace a la mayoría de los estudios es que estas medidas se relacionan directamente con la mayor regulación de insectos plagas, lo que no siempre fue evaluado.

El 70% de las publicaciones revisadas obtuvieron resultados que apoyan el efecto de la mayor regulación de poblaciones de insectos plagas en agroecosistemas más diversos. Entre ellos, el estudio de Thies y Tschartke (1999) muestra que agroecosistemas con mayor complejidad estructural favorecen un mayor control de insectos plagas, pero que la edad de la vegetación de los bordes es más importante que la composición de la vegetación.

El 30% de los estudios obtuvieron resultados que no apoyan la mayor regulación de insectos plagas en agroecosistemas más diversificados (Banks 1999, Asman *et al.* 2001, Brose 2003, Mellaned *et al.* 2003) (Cuadro 1). Este porcentaje coincide con los resultados de la revisión realizada por Risch (1983), quien encontró que el 49% de agroecosistemas diversificados anuales y el 62% de los agroecosistemas diversificados perennes presentaron una menor abundancia de insectos herbívoros. Asimismo, Andow (1991), en una revisión de 209 estudios, encontró que solo un 52% de los agroecosistemas diversificados presentaron una menor población de insectos plagas y un 53% presentaron mayor abundancia de enemigos naturales.

Discusión

Todos los estudios demuestran que la diversidad de plantas en un agroecosistema afecta las poblaciones de insectos herbívoros o de sus enemigos naturales de diferentes formas, de tal modo que, generalmente — 70% de los estudios revisados en este artículo—, hay

una mayor regulación de insectos plagas en los agroecosistemas con mayor diversidad de plantas. Sin embargo, en algunos casos se obtienen resultados que no apoyan este principio general (30% de los trabajos revisados). A continuación se discuten algunos factores que podrían explicar esta situación.

Mecanismos de historia de vida de los insectos

Se refiere a las estrategias específicas que han desarrollado los insectos para explotar con éxito sus recursos y asegurar su reproducción, así como los atributos biológicos de las especies, como alta o baja movilidad, tipo de oviposición, ser generalista o especialista, entre otros. La identificación de los hospedantes por diferentes especies de insectos plagas o de sus enemigos naturales puede ser facilitada u obstaculizada por la misma vegetación (Cromartie 1975, Banks 1999). Cuando se generaliza el efecto de la diversidad de plantas, se está desconociendo que los insectos responden de manera específica, lo cual ha sido registrado en varios estudios (Bach y Tabashnick 1990, Banks 1999, Asman *et al.* 2001, Mellaned *et al.* 1999, 2003).

Un caso particularmente llamativo sobre las estrategias específicas de los insectos es el de *Pieris rapae*, lepidóptero especialista en plantas de Brassicaceae en Europa y Norteamérica. Esta especie mostró una mayor preferencia por las plantas de *Brassica oleracea* rodeadas de vegetación no hospedante cuando estaban intercaladas o rodeadas por plantas de tomate o aromáticas que cuando estaban rodeadas de otras plantas de la misma especie (Maguire 1986, Latheef y Ortiz 1983, Bach y Tabashnik 1990). Igualmente, estudios realizados sobre el tamaño de la parcela han mostrado consistentemente una mayor abundancia en parcelas pequeñas (Root y Kareiva 1984).

Una explicación propuesta para *P. rapae* es que este explota el espacio libre de enemigos naturales, los cuales buscan alimento en parcelas más grandes o en plantas de repollo rodeadas por otras de la misma especie. Algunos estudios, efectivamente, han demostrado que algunos enemigos naturales de los insectos se orientan por los olores de la planta hospedante de su presa (Fox y Eisenbach 1992, Ohsaki y Sato 1994, Tumlinson *et al.* 1993). Este lepidóptero, por el contrario, usa las plantas que son enmascaradas por la vegetación circundante. Otra explicación propuesta está relacionada con el patrón de vuelo impredecible y direccional de las hembras, que determina una oviposición mayor en plantas hospedantes aisladas

(Root y Kareiva 1984). Otras especies del género *Pieris* tienden a presentar un patrón de abundancia similar a *P. rapae* (Grez 1991, Muriel y Grez 2002).

El segundo ejemplo es un trabajo clásico sobre los efectos de la fragmentación del paisaje a pequeña escala, con el áfido *Urelocucon nigrotuberculatum*, herbívoro especialista de *Solidago*, y su depredador *Coccinella septempunctata* (Kareiva 1987). El autor estableció que la matriz o vegetación circundante interfirió con el comportamiento de agregación y búsqueda del depredador y, de este modo, favoreció las poblaciones del áfido. El patrón resultante es contrario al esperado, de mayor efectividad del depredador en hábitats más diversos. Otros ejemplos y los mecanismos explicativos son citados por Trenbath (1993).

Efectos indirectos en las poblaciones de insectos herbívoros y sus enemigos naturales, mediados por el efecto de las plantas no hospedantes en la calidad del recurso

Los efectos indirectos fueron demostrados por Grez y Prado (2000, 2003) y Muriel y Grez (2002, 2003), quienes encontraron que dos tipos de vegetación circundante (*Medicago sativa* y *Allium puerrum*) incidieron diferencialmente sobre la abundancia de tres lepidópteros, del áfido *Brevicoryne brassicae* y sus depredadores en parcelas de brócoli (*B. oleracea* var. *Italica*). Todos los insectos fueron menos abundantes en las parcelas rodeadas por alfalfa que en las rodeadas por puerro, lo que fue explicado por un efecto diferencial de la vegetación circundante sobre el tamaño y desarrollo de las plantas de brócoli y los gradientes de temperatura diferenciales en las parcelas.

Estos estudios sugieren que el tipo de sistema establecido, es decir las especies de plantas elegidas, pueden afectar diferencialmente las condiciones microclimáticas del sistema, los niveles de estrés y de competencia de las plantas asociadas y, de manera indirecta, se afecta la calidad del recurso para los insectos plagas y sus enemigos naturales (Vandermeer 1989, Trenbath 1993, Landis *et al.* 2000).

El paisaje circundante, la escala espacial de los agroecosistemas y la escala temporal considerada en los estudios son relevantes

La visión de los agroecosistemas desde la perspectiva del paisaje aporta nuevos elementos de análisis para mejorar la comprensión de los procesos que determinan la distribución y abundancia de los insectos (y, en un sentido más amplio, de los organismos) dentro de

los agroecosistemas. Los trabajos presentados en el Cuadro 1 que consideraron otros componentes del paisaje circundante, más allá de la parcela, encontraron efectos sobre las poblaciones de insectos plagas y sus enemigos naturales presentes en los agroecosistemas (Thies y Tschardtke 1999, Nicholls 2000, Holland y Fahrig 2000, Denys y Tschardtke 2002) (Cuadro 1).

La consideración de los agroecosistemas desde un nivel jerárquico superior, vinculando componentes del paisaje, puede ayudar a explicar por qué se obtienen resultados variables cuando se estudian las mismas plantas incluidas en el agroecosistema y las mismos insectos plagas, tal como ha sido descrito por algunos autores (Vandermeer 1989, Andow 1991). Asimismo, la inclusión explícita de la escala espacial en los estudios permite afrontar la dificultad de extrapolar resultados de una escala a otra; por ejemplo, es relativamente frecuente realizar estudios en parcelas cuya área es de metros cuadrados y hacer recomendaciones a partir de ellos para parcelas de cientos de hectáreas (Kogan y Shenk 2002). Sobre la escala espacial, Kattan y Murcia (2003) proponen que los efectos de la fragmentación de bosques sobre las poblaciones naturales deben ser analizados considerando la interacción entre dos dominios de escala: la escala en la cual opera la fragmentación y la escala en la cual las especies responden a los cambios de hábitat. Este enfoque puede ser considerado en los estudios de agroecosistemas, relacionando explícitamente la escala a la cual se tiene un arreglo de cultivos, lo cual puede significar salir de los límites del predio y observar los de la región, y la escala a la cual responden los insectos plagas y sus enemigos naturales.

Sobre la escala temporal, algunos estudios han encontrado diferencias en las abundancias de insectos entre la primera y segunda generación (Holland y Fahrig 2000, Grez y Prado 2000), lo que demuestra que las conclusiones podrían variar en función de la duración del estudio. El tiempo de establecimiento de la vegetación no hospedante en el agroecosistema o en el paisaje circundante podría ser incluso más determinante que la composición florística misma (Thies y Tschardtke 1999, Holland y Fahrig 2000, Denys y Tschardtke 2002), lo que probablemente se relacione con los tiempos de respuesta de las especies de artrópodos en cuanto a su establecimiento, reacción a cambios en el sistema y eficiencia en la explotación de sus recursos.

En la Fig. 1 se propone un esquema hipotético

de posibles respuestas de las poblaciones. Cada punto muestra un resultado específico, que es función de la dimensión temporal del estudio, la dimensión espacial (incluyendo escala y heterogeneidad) y los atributos específicos de las especies para percibir y responder a las modificaciones de su hábitat. En la situación (a) de la figura podría ubicarse, por ejemplo, el trabajo de Holland y Fahrig (2000), que encuentra diferentes respuestas en el primer y el segundo año. En la situación (b) podrían ubicarse aquellos estudios similares en cuanto al arreglo de las plantas en el sistema y en los tiempos de evaluación, pero que están ubicados en paisajes o escalas espaciales diferentes.

Finalmente, es importante responder la pregunta inicial: ¿Puede asumirse que la diversidad de plantas es una estrategia inequívoca para la regulación de los insectos plagas? El análisis de los trabajos experimentales revisados demuestra que bajo la denominación del efecto de la diversidad de plantas como estrategia de control de insectos plagas se incluye un amplio abanico de variables, de sistemas de estudio, de escalas espacial y temporal, que dificultan las generalizaciones. Aunque un alto porcentaje de estudios sugiere que la diversidad de plantas podría ser una estrategia para la regulación de los insectos plagas, los resultados están influenciados por la operación simultánea de otras variables además de los efectos directos de la diversidad de plantas sobre la

modificación del hábitat, disponibilidad de alimento para los enemigos naturales, la interferencia o facilitación de búsqueda y encuentro del hospedante por los insectos, los cuales han sido ampliamente documentados (Trenbath 1993, Wratten y Van Emden 1995, Landis *et al.* 2000, Nicholls y Altieri 2002). Por tanto, la hipótesis del efecto de la diversidad de plantas sobre los insectos plagas y sobre sus enemigos naturales debe ser monitoreada y contextualizada en cada situación específica.

Las respuestas de las especies, entre ellas las de los insectos, a la estructura de la vegetación son específicas y no es posible hacer extrapolaciones simples sobre el efecto de la diversificación de hábitats o de otras variables; esto se ha encontrado consistentemente tanto en sistemas de importancia agrícola como en sistemas naturales, con otras especies de interés desde el punto de vista de la conservación (Verkerk *et al.* 1998, Banks 1999, Kattan y Murcia 2002).

Es importante evaluar el efecto de la diversidad de plantas con respecto a la producción de un cultivo de interés y de los insectos plagas de mayor importancia económica, porque de lo contrario se podrían cometer errores graves que afecten los rendimientos del cultivo. Por otro lado, es necesario considerar que la interacción insecto presa – depredador es dinámica en el tiempo y en el espacio y que los resultados obtenidos en una escala espacial no siempre pueden extenderse a otra (Wiens 1995).

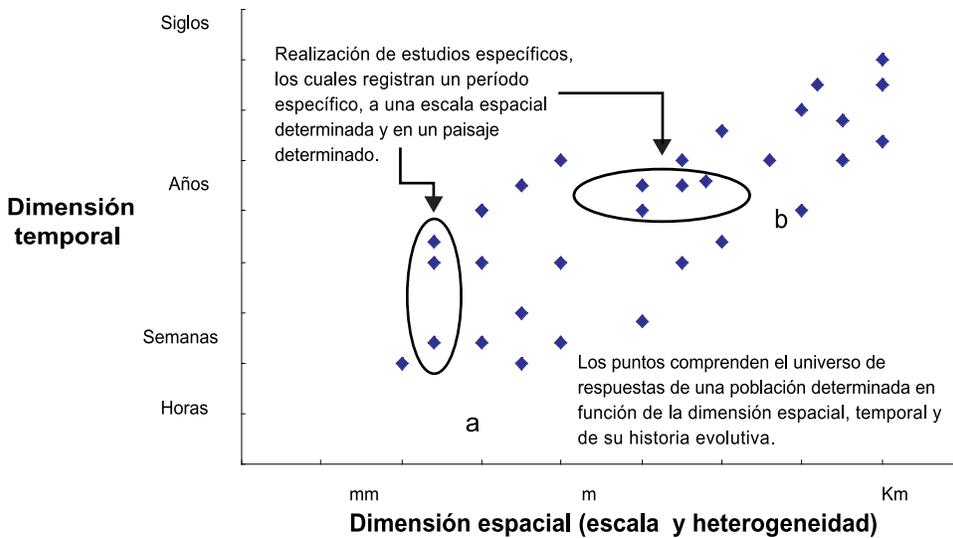


Figura 1. Ejemplo hipotético de respuestas de los insectos en función de la dimensión temporal del estudio, la dimensión espacial (incluyendo escala y heterogeneidad) y los atributos específicos de las especies para percibir y responder a las modificaciones de su hábitat. (a) Tres estudios que encuentran resultados diferentes; aunque fueron realizados a la misma escala espacial su escala temporal es diferente. (b) Resultados diferentes, influenciados por paisajes circundantes diferentes, realizados en la misma escala temporal.

Conclusiones

La diversidad en los agroecosistemas integra diferentes variables, entre ellas la diversidad florística, la complejidad estructural, la abundancia relativa de las plantas y la edad de la vegetación. Bajo el tema de diversidad de plantas y respuestas de los artrópodos, se estudia una gran amplitud de sistemas y de procesos ecológicos, lo que dificulta su comparación, tal como fue sugerido por Andow (1991). Los efectos de la diversidad sobre las poblaciones de insectos plagas y sus enemigos naturales son dependientes de la escala espacial y temporal considerada en el estudio.

La diversidad de plantas en los agroecosistemas constituye una estrategia socioeconómica favorable para los productores, particularmente los pequeños productores, quienes disminuyen su vulnerabilidad a los cambios del mercado al diversificar sus ingresos económicos. La gran diversidad de plantas en los agroecosistemas se ha usado como un indicador de su sustentabilidad, debido a la oferta de los servicios ecológicos que se obtienen como consecuencia de una mayor regulación interna del sistema, mejoramiento de las propiedades físico – químicas del suelo y la menor vulnerabilidad a los brotes de plagas (Altieri 1999, Rämert *et al.* 2000, Smith *et al.* 2000, Nicholls y Altieri 2002). Sin embargo, esta no debe ser asumida como un postulado inequívoco en cuanto a estrategia de con-

trol de plagas. Este tema ha sido muy discutido, pero aún no se ha explicado y vinculado de manera contundente la evidencia experimental que no apoya este postulado.

El control biológico se ha desarrollado en gran medida por el uso y aumento numérico de los controladores naturales como insumos. Este desarrollo aún no ha integrado el efecto de la vegetación y el diseño de los agroecosistemas como un control natural efectivo, lo que se demuestra en el reducido número de publicaciones experimentales relacionadas con el tema. Los avances recientes en la teoría ecológica sugieren la importancia de considerar los agroecosistemas desde la perspectiva del paisaje y de incorporar explícitamente la escala espacial y temporal en los estudios.

Estos nuevos elementos podrían constituir nuevas ventanas explicativas para mejorar nuestra comprensión de los agroecosistemas, tema particularmente relevante en la región tropical, donde los agroecosistemas diversificados son frecuentes pero hay un bajo número de publicaciones de estudios realizados allí.

Agradecimientos

La elaboración de este manuscrito fue posible gracias a la beca de estudio dada por WWF a S. Muriel y a la Fundación EcoAndina. Los autores agradecen a J. Montoya-Lerma, quien hizo una lectura crítica de la versión preliminar de este ensayo.

Literatura citada

- Altieri, MA. 1997. Agroecología Bases científicas para una agricultura sostenible. CLADES, CIED, Secretariado Rural Perú - Bolivia, Lima. p. 371-390.
- Altieri, MA. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74:19-31.
- Asman, K; Ekbohm, B; Romert, B. 2001. Effect of intercropping on oviposition and emigration behavior of the leek moth (Lepidoptera: Acrolepiidae) and diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Environmental Entomology* 30:288-294.
- Andow, D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586.
- Bach, C. 1988a. Effect of host plant patch size on herbivore density: Patterns. *Ecology* 69:1090-1102.
- _____. 1988b. Effect of host plant patch size on herbivore density: Underlying mechanisms. *Ecology* 69:1103-1117.
- _____; Tabashnik, B. 1990. Effects of nonhost plant neighbors on population densities and parasitism of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Environmental Entomology* 19:987-994.
- Banks, J. 1999. Differential response of two agroecosystem predators, *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) and *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) to habitat - composition and fragmentation - scale manipulations. *The Canadian Entomologist* 131:645-657.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure of plant diversity? *Oecologia* 135:407-413.
- Coll, M; Bottrell, D. 1994. Effects of nonhost plants on an insect herbivore in diverse habitats. *Ecology* 75:723-731.
- Cortez, H; Trujillo, J. 1994. Incidencia del gusano cogollero y sus enemigos naturales en tres agroecosistemas de maíz. *Turrialba* 44:1-9.
- Cromartie, W. 1975. Background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *Journal of Applied Ecology* 12:517-533.
- Denys, C; Tschamtker, T. 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields and fallows. *Oecologia* 130:315-324.
- Fox LR, J. 1992. Contrary choices: possible exploitation of enemy-free space by herbivorous insects in cultivated vs. wild crucifers. *Oecologia* 89:574-579.
- Gliessman, SR; Altieri, MA. 1982. Polyculture cropping has advantages. *California Agricultura* 36:14-16.
- Grez, AA. 1991. Concentración de recursos: efecto del tamaño del parche sobre la densidad de insectos herbívoros. Tesis de Magíster. Santiago, CH, Universidad de Chile. 102 p.
- _____; Prado, E. 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental entomology* 29:1244-1250.

- Holland, J; Fahrig, L. 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 78:115-122.
- Hunter, M. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4:159-166.
- Jactel, H; Goulard, M; Menassieu, P; Goujon, G. 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology* 39: 618-628 (resumen en CAB International 2003).
- Kareiva, P. 1997. Habitat fragmentation and the stability or predator-prey interactions. *Nature* 326:388-390.
- Kattan, GH; Murcia, C. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. *In* Bradshaw, G; Marquet, P. eds. *How landscapes change: Human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*. Berlin, Springer-Verlag. p. 183-200.
- Kogan M; Shenk M. 2002. Conceptualización del manejo integrado de plagas en escalas espaciales y niveles de integración más amplios. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 65: 34-42.
- Landis, D; Wratten, S; Gurr, G. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45:175-201.
- Latheef, M; Ortiz, H. 1983. Influence of companion plants on oviposition of imported cabbageworm, *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae), and cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae), on collard plants. *The Canadian Entomologist* 11:1529-1531.
- Maguire, L. 1984. Influence of surrounding plants on densities of *Pieris rapae* (L) eggs and larvae (Lepidoptera: Pieridae) on collards. *Environmental Entomology* 13:464-468.
- Menalled, F; Marino, P; Gace, S; Landis, D. 1999. Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications* 9:634-641.
- _____; Costagna, A; Marino, P; Landis, D. 2003. Temporal variation in the response of parasitoids to agricultural landscape structure. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 96:29-35.
- Mensah RK. 1999. Habitat diversity: implications for the conservation and use of predatory insects of *Helicoverpa* spp. in cotton systems in Australia. *International Journal of Pest Management* 45: 91-100. (resumen en CAB International 2003).
- Muriel, S; Grez, AA. 2002. Effect of plant patch shape on the distribution and abundance of three lepidopteran species associated with *Brassica oleracea*. *Agricultural and Forest Entomology* 4:179-185.
- _____; Grez, AA. 2003. Abundancia y parasitoidismo de *Plutella xylostella* L (Lepidoptera: plutellidae) en parches de *Brassica oleracea* con diferente forma y vegetación circundante. *Actualidades Biológicas* 25:99-103.
- Nicholls, C. 2000. Manejo de biodiversidad vegetal y el control biológico de insectos-plaga: caso de un viñedo orgánico. *Revista Facultad Nacional de Agronomía* 53:985-1009.
- _____; Altieri, MA. 2002. Biodiversidad y diseño agroecológico: un estudio de caso de manejo de plagas en viñedos. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 65:50-64.
- Ohsaki, N; Sato, Y. 1994. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75:59-68.
- Ostman, O; Ekbon, B; Bengtsson, B; Weibull, AC. 2001. Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications* 11:480-488.
- Rämert, B; Lennartsson, M; Davies, G. 2002. The use of mixed species cropping to manage pest and diseases - theory and practice. *In* Powell, J. eds. *UK organic research 2002: Proceedings of the COR Conference*. Aberystwyth, UK. p. 207-210.
- Risch, SJ. 1980. Fewer beetle pests on beans and cowpeas interplanted with banana in Costa Rica. *Turrialba* 32:210-212.
- _____. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62:1325-1340.
- _____; Andow, D; Altieri, M. 1983. Agroecosystem diversity and pest control: Data, tentative conclusions and new research directions. *Environmental Entomology* 12:659-629.
- Rieux, R; Simon, S; Defrance, H. 1999. Role of hedgerows and ground cover management of arthropod populations in pear orchards. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 73: 119 - 127 (resumen en CAB international 2003).
- Root, R; Kareiva, P. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of markovian movements in a patchy environment. *Ecology* 65:147-165.
- Siesmann, E, Tilman, D, Haarstad, J, Ritche, M. 1998. Experimental test of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist* 152:739-750.
- Smith, O; Petersen, G; Needelman, B. 2000. Environmental indicators of agroecosystems. *Advances in Agronomy* 69:75-97.
- Thies, C; Tschardtke, T. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285:893-895.
- Trenbath, BR. 1993. Intercropping for the management of pest and diseases. *Field Crops Research* 34:381-405.
- Tumlinson, J; Lewis, WJ; Vet, L. 1993. How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American* 46-52.
- Vandermeer J. 1989. *The ecology of intercropping*. Great Britain, Cambridge University Press. 237 p.
- Verkerk, RH; Leather, SR; Wright, DJ. 1998. The potential for manipulating crop-pest-natural enemy interactions for improved insect pest management. *Bulletin of Entomological Research* 88:493-501.
- Wiens, JA. 1995. Landscapes mosaics and ecological theory. *In* Hansson, L; Fahrig, L; Merriam, G. eds. *Mosaic landscapes and ecological processes*. London, UK, Chapman and Hall. p. 1-26.
- Wratten, SD; Van Emden, HF. 1995. Habitat management for Enhanced activity of natural enemies of insect pest. *In* Gien, DM; Greaves, MP; Anderson, HM. eds. *Ecology and integrated farming systems*. p. 117-145.
- Zuñiga, V; Mantilla, G; Raigosa, J de D. 1981. Factibilidad agro-nómica y entomológica de la siembra intercalada de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) y frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Acta Agronómica* 31:67-77.