



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA**



Seminario de Grado de Maestría

**EFFECTOS DE LA HETEROGENEIDAD DEL PAISAJE
EN LA ENTOMOFAUNA AGRÍCOLA:
UNA REVISIÓN DEL ESTADO DEL ARTE Y
ACERCAMIENTO A CONCEPTOS GENERALES.**

Elaborado por:
Biol. Maritza Gallego-Urrego

Tutor:
Dr. Diego Griffon (UCV)

Jurados:
Dra. Dayana Mariela Ortiz (UBV)
Dr. Alexis León (UBV)

Caracas 2017

ÍNDICE

PRÓLOGO	2
INTRODUCCIÓN.....	4
1. GENERALIDADES DE LA ENTOMOFAUNA EN AGROECOSISTEMAS.....	7
1.1. Consecuencias de la pérdida de biodiversidad en agroecosistemas: Las situaciones de plaga	7
1.2. Control y regulación de poblaciones de insectos	7
1.3 Insectos Fitófagos.....	10
1.4 Enemigos Naturales	11
1.4.1 Depredadores.....	12
1.4.2 Parasitoides	13
2. DEFINIENDO ALGUNOS CONCEPTOS	14
2.1 El Problema de la Escala: El Paisaje.....	14
2.2 Heterogeneidad o Complejidad del Paisaje	17
3. EFECTOS DE LA HETEROGENEIDAD	23
3.1 Heterogeneidad Composicional.....	24
3.3 Efectos de la heterogeneidad en organismos altamente móviles.....	33
4. CONSIDERACIONES FINALES.....	36
Literatura Citada	38
ANEXOS.....	50

PRÓLOGO

En pleno siglo XXI, luego de siglos de transformaciones de los ecosistemas por parte de la humanidad, se hace necesario un nuevo abordaje académico y social a la naturaleza. Es necesario reconocer que, desde la misma construcción de conocimiento en el quehacer científico y académico, la naturaleza suele percibirse como algo ajeno. Las investigaciones típicamente se realizan sin incluir al *homo sapiens*, quien en realidad es una especie más, que hace parte de estos sistemas. Se llega incluso a hablar con frialdad de temas como extinciones “naturales” y “no naturales” éstas últimas, consecuencia de la presión antrópica sobre los ecosistemas y las especies. Más allá del grado de intervención que presente el sistema ecológico que estudiemos, es necesario considerar que toda acción de la humanidad tiene un efecto en algún lugar del mundo, como lo tiene hasta el “aleteo de una mariposa” (Lorenz, 1972).

La agricultura es una de las actividades necesarias para el ser humano, pero que continúa dejando un sinnúmero de consecuencias nefastas en la naturaleza, existe el agravante que sus “buenas” o “malas” prácticas se han naturalizado, arraigándose en las costumbres sociales y en la economía de cada región. El carácter profundamente idiosincrático de la agricultura (i.e., la existencia de atributos profundamente singulares que diferencian sus características de localidad en localidad), dificulta que las personas tengan conciencia de las consecuencias que el manejo del agroecosistema tiene sobre sus vecinos, el suelo, los ríos, la fauna y flora circundante. Consecuencias que peligrosamente, en el día a día, son muchas veces imperceptibles para el ser humano. Así, muchas veces sin darnos cuenta se genera uno de los grandes problemas de la humanidad: la pérdida de biodiversidad.

En aras de minimizar o disminuir el problema de la pérdida de biodiversidad, es de gran utilidad práctica reconocer que, (1) En algunas áreas silvestres la destrucción de hábitat está actualmente en curso y (2) En otras áreas, la destrucción de hábitat ya sea ha realizado en gran medida. En este último caso, se producen paisajes en los cuales coexisten “parches” no intervenidos, con áreas muy modificadas, típicamente dedicadas a la agricultura. Esto resulta en la fragmentación del ecosistema original. En la primera situación, el foco se encuentra en evitar la transformación del sistema. En la segunda situación, hay una tendencia a enfocarse en los parches no intervenidos y sacrificar los hábitats ya degradados, por considerarlos de poco interés para la conservación. Sin embargo, evidencia reciente plantea que estos hábitats degradados pueden tener una gran importancia (Vandermeer y Perfecto, 2007).

La expansión de la frontera agrícola es el proceso de mayor importancia en la fragmentación de los ecosistemas naturales y a su vez, es la causa más importante de pérdida de biodiversidad (Brooks y col., 2002). La fragmentación de la matriz ha forzado a la ecología a cambiar las perspectivas, saliendo de la visión local para dirigirse a una escala mayor, el paisaje. Paradójicamente, en este nivel más incluyente, teorías contemporáneas plantean que bajo ciertas condiciones, el mosaico de diferentes hábitats puede generar dinámicas e interacciones que no necesariamente resultan negativas para la biodiversidad. Haciendo una analogía con la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1978; Roxburgh y col., 2004), la heterogeneidad del paisaje en cierta medida

resulta importante para la persistencia de niveles altos biodiversidad. Interesantemente, en esta dinámica juegan un papel importante los agroecosistemas (particularmente su manejo), y además, como producto de la misma se pueden obtener benéficos como el control biológico de insectos fitófagos. Ahora, para que estos beneficios sean posibles, es necesario cambiar los grandes monocultivos homogéneos (característicos de la agricultura moderna), por cultivos de menor tamaño y heterogéneos. Por lo tanto, el efecto de la heterogeneidad espacial sobre las dinámicas poblacionales de las especies asociadas a los agroecosistemas, es un campo innovador y de suma relevancia en la agroecología y en el manejo ecológico de plagas.

El efecto de la heterogeneidad espacial sobre la dinámica de los agroecosistemas y más específicamente, sobre el control biológico de insectos fitófagos, es un área activa de investigación. Este campo de estudio, a primera vista, en su estado actual se presenta desordenado y contradictorio. Intentar comprender y hacerse una idea de los avances en el área puede ser una tarea frustrante. Por estas razones, en un esfuerzo por sintetizar y unificar la gran cantidad información disponible sobre esta área de investigación, en el presente documento se hace un recorrido por los conceptos y planteamientos teóricos fundamentales del campo, se intenta sistematizar los principales resultados y patrones generales encontrados, para posteriormente señalar posibles direcciones futuras de investigación.

INTRODUCCIÓN

La preocupación por la pérdida de biodiversidad en el planeta es algo que suele ser constantemente expresado en las diferentes esferas del ámbito científico, pero sin una respuesta concreta y visible por parte de la humanidad. Las dimensiones actuales de esta problemática han llevado a que este tema adquiera la suficiente relevancia y a que se exprese en todos los aspectos de la sociedad. Al volverse algo tangible (más allá de espacios académicos) por sus consecuencias directas en distintas áreas fundamentales para la supervivencia del ser humano, como la economía, lo alimentario y puntualmente en la agricultura.

La agricultura cubre alrededor del 25 al 30% de la superficie terrestre (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) y es posiblemente una de las principales actividades que afecta a la diversidad biológica (Vandermeer y Perfecto, 1995). Globalmente, en las pasadas tres décadas, las áreas agrícolas doblaron su tamaño, pasando de 50 a 100 millones de hectáreas (Niesten y col., 2004). Para el 2030 se predice que unos 120 millones de hectáreas adicionales de tierra agrícola serán necesarias debido al incremento de las poblaciones (Jenkins, 2003). De este modo, la expansión de la frontera agrícola muy seguramente continúe a paso veloz. En adición, en muchas áreas de los trópicos, factores tales como baja fertilidad del suelo y los altos niveles de erosión (Sodhi y col., 2007), promueven aún más la destrucción de bosques.

La agricultura intensiva es una amenaza directa al 60% de anfibios y aves en la lista roja de especies, así como lo es para un 10 y 20% de otros taxa en peligro de extinción (Norris, 2008). Además del incremento en la aplicación de agroquímicos, con sus conocidos efectos adversos en la biodiversidad, la intensificación agrícola también ha generado importantes cambios en el paisaje. Los paisajes con agricultura más intensificada contienen pocos tipos de cultivos en grandes extensiones de terreno (Kareiva y col., 2007); en otras palabras, la intensificación agrícola reduce tanto la heterogeneidad composicional como la heterogeneidad configuracional de los campos (Fahrig y col., 2015), conduciendo a una fuerte homogenización de los paisajes agrícolas y a la pérdida de hábitats naturales y seminaturales (Foley y col., 2005).

En el área del manejo de plagas, las consecuencias de la reducción de la biodiversidad son aún más evidentes. La simplificación de los paisajes agrícolas potencia los problemas asociados a insectos fitófagos (Altieri y Letourneau, 1982). Estos problemas están claramente relacionados con la expansión de los monocultivos a expensas de la vegetación natural, disminuyendo de esta forma la diversidad de los hábitats locales en los cuales habitan potenciales controladores biológicos de los insectos fitófagos (Altieri y Letourneau, 1982; Flint y Roberts, 1988). La expansión de un modelo agrícola fundamentado en la sustitución de mano de obra humana por maquinaria, en el mejoramiento genético orientado a comercializar cultivos homogéneos genéticamente, en el uso indiscriminado agroquímicos y en los subsidios a una gama estrecha de productos agrícolas, entre otros factores, han contribuido aún más, a que a nivel mundial cada vez sean cultivadas un número reducido de especies, disminuyendo asimismo la diversidad nutricional, homogenizando la alimentación de las sociedades y los cultivos en el planeta (Negin y col. 2009; Davis y col. 2004). Todos estos elementos configuran lo que se ha llamado "Revolución Verde" (Altieri, 1983).

Debido a las consecuencias que dejó y continúa dejando la Revolución Verde promovida por empresas transnacionales a partir los años 60, desde hace más de tres décadas se están desarrollado estudios y prácticas alternativas a este modelo. Se espera que el modelo alternativo

sea productivo, viable económicamente, al tiempo que contribuya a la seguridad y soberanía alimentaria, así como al mantenimiento de la biodiversidad en el planeta (Altieri, 1983).

La crisis medioambiental creada por el sistema agrícola industrial de Revolución Verde está empezando a recibir la misma atención académica que otros temas como por ejemplo, el cambio climático (Vandermeer y Perfecto, 2007). Debido a las consecuencias de este modelo en un futuro no muy lejano, se hace necesario que uno de los focos de atención centrales sea la agricultura y en específico, el cómo genera paisajes con características particulares, que tienen importantes implicaciones para la conservación de la biodiversidad. Se hace necesario entonces considerar estos paisajes no solo por sus efectos directos sobre la biodiversidad (Pimentel y col., 1992; Perfecto y col., 1996; McNelly y Scherr, 2002) sino tal vez de forma aún más importante, como un medio a través del cual puedan o no ocurrir migraciones de especies y la relación de ello con las extinciones locales de poblaciones aisladas.

Debido a las consecuencias que dejó y continúa dejando la Revolución Verde promovida por empresas transnacionales a partir los años 60, desde hace más de tres décadas se están desarrollando estudios y prácticas alternativas a este modelo. Se espera que el modelo alternativo sea productivo, viable económicamente, al tiempo que contribuya a la seguridad y soberanía alimentaria, así como al mantenimiento de la biodiversidad en el planeta (Altieri, 1983).

En este contexto surge la Agroecología, como una “disciplina científica que aborda el estudio de la agricultura desde una perspectiva ecológica, un marco teórico cuyo objetivo es comprender los procesos agrícolas de la forma más amplia. [...] la investigación agroecológica se refiere no a la maximización de la producción de una mercancía particular, sino más bien a la optimización del agroecosistema como un todo. Esto hace que cambie el énfasis en la investigación agrícola, apartándola de los enfoques disciplinarios y mercantiles, hacia las interacciones complejas entre las personas, los cultivos, el suelo, el ganado, etc.” (Altieri, 1983). Esta ciencia se ha erguido como alternativa a los modos de producción agrícola convencionales (Altieri, 1999), aunque en sus inicios su foco fueron los predios o fincas donde se desarrollaba la agricultura, al final de los 90’s se convirtió en la ecología del sistema agroalimentario completo (Francis y col. 2003). Dejando de circunscribir su acción a las fincas, e incluyendo todos los aspectos y participantes en el sistema (Gliessman, 2018). Por estas razones, consideramos pertinente abordar los temas aquí discutidos desde la perspectiva de la agroecología, para de esta forma poder utilizar aportes conceptuales que en este marco se han hecho a estos temas.

Para fortalecer y desarrollar la agroecología, se requiere más y mejor conocimiento de las relaciones ecológicas en estos sistemas, profundizando así sus aspectos científicos. En este sentido, en la agroecología se ha planteado, por ejemplo, incrementar la biodiversidad en los agroecosistemas para disminuir los efectos adversos de la agricultura de Revolución Verde, concibiendo al agroecosistema como un sistema complejo (Hall, 2001).

Desde una perspectiva agroecológica, para lograr la regulación de insectos en los agroecosistemas y evitar pérdidas económicas generadas por el aumento en la densidad de fitófagos, han sido propuestos dos mecanismos principales: el “Bottom-up”, relacionado con la calidad del recurso y el “Top-down”, vinculado al control por enemigos naturales. Ambos mecanismos involucran un aumento de la diversidad vegetal (Altieri y Nichols, 2003) por lo cual existen estudios que han encontrado una relación positiva entre la diversidad vegetal y la entomofauna benéfica (Straub y col., 2013, Letourneau y col., 2011).

Se ha señalado que la diversidad específica, funcional, estructural y fenológica, entre otras, constituye un aspecto fundamental para el cumplimiento de las funciones ecológicas que aseguran la estabilidad y resiliencia de los agrosistemas (Altieri, 2002). Sin embargo, el grado de diversidad que asegura el cumplimiento de dichas funciones y la manera en que las variaciones en los niveles de diversidad repercuten sobre las mismas, aún no está del todo claro (Straub y col., 2013, Letourneau y col., 2011).

Se sabe que la regulación biótica es uno de los procesos más sensibles a la disminución en el número de especies vegetales en los agroecosistemas (Swift y col., 2004). Este fenómeno puede deberse a que la vegetación diversa genera condiciones que favorecen la presencia de enemigos naturales en el sistema (Fournier y Loreau, 2001). También es importante resaltar que la presencia de ambientes semi-naturales, asociados a los campos de cultivo (que introducen heterogeneidad) están siendo actualmente valorados por su rol ecológico, al favorecer mecanismos de regulación biótica (Nicholls, 2008).

Pese al creciente desarrollo académico de la agroecología (León, 2014), la mayor parte de la bibliografía en el área obvia una de las mayores discusiones en la ecología contemporánea, como es el problema de la escala. La mayor parte de los trabajos se centran en una escala principalmente local, lo que evidencia la necesidad de otras perspectivas. A este planteamiento debemos sumarle, el hecho que los trabajos que consideran el tema de la escala, han sido llevados a cabo casi en su totalidad en zonas templadas, lo cual limita la generalización de los resultados obtenidos, particularmente, aquellos que se consideran cambios ocurridos en la biodiversidad entre las zonas templadas y las tropicales.

A pesar del avance que se ha obtenido en estos temas en los últimos tiempos, el proceso productivo no se detiene y que la frontera agrícola se continúa expandiendo, generándose muchas más áreas intervenidas y heterogéneas en donde los problemas antes discutidos se acentúan. Éste es el escenario del presente y futuro cercano, por lo que es necesario seguir avanzando en la construcción de conocimientos, con un nuevo enfoque de investigación y de extensión agrícola, que tome en cuenta la complejidad ecosistémica, técnica, socio-económica y política, equiparando la importancia de la biodiversidad de zonas prístinas con la de zonas agrícolas. Debido a la importancia que tienen estos temas, a lo abundante de la bibliografía en el área y a lo atomizado (y a veces contradictorio) de la información, se hace necesario realizar un esfuerzo de sistematización de este importante conocimiento. Por estas razones, en el presente seminario se presenta una revisión del estado del arte de la relación entre la diversidad en los paisajes agrícolas (tratada en este documento como heterogeneidad) y la diversidad de especies en cada predio, haciendo énfasis en el impacto de esta relación para el manejo ecológico de plagas y resaltando temas claves para la agricultura. Un elemento transversal será la discusión del problema de la escala para los estudios agroecológicos, por lo cual la revisión será enfocada desde una perspectiva del paisaje.

1. GENERALIDADES DE LA ENTOMOFAUNA EN AGROECOSISTEMAS

1.1. Consecuencias de la pérdida de biodiversidad en agroecosistemas: Las situaciones de plaga

La pérdida de biodiversidad a nivel de agroecosistemas ha traído graves consecuencias, una particularmente importante es el incremento de la inestabilidad, que se pone de manifiesto con la aparición y empeoramiento de problemas con insectos que ocasionan situaciones de plaga. Algo poco difundido, es que del total de insectos sólo el 3% de las especies pueden ocasionar situaciones de plaga y el otro 97% está integrado por fauna auxiliar, de la cual, el 35% está representado por enemigos naturales de las plagas, entre los que destacan diversas especies de insectos depredadores y parasitoides, y el 62% restante lleva a cabo otras funciones. En contraste, el mayor porcentaje de información disponible sobre insectos se relaciona con las especies que pueden ocasionar situaciones de plaga debido a que, en el concepto tradicional de control, las plagas representan el objeto principal de conocimiento (Nájera y Souza, 2010).

Parte importante de la propuesta agroecológica es acercar la dinámica “natural” de un ecosistema al ámbito agrícola, llevado a cabo fundamentalmente utilizando la interacción de los enemigos naturales con sus presas. De esta manera, por la acción de los controladores, los insectos que normalmente se alimentan en alguna medida de plantas, mantienen sus densidades poblacionales con una mínima afectación a los cultivos.

1.2. Control y regulación de poblaciones de insectos

Toda población de insectos en la naturaleza es presa u hospedador en alguna medida de uno o más enemigos naturales. Así, con un enfoque basado en las funciones ecológicas que desempeñan ese 35% de insectos (depredadores, parasitoides y patógenos), que actúan como agentes de control natural, se puede promover la regulación de poblaciones de herbívoros en un agroecosistema particular (Nicholls, 2008). Esta regulación se denomina control biológico, y su efecto se puede observar claramente en la figura 1.

En la teoría de control de plagas clásica, se definen dos conceptos que son de utilidad: Umbral Económico de Infestación y Nivel Económico de Infestación. El primero representa una densidad poblacional de la especie fitófaga de interés, por encima de la cual se producirán pérdidas económicas en la cosecha. Es decir, el umbral indica el grado de infestación, por encima del cual debe implementarse una medida de control para evitar que la población cause daños económicos. Por otro lado, Nivel Económico de Infestación representa una densidad de la especie fitófaga de interés que ocasiona pérdidas económicas en la cosecha (Clavijo, 1993).

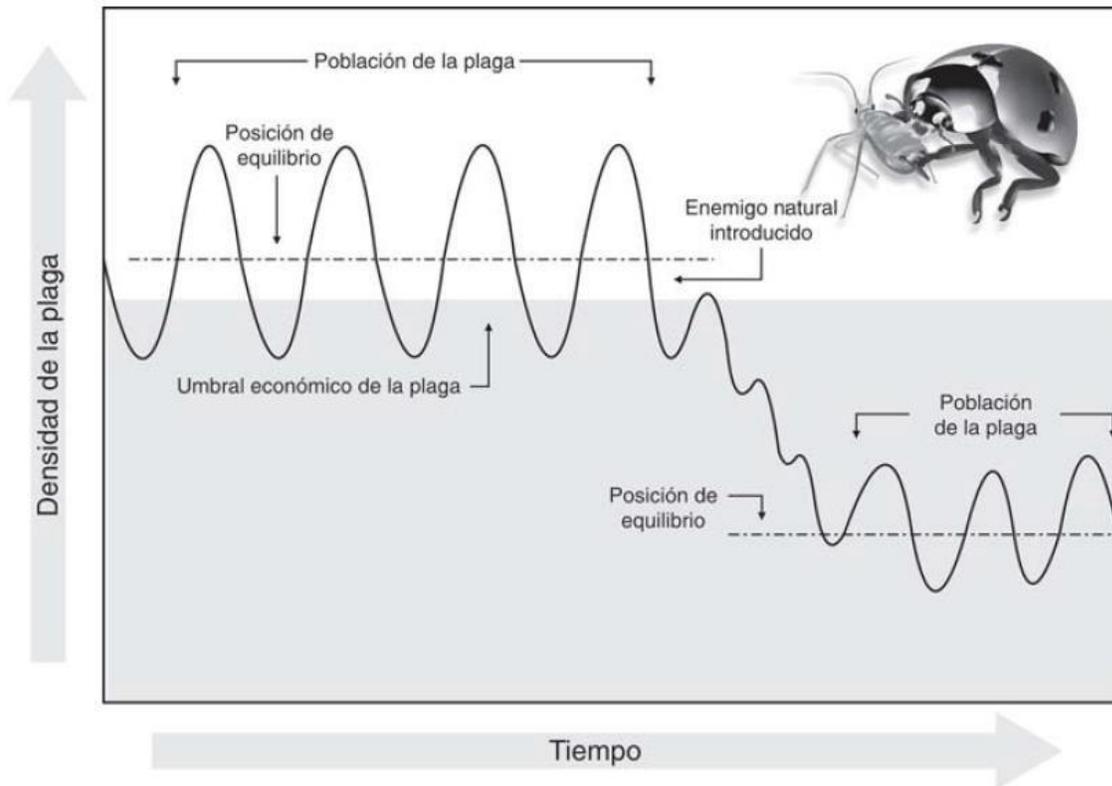


Figura 1. Efecto regulador de la introducción de un enemigo natural que ejemplifica el control biológico sobre una población plaga en relación con un umbral económico Fuente: Nicholls, 2008.

En un sentido estrictamente ecológico, el empleo del control biológico se considera una estrategia válida para restaurar la biodiversidad funcional en ecosistemas agrícolas (es decir, aquella diversidad que cumple una función útil para el ser humano en el agroecosistema). Esto se logra al adicionar entomófagos “ausentes” mediante las técnicas clásicas o aumentativas de control biológico o gracias al incremento de la ocurrencia natural de depredadores y parasitoides por medio de la conservación y el manejo del hábitat (Nicholls, 2008).

En la dinámica del agroecosistema se reconocen dos tipos de componentes de la biodiversidad. El primer componente, llamado Biodiversidad Planificada, es la referida a los cultivos y animales incluidos en el agroecosistema por el agricultor, la cual variará de acuerdo al manejo y a los diseños implementados. El segundo componente, la Biodiversidad Asociada, incluye la flora y fauna del suelo, los herbívoros, descomponedores y depredadores, que colonizan al agroecosistema desde los ambientes circundantes y que permanecerán en el agroecosistema dependiendo del tipo de manejo adoptado (Vandermeer y Perfecto, 1995). Es decir, que en el agroecosistema no coexisten exclusivamente las denominadas “plagas” y los cultivos, existe además una variedad de biodiversidad asociada que tiene un papel activo y funcional en la dinámica de este sistema.

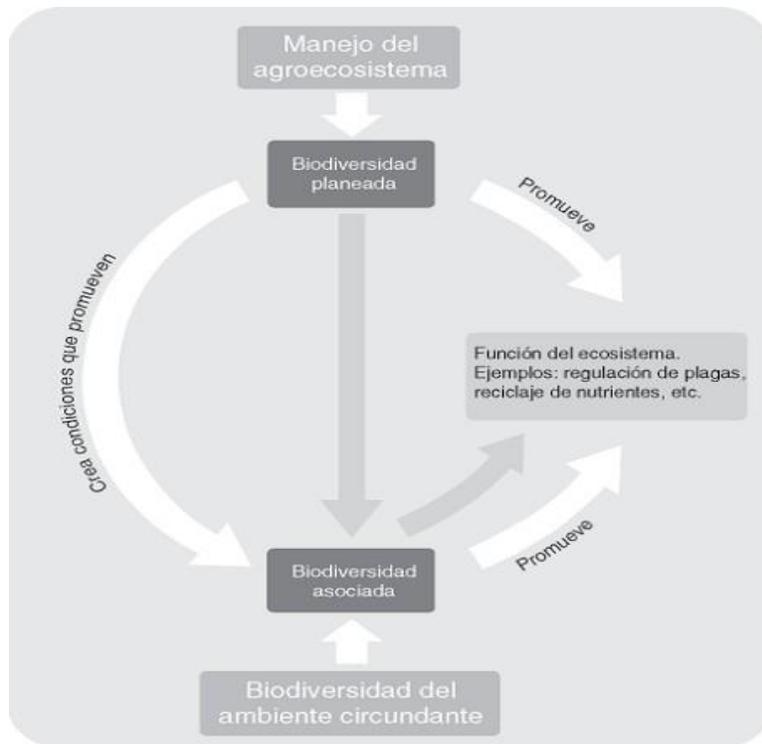


Figura 2. Relación entre los diferentes tipos de biodiversidad y el funcionamiento de agroecosistemas.
Fuente: Vandermeer y Perfecto, 1995.

Como se observa en la figura 2, la biodiversidad planificada genera efectos directos e indirectos sobre el agroecosistema por las funciones que desempeña en el mismo, mientras la biodiversidad asociada produce un efecto indirecto que está mediado por la biodiversidad planificada.

Por ejemplo, en un sistema agroforestal, los árboles crean sombra, y hace posible que sólo crezcan cultivos tolerantes a la sombra. La función directa de los árboles es crear sombra. Pero, asociadas a los árboles pueden haber pequeñas avispas que buscan el néctar en las flores de los árboles. Algunas avispas típicamente son parasitoides naturales de plagas que normalmente atacan a los cultivos (las avispas son parte de la biodiversidad asociada). Así los árboles crean sombra (función directa) y atraen avispas (función indirecta) (Vandermeer y Perfecto, 1995).

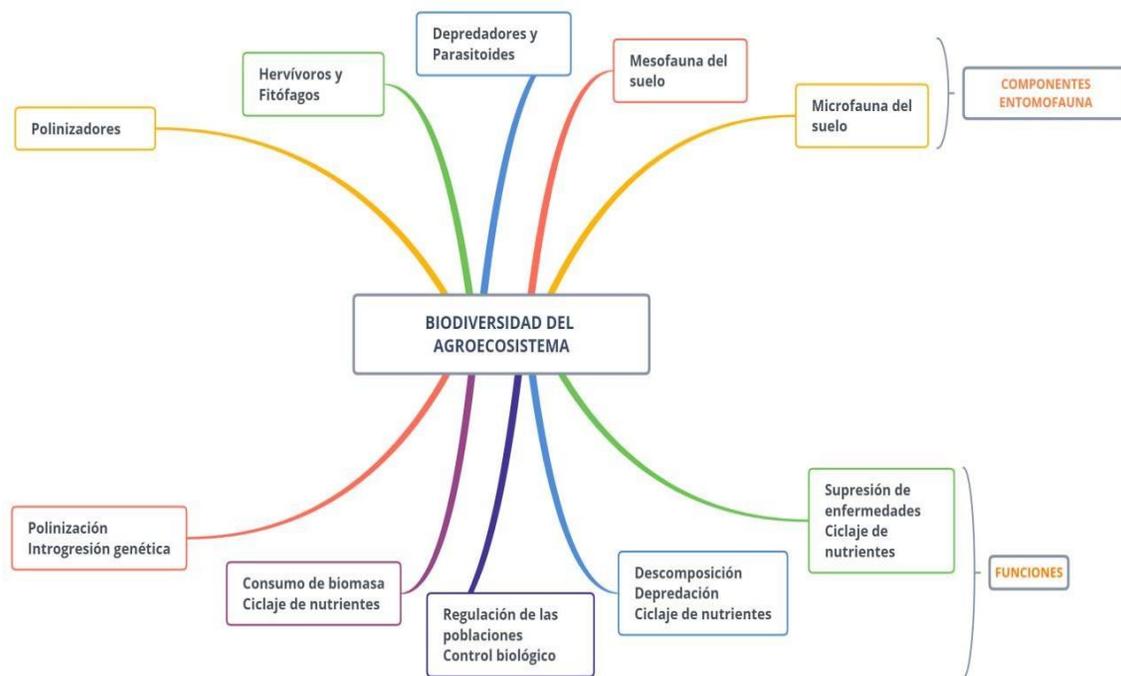


Figura 3. Componentes, funciones y estrategias de mejoramiento de la biodiversidad en agroecosistemas. Modificado Nichols, 2008.

Se hace evidente de esta manera, la importancia de la entomofauna en los agroecosistemas, a continuación se hace breve descripción de algunos aspectos, que son pertinentes para el tema. Se presentan una serie de definiciones y descripciones de algunas categorías que forman parte del lenguaje básico asociado al manejo ecológico de plagas y que facilitarán la discusión de los temas.

1.3 Insectos Fitófagos

A este grupo pertenecen los insectos que se alimentan de plantas y hacen parte de la mayoría de los insectos que ocasionan situaciones de plagas en agroecosistemas se alimentan de plantas. Algunos rasgando o arrancando trozos de tejido vegetal que mastican e ingieren (los cuales típicamente presentan aparato bucal masticador). Otros pueden sobrepasar la epidermis de la planta e ingieren sus líquidos o savia, sin ingerir tejidos, como los pulgones (aparato bucal picador-chupador).

Es importante mencionar que, en la teoría del manejo ecológico de plagas, se hace una definición particular del concepto de plagas, la palabra plaga como una situación en la cual una especie experimenta un crecimiento exponencial, el cual interfiere con alguna actividad que desee realizar el ser humano. (Pérez, 2006; Pérez y Vázquez, 2011). Se separa el fenómeno (la situación de plaga) de la identidad particular de una especie, y no se considera que algún organismo sea una plaga *per se*, sino que

Tipos de Fitófagos

- Especies no plagas o transeúntes.
- Plagas primarias
- Plagas ocasionales.
- Plagas potenciales

Tipos de Enemigos Naturales

- Parasitoides
a.b.: masticolamedor, masticador.
- Depredadores
a. b.: masticador, picador-chupador.

bajo ciertas condiciones puede llegar a generar situaciones de plaga.

No todas las especies que se alimentan de plantas causan situaciones de plagas, ya que no ejercen el mismo grado de daño físico o éste no siempre se refleja con gran impacto en la productividad. De este modo las situaciones de plagas se han categorizado de acuerdo a su importancia dentro de los agroecosistemas en (Clavijo, 1993):

Plagas primarias: Se presentan constantemente en el agroecosistema causando un daño físico en los cultivos por encima del umbral económico de infestación.

Plagas ocasionales: Sólo causan daño económico circunstancialmente en ciertos lugares, temporadas u oportunidades, aunque las especies asociadas a ellas sean residentes del agroecosistema. Usualmente sus poblaciones se encuentran controladas por factores naturales de mortalidad y sólo cuando éstos son alterados, alcanzan densidades de importancia.

Plagas potenciales: Esta categoría está asociada a situaciones que involucran especies residentes de los agroecosistemas, cuya presencia, usualmente en bajas cantidades, no causa ningún daño (Clavijo, 1993). Este tipo de entomofauna suele pasar inadvertida, pero cuando existe un manejo errado de plagas, sus densidades poblacionales podrían aumentar exponencialmente por la disminución de otras en el agroecosistema, llegando tal vez a ocasionar situaciones de plagas.

Insectos transeúntes: Estas especies no son residentes de los agroecosistemas, por lo que su daño está restringido a aquellas ocasiones en las que ingresan al mismo y aumenta significativamente su densidad poblacional. Generalmente suelen ser especies migratorias.

1.4 Enemigos Naturales

La presencia de enemigos naturales en cualquier ecosistema se ha demostrado importante para la regulación numérica de las especies que le sirven de hospedera (Greathead, 1992). Generalmente, los enemigos naturales se sincronizan con las poblaciones dañinas y evitan sus crecimientos poblacionales extremos, manteniendo las densidades poblacionales de fitófagos o insectos plaga por debajo del umbral económico de infestación (Greathead, 1992).

Según sean las respuestas de la capacidad de mortalidad del enemigo natural en relación a los cambios de densidad de la población plaga, se acostumbra clasificarlas en: directamente dependientes, cuando aumentos en la población asociada a la situación de plaga generan aumentos en la capacidad de mortalidad del enemigo natural; retardadamente dependientes, cuando el aumento en la capacidad de mortalidad de enemigo natural se hace presente en la siguiente o subsiguientes generaciones como resultado de un aumento en su capacidad reproductiva; e inversamente dependientes, cuando aumentos en la densidad de la población asociada a la situación de plaga se ven acompañados por la disminución en la capacidad de mortalidad del enemigo natural (Clavijo, 1993).

Los enemigos naturales (insectos) pueden ser: parásitos, parasitoides y depredadores; por lo general, causan mortalidad a sus especies presas u hospedadoras y disminuyen sus densidades de población y su potencial de reproducción, aminorando directamente el daño que causan a los cultivos. Son primordiales en los procesos de reducción de las poblaciones de insectos fitófagos (Smith y Hoy, 1995).

1.4.1 Depredadores

Los depredadores son organismos que atacan, matan y se alimentan de sus víctimas o presas para sobrevivir, algunas de las familias más utilizadas en manejo de plagas se pueden observar en la tabla 1.

En general, los depredadores no se especializan en atacar una sola especie, sino que se pueden alimentar de varias (León, 2005). Aunque algunos, como *Rodolia cardinalis* y *Chrysopa slossonae*, son altamente específicos y se alimentan sólo de una especie de presa. Otros como los coccinélidos *Hippodamia convergens* y *Adalia bipunctata*, que se alimentan de áfidos, son estenófagos u oligófagos y restringen su alimentación a un conjunto de especies relacionadas taxonómicamente.

Finalmente, otros depredadores, como por ejemplo, el chinche *Podisus maculiventris* y el escarabajo *Coleomegilla maculata*, son polífagos y consumen una amplia variedad de presas y otros recursos, como fluidos vegetales o polen. Vale la pena destacar que muchas especies con amplio rango de presas, tienen biotipos y poblaciones que difieren en sus respuestas a la presa; un ejemplo de ello son chrisopidos como *Chrysopa quadripunctata* (Tauber y col., 1993).

La mayoría de los depredadores se alimentan de un gran número de insectos durante su desarrollo, pero algunos resultan más eficaces que otros en el momento de regular las densidades de sus presas. También es posible que los estados juveniles usen la presa para su desarrollo y crecimiento, mientras que los adultos las usen para su mantenimiento y reproducción (Nicholls, 2008). Muchas especies son depredadores tanto en el estado larval como en el adulto, aunque no necesariamente cacen el mismo tipo de presa. Otras son depredadores sólo en estado larval, mientras que como adultos se alimentan de néctar, mielecilla, etc. Algunas proveen presas para sus larvas y ponen sus huevos entre ellas (DeBach y Rossen, 1991).

Desde el punto de vista de los hábitos alimenticios, existen dos tipos de depredadores, los masticadores (ej: Coccinellidae y Carabidae) que simplemente mastican y devoran sus presas, y aquellos con aparatos bucales succionadores que chupan los jugos de sus presas: chinches depredadores (Reduviidae), larvas de chrysopa (Chrysopidae), larvas de moscas Syrphidae, etc. (Nicholls, 2008).

Tabla 1. Familias más importantes de depredadores de insectos

Thysanoptera (thrips)	Neuroptera
Aeolothripidae Phlaeothripidae Thripidae	Chrysopidae Hemerobiidae
Hemiptera	Diptera
Anthocoridae Gerridae Miridae Nabidae Pentatomidae Reduviidae Veliidae	Cecidomyiidae Chamaemyiidae Sciomyzidae Syrphidae
Coleoptera	Hymenoptera
Carabidae Cicindelidae Dytiscidae Cleridae Coccinellidae Cybocephalidae Staphylinidae	Formicidae Vespidae Sphecidae

1.4.2 Parasitoides

La mayoría de las especies utilizadas en el control biológico son parasitoides (Nicholls, 2008). Se prefieren a estos organismos a los depredadores, porque los últimos pueden cambiar de presa cuando ésta se torna escasa y no son usualmente específicos como los parasitoides (Nicholls, 2008).

Los insectos parasitoides son aquellos cuyas larvas se desarrollan alimentándose interna o externamente de los líquidos y órganos de otro artrópodo que le sirve de hospedero (Figura 4). Se diferencian de los depredadores en que completan su desarrollo en un solo hospedero (Arrieta y Jiménez, 2018). A diferencia de los parásitos, los parasitoides siempre matan a sus huéspedes; sin embargo, el huésped puede completar la mayoría de su ciclo de vida antes de morir (Arrieta y Jiménez, 2018).

El ciclo de vida y los hábitos reproductivos de los parasitoides suelen ser muy complejos. En algunas especies sólo un individuo crece dentro de su hospedero y en otros casos, cientos de larvas jóvenes se desarrollan en el hospedero. Un parasitoides necesita de un hospedador para completar su ciclo de vida. El adulto madura y el hospedador muere; dicho balance en favor de la población del parasitoides (la cual se incrementa) es la base del control biológico (Nicholls, 2008).

Los parasitoides pueden categorizarse como ectoparasitoides, que se alimentan externamente de sus huéspedes, y como endoparasitoides, cuando se alimentan internamente. Pueden tener una generación (univoltinos) por una generación del huésped, o dos o más generaciones (multivoltinos) por cada una de los huéspedes (Nicholls, 2008). Adicionalmente, a algunos parasitoides los atacan otros parasitoides, y a dicho fenómeno se conoce como hiperparasitismo, que reduce considerablemente la efectividad de algunos controladores biológicos (Nicholls, 2008).

Es interesante considerar que cerca del 15% de todos los insectos son parásitos (Askew, 1971). Probablemente existen más de un millón de especies de insectos, aproximadamente 150.000 especies son

Tabla 2. Principales características de los insectos parasitoides (Nicholls, 2008).

- Son específicos en cuanto a su hospedero.
- Son más pequeños que su hospedero.
- Únicamente la hembra busca al hospedero.
- Varias especies diferentes de parasitoides pueden atacar las diferentes etapas del ciclo de vida del hospedero.
- Los huevos o larvas de los parasitoides son puestos cerca, dentro o en la superficie del hospedero.
- Los estados inmaduros se desarrollan dentro o fuera del hospedero.
- Los adultos son de vida libre y también pueden ser depredadores.
- Los estados inmaduros casi siempre matan al hospedero.
- Los adultos requieren de polen y néctar como alimento suplementario.

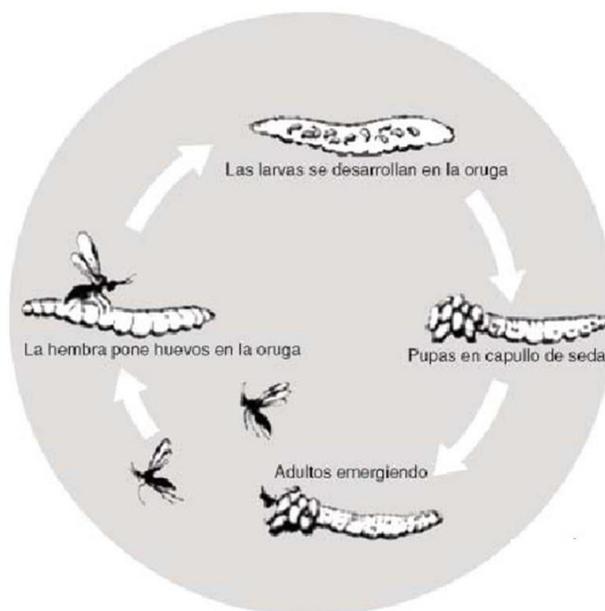


Figura 4. Ciclo de vida de *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae). Fuente: Nichols, 2008

potenciales agentes de control biológico. En este sentido, cerca de dos tercios de los enemigos naturales introducidos en programas de control biológico han sido parasitoides pertenecientes al orden Hymenoptera y en menor grado en el orden Diptera (Greathead, 1986).

2. DEFINIENDO ALGUNOS CONCEPTOS

2.1 El Problema de la Escala: El Paisaje

Para la mayoría de personas el término “paisaje” se refiere a un escenario de campos y bosques, o montañas y quebradas (Wiens, 1995). Su escala o dimensión puede ser muy variable, puede ser considerado como alguna porción del “mundo real” que oscila desde unos pocos milímetros de microcosmo del picoplancton, a muchos kilómetros de amplitud de rango geográfico ocupados por una manada de lobos (Farina, 2010). Los objetos dentro de un paisaje están sujetos a las limitaciones funcionales de las propiedades emergentes incluyendo la heterogeneidad que es la esencia del paisaje (Wiens, 1995). Funciones denso-dependientes, conectividad y hostilidad de la matriz, son algunas de las propiedades emergentes de un paisaje desde un punto de vista basado en los organismos o en los procesos.

Para los ecólogos, la perspectiva de paisaje comenzó a estar cercanamente asociada con el aumentar la escala (Turner, 1989; Wiens, 1992), tal vez porque la ecología del paisaje usualmente era practicada a una escala de resolución mayor que los hábitats locales, históricamente estudiados por ecólogos (Wiens, 1995). De esta forma, el problema de interrelacionar procesos que ocurren a diferentes escalas se convirtió en el “problema central de la biología teórica” (Levin, 1992, 1993). Así mismo, al describir patrones espaciales, su naturaleza cambia con cambios en la escala del análisis (Grieg-Smith, 1979): lo que es un límite o un parche o corredor a una escala, puede desaparecer o tomar una estructura diferente a otra escala (Gosz, 1991).

Las escalas convencionales aplicadas en estudios ecológicos (local-macro) se han replicado también en el contexto agroecológico, donde toma más importancia la mesoescala, que vendría a ser la dimensión a la cual se refiere una escala de Paisaje. En un sentido estrictamente espacial, corresponde a extensiones mayores a hectáreas, pero menores a miles de kilómetros cuadrados (regiones), y por consiguiente es importante anotar, que la definición del paisaje es variable de acuerdo a los autores y sus estudios (Tabla 3).

<p>Forman y Godron 1986</p> <ul style="list-style-type: none"> • Extensión de terreno compuesta de una agregación de componentes que interactúan y se repiten a través del espacio.
<p>Dunning 1992</p> <ul style="list-style-type: none"> • Mosaico de parches de hábitat en que un parche focal es integrado. • Escala dependiente del organismo. Intermedio entre rango de distribución normal y regional
<p>Farina 1994</p> <ul style="list-style-type: none"> • Escala espacial adecuada a la cual se pueden investigar procesos ecológicos.
<p>Zonneveld 1995</p> <ul style="list-style-type: none"> • Complejo de sistemas que simultáneamente forman una extensión de terreno reconocible, formada y mantenida por acción mutua de factores abióticos, bióticos y humanos.
<p>Leibold y col. 2004</p> <ul style="list-style-type: none"> • "Zona gris" entre los mecanismos locales que son preocupación tradicional de los ecólogos de comunidades y los procesos a grandes escalas que son el departamento de biógrafos y sistemáticos.

Tabla 3. Definiciones de Paisaje por diferentes autores a través de los años.

Uno de los principales factores que dificulta la comprensión del efecto de la heterogeneidad o complejidad del hábitat, sobre la diversidad es el hecho que los organismos varían sus respuestas de acuerdo a la escala en que es evaluada. Exactamente cómo los patrones o procesos cambian con los cambios en la escala, es algo que aún no se ha resuelto (Wiens, 1995). En este sentido, diversos estudios empíricos y teóricos sobre las respuestas en diversos taxa han arrojado resultados contradictorios (Jonsson y col., 2015, Martin y col., 2016, Hass y col., 2018, Gabriel y col., 2010, Chaplin y Kramer, 2011). Por ejemplo, la diversidad de insectos es particularmente alta en hábitats boscosos, y se ve afectada por factores como la estructura de la vegetación, las características del suelo y el microclima (Hanski y Singer, 2001). Sin embargo, el efecto de los factores a escala local está modulado en gran parte por la estructura y composición de los elementos que integran el paisaje, como son la matriz, el área y número de parches de hábitats disponibles, la conectividad y diversidad de usos de suelo (Fahrig y col., 2011).

Si bien es reconocido que en el contexto espacial del paisaje ocurren distintos procesos biológicos y que se pueden observar patrones de la naturaleza, el problema está justamente en acotar la escala espacial del paisaje. En un meta-análisis publicado por Chaplin y Kramer (2011), se define la escala del paisaje (para efectos de la selección de estudios por ellos evaluados), como un área mayor o igual a 500 mts² que incluye tipos de cobertura que se extienden más allá de los bordes del campo de cultivo. El paisaje comprende así un campo de cultivo y el área que lo rodea, separado por una distancia mínima de 1 Km de algún otro campo de cultivo evaluado en el mismo estudio. Por otra parte Fahrig (2015) en uno de sus estudios toma como muestra de paisaje 1 km², basada en que ésta área es aproximadamente el tamaño promedio de las fincas en la región, siendo una escala relevante para la gestión del paisaje. Por su parte, Markó y colaboradores (2017) no definen una escala espacial del paisaje evaluado, pero sí especifican un área de muestreo para evaluar las características del paisaje (un radio de 1 km² alrededor de su unidad de muestreo).

Los ejemplos antes mencionados corresponden a estudios en agroecosistemas, por tanto tienen un grado de similitud en cuanto al grupo taxonómico de las especies evaluadas (ej. Insectos). Sin embargo, la escala a la cual se hace las evaluaciones difiere algunas veces entre estudios, lo cual puede deberse a elementos subjetivos (ej. Presupuesto, acceso a la zona). Como se puede observar en la Figura 5, la mayoría de razones para determinar la escala de los estudios en la práctica tiene que ver con todo menos razones biológicas asociadas al taxón a evaluar. Si la toma de decisiones sobre qué escala utilizar dependiera exclusivamente de la biología de las especies, entonces los principales elementos a tener en cuenta serían su rango de distribución y distancias de dispersión, sin embargo no siempre es posible cubrir dichas distancias en la ejecución de la investigación.

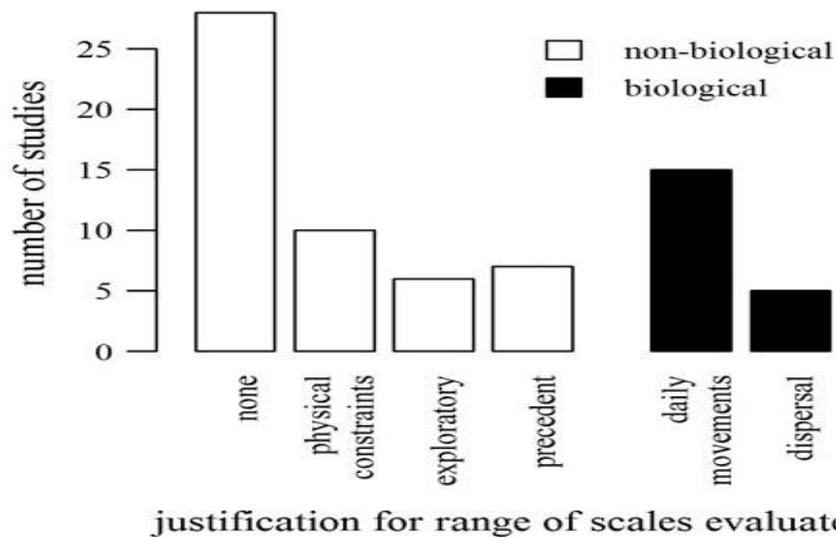


Figura 5. Resumen de las justificaciones verbales por parte de investigadores para el rango de escalas evaluado. Fuente: Jackson y Fahrig, 2014.

Pese a las posibles dificultades en campo, es importante tener claridad sobre la escala a la que la estructura del paisaje debe ser medida dependiendo del objeto de investigación, para ello surge el concepto de “Escala del efecto”. Siendo esta, la escala apropiada en la que la respuesta ecológica (ej. abundancia) en el área focal es mejor predicha por la estructura del paisaje (ej. cantidad de hábitat) (Jackson y Fahrig, 2012). Metodológicamente, la respuesta ecológica es medida dentro de múltiples sitios focales en una región, y la estructura del paisaje es medida a múltiples extensiones espaciales rodeando cada sitio focal. La intensidad de la relación entre la estructura del paisaje y una respuesta ecológica es evaluada considerando la magnitud su coeficiente de correlación (Brennan y col., 2002 en Jackson y Fahrig, 2014). El método asegura que el paisaje sea medido a la escala apropiada para las especies de interés y tiene el beneficio de maximizar la probabilidad de encontrar una relación con la estructura del paisaje, en caso de existir (Jackson y Fahrig, 2012).

Rasgos de las especies como su tamaño corporal, están asociados positivamente a incrementos en la escala del efecto para siete escarabajos de la familia Cerambycidae (Holland y col., 2005) y cuatro moscas parasitoides (Roland y Taylor, 1997). Esa relación con el tamaño suele estar asociada a la capacidad de dispersión de los organismos, de este modo la escala del efecto sería primariamente una función de la movilidad de especies (Jackson y Fahrig, 2012).

Idealmente los Paisajes deben ser medidos entonces en un radio que abarque un 30 a 50% de la máxima distancia de dispersión de las especies de interés (Jackson y Fahrig, 2012) e incluir también, las escalas relevantes del uso del espacio por las especies evaluadas (ej. área de distribución, tamaño del territorio). En el marco de la agroecología, este tipo de análisis debe también tener en cuenta tanto zonas cultivadas como “naturales”, ya que los fitófagos y sus controladores a menudo unen la interfaz de cultivo-no cultivo, demandando estudios combinados de sistemas tanto gestionados (intervenidos) como naturales (Altieri y Schmidt, 1986; Bianchi y col., 2006; Rand y col., 2006). Medir la estructura del paisaje a una escala errónea, podría generar una subestimación de los efectos de ésta en la abundancia (Jackson y Fahrig, 2014).

2.2 Heterogeneidad o Complejidad del Paisaje

En aras de cuantificar la biodiversidad en el planeta, buscando así el entendimiento de varios procesos ecológicos en la naturaleza, en los años 60's surge una teoría que era la primera aproximación a la dinámica de composición de comunidades en ecosistemas que no correspondían a un continuo, sino que se encontraban fragmentados en varios parches de hábitat (o islas). Esta aproximación se llamó teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967) y fue posteriormente extrapolada al ámbito terrestre, donde se observó que para el caso de paisajes agrícolas, la movilidad, fragmentación y grado de aislamiento, no parecían ser los factores limitantes para la colonización por la mayoría de especies, pero en cambio sí lo era la calidad de hábitat (Duelli, 1997). Es decir que una mayor biodiversidad en áreas agrícolas significaría entonces un mayor atractivo para posibles inmigrantes y una alta diversidad de nichos ecológicos para sostenerlos (Duelli, 1997).

Para evaluar la biodiversidad en paisajes intervenidos por prácticas agrícolas, se planteó el concepto de “Mosaico” (Duelli, 1992). Esto es, la coexistencia de áreas con diferentes usos en un mismo paisaje y dando por hecho que en zonas donde hay cultivos no existe naturaleza prístina y que por lo tanto se presenta algún grado de fragmentación de la vegetación original. En este contexto los fragmentos (parches) no intervenidos eran abordados como “islas”, por lo cual el concepto brindó una aplicación alternativa a la teoría de biogeografía de islas (Duelli, 1997) en el ámbito terrestre.

En la explicación del concepto de mosaico, se encuentra una de las primeras menciones explícitas de heterogeneidad de hábitat y de paisaje. Es así como el autor postula tres elementos como los más pertinentes para predecir y evaluar la biodiversidad en un mosaico de paisaje (Duelli, 1997):

1. **Variabilidad de hábitat:** Número de tipos de biotopo por unidad de área. Se espera que en cuanto más alto sea el número, más amplio será el espectro del pool genético en esa área. Es decir que a mayor diversidad de hábitat (a nivel de paisaje) se asocia a un aumento de biodiversidad (fig. 6).

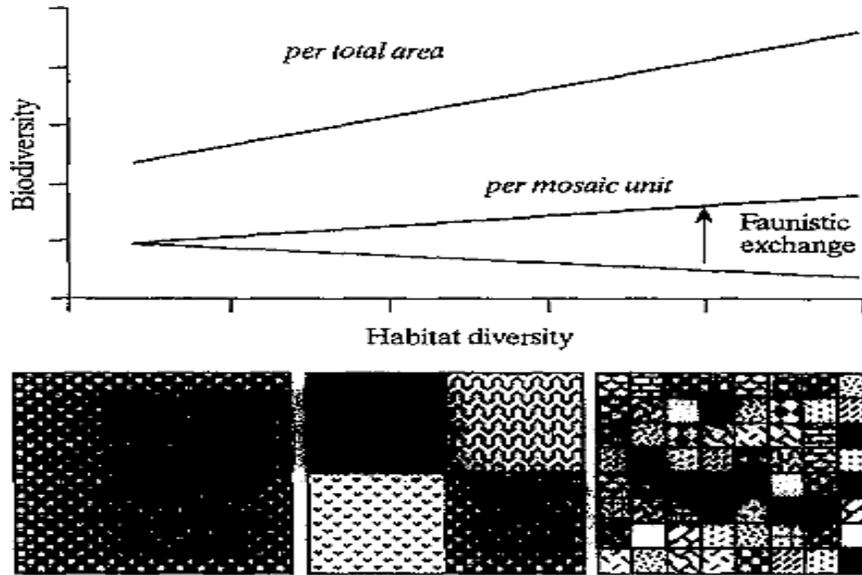


Figura 6. Biodiversidad como una función del número de tipos de biotopos por unidad de área. Fuente: Duelli, 1997.

2. **Heterogeneidad de hábitat:** Número de parches de hábitat y longitud de ecotonos por unidad de área. Se espera que la biodiversidad se incremente con el número y variación de tamaño de los parches (con el mismo número de tipos de biotopos). En este aspecto se diferencia de la teoría de biogeografía insular, que sólo tiene en cuenta la relación especies-área, porque toma en cuenta la heterogeneidad (fig. 7).

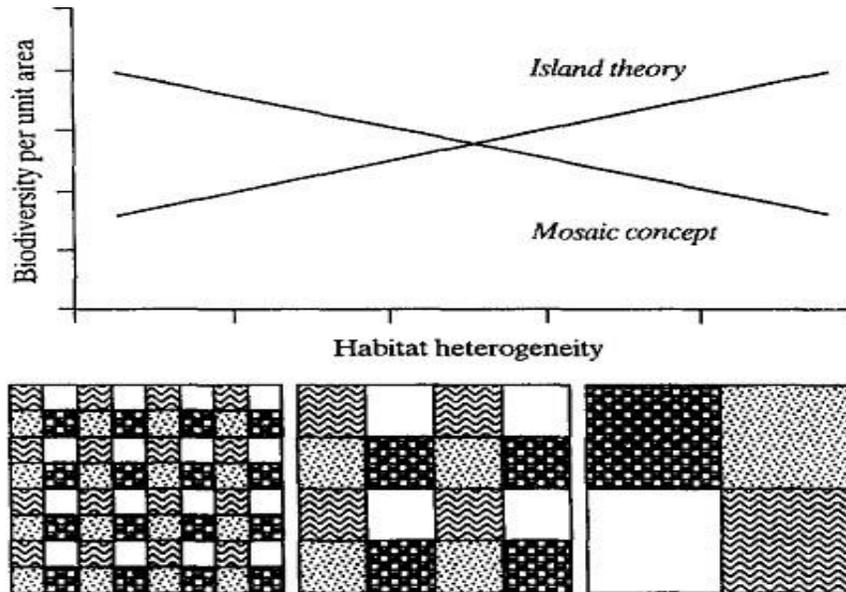


Figura 7. Biodiversidad como una función del número de parches (con el mismo número de tipos de biotopo) y la longitud de las líneas de borde (ecotonos). Fuente: Duelli, 1997.

3. Las **proporciones de superficie** constituidas por áreas de hábitat natural (prístino, bosque primario), seminatural (vegetación perenne o cultivos de baja intensidad) y áreas de cultivo intensificado (ej. Monocultivos).

En la teoría de mosaicos, las zonas de borde suave (ecotonos) entre diferentes biotopos proveen heterogeneidad espacial y una zona de transición (Duelli, 1997). Dichas zonas poseen flora y fauna características del lugar y pueden actuar como una comunidad funcional distinta de las otras que contactan (Duelli, 1997), sin embargo en casos donde estas zonas tienen un área mayor que el interior del fragmento o parche, se generan procesos de degradación por efectos de borde a diferentes niveles. En este sentido es supremamente importante la extensión del ecotono en relación al área de los fragmentos o biotopos a evaluar.

El concepto de mosaico también fue propuesto como alternativa de práctica agrícola para la época, de manera que permitiera modificar lo que para ese momento eran grandes campos de cultivos modernos, impulsados por la revolución verde de los años 60's, generando sustentabilidad y mayor biodiversidad regional.

Otro concepto importante es el de Estructura del Paisaje, propuesto por Turner (1989); en este se distinguen dos elementos: 1. La fisionomía del paisaje, que se refiere a la distribución física de los elementos del paisaje, como por ejemplo el grado de aislamiento entre parches; y 2. La composición del paisaje, que se refiere a la relativa cantidad de cada hábitat contenido en el paisaje. Estas dos categorías del paisaje, son además sinónimos o analogías de una previa clasificación de hábitat: Fisionomía de hábitat (estructura física del hábitat) y florística del hábitat (tipos de especies de plantas que hay presentes) (Dunning y col., 1992), usado en su época por ecólogos de comunidades terrestres.

Es así como el uso actual en la literatura del concepto de Heterogeneidad, tiene y tuvo al parecer muchos sinónimos en los diferentes estudios sobre la biodiversidad. Como se puede observar, todas son definiciones y aplicaciones cercanas para lo que definiremos como Heterogeneidad, que puede definirse desde un punto de vista estrictamente espacial refiriéndose a la disposición, tamaño y forma de los parches en un área (heterogeneidad espacial- dimensión espacial, Kareiva, 1990), que puede reflejar patrones estáticos o dinámicos (Kolasa y Rollo, 1991). Sin embargo, existen elementos que son dejados por fuera en esta definición, por ejemplo, las interacciones que ocurren entre los diferentes fragmentos.

Desde una perspectiva espacial, la heterogeneidad es crucial para determinar la biodiversidad de especies, pues un área más heterogénea propicia condiciones para un mayor número de especies con diferentes requerimientos ecológicos, incrementando así el pool efectivo de especies (Allouche y col., 2012).

En este sentido, Fahrig y Nuttle (2005) propusieron dos componentes de la heterogeneidad, en concordancia con Duelli (1997):

- A. **Heterogeneidad Compositiva**, basado en el elemento 1 de Duelli (1997) que se refiere a la variedad de tipos de cobertura.
- B. **Heterogeneidad Configuracional**, basado en el elemento 2 de Duelli (1997), que se refiere a los patrones espaciales complejos que tienen los tipos de cobertura.

Para estos dos componentes de la heterogeneidad, los tipos de cobertura se definen con o sin consideración explícita de su relevancia para una especie en particular o grupo de especies (Fahrig y col., 2011), por lo que se proponen dos conceptos adicionales que se integran a la construcción teórica.

- C. **Heterogeneidad Estructural del Paisaje.** Aquí se encuentran reseñados los diferentes tipos de cobertura identificadas por sus características físicas, sin referencia a una especie particular o grupo de especies. Este ejercicio se suele realizar basado en imágenes aéreas o satelitales.
- D. **Heterogeneidad Funcional del Paisaje.** Aquí se encuentran reseñados los diferentes tipos de cobertura en función de las diferencias en la dependencia de recursos por una especie o grupos de especies (Kolasa y Rollo, 1991; Fahrig y col., 2011). Por ejemplo, si el grupo de especies son insectos, los tipos de cobertura se pueden distinguir usando criterios tales como condiciones florísticas y edáficas. La respuesta específica de las especies de insectos a la heterogeneidad ambiental en mosaicos forestales ha sido relacionada con los rasgos de historia de vida de cada especie, tales como el tamaño corporal, preferencias alimenticias y capacidad de movimiento (Caballero y col., 2009).

Es importante unificar conceptos para tener una clara definición de lo que significa hablar de heterogeneidad del paisaje, como se ha evidenciado hay muchos sinónimos para este término y la literatura suele confundir al lector; por ejemplo, la palabra complejidad es usada también para describir y cuantificar elementos del paisaje. En el meta-análisis de Chaplin y Kramer (2011) se habla de complejidad del paisaje, con definiciones como cantidad de hábitat no cultivado en el paisaje que rodea la finca (Thies y Tschardt, 1999), lo cual sería equivalente al elemento 3 de la teoría de mosaico de Duelli (1992), es decir que a mayor cantidad de hábitat natural o semi-natural (por ej. Bosque en regeneración) el paisaje es más complejo.

Para definir y/o caracterizar el grado de complejidad del paisaje, la literatura reporta una métrica que ayuda a dicha definición, usando los porcentajes de: hábitat natural, hábitat no cultivado, hábitat cultivado. Adicionalmente se usa la medida de diversidad de hábitat, obtenida a partir del índice de diversidad de Shannon y Simpson (Chaplin y Kramer, 2011).

De manera similar, Martin y colaboradores (2013) se refieren a dos elementos para caracterizar la complejidad del paisaje: porcentaje de hábitat seminatural y diversidad de hábitat. Para establecerlo midieron la complejidad como el porcentaje de hábitat seminatural en un radio de 100 a 1000 metros alrededor de las parcelas estudiadas. Su métrica usó este tipo de hábitat en particular ya que se evaluaban los cambios en el mecanismo de interacción entre fitófagos y sus enemigos naturales, lo que constituye la principal clase de hábitat para los agentes de control en paisajes agrícolas (Martin y col., 2013). La importancia de este hábitat ya había sido destacada por Duelli (1992) como se mencionó anteriormente (elemento 3 de Duelli), de modo que un paisaje complejo sería aquel con un porcentaje mayor al 25% de hábitat seminatural, mientras un paisaje simple estaría por debajo del 25%.

Por su parte, Jonsson y colaboradores (2015) también usan el término complejidad en la caracterización del paisaje, para ello midieron los patrones de uso de suelo de tal manera que la cobertura anual de cultivos en el área estudiada indica el grado de complejidad: Una alta cobertura anual de cultivos indicaría baja complejidad del paisaje y viceversa (Jonsson y col., 2012).

Estas métricas de complejidad sin embargo, no abordan la heterogeneidad del paisaje directamente, no se refieren a la estructura del paisaje, ni a la percepción de las especies que allí habitan. El grado de complejidad se reduce a que las áreas más complejas serán las más naturales usando el término complejidad para caracterizar la diversidad estructural y funcional de los hábitat evaluados.

Sin embargo, es importante anotar que el término complejidad también hace referencia a todo un desarrollo en la teoría de los sistemas complejos, y si bien el significado o uso que se da en este contexto del paisaje no está del todo errado, se torna un tanto reduccionista, ya que explícitamente no se tienen en cuenta las interacciones, que son un elemento fundamental en el concepto de complejidad en la teoría antes mencionada, ni el tipo de cobertura en función de las especies evaluadas.

El concepto de complejidad suele aparecer asociado como denominación de determinados tipos de problemas científicos con otros conceptos (en particular con el de organización), con los que se ha establecido distintas relaciones semánticas según los autores y las corrientes de pensamiento. La noción de complejidad se establece así sobre un sistema, que tendrá más complejidad a mayor capacidad para establecer relaciones y más posibilidades tenga de transformarse) (Solana y Ballesteros, 2013). Dicho de otra manera, son sistemas con muchos elementos y muy interconectados, que tienen propiedades emergentes (es decir, propiedades que no dependen solo de los elementos del sistema, sino además también de sus interacciones).

En este sentido, vale la pena mencionar que si bien se ha encontrado que a mayor complejidad del paisaje, se ha registrado mayor diversidad, lo que permitiría en un primer momento suponer un mayor número de interacciones. Sin embargo, la relación entre diversidad e interacciones es un tema lejos de estar solucionado en la ecología (Hall y Raffaelli, 1991; 1993; 1997). Más importante aún, para cualificar algún sistema como complejo, convendría usar conceptos o lenguajes aplicados a alguna de las escuelas de pensamiento complejo. La caracterización del Paisaje entonces incluiría los posibles elementos emergentes del sistema, sus conexiones, interacciones, entre otras.

De acuerdo con Fahrig (2011) una razón por la cual la heterogeneidad del paisaje no siempre ha sido directamente estudiada en paisajes agrícolas, es el predominio del paradigma hábitat-matriz en ecología del paisaje (Fischer y Lindenmayer, 2006). De acuerdo a este paradigma el paisaje es dividido en "hábitats", donde todos los recursos necesarios se encuentran, y la matriz, área fundamentalmente hostil para las especies (Figura 8b) (Fahrig y col., 2011).

El origen de estos conceptos se encuentra en el trabajo pionero de Richard Levins (1969), donde significativamente se usan en el contexto del control biológico. Estas perspectivas han mantenido así a la ecología inmersa en enfoque espacial de los 60's y 70's bajo la sombra del contexto de la teoría de la biogeografía de las islas (MacArthur y Wilson, 1967) y la teoría de metapoblaciones (Levins, 1969; Hanski y Gilpin, 1991).

Actualmente se reconoce que muchas especies perciben paisajes en formas más complejas y utilizan diferentes tipos de cobertura. Lo que implica que, para comprender los efectos de la estructura del paisaje en la biodiversidad, es necesario reemplazar la visión de matriz/hábitat con

una que tome en cuenta lo heterogéneo del paisaje (Fahrig, 2011), para ejemplificar esto, se presenta la Figura 8(c).

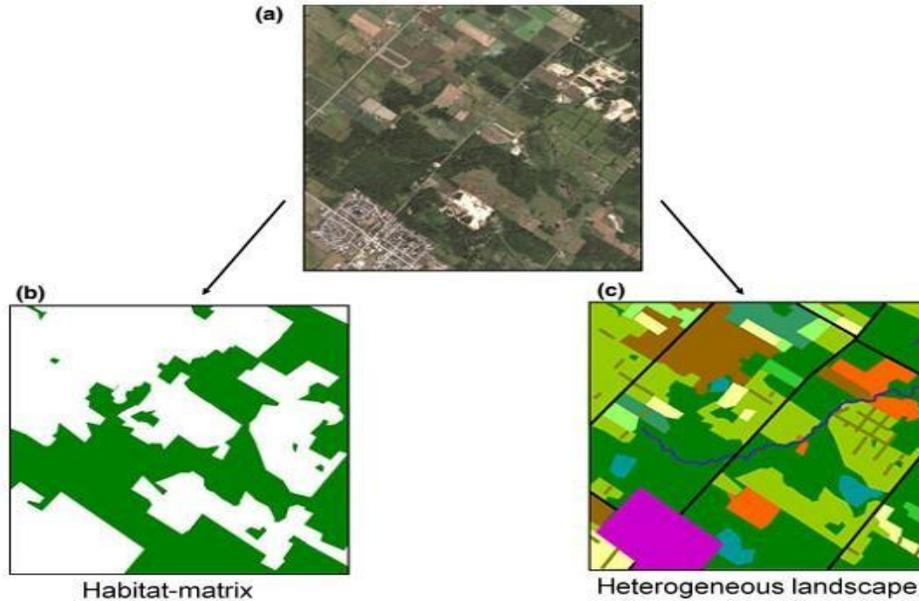


Figura 8. Paisaje del este de Ontario, Canadá representado como: (a) Imagen satelital, (b) Representación de la misma imagen como Matriz de hábitat (Bosque vs. No Bosque) y (c) Un paisaje heterogéneo en representación de la misma imagen mostrando diferentes tipos de cobertura. Tomado de: Fahrig y col., 2011.

La heterogeneidad le da importancia y/o valoración a todos los tipos de cobertura, involucrando incluso áreas “destruidas” de poco interés para la conservación (Vandermeer y Perfecto, 2007). De este modo para cada especie o grupos de especies, de acuerdo con Fahrig y colaboradores (2011) los parches pueden ser de diferentes tipos:

Tabla 4. Categorización de los tipos de parches para las especies en el paisaje, de acuerdo a los beneficios que estos les representan. (Fuente: Fahrig y col. 2011)

PELIGROSO	NEUTRAL	BENÉFICO
<ul style="list-style-type: none"> ✓ No hay recursos benéficos para las especies. ✓ Hay un costo neto en ir a este tipo de parche, tal como alto riesgo de depredación, alta carga termoregulatoria o alto riesgo de ahogamiento. ✓ Los animales evitan este tipo de parche. 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ No hay recursos benéficos para las especies. ✓ Hay un costo pasivo en ir a este tipo parche, tal como tiempo de forrajeo perdido y pérdida de oportunidades de apareamiento. ✓ Los animales generalmente evitan este tipo de parche, excepto cuando deben moverse a través de este para ir de un parche con recursos a otro. 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Provee uno o más recursos para las especies, allí usualmente hay múltiples tipos de recursos para cada especie o grupo de especies.

Lamentablemente, es muy escasa la información que existe para sistemas tropicales sobre los temas que hemos venido discutiendo. Por lo tanto, es importante entonces evaluar la relación entre heterogeneidad y la biodiversidad para los paisajes agrícolas en el trópico, ya que la matriz agrícola compuesta por varios parches no sólo es una reserva potencial de biodiversidad (Perfecto y col., 1996), sino tal vez, y de manera más importante, un medio a través del cual las migraciones puedan ocurrir y prevenir los procesos de aislamiento, las extinciones locales, regionales, o incluso aún globales (Vandermeer y Perfecto, 2007).

El mundo no está cambiando a favor de un paisaje con cada vez con más zonas naturales, todo lo contrario, cada vez hay más zonas intervenidas con modificación en su paisaje. Por tanto, es importante estimular que en el mosaico de parches del paisaje agrícola haya cada vez más zonas con hábitat benéfico (sea natural o no) para el mayor número de especies posible, como se expresa en el cambio de prácticas agrícolas propuesto desde la agroecología.

3. EFECTOS DE LA HETEROGENEIDAD

Como ya se ha mencionado anteriormente, la introducción de heterogeneidad introduce a su vez biodiversidad en el sistema (flora) y se presume, promueve la diversidad en otros grupos de organismos. Esto en agroecosistemas donde la simplificación y fragmentación del paisaje tiende a producir un mosaico compuesto por hábitats permanentes o semi-permanentes, distribuidos espacialmente con densidades y niveles de conectividad variable (Fournier y Loreau 2001).

La heterogeneidad implica un paisaje fragmentado, y esta fragmentación de la matriz no necesariamente implica pérdida de hábitats. Fahrig (2017) encontró efectos significativos de la fragmentación del hábitat (independientemente de la cantidad de hábitat); el 76% los efectos de la fragmentación fueron positivos; esta tendencia hacia efectos positivos fue robusta: independientemente del grupo taxonómico, el tipo de variable respuesta, el estado de

conservación de la especie o grupo de especies, el bioma de estudio, el rango de movimiento de especies y la cobertura media de hábitat.

El paisaje agrícola consiste en:

(1) El campo agrícola o campo de cultivo

(2) La vegetación autóctona y/o vegetación de malas hierbas que puede estar presente en los bordes del cultivo (seminatural).

(3) Los campos agrícolas circundantes.

(4) La vegetación que aparece en hábitats autóctonos (natural-seminatural). o no cultivados en el área circundante.

(5) Bordes: cultivo-cultivo,
cultivo - no cultivo.

(Texto modificado de Altieri y Nichols, 2007)

Cuando en un paisaje existen agroecosistemas, esto necesariamente implica que el paisaje es heterogéneo, ya que por lo menos coexisten agroecosistemas con fragmentos que contienen vegetación no intervenida. En estos casos, el gran problema para la biodiversidad ha sido la simplificación (además de otros elementos de manejo agrícola que no son discutidos aquí, como el uso de agroquímicos). Esta reducción significa la disminución del número de especies de plantas por área, al sustituir la diversidad natural con un determinado número de plantas cultivables. Generándose también, parches con un alto grado de aislamiento con respecto a otros elementos del paisaje (otras parcelas o cultivos, bordes de bosques, etc.),

por la “limpieza” de terreno para el establecimiento de cultivos u otras actividades relacionadas.

3.1 Heterogeneidad Composicional

De acuerdo con los principios de la agroecología (Altieri, 1983; Altieri y Nicholls, 2000; 2004; Gliessman, 1998), la introducción de biodiversidad en el paisaje agrícola (biodiversidad planificada) por ejemplo, gracias a la diversificación de los tipos de cultivos, promueve la biodiversidad asociada. Esto estimula la regulación de la densidad de insectos fitófagos, manteniendo así la estabilidad del sistema. Es decir, sin situaciones de plaga que generen consecuencias económicas negativas para los cultivos. Sin embargo, la estabilidad de la comunidad de insectos no depende solamente de su diversidad trófica, sino también de la naturaleza denso-dependiente de los niveles tróficos (Southwood y Way, 1970). En otras palabras, la estabilidad dependerá de las características de la respuesta numérica de los controladores (es decir, de la relación entre el número de presas, con la captura de presas por depredadores o parasitoides (Altieri y Nichols, 2007).

En la literatura se encuentran dos maneras en las que se puede aumentar la heterogeneidad composicional: 1) Por aumento de la diversidad de plantas cultivadas dentro de los campos de cultivo o 2) Por aumento en el porcentaje de hábitat no cultivable (por ej: áreas seminaturales o naturales), es decir la diversidad fuera del área cultivada.

Es así como el aumento de heterogeneidad actúa mediante los siguientes mecanismos (Altieri y Letourneau, 1982; Powell, 1986; Altieri y Nichols, 2007):

1. Proporcionando hospedadores/presa alternativas en los momentos de escasez del fitófago.
2. Proporcionando alimento (polen y néctar) para parasitoides adultos y depredadores.
3. Proporcionando refugios para la hibernación, anidación y otras fases.
4. Manteniendo poblaciones aceptables de fitófagos durante períodos extensos, para asegurar la supervivencia continua de los insectos beneficiosos.

Dicho aumento, actúa en conjunto con las particularidades climáticas y topográficas de la zona de interés y estimula la diversificación de hábitats, favoreciendo la abundancia y diversidad de insectos en general, entre ellos los enemigos naturales de los insectos fitófagos.

En la mayoría de los estudios experimentales y revisiones de literatura, los insectos fitófagos asociados a situaciones de plagas no muestran una respuesta significativa (fig. 9) a los cambios en la heterogeneidad composicional de los paisajes (Chaplin-Kramer, 2011; Lichtenberg, 2017). Se ha comprobado que un incremento en la complejidad del paisaje y la diversificación de plantas en campos promueve la abundancia y diversidad de depredadores, pero esto ocurre sin cambios en los niveles de control de plagas (Chaplin-Kramer, 2011) o sin reducción en el daño a los cultivos (Letourneau y col., 2011).

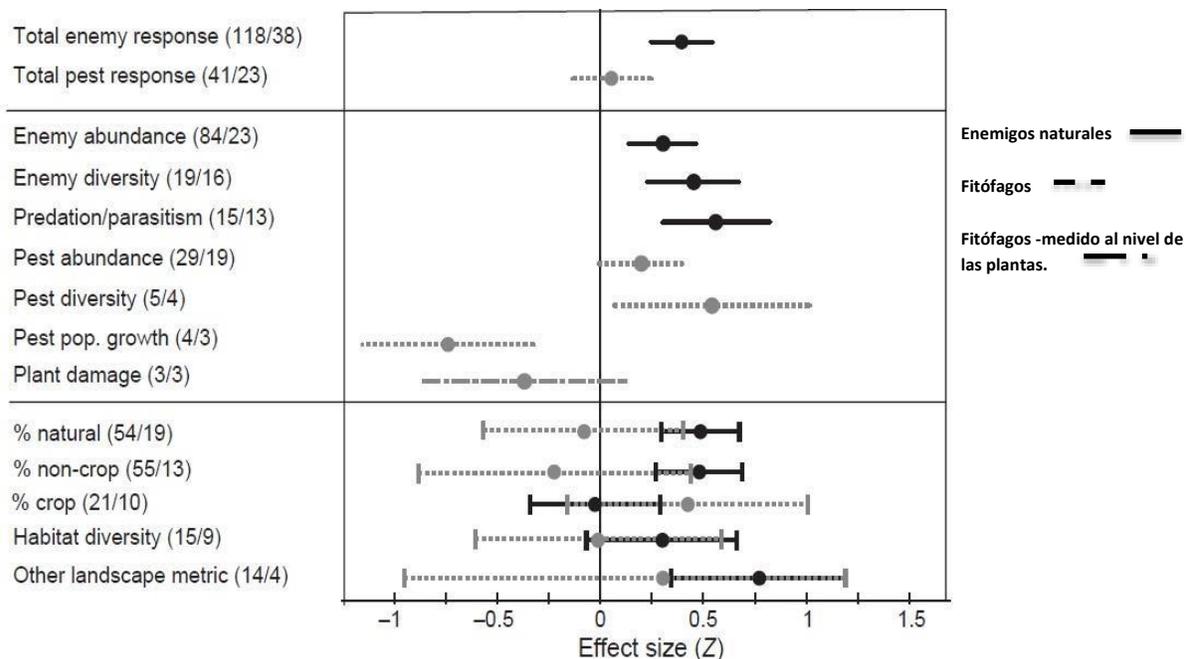


Figura 9. Respuesta de artrópodos a la heterogeneidad del paisaje (complejidad) basado en 46 estudios y 159 respuestas. A) Nivel trófico, b) Nivel trófico y tipo de respuesta, c) Nivel trófico y métrica del paisaje. Fuente: Chaplin-Kramer, 2011

Sin embargo, respecto al efecto de la diversidad dentro del agroecosistema en la abundancia de insectos fitófagos, en una revisión realizada por Andow (1991), de las 287 especies de fitófagos identificadas, el 52% presentaban menores abundancias en agroecosistemas diversificados que en monocultivos, y sólo un 15% mostraban altas densidades en sistemas diversificados.

Esto puede deberse: 1- a que en monocultivos la simplificación del sistema hace menos probable la presencia de enemigos naturales en el lugar, dado que tienen menores estímulos (por ejemplo, flores) para ingresar al sistema. Esta explicación es conocida como “hipótesis de enemigo” (Pimentel, 1961; Root, 1973), o 2- por la explicación que brinda la “Hipótesis de concentración de recursos” (Root, 1973), de acuerdo a la cual, la probabilidad de que los insectos fitófagos encuentren su planta hospedera, se mantengan en esta y se reproduzcan allí, es mayor en monocultivos que en asociaciones de varias especies, ya que en las últimas el recurso (planta hospedera) se diluye entre otras plantas.

En un meta-análisis realizado por Letourneau y colaboradores, la diversificación de cultivos mostró un efecto positivo de gran magnitud sobre los insectos enemigos naturales de fitófagos. Aumentaron su abundancia y diversidad, en consecuencia se registró también una supresión de herbívoros, reducción del daño a los cultivos y un aumento en la productividad de los mismos (Letourneau y col., 2011). Es decir, la heterogeneidad no genera una respuesta directa en los insectos fitófagos, pero sí indirecta, al estimular la presencia de otros insectos como los depredadores.

Estos resultados contrastantes, puede ser posible que los métodos actuales para medir la heterogeneidad no capturen un factor fundamental: la distribución de recursos para los insectos. Por ejemplo, los fitófagos pueden responder no sólo a cultivos, sino a otras plantas en las fincas

(incluyendo sus semillas) y en el paisaje circundante (incluyendo plantas nativas) (Chaplin-Kramer, 2011). Sin embargo, los efectos pueden ser enmascarados, porque no son capturados o diferenciados bajo las designaciones que suelen hacerse de los tipos de cobertura en los trabajos experimentales (ej. en clasificaciones como: áreas “naturales” o “no cultivadas”) (Chaplin-Kramer, 2011).

Otro elemento que ha mostrado resultados contradictorios, es el incremento en la heterogeneidad debido al aumento en el porcentaje de área seminatural. Si el paisaje es extremadamente simplificado, sustituir plantas de cultivo por flora o vegetación seminatural genera una respuesta positiva en la riqueza de todos los taxa (Concepción y col., 2012). Pero no es así en la productividad de los cultivos. Por ejemplo, existen resultados que indican que los huertos con rica cobertura floral presentan menor incidencia de fitófagos que los huertos con suelo desnudo, principalmente debido a un incremento de la abundancia y eficiencia de depredadores y parasitoides (Altieri y Schmidt, 1986). Sin embargo, la sustitución en los esquemas de diversificación, ocasionan que la productividad de los cultivos sea decreciente (Letourneau y col., 2011). Lo cual no es un resultado deseado. Estos resultados sugieren que, al incrementar la diversidad de plantas, es importante utilizar, en la medida de lo posible, plantas con productos comercializables (Letourneau y col., 2011).

De acuerdo con lo planteado hasta el momento, pudiera parecer que cuanto mayor sea la diversidad de tipos de cobertura en un paisaje, más especies debería contener. Sin embargo, paradójicamente, en función de lo observado por Duelli (1997), para un área determinada en el paisaje, un aumento en el número de diferentes tipos de cobertura conduce a una disminución en la biodiversidad de cada uno. De esta manera, la heterogeneidad en hábitats produce un efecto negativo en especies especialistas que necesitan territorios muy grandes y/o grandes áreas de hábitat contiguo (o casi contiguo) para su persistencia. Entonces, dependiendo del tamaño del paisaje y el grupo de especies en consideración, lo antes comentado puede conducir a una disminución de la biodiversidad en paisajes con altos niveles de heterogeneidad compositiva.

Bajo las condiciones antes mencionadas, es de esperarse un máximo en la biodiversidad, en niveles intermedios de heterogeneidad compositiva. A este fenómeno se le denomina “hipótesis de heterogeneidad intermedia” (Fahrig y col., 2011). Dicha hipótesis argumenta que, en un área fija, incrementar la heterogeneidad compositiva, mediante el incremento del número de diferentes coberturas simultáneamente, necesariamente reduce el área de los tipos de cobertura individualmente. Esta circunstancia genera una relación tipo normal entre la heterogeneidad espacial y la biodiversidad. La biodiversidad presenta valores bajos, a niveles grandes o pequeños de heterogeneidad, mientras que la biodiversidad es alta, a niveles medios de heterogeneidad. Esto se debe a que los paisajes con una heterogeneidad muy alta o muy baja, no presentarían cantidades suficientes de la mayoría de tipos de coberturas necesarios para mantener poblaciones viables de las especies asociadas a los mismos. (Allouche y col., 2012).

En paisajes altamente heterogéneos, caracterizados por tener grandes áreas de hábitat natural o seminatural (donde las poblaciones fuente puedan sobrevivir), aumentar la diversidad de plantas o tipos de cultivo en los agroecosistemas no presenta un efecto positivo en el control de fitófagos (Tscharnke y col., 2005a). Adicionalmente, en paisajes complejos los agroecosistemas se caracterizan por un alto nivel de inmigración de organismos desde los hábitats naturales o seminaturales (Tscharnke y col., 2005b) y esto puede superar los efectos de cualquier incremento de la agrobiodiversidad planificada a nivel local (Tscharnke y col., 2005a). En dichos casos, la complementación en el paisaje es alta (Dunning y col., 1992) y cumple con los requisitos de

muchas especies, que pueden moverse entre varios tipos de hábitat para completar sus ciclos de vida (Kremen y col., 2007, 2008). Por tal razón se ha encontrado que, en algunos casos en zonas templadas se registren incrementos en la biodiversidad a pequeña escala, asociados por ejemplo a prácticas de agricultura orgánica, lo cual como resultado no implica necesariamente mejoras en el control de fitófagos.

En paisajes con las características antes expuestas, los efectos adversos sobre la biodiversidad en la agricultura convencional intensiva pueden ser compensados por un alto nivel de inmigración desde los hábitats naturales (y seminaturales) en el mosaico del paisaje (Tscharntke y col., 2012). Esto podría ser interpretado como una forma de “compensación de paisaje”, en la que aquellos paisajes altamente heterogéneos (por contener más hábitats naturales), compensan los problemas de perturbaciones locales, (ej. prácticas agrícolas intensivas) a través de mejores tasas de colonización (Tscharntke y col., 2012). Por ejemplo, se ha encontrado que escarabajos carábidos recolonizan rápidamente los campos tratados con insecticida desde los hábitats seminaturales no tratados (Lee, Menalled y Landis, 1999).

De esta manera: 1- En paisajes con alto grado de heterogeneidad (con riqueza de especies) y que contengan comunidades de organismos con bajas habilidades de dispersión, el papel de la migración de corta distancia, de especies en respuesta a la variación en los entornos locales, probablemente sea de gran importancia (Tscharntke y col., 2012). 2- En paisajes simplificados, caracterizados por un uso de la tierra con alta perturbación y por organismos con gran habilidad dispersiva la dinámica metacomunitaria entre los parches de hábitat naturales (y seminaturales) probablemente sea determinante (Bengtsson, 2010). Entonces, en paisajes simplificados, tiene mayor importancia mejorar la biodiversidad en todo el paisaje, que hacerlo solo a nivel local (Tscharntke y col., 2005a; Bengtsson, 2010). Sin embargo, es importante resaltar que una pieza clave en la comprensión de estos sistemas, es determinar la retroalimentación entre los procesos locales y la composición del pool de especies a nivel del paisaje (Tscharntke y col., 2012).

Como ya se ha mencionado, la heterogeneidad no genera el mismo tipo de respuesta en todos los organismos (ej. Fitófagos vs. Enemigos naturales), ya que son diferencialmente afectados por la fragmentación del hábitat, el grado de aislamiento, área y calidad de hábitat. Para los insectos (de acuerdo al uso de sus recursos) se ha observado que los especialistas varían en su respuesta con respecto a los generalistas. En términos generales, se sabe que los especialistas de hábitat son más susceptibles a extinciones que los generalistas (With y Crist, 1995; Zabel y Tscharntke 1998; SteffanDewenter y Tscharntke 2000). Para monófagos y otros herbívoros especializados, el paisaje produce un cierto patrón de aislamiento de hábitat en islas, mientras que, para especies polífagas las islas pueden estar conectadas por muchos más parches de hábitat, produciendo un hábitat continuo (Tscharntke, 2002).

Entre los enemigos naturales de fitófagos, los más especializados son los parasitoides y estos pueden ser más afectados que los generalistas, por el efecto de la heterogeneidad. Los parasitoides dependen espacial y temporalmente de la co-ocurrencia de hospederos y néctar (Russell, 1989), mientras insectos monófagos pueden pasar toda su vida (alimentándose y reproduciéndose) en una sola planta hospedera (Tscharntke y Kruess, 1999). Al respecto, Batáry y colaboradores (2011) argumentan que el tipo e historia del uso de la tierra debe ser considerado, ya que introducir heterogeneidad de hábitats puede ser dañino para las especies especialistas (muchas veces en peligro de extinción) presentes en paisajes de baja intensidad agrícola. Afirman que en aquellos paisajes donde la agricultura se ha establecido e intensificado por un largo

tiempo, incrementar la heterogeneidad de hábitat puede beneficiar la biodiversidad en las tierras cultivables y el paisaje, especialmente si los elementos históricos del paisaje son reinsertados (ej. barreras vivas) (Benton y col. 2003)

En contraste, el rol de la heterogeneidad debería ser visto de manera diferencial en paisajes agrícolas de baja intensificación. Los ejemplos más estudiados se encuentran en Europa, como lo son, por ejemplo, los pastizales calcáreos (*calcareous grasslands*) que son un tipo tradicional de paisaje seminatural de pastizal (tipo estepa), donde se encontró que incrementar la heterogeneidad de hábitat fue asociado a la dominación por generalistas de hábitat (Steffan-Dewenter y Tschardtke, 2002). También se ha encontrado que la diversidad de insectos especialistas en estos sistemas puede ser negativamente afectada, si los usos tradicionales del suelo son abandonados o si nuevos elementos del paisaje, como árboles, son introducidos (Steffan-Dewenter y Tschardtke, 2002; Batáry y col., 2011).

La introducción de nuevos tipos de heterogeneidad de hábitat en paisajes que tienen una tradición de uso o manejo del suelo tiende a beneficiar sólo a especies generalistas. En un meta-análisis publicado por Chaplin y Kramer (2011), se encontró que la distinción de especialistas/generalistas fue útil sólo para entender las distribuciones de enemigos naturales en el paisaje, mas no la de insectos fitófagos (fig. 10). Adicionalmente, la abundancia de controladores generalistas presenta un efecto positivo asociado la heterogeneidad dentro de las fincas (es decir, aumentan sus abundancias con aumentos en la heterogeneidad), mientras que los controladores especialistas no se ven afectados por la heterogeneidad (fig. 10). Sin embargo, Rusch y colaboradores (2014) no detectaron efecto de la complejidad del paisaje en la riqueza de especies de depredadores generalistas (específicamente en coleópteros).

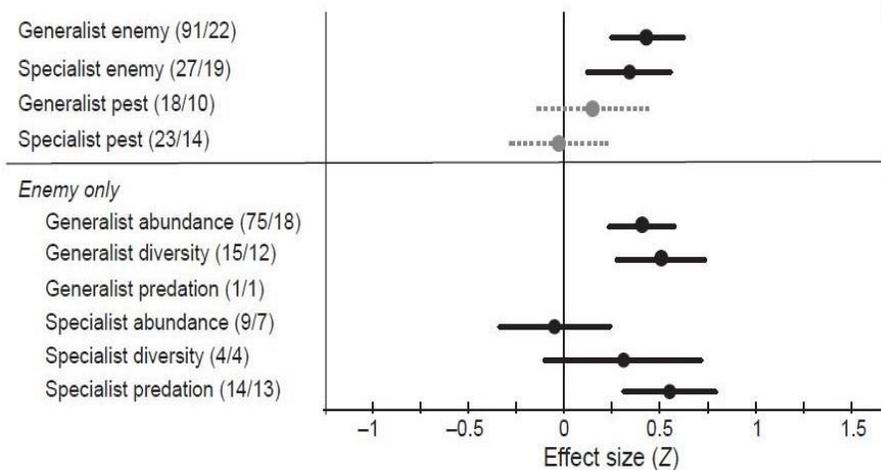


Figura 10. Respuesta de artrópodos a la heterogeneidad del paisaje (complejidad) basado en 46 estudios y 159 respuestas. A) Nivel trófico y especialización B) Tipo de respuesta y especialización sólo para enemigos naturales. Fuente: Chaplin-Kramer, 2011

3.2 Heterogeneidad Configuracional

Como ya se mencionó anteriormente, la heterogeneidad configuracional hace referencia principalmente a la configuración espacial de los campos de cultivos y la flora que los rodea. Es decir, el arreglo espacial de esa biodiversidad florística. Entonces, un paisaje más heterogéneo tiene una mayor variedad de tipos de coberturas (composicional) y/o un patrón espacial complejo de estas (configuracional) (Fahrig y Nuttle, 2005).

En este tipo de heterogeneidad, se agrega variabilidad básicamente en torno a dos aspectos:

- 1) El tamaño y la forma de los campos de cultivo (o parches de vegetación)
- 2) El establecimiento de bordes y/o ecotonos alrededor de los campos de cultivo y de los cultivos (tipos de cobertura).

En este contexto, un parche de hábitat representa la unidad espacial de análisis (ej. medir y analizar la riqueza, abundancia y ocurrencia de especies). Esto se fundamenta en el supuesto implícito, de que los límites de un parche contienen o delimitan poblaciones y comunidades, de tal manera que cada parche representa una entidad ecológica importante (Fahrig, 2013). Sin embargo, en organismos cuya movilidad no está delimitada por el parche, la delimitación en función de los parches puede ser insuficiente.

Por lo tanto, en el contexto de los agroecosistemas, ampliar la visión de parche puede ser útil. En este sentido, la “Hipótesis de cantidad de hábitat” (Fahrig, 2013) puede ser beneficiosa. La hipótesis plantea que para parches de hábitat en ciertos tipos de mosaicos paisajísticos, la relación del tamaño del parche con la migración es gobernada por un proceso subyacente: el efecto de tamaño de muestra. De acuerdo a este efecto, el número de especies en un parche, es una función tanto del tamaño del campo de cultivo, como del área del hábitat que lo rodea (dado, que a su vez afecta a las tasas de colonización del campo de cultivo) (Fahrig, 2013). La hipótesis predice que para campos de cultivo de igual tamaño, la riqueza de especies se debería incrementar con la cantidad total de hábitat del paisaje local. Es decir, que es más probable observar una mayor riqueza de especies, en un paisaje que contenga muchas coberturas, que en un paisaje compuesto por una sola de gran tamaño (fig.7c).

Para que se exprese este efecto, también son importantes la calidad de hábitat (tanto en las coberturas, como en la matriz), la capacidad dispersión de las especies, o si estas son generalistas o especialistas. Entonces, de acuerdo con la teoría, paisajes con menor número de hábitat deben contener menos especies asociadas. De este modo, el hábitat que rodea aquellos campos de cultivo más aislados debe presentar menos especies, que los que rodean aquellos menos aislados (fig.7) (Fahrig, 2013).

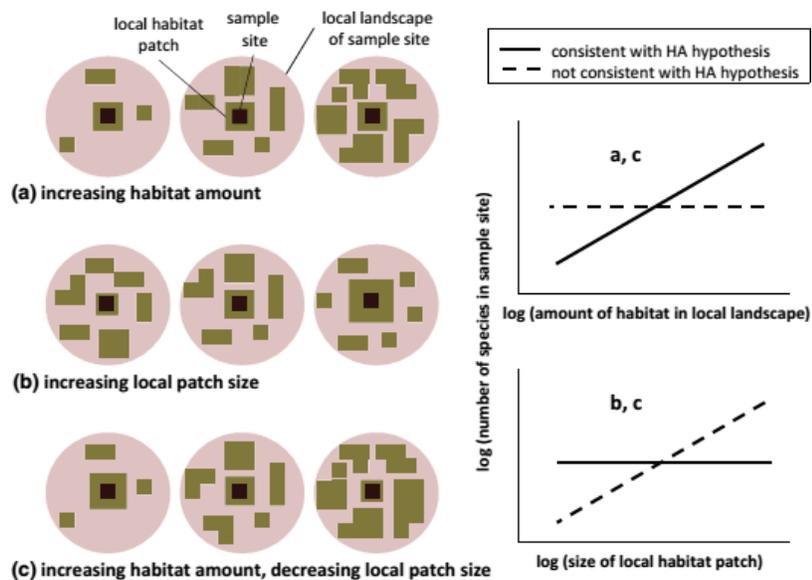


Figura 11. Predicciones de la hipótesis de cantidad de hábitat (HA). La hipótesis predice que la riqueza de especies en un sitio determinado (cuadros centrales negros) incrementa con la cantidad de hábitat en el paisaje local (escenarios (a) y (c)). No hay predicción para el tamaño del parche local en el escenario a, o para la cantidad de hábitat en el escenario b, ya que estos no varían en esos escenarios Fuente: Fahrig, 2013

De acuerdo con lo expuesto en la figura 11, si la cantidad de hábitat en el paisaje local se mantiene constante, la riqueza de especies en el sitio de muestra debe ser independiente del tamaño del parche de hábitat que lo contiene (el parche local) (escenario b), y la riqueza de especies en el sitio de muestra debe incrementar con un incremento en la cantidad de hábitat en el paisaje local, aún si el tamaño del parche local disminuye (escenario c).

Una mayor cantidad de parches o tipos de cobertura puede incrementar significativamente la biodiversidad, en el caso de que el aumento de la heterogeneidad configuracional se traduzca en una disminución del tamaño medio del campo de cultivo. Una respuesta de este tipo se ha encontrado en un análisis que tomó en cuenta 227 especies de plantas, 30 especies de Lepidoptera, 40 especies de Syrphidae y 58 especies de abejas (Fahrig, 2015). Contrariamente a lo esperado, el efecto positivo de la disminución del tamaño medio del campo del cultivo no es debido a un incremento de cobertura de áreas naturales y seminaturales (Fahrig, 2015). Es así como varios tipos de fragmentos o tipos de cultivo, de pequeño y mediano tamaño, incorporan una heterogeneidad de hábitats y de microclimas más amplia, que las áreas de gran tamaño. De esta manera se incrementa la diversidad, ya que los grupos de especies encontradas en estas zonas son variables debido a que la calidad del hábitat y la estructura de la comunidad, varían con la localización de cada fragmento (Tscharrntke y col. 2002).

Por otra parte, la forma y tamaño de los bordes de cultivo, así como los bordes de las áreas naturales y seminaturales, tienen un papel determinante en las respuestas de la fauna. El concepto de borde y su efecto, es algo que ha sido estudiado desde hace algún tiempo en los “ecosistemas naturales”; pero sólo recientemente ha tomado relevancia en el ámbito agrícola. En este contexto, los ecotonos son de gran importancia, porque las comunidades asociadas a ellos son una propiedad emergente de la heterogeneidad del paisaje (Farina, 2010). Las diferentes condiciones en los bordes de hábitat pueden reducir la supervivencia de especies

típicas del hábitat original, mientras que especies oportunistas lo pueden invadir exitosamente. Esto trae como consecuencias, ya sea la interrupción o el mejoramiento de interacciones bióticas de la comunidad (ej. depredación y tasas de parasitismo) (Tscharntke y col., 2002). Es de esperarse que las interacciones especializadas, como el parasitoidismo, se vean afectadas negativamente (Thies y Tscharntke, 1999; Kruess y Tscharntke, 2000a).

Los ecosistemas agrícolas se relacionan con su entorno, más que otros tipos de hábitats, ya que parte de la cobertura vegetal es eliminada a través de las prácticas agrícolas, por esta razón, gran parte de su biodiversidad depende de la recolonización desde los hábitats perennes circundantes. Cuando los parches de hábitat adecuados empiezan a reducirse en tamaño, y a separarse entre sí, las tasas de extinción locales no pueden ser compensadas por la recolonización, si la movilidad de las especies involucradas es baja (Fahrig, 2003). Se supone, por tanto, que la presencia dispersa de los hábitats seminaturales, dentro de un área agrícola intensiva, mejora la heterogeneidad del ecosistema agrícola en general, lo cual implica una mayor biodiversidad.

El tamaño y forma de los campos de cultivo (o cobertura) tiene una relación directa con el área que constituye la zona de no-cultivo, esta última zona puede actuar como reservorio de especies o lugares de paso para las mismas. En el caso de los fitófagos, se sabe que la mayoría suele alimentarse de plantas botánicamente relacionadas; por ejemplo, más de 200 especies que causan situaciones de plaga, se alimentan de pastos silvestres que son particularmente abundantes en áreas cultivables (Altieri y Nichols, 2007). Con base en prospecciones en los bordes de cultivos, Dambach (1948) concluyó que cuanto más relacionada botánicamente estén los cultivos con la vegetación más cercana, mayor será el peligro que esta sirva como fuente potencial de infestación por fitófagos.

Hass y colaboradores (2018) realizaron un estudio experimental en cuatro regiones agrícolas de Europa (Francia, Alemania, España y el Reino Unido) y encontraron tres resultados importantes. 1- Los paisajes con mayor densidad de borde, tuvieron mayor abundancia de abejas silvestres, que se traduce en un incremento del conjunto de semillas alrededor de cuatro regiones agrícolas. De esta manera se registró un efecto cascada positivo debido a la heterogeneidad configuracional en las tierras agrícolas, por un aumento en la reproducción de las plantas, gracias a los polinizadores. 2- Este efecto fue paralelo a una transferencia de polen análoga, implementada a lo largo de los bordes cultivo-cultivo (fig.12a), sugiriendo que estos incrementan la conectividad por facilitar el movimiento de polinizadores a través de los paisajes agrícolas. 3- Incrementar la diversidad de los cultivos tuvo un impacto consistentemente negativo en la abundancia de abejas a través de las regiones.

De acuerdo con el estudio, mayor densidad de borde significa un incremento de la longitud de borde entre cultivos directamente adyacentes (bordes cultivo-cultivo) y bordes de campos con vegetación seminatural (bordes cultivo-vegetación seminatural). Los bordes cultivo-vegetación seminatural son hábitats importantes para polinizadores ofreciendo sitios de anidación y recursos alimenticios (Van Geert y col., 2010; Kells y col., 2001). En este sentido, el rol de los bordes entre cultivos raramente es considerado, aunque también presentó un papel importante en la abundancia de abejas, ya que en términos generales mejora la conectividad entre los campos de cultivo.

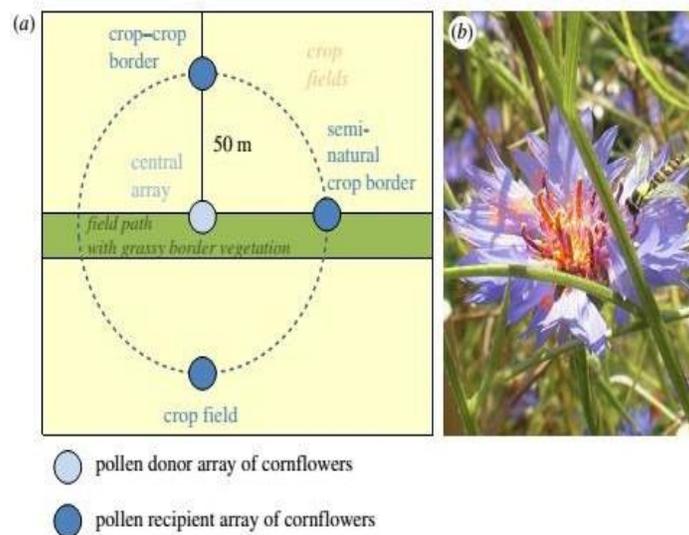


Figura 12. a) Diseño experimental del experimento de transferencia de polen. Note los diferentes tipos de borde (cultivo-cultivo o seminatural-cultivo) observados en este campo. Una formación de donadores de polen (con 10 macetas de flores de maíz) fue puesta en el centro, a 50m de distancia de una formación de tres recipientes tratados con tinta fluorescente. b) Después de 24 horas de exposición al campo, 20 flores de cada recipiente en cada formación fueron examinados para la tinta transferida. Fuente: Hass y col., 2018.

En este sentido, hay razones de sobra para esperar efectos positivos de ambos componentes de la biodiversidad. Sin embargo, existen limitaciones que son generadas por dos consideraciones específicas de las especies. Primero, cualquier descripción, mejora o modificación de la heterogeneidad del paisaje, requiere una decisión a la hora de observar y mapear el paisaje: ¿qué y cuántos tipos diferentes de coberturas de suelo existen?(ej: tipos de bosque, tipos de cultivos, tipos de humedales), ¿deben ser identificados como tipos de cobertura separadas? (Fahrig, 2015). Tomando en cuenta que cada especie o grupos de especies, responden a un conjunto diferente de tipos de cobertura en el paisaje, se pudieran necesitar diferentes medidas de “heterogeneidad funcional” en cada caso (*sensu* Fahrig y col., 2011). El segundo elemento, específico de las especies, resulta de la hipótesis de heterogeneidad intermedia. Dado que el máximo de biodiversidad dependerá de la medida de heterogeneidad utilizada, pero también, y tal vez con mayor importancia, del conjunto particular de especies que se esté considerando (Allouche y col., 2012). Ambos son elementos, muy relacionados con la biología de las especies y con el carácter idiosincrático de la agricultura, por lo que es evidente que no hay una receta universal para aumentar la biodiversidad de todas las especies.

Hass y colaboradores (2018) obtuvieron que un alto rango de heterogeneidad composicional tuvo un efecto negativo en la abundancia de polinizadores. De acuerdo a sus resultados, el manejo de los cultivos también juega un papel importante en este efecto negativo ya que, si se da bajo un manejo intensivo, se puede reducir la diversidad de plantas, debido al uso de altas cantidades de agroquímicos. En el estudio también se reporta que las abejas polinizadoras son atacadas por un número de especies parasitoides que responden positivamente a las coberturas seminaturales (Hass y col., 2018). En otro estudio realizado en zonas templadas, los efectos de borde, en el parasitismo de escarabajos ladrones de polen, es solo detectado en paisajes simples, pero no en complejos (Tschardt y col., 2002).

Otras investigaciones sugieren 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. Esto, con relación al interior del cultivo o a los márgenes que delimitan cultivo-cultivo o cultivo-plantas de sucesión temprana (Altieri y Nichols, 2007). Asimismo, en 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. De esta manera, tanto en la 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 (Altieri y Nichols, 2007).

Un componente muy común en los bordes de cultivos son las malezas, estas influyen sin duda en la biología y la dinámica poblacional de los insectos benéficos (Altieri y Nichols, 2007). 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, 1965). En este sentido, insectos fitófagos 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 de enemigos naturales (Altieri y Nichols, 2007).

La entomofauna benéfica asociada a las malas hierbas ha sido investigada para muchas especies, tal vez el estudio más exhaustivo sea el trabajo de Nentwig y colaboradores (1998) en Berna (Suiza). Según el estudio, las especies de malas hierbas son hábitats de insectos con características muy diferentes; en particular se encontró que la mayoría de los parasitoides alcanzaron cerca de cinco a treinta individuos por metro cuadrado de vegetación, especialmente en malas hierbas de las familias Asteraceae y Brassicaceae.

3.3 Efectos de la heterogeneidad en organismos altamente móviles

Elementos de heterogeneidad del paisaje pueden influir en una variedad de respuestas ecológicas, incluyendo el movimiento de animales. La movilidad y capacidad de dispersión varía el efecto de elementos como los bordes y ecotonos, así como la presencia de áreas seminaturales (o naturales) en el paisaje. De este modo, existe la necesidad de evaluar los organismos bajo una óptica multiescalar, ya que por su rango de distribución, la escala a la cual se evalúan o se pueden observar sus respuestas a la heterogeneidad, puede ser muy variable, un ejemplo importante lo encontramos en el fenómeno conocido como "*spillover*".

El efecto spillover (derrame, migración masiva) es cada vez más mencionado en la literatura para explicar los efectos de la heterogeneidad sobre los organismos. Para el caso de paisajes agrícolas, los enemigos naturales pueden moverse primariamente de un tipo particular de hábitat a otro, creando una dinámica fuente-sumidero. Para otros enemigos naturales, el movimiento puede ser bi-direccional, con individuos en movimiento ida y vuelta entre el cultivo y la zona no cultivada, dependiendo este movimiento de las necesidades y disponibilidad de recursos. Tanto el movimiento bidireccional, como la dinámica fuente-sumidero de enemigos naturales, pueden resultar en "efectos de derrame" (*spillover effects*) espaciales o temporales. En estos, los recursos disponibles dentro de un tipo de hábitat (por ejemplo, presas alternativas o sitios de hibernación

en hábitats que no son cultivos) sostienen las poblaciones de enemigos naturales, y luego dichos enemigos incursionan en otro tipo de hábitat y explotan los recursos allí (ej. fitófagos en los cultivos) (Rand y col., 2006).

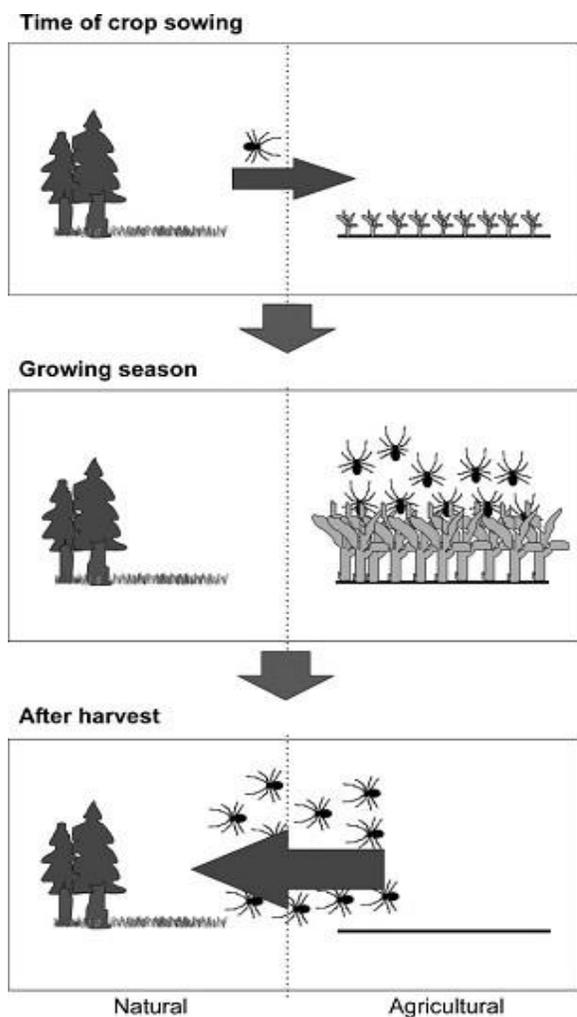


Figura 13. Diagrama esquemático ilustrando el efecto “derrame” (spillover) resultante de flujos temporales en la disponibilidad del recurso en hábitats agrícolas. Fuente: Rand y col., 2006.

agrícola, debido a la senescencia de cultivos o cosecha, resultando en la emigración de depredadores y la concentración dentro de hábitat natural remanente, incrementando potencialmente la presión por depredación (Rand y col., 2006).

Los efectos de derrame ocurren por migración en respuesta al declive de la calidad del hábitat (Rand y col., 2006). Estos efectos *spillover* pueden igualmente ocurrir entre las interfaces de hábitats con diferente grado de intervención antrópica. Siendo este un importante mecanismo que influye sobre la dinámica ecológica dentro de los hábitats (Tschardtke y col., 2005).

Por ejemplo, perturbaciones como la cosecha, pueden forzar a los insectos sobrevivientes a buscar recursos en hábitats adyacentes menos afectados (Rand y col. 2006). Por otra parte, las implicaciones de dicho movimiento pueden afectar de forma importante el funcionamiento del agroecosistema (Bengtsson y col., 2002; Tschardtke y col., 2005). En este movimiento tienen un papel fundamental la forma, disposición y tamaño de los bordes de cultivo (y del campo del cultivo).

Note el ejemplo en la figura 13., se puede observar a los depredadores colonizando inicialmente la matriz de tierras cultivadas desde hábitats naturales adyacentes. Las poblaciones de depredadores entonces

aumentan dentro de la matriz agrícola durante la temporada de crecimiento de los cultivos, debido a que se alimentan de los herbívoros allí presentes. Finalmente, en la sesión final hay un decrecimiento en la calidad del recurso dentro de la matriz

Un elemento fundamental, que cumple un papel adicional, en relación a los bordes y el *spillover*, es el “Efecto Vecindario”. En este, los recursos presentes en un tipo de hábitat pueden subsidiar a los hábitats vecinos, impactando fuertemente sobre la disponibilidad de recursos y la estabilidad de las dinámicas locales (Tscharntke y col., 2005; Rand y col., 2006). Estudios de modelado sugieren que el “derrame” de enemigos naturales generalistas desde hábitats fuente, donde reciben subsidios de recursos, pueden sustancialmente fortalecer el control “top-down” de las especies presa ocurriendo dentro de hábitats receptores adyacentes (Tscharntke, 2007).

En relación a los bordes, Fagan y colaboradores (1999) sugieren que la adquisición externa de recursos, en conjunción con la dispersión cruzada de borde de los organismos (es decir, dispersión que atraviesa los bordes), representan una clase particularmente importante de efectos mediados por los bordes. Esta afirmación es respaldada por trabajos previos, que sugieren que el derrame cruzado de borde, desde los hábitats de la matriz periférica por parte de antagonistas móviles (competidores y enemigos naturales), puede ejercer fuertes efectos negativos sobre las especies residentes dentro de los hábitats naturales remanentes (Janzen, 1983; 1986; Suarez y col., 1998). De este modo, es importante el papel que tiene el “derrame de depredadores a través de los bordes”, ya que es determinante en la persistencia de las poblaciones de presas dentro del parche (Cantrell y col., 2001; Schneider, 2001; Cantrell y col., 2002).

Para concluir, un cuerpo substancial de la literatura ilustra que los cultivos y hábitats naturales, pueden compartir importantes insectos que son enemigos naturales. El derrame de insectos agrícolamente subsidiados tiene el potencial de magnificar los impactos de los depredadores en las poblaciones de presas nativas en fragmentos de hábitat. Efectos de borde similares pueden resultar del derrame de otros grupos de enemigos naturales generalistas, beneficiándose a partir de los sistemas de tierras cultivables. Rand y colaboradores (2006) proponen que los impactos de la pérdida de hábitat, en las dinámicas naturales de enemigo-presa en insectos, pueden al final depender del balance entre la disminución de la abundancia o diversidad de especies especialistas (debido al aislamiento) y los efectos de área, y el potencial aumento de especies generalistas debido a los efectos de derrame y de borde.

3.4.1 Algunos Ejemplos en Organismos Móviles

- ❖ McGeoch y Gaston (2000) midieron las tasas de ataque de enemigos naturales sobre insectos nativos en relación a la distancia de bordes antropogénicos. Encontraron que el parasitismo pupal (pero no larval) del minador de hojas del acebo (Aquifoliaceae) *Phytomyza ilicis*, era mayor en los bordes de fragmentos de bosques adyacentes a caminos y áreas residenciales, que en el interior de los bosques.
- ❖ Scheper y colaboradores (2013), encontraron que el efecto de las prácticas de agricultura ecológica en la diversidad y abundancia de polinizadores, fue mucho mayor en paisajes con complejidad intermedia.
- ❖ Concepción y colaboradores (2012), encontraron que la longitud de los límites de hábitat seminatural en un paisaje, es generalmente un buen predictor de la diversidad de un grupo de taxones en campos de cultivo. Esto en comparación con la cantidad total de área seminatural en el paisaje.
- ❖ La actividad de insectos parasitoides está fuertemente relacionada con la complejidad de los hábitats. Esto relacionado a escalas que van más allá de los márgenes de las parcelas (Thies y col., 2005); por lo tanto, el aislamiento en cultivos o el propio tamaño de los mismos podrían ser un factor limitante en su efectividad (Clough y col., 2007).
- ❖ En un experimento de exclusión para evaluar los efectos de la complejidad espacial (heterogeneidad), sobre las interacciones entre enemigos naturales y sus presas, Martin y colaboradores (2013), evidenciaron un mayor tamaño del efecto en insectos voladores, que son los que reducen con mayor éxito la densidad de larvas de fitófagos en paisajes complejos.

4. CONSIDERACIONES FINALES

En el presente seminario se mostró que hay suficiente evidencia que permite esperar efectos positivos en un agroecosistema al introducir heterogeneidad espacial (composicional y configuracional). Sin embargo, el desarrollo de aplicaciones prácticas en el área se ve limitado porque existen aún muchos elementos que no son “regla universal” en este tema. Más aún, las aplicaciones prácticas se ven restringidas, si se toma en cuenta que los desarrollos teóricos y prácticos carecen de un lenguaje universal, que permita una comunicación fácil entre las diferentes áreas del conocimiento involucradas.

Sobre los efectos de la heterogeneidad para el caso de los insectos, las escalas a la cuales se observan las respuestas a la heterogeneidad son muy variables. La tendencia general es que para los fitófagos y/o taxones especialistas, en los casos en que hay respuesta a la heterogeneidad, el efecto se puede observar a una escala local (Bátary y col. 2011). Mientras que para el caso de los enemigos naturales (ej. depredadores) y taxones generalistas, el efecto es observable a escala de paisaje. Entonces, la escala más adecuada para la detección de los efectos es una combinación de la escala espacial de paisaje, con una temporal de varios años de estudio. Sin embargo, esta última es evitada en muchos casos por su alto costo en tiempo y recursos.

Otro elemento a destacar es que la biología de las especies es determinante en los tipos de respuesta. Un ejemplo de ello es la importancia de la composición de los bordes y ecotonos para los organismos. En este caso, para organismos con alta movilidad y capacidad de dispersión, juega un papel importante el efecto derrame (spillover); mientras que en organismos menos móviles (como insectos de la hojarasca) tiene mayor relevancia la composición del hábitat local (ej. del suelo). Asimismo, la biología de las especies tiene un papel adicional al determinar la función del organismo dentro del sistema, sus interacciones, entre otros. Factores estos que pueden resultar determinantes en su respuesta a la heterogeneidad.

Entre la diversidad de respuestas y conclusiones esbozadas en la literatura, otro elemento que se evidencia es la importancia que un grado intermedio de heterogeneidad tiene. Este nivel intermedio de heterogeneidad permite un aumento de la biodiversidad, manteniendo a su vez tamaños de parches o coberturas que son viables para el crecimiento y persistencia de las poblaciones que se encuentran allí.

Se debe decir que, ante la abrumadora cantidad de literatura en esta área, existen necesariamente elementos que se quedan por fuera de esta revisión y estos pueden tener un papel determinante en las regulaciones “top-down” y “bottom-up”. Muchas de las respuestas que tienen los insectos a los cambios en la heterogeneidad, pueden estar relacionadas con cambios en las interacciones tipo víctima-explotador. Por ejemplo, si un depredador generalista cambia de presa, esto puede tener un impacto directo sobre la densidad de insectos fitófagos asociados a situaciones de plaga (Martín y col., 2013). Por lo tanto, un área importante de investigación está relacionada a cómo los cambios en la heterogeneidad, generan cambios en las interacciones tróficas entre insectos. Sin embargo, dada la complejidad de este tema particular, es imposible tratarlo dentro de las limitaciones de espacio que existen para un seminario.

Finalmente, en el conjunto de evidencias presentadas, se hace patente la gran importancia que tiene la configuración espacial a nivel del paisaje en las dinámicas de los insectos. En vista de esto, es necesario que este sea un tema a considerar en el manejo ecológico de plagas. En este sentido, de la revisión de literatura realizada, se desprende que esta es un área de investigación fundamentalmente inexplorada en agroecosistemas tropicales. Por lo tanto, es necesario realizar investigaciones que permitan ratificar o refutar los resultados obtenidos en zonas templadas, así como desvelar las particularidades del efecto del espacio en los agroecosistemas tropicales.

Esta obra está sujeta a la licencia Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>.

Literatura Citada

1. Allen, T. F. H., King, A. W., Milne, B. T. y col. 1993. The problem of scaling in ecology. *En: Wiens, J.A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. Chapman & Hall, London, UK.*
2. Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Ruega, G. y col. 2012. Area- heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 109, 17495–17500.*
3. Altieri, M. 1983. Agroecología. Bases científicas para una agricultura sustentable. Ediciones CETAL. Valparaiso, Chile. 338 p.
4. Altieri. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Env. 74:19-31.*
5. Altieri, M. A. 2002. Agroecology: The science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment 93:1–2.*
6. Altieri, M.A., Nicholls, C.I. 2000. Agroecología, teoría y práctica para una agricultura sustentable. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. México D. F., México. 250 p.
7. Altieri, M.A., Nicholls, C.I. 2003. Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research 72(2), 203-211.*
8. Altieri, M.A., Nicholls, C.I. 2004. Biodiversity and pest management in agroecosystems. *Food Products Press. New York, U.S.A. 252 p.*
9. Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.
10. Altieri, M., Letourneau, D. K. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.*
11. Altieri, M. A., Schmidt, L. L. 1986. The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned, organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats. *En: Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J.P., 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. Adv. Agron. 109, 219–260.*
12. Andow, D. A. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *En: Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J.P. 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. Adv. Agron. 109, 219–260.*

13. Arrieta, Z.A., Jiménez, D.A. 2018. Insectos de Importancia Agrícola, Guía básica de entomología Costa Rica y Centroamérica. Programa Nacional de Agricultura Orgánica (PNAO). Corporardis, S.A. Heredia, Costa Rica. 200 p.
14. Askew, R. R., 1971. *En*: Nichols, Cl. 2008. Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Colección Ciencia y Tecnología 1era Ed. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín. 282 p.
15. Bastidas R., Zabala Y. 1995. Principios de Entomología Agrícola. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda. Ed. Sol de Barro. 398 p.
16. Batáry , P., Báldi, A., Kleijn, D.,Tscharntke, T. 2011. Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environment management—a meta-analysis. *En*: Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
17. Batáry, P., Holzschuh, A., Orci, K. M., Samu, F., Tscharntke, T. 2012. Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 146, 130–136.
18. Bengtsson, J. 2010. Applied (meta)community ecology: diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes. *En*: Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
19. Benton, T., Vickery, J., Wilson, J. 2003. Farmland Biodiversity: Is Habitat Heterogeneity the Key?. *Trends in Ecology & Evolution*. 18. 182-188.
20. Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 273, 1715–1727.
21. Brennan, J.M., Bender, D.J., Contreras. T.A., Fahrig ,L. 2002. Focal patch landscape studies for wildlife management: optimizing sampling effort across scales. Jackson, H.B., Fahrig, L. 2014. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecol. Biogeogr.* 24: 52-63.
22. Brooks, T.M, Russell, A.M, Mittermeier, C.G. y col. 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conserv. Biol.* 16, 909–923.
23. Caballero, U., León-Cortés, J., Ríos, A. 2009. Response of rove beetles (Staphylinidae) to various habitat types and change in Southern Mexico. *J. Insect. Conserv.* 13:67–75.
24. Cantrell, R.S., Cosner, C., Fagan, W.F. 2001. How predator incursions affect critical patch size: the role of the functional response. *En*: Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603–614.

25. Cantrell, R.S., Cosner, C. & Fagan, W.F. 2002. Habitat edges and predator-prey interactions: effects on critical patch size. *En: Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tscharntke, T.* 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603–614.
26. Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* 14, 922–932.
27. Clavijo, S.A. 1993. Fundamentos de Manejo de Plagas. Colección Monografías Universidad Central de Venezuela. Caracas. 205 p.
28. Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D. y col. 2007. Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *En: Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col.* 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
29. Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D. y col. 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *J. Appl. Ecol.* 49, 695–705.
30. Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
31. Davis, D.R., Epp, M.D., Riordan, H.D. 2004. Changes in USDA food composition data for 43 garden crops, 1950 to 1999. *En: Khoury, C.K., Bjorkman, A.D., Dempewolf, H., Ramirez-Villegas, J., y col.* 2014. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. *Proc Natl Acad Sci USA* 111(11): 4001–4006.
32. Dambach, C. A. 1948. The relative importance of hunting restrictions and land use in maintaining wildlife populations in Ohio. *En: Altieri, M., Nicholls, C.* 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.
33. DeBach, P. y Rosen, 1991. Biological control by natural enemies. *En: Nichols, Cl.* 2008. Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Colección Ciencia y Tecnología 1era Ed. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín. 282 p.
34. Duelli, P., 1992. Mosalkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. *Verh. Ges. für Oekologie*. *En: Duelli, P.* 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 62, 81–91.
35. Duelli, P. 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 62, 81–91.
36. Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169–175.
37. Farina, A. 1994. Principles and Methods in Landscape Ecology. Chapman & Hall, Londres. 436 p.

38. Farina, A. 2010. *Ecology, Cognition and Landscape: Linking Natural and Social Systems*. Springer. London. 173p.
39. Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40: 1649-1663.
40. Fahrig, L. 2017. Cuarenta años de sesgo en la investigación de la fragmentación del hábitat. *En: Kareiva P, Silliman B, Marvier M. Preguntas incómodas y sesgo de confirmación en la conservación*. Universidad de Oxford Presione, Oxford, Reino Unido, en prensa.
41. Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., y col. 2011. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
42. Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J. y col. 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200: 219–234.
43. Fahrig, L., Nettle, W.K. 2005. Population ecology in spatially heterogeneous environments. *En Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., y col. 2011. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. Ecol. Lett.* 14, 101–112.
44. Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *En: Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L. y col. 2011. Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. Ecol. Lett.* 14, 101–112.
45. Foley, J. A., R. DeFries, et al. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science* 309(5734): 570-574.
46. Flint, M.L., Roberts P.A. 1988. Using crop diversity to manage pest problems: some California examples. *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas*. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.
47. Forman, R.T.T., Gordon, M. 1981. "Patches and structural components for a landscape ecology". *En: Durán, E., Galicia, L, García, E., Zambrano, L. 2002. El paisaje en ecología. E-Journal-UNAM. México. <http://www.ejournal.unam.mx/cns/no67/CNS06705>. Última consulta: 10/jul/2018.*
48. Fournier, E., Loreau, M. 2001. Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *16:1, 17–32*.
49. Francis, C. A., Lieblein, G., Gliessman, y col. 2003. *Agroecology: The ecology of food systems*. *En: Gliessman, S. 2018. Defining Agroecology. Agroecology and Sustainable Food Systems*, 42:6, 599-600.
50. Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A. y col. 2010. Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology Letters*, 13, 858–869.

51. Gliessman S. 1998. *Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture*. Sleeping Bear Press. Ann Arbor, Estados Unidos de América. 384 p.
52. Gliessman, S. 2018. Defining Agroecology. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 42:6, 599-600.
53. Greathead, D.J., Greathead, A.H.1992. *En: León, G. 2005. La diversidad de insectos en cítricos y su importancia en los programas de manejo integrado de plagas. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) No.74 p. 85-93, 2005.*
54. Grieg-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *En: Hansson, L., Fahrig, L., Merriam G. (eds) Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer, Dordrecht. pp 1-26.
55. Gosz, J. R. (1991) Fundamental ecological characteristics of landscape boundaries, in *Ecotones. The Role of Landscape Boundaries in the Management and Restoration of Changing Environments. En: Hansson, L., Fahrig, L., Merriam G. (eds) Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer, Dordrecht. pp 1-26.
56. Hall, S.J. 2001. Conservación de la biodiversidad en agroecosistemas: Comparación de la diversidad de escarabajos de superficie en diversos sistemas de producción de café de sombra en Costa Rica. *En: Gliessman, S. 2018. Defining Agroecology. Agroecology and Sustainable Food Systems*, 42:6, 599-600.
57. Hall, S.J., Raffaelli, D. 1991. Food-web patterns—lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*, 60: 823–842.
58. Hall, S.J., Raffaelli, D. 1993. Food Webs: Theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24: 187–239.
59. Hall, S.J., Raffaelli, D. 1997. Food web patterns---What do we really know? *En: Gange, A.C. Brown, V.K. (editores). Multi-trophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Scientific, Oxford, 395-417.
60. Hanski, I., Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42, 3–16.
61. Hanski, I., Singer, M.C. 2001. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *Am Nat.* 158(4):341-53.
62. Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardtke, T., y col. 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B* 285: 20172242.
63. Holland, J.D., Fahrig, L., Cappuccino, N. 2005. Body size affects the spatial scale of habitat–beetle interactions. *En: Jackson, H.B., Fahrig, L. 2012. What size is a biologically relevant landscape? Landscape Ecology*, 27, 929– 941.

64. Jackson, H.B., Fahrig, L. 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, 27, 929–941.
65. Jackson, H.B., Fahrig, L. 2014. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecol. Biogeogr.* 24: 52-63.
66. Janzen, D.H. 1983. No park is an island: increased interference from outside as park size decreases. *En: Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tschardtke, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. Ecology Letters*, 9, 603–614.
67. Janzen, D.H. 1986. The eternal external threat. *En: Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tschardtke, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. Ecology Letters*, 9, 603–614.
68. Jenkins, M. 2003. Prospects for Biodiversity. *En: Sodhi, N. S., Brook, B. W., and Bradshaw, C. J. A. 2007. Tropical Conservation Biology. Blackwell Publishing, 2013 - 344 pages.*
69. Jonsson, M., Buckley, H.L., Case, B.S., y col. 2012. Agricultural intensification drives landscape-context effects on host-parasitoid interactions in agroecosystems. *En: Jonsson et. Al. 2015, Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields.*
70. Jonsson et. Al. 2015, Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Journal of Applied Ecology*, 49, 706-714.
71. Kareiva. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *En: Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos*, 65, 169–175.
72. Kareiva, P., Watts, S., McDonald R., Boucher, T. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*. 316(5833):1866-9.
73. Kells, A.R., Holland J.M., Goulson, D. 2001. The value of uncropped field margins for foraging bumblebees. *En: Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardtke, T., y col. 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. Proc. R. Soc. B* 285: 20172242.
74. Khoury, C.K., Bjorkman, A.D., Dempewolf, H., Ramirez-Villegas, J., y col. 2014. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. *Proc Natl Acad Sci USA* 111(11):4001–4006.
75. Kolasa, J., Rollo, C.D. 1991. 1. Introduction: The Heterogeneity of heterogeneity: A glossary. *En: Farina, A. 2010. Ecology, Cognition and Landscape: Linking Natural and Social Systems. Springer. London. 173p.*

76. Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., y col. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land use change. *Ecology Letters* 10. 299-314.
77. Kruess, A., Tschardtke, T. 2000. Effects of habitat fragmentation on plant-insect communities. *Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes*, 53-70. Springer, Dordrecht.
78. Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N. y col. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601–613.
79. Lee, J.C., Menalled, F. D., Landis, D. A. 1999: Refuge habitats modify impact of insecticide disturbance on Carabid beetle communities. *Journal of applied Ecology*. 38, 2: 472-483.
80. León, T. 2014. *Perspectiva ambiental de la agroecología: la ciencia de los agroecosistemas*. Instituto de Estudios Ambientales Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Serie IDEAS 23.
81. Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S. y col. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review *Ecol. Appl.*, 21, 9–21.
82. Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237-240.
83. Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. En: *Wiens 1995- Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer. 356 p.
84. Levin, D. A. 1993. Local speciation in plants: The rule not the exception. *En: Wiens 1995- Mosaic Landscapes and Ecological Processes*.
85. Lichtenberg, E.L., Kennedy, C.M., Kremen, C. y col. 2017. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Glob Change Biol.* 00:1–12.
86. Lorenz, E.N. 1972. Predictability; does the flap of a butterfly's wings in Brazil set off a tornado in texas?. AAAS 139th meeting. https://web.archive.org/web/20130612164541/http://eaps4.mit.edu/research/Lorenz/Butterfly_1972.pdf. Última consulta: 9/jul/2018.
87. MacArthur, R.H, Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 224 p.
88. Markó, V., Elek, Z., Kovács-Hostyánszki, A., Kőrösi Á. y col. 2017. Landscapes, orchards, pesticides—abundance of beetles (Coleoptera) in apple orchards along pesticide toxicity and landscape complexity gradients. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 246–254.
89. McGeoch, M.A. & Gaston, K.J. 2000. Edge effects on the prevalence and mortality factors of *Phytomyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae) in a suburban woodland. *En: Rand, T. A., Tylianakis, J.*

- M., Tscharnkte, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603–614.
90. McNeely, J. A., Scherr, S. J. 2002. Ecoagriculture: strategies to feed the world and to save wild biodiversity. *En: Vandermeer, J. y Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. Conservation Biology*, 21, 274–277.
91. Metcalf, CL., Flint WP. 1985. Insectos destructivos e insectos útiles: sus costumbres y su control. Compañía Editorial Continental, México D.F., México, 1208 páginas
92. Millennium Ecosystem Assessment. 2005. "Ecosystems and Human Wellbeing: Current State and Trend". *En: Sodhi, N. S., Brook, B. W., and Bradshaw, C. J. A. 2007. Tropical Conservation Biology. Blackwell Publishing*, 2013 - 344 pages.
93. Nájera, MB.; Souza, B. 2010. Insectos Benéficos - Guía para su Identificación. 1era Ed. D.R. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Michoacán, México.
94. Negin, J., Remans, R., Karuti S, Fanzo, JC. 2009. Integrating a broader notion of food security and gender empowerment into the African green revolution. *En: Khoury, C.K., Bjorkman, A.D., Dempewolf, H., y col. 2014. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. Proc Natl Acad Sci USA* 111(11):4001–4006.
95. Nentwing, W. 1998. Weedy plant species and their beneficial arthropods: potential for manipulation in field crops *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.*
96. Nichols, CI. 2008. Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Colección Ciencia y Tecnología 1era Ed. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín. 282 p.
97. Niessen, E., Ratay, S., Rice, R. 2004. Achieving biodiversity conservation using conservation concessions to complement agroforestry. *En: Schroth, G., da Fonseca, G.A.B, Harvey, C. A. C. y col. 2004. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes., Covelos & London: Island. Press. Washington USA. 537 p.*
98. Pérez, N. 2006. Manejo ecológico de plagas. Editorial Félix Varela.
99. Norris, F.H., Stevens, S.P., Pfefferbaum, B. y col. 2008. Community Resilience as a Metaphor, Theory, Set of Capacities, and Strategy for Disaster Readiness. *American journal of community psychology*. 41. 127-50.
100. Pérez, N., Vázquez, L. L. 2001. Manejo ecológico de plagas. *En: Transformando el campo cubano. Avances de la Agricultura Sostenible. Ed. ACTAF. La Habana. 191-223.*
101. Perfecto, I., Rice, R., Greenberg, R. y col. 1996. Shade coffee as refuge of biodiversity. *En: Vandermeer, J. y Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. Conservation Biology*, 21, 274–277.

102. Pimentel, D. 1961. Species diversity and insect population outbreaks. *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.*
103. Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D. A., Brubaker, H. W. 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *En: Vandermeer, J. y Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. Conservation Biology, 21, 274–277.*
104. Powell, W. 1986. Enhancing parasitoid activity in crops *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.*
105. Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters, 9, 603–614.*
106. Roland, J., Taylor, P.D. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *En: Jackson, H.B., Fahrig, L. 2012. What size is a biologically relevant landscape? Landscape Ecology, 27, 929– 941.*
107. Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.*
108. Roxburgh, S. H., K. Shea, and J. B. Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology 85(2):359-371.*
109. Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J.P. 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. *Adv. Agron. 109, 219–260.*
110. Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R. y col. 2014. Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities. *Oecologia, 175(3), 971–983.*
111. Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., y col. 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *En: Lichtenberg, E.L., Kennedy, C.M., Kremen, C. y col. 2017. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. Glob Change Biol. 00:1–12.*
112. Schneider, M.F. 2001. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. *En: Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. Ecology Letters, 9, 603–614.*

113. Smith, J.M., Hoy, M.A. 1995. CITADO *En*: León, G. 2005. La diversidad de insectos en cítricos y su importancia en los programas de manejo integrado de plagas. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) No.74* p. 85-93
114. Sodhi, N.S., Brook, B. W., and Bradshaw, C. J. A.2007. *Tropical Conservation Biology*. Blackwell Publishing, 2013 - 344 pages.
115. Solana, J.L., Ballesteros, E. 2013. Complejidad: conceptos y aplicaciones. *En*: Complejidad y Ciencias Sociales. Universidad Internacional de Andalucía. 384 p.
116. Southwood, T.R.E, Way, M.J. 1970. Ecological background to pest management. *En*: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España. 247 p.
117. Steffan-Dewenter, I. y Tscharrntke, T. 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *En*: Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
118. Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Burger, C., y col. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *En*: Boetzi ,F.A, Krimmer, E., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. 2018. Agri-environmental schemes promote ground-dwelling predators in adjacent oilseed rape fields: Diversity, species traits and distance-decay functions. *J Appl Ecol.* 00:1–11.
119. Steffan-Dewenter, I. y Tscharrntke, T. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands – a mini review. *En*: Bártary, P., Fischer, J., Báldi, A. y col. 2011. Does habitat heterogeneity increase farmland biodiversity? *Frontiers in Ecology and the Environment* . 9: 152-153.
120. Straub, C. S., Simasek, N.P., Dohm, R. y col. 2013. Plant diversity increases herbivore movement and vulnerability to predation. *Basic and Applied Ecology*, 15 (1), 50-58.
121. Suarez, A.W., Bolger, D.T., Case, T.J. 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *En*: Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Tscharrntke, T. 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603–614.
122. Swift, M.J., Izac, .M.N., Van Noordwijk, M. 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - Are we asking the right questions?. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 104. 113-134.
123. Tauber, M. J., C. A. Tauber , S. Gardescu. 1993. *En*: Nichols, Cl. 2008. Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Colección Ciencia y Tecnología 1era Ed. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín. 282 p.
124. Thies, C., Tscharrntke, T. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *En*: Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* 14, 922–932.

125. Thies C, Roschewitz I, Tscharrntke T. 2005 The landscape context of cereal aphid–parasitoid interactions. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272, 203–210. *En: Hass, A.L, Kormann, U.G., Tscharrntke, T., y col. 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. Proc. R. Soc. B* 285: 20172242
126. Tscharrntke, T., Kruess, A. 1999. Habitat fragmentation and biological control. *En: Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A. y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. Biol. Rev.* 87, 661–685.
127. Tscharrntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments—a mini review. *Ecological Research* 17, 229–239.
128. Tscharrntke, T., Klein, A.-M., Kruess, A., y col. 2005a. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity—ecosystem service management. *En: Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. Biol. Rev.* 87, 661–685.
129. Tscharrntke, T., Rand, T. A., Bianchi, F. 2005b. The landscape context of trophic interactions: Insect spillover across the crop–noncrop interface. *En: Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. Biol. Rev.* 87, 661–685.
130. Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
131. With, K. A., Crist, T. O. 1995. Critical threshold in species responses to landscape structure. *En: Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., y col. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. Biol. Rev.* 87, 661–685.
132. Turner, M. 1989. Landscape ecology: the effect of patterns on processes. *En: En: Hansson, L., Fahrig, L., Merriam G. (eds) Mosaic Landscapes and Ecological Processes. Springer, Dordrecht.* pp 1-26.
133. Turner, M. G., Dale, V. H. and Gardner, R H. 1989. Predicting across scales: theory development and testing. *En: Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos*, 65, 169–175.
134. Van Emden, H.F. 1965. The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *En: Altieri, M., Nicholls, C. 2007. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Icaria Editorial S.A. Barcelona – España.* 247 p.
135. Vandermeer, J., Perfecto, I. 1995. *Breakfast of biodiversity.* Oakland, CA: Food First Books. 200 p.
136. Vandermeer, J., Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. *Conservation Biology*, 21, 274–277.

137. Vandermeer, J., Perfecto, I. 2013. Tradiciones complejas: intersección de marcos teóricos en la investigación agroecológica. *Agroecología* 8, 55–63.
138. Van Geert, A., Van Rossum, F., Triest, L. 2010. Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *J. Ecol.* 98, 178 – 187. *En:* Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardtke, T., y col. 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B* 285: 20172242.
139. Wiens, J.A. 1992. What is landscape ecology, really? *En:* Hansson, L., Fahrig, L., Merriam G. (eds) *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer, Dordrecht. pp 1-26.
140. Wiens, J.A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. *En:* Hansson, L., Fahrig, L., Merriam G. (eds) *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer, Dordrecht. pp 1-26.
141. Zabel, J., Tschardtke, T. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *En:* Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J.P., 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. *Adv. Agron.* 109, 219–260.
142. Zonneveld, I. 1995. Land Ecology. An introduction to landscape ecology as base for land evaluation, land management and conservation. *En:* Durán, E., Galicia, L, García, E., Zambrano, L. 2002. El paisaje en ecología. E-Journal-UNAM. México. <http://www.ejournal.unam.mx/cns/no67/CNS06705>. Última consulta: 10/jul/2018.

ANEXOS

ANEXO 1.

Tabla 5. Órdenes y Familias de insectos de mayor importancia en el manejo Agroecológico de plagas. Elaborado con base en Najera y Souza, Arrieta y Jiménez, 2018, Nichols, 2008.

ORDEN	FAMILIA	Depredador/ Parasitoide	Fitófago	Ejemplo
Orthoptera	Acrididae		Fitófago	<i>Schistocerca piceifrons</i> , langosta migratoria. Se alimenta de maíz, sorgo, arroz, frijol y una gran variedad de cultivos y malezas.
	Gryllidae		Fitófago	Son polípagos
	Gryllotalpidae		Fitófago	<i>Neocurtilla sp.</i> grillo topo. Son polípagos. Los adultos y ninfas se alimentan de raíces de arroz y papa.
	Tettigoniidae		Fitófago	Caulopsis, Conocephalus, Neoconocephalus y Phlugis. Afectan esporádicamente cultivos de arroz.
Mantodea	Mantidae	Depredador Generalista		<i>Stagmomantis carolina</i> (Man.).
Dermaptera	Forficulidae	Depredador		Depredan áfidos, escamas y ácaros
Thysanoptera	Aleoonthripidae	Depredador		La especie <i>Aleoonthrips fasciatus</i> , se alimenta de thrips, áfidos y ácaros.
	Phlaeothripidae	Depredador		<i>Leptothenrips mali</i> , que se alimenta de ácaros, y <i>Aleurodothrips fasciapennis</i> , de moscas blancas.
	Thripidae		Fitófago	Principalmente en cultivos de tomate, pepino, otras cucurbitáceas y fresa. Especies más comunes Trips: <i>Frankliniella occidentalis</i> , <i>Frankliniella insularis</i> , <i>Thrips palmi</i> y <i>Thrips tabaci</i> .
Hemiptera				
Suborden Heteroptera	Anthocoridae	Depredador		Depredan thrips y huevos de Lepidoptera como <i>Ostrinia nubilalis</i> . Ej. <i>Orius spp.</i>
	Alydidae		Fitófago	Ocasiona problemas ocasionales y de poca importancia en cultivos como macadamia, gandul y arroz.
	Coreidae		Fitófago	<i>Acanthocephala spp.</i> Succiona la savia de brotes y frutos en varias plantas cultivadas como berenjena, gandul, ñame y papa, provocando marchitez y deformación.
	Geocoridae	Depredador		Pequeños insectos de diferentes grupos.
	Lygaeidae	Depredador	Fitófago	<i>Blissus leucopterus</i> , ninfas y adultos

Suborden Heteroptera				succionan savia de raíces y base de tallos provocando amarillamiento y marchitez del follaje.
	Nabidae	Depredador		Pulgones y larvas de mariposas. <i>Nabis fesus</i> se conoce bien como depredador del <i>psyllido de la papa</i> , <i>Paratrioza cockerelli</i> y el cicadélido de la remolacha, <i>Circulifer tenellus</i> .
	Miridae	Depredador	Fitófago	<i>Lygus spp.</i> producen problemas ocasionales en papa, trigo, soya, maíz y sorgo; tribu Dicyphini depredan mosca blanca, trips y otros en cultivos de tomate. <i>Deraeocoris nebulosus</i> depredador generalista de fitófagos y ácaros .
	Pentatomidae	Depredador	Fitófago	Plagas ocasionales: <i>Nezara viridula</i> . subfamilia Asopinae Depredadores. <i>Podisus maculiventris</i> y <i>Perillus bioculatus</i> importantes depredadores de plagas como <i>Leptinotarsa decemlineata</i> (Chrysomelidae).
	Phymatidae	Depredador		Depreda abejas, moscas, mariposas y otras chinches
	Reduviidae	Depredador Generalista		Enemigos naturales de insectos como larvas de mariposas y ortópteros adultos.
	Tingidae		Fitófago especializado (asociado a planta hospedera)	Ocasionan problemas de poca importancia. Ej. <i>Corythucha gossypii</i> , chinche del encaje berenjena, yuca, algodón, guanábana, lechosa, parchita. Algunas especies son polífagas
Suborden Auchenorrhyn- cha	Cicadellidae		Fitófago	<i>Dalbulus maidis</i> , ocasiona problemas en maíz, vector de enfermedades.
	Delphacidae		Fitófago	Presentes principalmente en gramíneas. <i>Peregrinus maidis</i> , ocasiona daños en el cultivo de maíz y arroz, vector del virus del mosaico del maíz.
	Membracidae		Fitófago	Algunas especies se alimentan de tejido leñoso. <i>Antianthe</i> se alimenta de tomate, berenjena y melón.
Suborden Sternorrhyncha	Aleyrodidae		Fitófago	<i>Bemisia tabaci</i> es la especie más relevante y ampliamente distribuida. Favorecen el crecimiento del hongo <i>Cladosporium</i> .
	Aphididae		Fitófago Polífago	<i>Aphis fabae</i> (leguminosas), <i>Aphis gossypii</i> (polífaga: algodón, lechuga, espinaca, remolacha, frijol, zanahoria, solanáceas, cucurbitáceas), <i>Brevicoryne</i>

				<i>brassicae</i> . Algunos específicos de géneros y sp. de plantas.
	Pseudococcidae		Fitófago Polífago	Familia que ocasiona problemas en ornamentales y cultivos. Ej. <i>Dysmicoccus brevipes</i> asociada al cultivo de piña. Mutualismo con hormigas (cuidado)
Neuroptera	Chrysopidae	Depredador Generalista		Presentes principalmente en gramíneas, atraídas por vegetación nativa con abundante floración.
	Hemerobiidae	Depredador Generalista		Adultos y larvas son depredadores de pulgones, larvas de Lepidoptera y otros insectos de cuerpo blando.
Coleoptera	Bruchidae		Fitófago (granívoro- polinívoro)	El gorgojo del frijol, <i>Acanthoscelides obtectus</i>
	Carabidae	Depredador		Género <i>Calosoma</i> son depredadores de larvas de Lepidoptera. <i>Lebia grandis</i> , adultos depredadores y las larvas en primer estadio parasitoides de crisomélidos
	Cerambycidae		Fitófago	<i>Lagocheirus araneiformis</i> taladran tallos ej: Yuca, cacao, sp. Forestales.
	Chrysomelidae		Fitófago (vector)	<i>Acalymma vittatum</i> afecta a las cucurbitáceas,
	Coccinellidae	Depredador Generalista		Enemigos naturales de áfidos (Aphididae), mosca blanca (Aleyrodidae), escamas (Pseudococcidae), cochinillas (Coccoidea) (Hem.) y ácaros (Ara.: Acari)
	Cleridae	Depredador		Larvas de Lepidoptera y picudos (<i>Anthonomus</i> sp.),
	Cucujidae		Fitófago (granívoro)	Gorgojo de granos <i>Pediacus</i> sp.
	Curculionidae		Fitófago (granívoro-larvas barrenadoras)	Gorgojo del tallo de la caña de azúcar <i>Metamasius hemipterus</i> . Algunas especies mirmecófilas o fungívoras.
	Elateridae	Depredador	Fitófago (minadores-larvas entomófagas)	Larvas conocidas como gusanos de alambre, ocasionan problemas en cultivos, como arroz, trigo, maíz, algodón,, papa y hortalizas
	Meloidae	Depredador	Fitófago	Algunas sp. ocasionan problemas esporádicos en hortalizas. Género <i>Epicauta</i> incluye sp. con larvas depredadoras de huevos de Acrididae y adultos herbívoros.
	Melyridae	Depredador		Huevos, larvas, pupas, adultos de tamaño pequeño y cuerpo blando de diversos insectos.
Coleoptera	Nitidulidae		Saprófagos	Se alimentan de tubérculos y frutas en descomposición, provocando

				daños menores.
	Passalidae		Fitófago (Xylofagos)	Consume madera, muchas veces en proceso de descomposición. Ocasionalmente ocasiona problemas en cultivos forestales.
	Scarabaeidae Subfamilia Dynastinae		Fitófago Polinizadores	Ocasiona problemas en cultivos como papa, yuca, maíz y caña de azúcar. Polinizadores de grandes inflorescencias <i>Dynastes hercules</i> y <i>Megasoma elephas</i> .
	Scarabaeidae Subfamilia Melolonthinae		Fitófago	Género Phyllophaga (jogotos) larvas ocasionan problemas importantes en gramíneas y otros.
	Scarabaeidae Subfamilia Rutelinae		Fitófago	Ocasionan problemas de menor importancia en cultivos de maíz, frijol, pastos y ornamentales.
	Staphylinidae	Depredador Parasitoide		<i>Aleochara bilineata</i> , adultos depredadores Larvas parasitoides, en general consumen huevos, larvas y pupas de los gusanos de las raíces de la cebolla <i>Delia antiqua</i> , y de la col <i>Delia radicum</i> (Diptera: Anthomyiidae).
Strepsiptera	-----	Parasitoide		Endoparásitos obligados de Orthoptera, Blattodea, Mantodea, Hemiptera, Hymenoptera y Diptera
	Asilidae	Depredador		Grillos, escarabajos, avispas, abejas, huevos de ortopteroides y otras moscas.
	Agromyzidae		Fitófago (Minadores)	El género <i>Liriomyza</i> incluye varias especies minadoras de hojas. ej.: <i>Liriomyza sativae</i> .
Diptera	Cecidomyiidae	Depredador	Fitófago	Larvas ocasionalmente producen problemas. <i>Prodiplosis longifila</i> se desarrolla en tomate, papa y frijol. Otras larvas de varias Sp. depredadoras de hemípteros pequeños (ej.áfidos), ej. <i>Aphidoletes aphidimyza</i> .
	Ceratopogonidae	Depredador Parásito Polinizador		Género <i>Forcipomyia</i> son los principales polinizadores del cacao. <i>Forcipomyia</i> y <i>Atrichopogon</i> parásitos externos de otros insectos ej: Tettigoniidae, fásmidae.
Diptera	Chamaemyiidae			La larva de muchas especies depredan áfidos, escamas y Pseudococcidae. Son importantes controladores naturales de áfidos: <i>Leucopis sp. nr. albipuncta</i> , se alimenta de <i>Aphis pomi</i> .
	Lonchaeidae		Fitófago (Minadores)	<i>Neosilba perezii</i> minan los tallos apicales y destruyen los brotes de

				yuca
	Muscidae	Depredador Saprófago Coprófago Hematófago		Géneros <i>Coenosia</i> y <i>Lispe</i> usados para control biológico. Larva y adulto
	Pipunculidae	Parasitoides Depredador		Parasitoides de insectos en el suborden Auchenorrhyncha. Excepto el género <i>Nephrocerus</i> , que depreda adultos de mosquitos Tipulidae.
	Sciaridae		Fitófago (Descomponedores)	Pocas especies se alimentan de tejido de plantas vivas, raíces y tallos.
	Syrphidae	Depredador Especializado Polinizador		Subflia Syrphinae depredadoras de homópteros como la mosca blanca (Aleyrodidae), escamas (Pseudococcidae) y pulgones (Aphididae)
	Tachinidae	Parasitoide		Larvas endoparasitoides de al menos ocho órdenes de insectos. Ej. género <i>Trichopoda</i> se desarrolla en chinches de la familia Coreidae y Pentatomidae
	Tephritidae		Fitófago	Larvas ocasionan problemas importantes de frutales, asociadas a plantas con savia blanca (látex).ej: <i>Anastrepha obliqua</i> en mango.
	Ulidiidae	saprófago	Fitófago	Larvas ocasionan problemas de importancia en el cultivo de maíz; afectan el tallo y la mazorca.
Lepidoptera	Arctiidae		Fitófago Polípagos	Pocas especies ocasionan problemas en cultivos, daño localizado y poco frecuente. ej. <i>Estigmene acrea</i> , larva polífaga importante en frijol.
	Gelechiidae		Fitófago	Algunas especies ocasionan daños importantes de cultivos. ej. la palomilla de la papa, <i>Phthorimaea operculella</i> .
	Noctuidae		Fitófago	Unas cuantas especies ocasionan daños importantes en cultivos. El gusano cogollero <i>Spodoptera frugiperda</i> afecta muchos cultivos.
	Pieridae		Fitófago	Algunas especies son plagas de brasicáceas. Ej: <i>Ascia monuste</i> conocido como el gusano del repollo.
	Plutellidae		Fitófago	<i>Plutella xylostella</i> conocida como la oruga verde del repollo
	Pyralidae		Fitófago	Larvas de <i>Diaphania nitidalis</i> minan los frutos de cucurbitáceas.
	Sesiidae		Fitófago (Barrenadores)	Algunas especies ocasionan problemas de menor importancia ej: <i>Melittia cucurbitae</i> , gusano taladrador de cucurbitáceas.

	Sphingidae		Fitófago	Pocas especies ocasionan problemas ej: <i>Manduca sexta</i> , gusano cornudo del tomate.
	Tortricidae		Fitófago	Larvas ocasionan problemas de poca importancia en leguminosas, frijol y soya. ej: <i>Platynota rostrana</i> .
Hymenoptera	Aphelinidae	Parasitoide		Parasitan escamas, pulgones, mosca blanca, psílidos, chinches y moscas entre otros.
	Apidae	Polinizador		Subfamilia Apinae importantes polinizadores.
	Braconidae	Parasitoide	Fitófago	Las subfamilias más utilizadas en control biológico son Braconinae, Microgastrinae y Opiinae.
	Chalcididae	Parasitoide Polinizador		hiperparasitoides que intervienen en control de otros parasitoides primarios como Tachinidae (Dip.), Braconidae e Ichneumonidae (Hym.)
	Encyrtidae	Parasitoide		Parasitan escamas, huevos o larvas de escarabajos, dípteros, mariposas, crisópidos y avispas, huevos de grillos y chinches.
	Eulophidae	Parasitoide		Parasitan huevos, larvas, pupas y adultos de 10 órdenes de insectos, inclusive acuáticos.
	Figitidae	Parasitoide		Parasitan Larvas de dípteros, crisópidos y avispas.
	Formicidae	Depredador	Herbívoros (Descomponedores) (Saprofagas)	Géneros <i>Atta</i> y <i>Acromyrmex</i> de especial importancia en la agricultura debido a que pueden defoliar cultivos enteros, ej: cítricos, pastizales, frutales, caña de azúcar y otros.
	Ichneumonidae	Parasitoide		Importantes controladores biológicos de lepidópteros, principalmente subflias Campopleginae y Cremastinae
	Mymaridae	Parasitoide		Parasitan huevos de cícadas, grillos, escarabajos, chinches, pulgones y moscas.
	Scelionidae	Parasitoide		Parasitan huevos de Lepidoptera, grillos, mántidos, chinches, cigarras, escarabajos y moscas entre otros.
	Torymidae	Parasitoide		Parasitan a más de 51 familias en 8 órdenes de insectos, especialmente avispas y moscas formadoras de agallas.
	Vespidae	Depredador		Enemigos naturales principalmente de larvas de Lepidoptera. ej: <i>Polistes</i> contribuye al control de <i>Plutella xylostella</i> en repollo y del gusano cortador <i>Spodoptera frugiperda</i>

ANEXO 2.

Tipos de Aparato Bucal en Insectos: Descripción.

El aparato bucal de los insectos esta evidentemente relacionado con su dieta, por esta razón, esta estructura anatómica tiene una singular importancia en el manejo Agroecológico de insectos. El tipo de aparato bucal es habitualmente mencionado en la literatura especializada y dada la diversidad de tipos existentes estos nombres se prestan a confusión. El aparato bucal en los insectos es extremadamente variable de acuerdo a los hábitos y clases de alimentación, estos pueden ser de tipo: masticador, raspador-chupador, chupador, esponja, masticador-lamedor y sifón:

a) El aparato bucal tipo masticador es el más primitivo y es típico de aquellos organismos que se alimentan de sustancias sólidas, las mandíbulas están adaptadas para cortar y triturar el alimento y también pueden servir para la defensa. Existen varios subtipos: el subtipo masticador, que es el más común, presente en la mayoría de orthoptera y larvas de insectos holometábolos; el subtipo prensor o predador que suele capturar y sostener a la presa con sus mandíbulas, se puede observar en insectos depredadores como coleópteros y hormigas; el subtipo sujetador-chupador que sujeta a la víctima mientras le chupa la sangre, por ej: las larvas de hormigas león, de los pulgones y algunos mayates y luciérnagas; el subtipo cepillador o raspador que se puede observar en escarabajos (Scarabaeidae) que se alimentan de polen y estercoleros (Metcalf y Flint, 1985)

b) El aparato bucal tipo raspador-chupador en cuanto a estructura es un intermedio entre el tipo picador-chupador y el tipo masticador, pero con piezas bucales que son raspadoras y chupadoras en su acción, sirviendo para lacerar la epidermis de plantas y para chupar la savia que exudan, este tipo es característico de los trips (Thysanoptera).

c) El aparato bucal tipo chupador puede ser muy variable en cuanto a sus formas y estructuras, por lo que existen muchos tipos (cita), los más comunes en el contexto de entomofauna asociada a agroecosistemas son del tipo: Raspador-chupador, presente únicamente en especies del orden Thysanoptera; Perforador-Chupador, su aparato bucal modificado perfora para penetrar el tejido de la víctima y extraer el líquido que sirve de alimento al insecto, existen varios subtipos de éste y pueden observarse en Hemíptera y Díptera (Bastidas y Zabala, 1995).

d) El aparato bucal tipo chupador de esponja o lamedor de esponja se caracteriza por presentar un órgano especializado en forma de esponja llamado labella, que permite al insecto alimentarse de líquidos expuestos como néctar o savia, o por la disolución de sólidos con su propia saliva. (Bastidas y Zabala, 1995).

e) El aparato bucal masticador-lamedor está presente en la mayoría de hymenoptera y se caracteriza porque sus maxilas y el labio son largos y están transformados en una especie de trompa que sirve para lamer el néctar de las flores u otros líquidos de los que se alimentan. Las mandíbulas también están desarrolladas y les sirven para trabajar y amasar el alimento sólido.

f) El aparato bucal tipo sifón o lamedor-chupador es especializado para succionar néctar de las flores en forma de trompa aspiradora de líquidos llamada espiritrompa y es característico de Lepidópteros adultos (Bastidas y Zabala, 1995).

ANEXO 3.

Figura 14. Principales elementos del paisaje y componentes de la heterogeneidad.

