

CONTRIBUCIONES AGROECOLÓGICAS PARA RENOVAR LAS FUNDACIONES DEL MANEJO DE PLAGAS

Clara Ines Nicholls

University of California, Berkeley, 217 Mulford Hall -3114 Berkeley, California 94720. USA

Resumen

Las estrategias de manejo integrado de plagas (MIP) han estado dominadas por la idea del producto considerado como “la bala mágica” para controlar los brotes de plagas. Los enfoques del MIP no han abordado las causas ecológicas de los problemas de plagas en la agricultura moderna. En este artículo se plantea que los problemas de plagas pueden solucionarse mediante la reestructuración del manejo de los sistemas agrícolas, quebrando el monocultivo vía esquemas de diversificación que maximicen una serie de fortalezas preventivas, aprovechando las ventajas inherentes de los agroecosistemas diversificados, usando tácticas terapéuticas que actúan estrictamente como complementos de los procesos de regulación natural. Estos enfoques suponen un conocimiento profundo de los procesos del agroecosistema, incluyendo los factores naturales que suprimen las poblaciones de plagas, con el objetivo final de diseñar sistemas agrícolas a nivel de finca y de paisaje que fomentan los procesos de regulación natural de plagas.

Palabras claves: Manejo ecológico de plagas, agroecosistemas diversificados, Agroecología.

Summary

Agroecological foundations for a renewed basis for pest management

The strategies of Integrated Pest management (IPM) have been dominated by a “magic bullet” mentality to control pest outbreaks. IPM approaches do not address the ecological root causes of pest problems in modern agriculture. This paper poses that the only sustainable way by which pest problems can be addressed is by re-structuring the management of agroecosystems, breaking the monoculture nature of the systems with diversification schemes that maximize preventive forces as the inherent ecological mechanisms of diversified agroecosystems are strengthened. Therapeutic approaches may strictly be used as complimentary tactics to natural regulation mechanisms. This agroecological approach requires a deep understanding of agroecosystem processes, including how to enhance the natural factors that inhibit and suppress pest populations at the field and landscape levels.

Key words: agroecology, ecological pest management

1. Introducción

El concepto de manejo integrado de plagas (MIP) surgió a principios de 1970 en respuesta a las preocupaciones sobre los impactos de los plaguicidas en el medio ambiente. Al proporcionar una alternativa a la estrategia de intervención unilateral con productos químicos, se esperaba que el MIP pudiera cambiar la filosofía de la protección de cultivos a una comprensión más profunda de la ecología de los insectos y de los cultivos, que resultaría en una estrategia basada en uso de varias tácticas complementarias. Fue previsto que la teoría ecológica proporcionaría una base para predecir cómo los cambios específicos en las prácticas de producción y los insumos podrían afectar los pro-

blemas de plagas. También se pensó que la ecología ayudaría en el diseño de sistemas agrícolas menos vulnerables a los brotes de plagas. En estos sistemas los plaguicidas se utilizarían como suplementos ocasionales a los mecanismos de regulación natural. De hecho, muchos autores escribieron artículos y documentos científicos que representan la base ecológica de la manejo de plagas (Southwood y Way 1970, Price y Waldbauer 1975, Pimentel y Goodman 1978, Levins y Wilson 1979). Pero a pesar de todo este trabajo inicial, que proporcionó gran parte de las fundaciones ecológicas necesarias, la mayoría de los programas de MIP se han desviado para convertirse en esquemas de “Manejo Inteligente de Pesticidas” y han fallado en integrar la teoría ecológica en la práctica.

Además, el hecho bien conocido, de que la estructura y las políticas agrícolas vigentes (muchas influenciadas por las presiones de la industria de agroquímicos y de la biotecnología) han favorecido a las propiedades de gran tamaño y a la producción de monocultivos especializados, características que perpetúan la dependencia en los plaguicidas. Lewis *et al.* (1997) sostienen que la razón principal por la cual, la ciencia del MIP ha sido lenta en proporcionar un entendimiento profundo que ayude a los agricultores a ir más allá de los métodos de producción actual, es porque las estrategias de MIP han estado durante mucho tiempo dominadas por la idea de la "bala mágica" para controlar los brotes específicos de plagas. Los enfoques del MIP no han abordado las causas ecológicas de los problemas de plagas en la agricultura moderna. Todavía prevalece una visión estrecha de que ciertas plagas específicas afectan la productividad y que la única forma de superar este factor limitante es a través de las nuevas tecnologías, puesto que este sigue siendo el objetivo principal. Hoy en día el énfasis está en la compra de insumos biológicos tales como los insecticidas microbianos usados ampliamente en lugar de insecticidas químicos. Este tipo de tecnología se refiere a un enfoque técnico dominante llamado "substitución de insumos". La idea es puramente técnica, caracterizado por la mentalidad del factor limitante, que ha permanecido en la investigación agrícola convencional en el pasado. Agrónomos y otros científicos de las áreas agrícolas han sido educados bajo el indicativo de la "ley del mínimo" como un dogma central. Según este, en un momento determinado hay un único factor que limita el rendimiento y la única manera de superar ese factor es con el uso de un insumo externo que sea apropiado. Una vez que el primer factor limitante (áfidos, por ejemplo) ha sido superado con un insecticida específico como insumo correcto, el rendimiento puede aumentar hasta que otro factor limitante (ácaros, por ejemplo) limita el rendimiento, debido que se eliminaron con el insecticida aplicado los ácaros depredadores. Este nuevo factor requiere otro insumo, acaricida, en este caso, y así sucesivamente, perpetuando el proceso del tratamiento de los síntomas en lugar de abordar las causas reales que provocan un desequilibrio ecológico (Altieri y Rosset 1996).

La comprensión de las habilidades de los insectos que explican por qué las plagas se adaptan rápidamente a los agroecosistemas es importante, también es necesario entender porque ciertos agroecosistemas son más susceptibles a las plagas. Mediante el diseño de agroecosistemas que por un lado afecten el desarrollo de las plagas y por el otro sean menos vulnerables a la invasión de estas, los agricultores pueden sustancialmente reducir la incidencia de plagas.

Se argumenta que las soluciones a largo plazo de los problemas de plagas pueden solamente lograrse mediante la reestructuración del manejo de los sistemas

agrícolas, de manera que maximicen la construcción de una serie de fortalezas preventivas, con tácticas terapéuticas que actúan estrictamente como copias de seguridad de los procesos de regulación natural. Lewis *et al.* (1997) proponen tres enfoques para mantener las poblaciones de plagas en niveles que no causen daño, aprovechando las ventajas inherentes de los ecosistemas: (1) el manejo de ecosistemas; (2) atributos de los cultivos y el nivel de interacciones multitróficas y (3) tratamientos terapéuticos con interrupciones mínimas. Estos enfoques suponen un conocimiento profundo de los procesos subyacentes del manejo de los ecosistemas, incluyendo los factores naturales que suprimen las poblaciones de plagas, con el objetivo final de diseñar prácticas agrícolas que fomentan esos procesos de regulación natural de plagas.

Thies y Tschardtke (1999) sostienen que los enfoques del manejo de plagas deben implicar el trabajo a escala regional, reconociendo la heterogeneidad espacial del paisaje. Esta estrategia requiere un enfoque de cooperación de toda el área, porque las fuentes de las plagas están más allá de los límites del campo, por lo que es importante incluir en los estudios conceptos claves de la ecología del paisaje.

2. Agroecología y manejo de plagas

Una manera de seguir avanzando en el enfoque del manejo de los ecosistemas y en el Manejo Integrado de Plagas (MIP) es a través de la comprensión de que la salud de los cultivos y los rendimientos sostenibles de los agroecosistemas se derivan de un equilibrio adecuado entre los cultivos, suelos, nutrientes, luz solar, humedad, y los organismos existentes. Un agroecosistema es productivo y saludable cuando el balance ecológico prevalece y cuando las plantas siguen siendo resilientes, es decir son capaces de tolerar el estrés y la adversidad. Perturbaciones ocasionales se pueden superar con agroecosistemas vigorosos, que son adaptables, y lo suficientemente diversos como para recuperarse una vez que el estrés ha pasado (Altieri y Rosset 1996). Si la causa de la enfermedad, de las plagas, de la degradación del suelo, etc. se entiende como un desequilibrio, entonces el objetivo del tratamiento agroecológico es recuperar el equilibrio, poniendo en marcha la tendencia natural del agroecosistema a la reparación en sí. Esta tendencia se conoce en la ecología como homeostasis, el mantenimiento de las funciones internas del sistema y el los mecanismos de defensa para compensar los factores de estrés externos. Pero para alcanzar y mantener la homeostasis se requiere de un entendimiento profundo de la naturaleza de los agroecosistemas y de los principios por los cuales ellos funcionan. Afortunadamente, hay un nuevo enfoque científico integrador que permite esa comprensión. La agroecología proporciona principios ecológicos básicos sobre cómo estudiar, di-

señar y manejar los agroecosistemas que son productivos, duraderos, y que conservan los recursos naturales (Altieri 1995). La agroecología va más allá de una visión unidimensional de los agroecosistemas, su genética, la agronomía, la edafología, etc., para conjugar un entendimiento de los sistemas ecológicos y sociales de los niveles de co-evolución, estructura y función. En lugar de centrarse en un componente particular del agroecosistema, la agroecología enfatiza la interrelación de todos los componentes del agroecosistema y la dinámica compleja de los procesos ecológicos tales como el ciclo de nutrientes y la regulación de las plagas (Gliessman 1999).

Desde una perspectiva de manejo, el objetivo agroecológico es proporcionar un ambiente equilibrado, con rendimientos sostenibles, con una fertilidad del suelo biológicamente mediada y una regulación natural de plagas a través del diseño diversificado de los agroecosistemas y el uso de tecnologías de bajos insumos (Altieri 1994). La estrategia se basa en principios ecológicos que optimizan el reciclaje de nutrientes y la acumulación de materia orgánica, flujos cerrados de energía, conservación de agua y suelo, que conducen a poblaciones de plagas y enemigos naturales equilibrados. La estrategia aprovecha la complementación que resulta de las diversas combinaciones entre cultivos, árboles y animales en el tiempo y en el espacio (Altieri y Nicholls 1999). Estas combinaciones determinan el establecimiento de una biodiversidad funcional planeada y una biodiversidad asociada que presta servicios ecológicos claves que subsidian los procesos ecológicos que subyacen la salud del agroecosistema. En otras palabras, los conceptos ecológicos son utilizados para favorecer los procesos naturales y las interacciones biológicas que optimizan sinergias, de manera que las fincas diversificadas puedan patrocinar su propia fertilidad, protección de cultivos, y productividad a través de la activación de la biología del suelo, el reciclaje de nutrientes, y el incremento de los artrópodos benéficos y antagonistas. Basados en estos principios, los agroecólogos involucrados en el manejo de plagas han desarrollado un marco para alcanzar la salud del cultivo mediante la diversificación del agroecosistema y el mejoramiento de la calidad del suelo, pilares fundamentales de la salud del agroecosistema. El objetivo principal es mejorar la inmunidad del agroecosistema (mecanismos de control natural de plagas) y los procesos reguladores (ciclo de nutrientes y regulación de poblaciones) a través de prácticas de manejo y diseños agroecológicos que incrementan la diversidad genética y de especies, la acumulación de materia orgánica y la actividad biológica de el suelo (Altieri 1999).

Los agroecosistemas pueden ser manipulados para mejorar la producción, con menos impactos negativos ambientales y sociales y menor dependencia en insumos externos (Altieri 1995). El diseño de estos sistemas

se basa sobre la aplicación de los siguientes principios ecológicos (Reinjets *et al.* 1992):

1. Mejorar el reciclaje de biomasa y optimizar el balance del flujo de nutrientes.
2. Asegurar las condiciones del suelo favorables para el crecimiento de los cultivos, mediante el manejo de la materia orgánica del suelo y la actividad biológica.
3. Minimizar las pérdidas de suelo y agua, mediante el manejo del microclima, la cosecha de agua y las coberturas del suelo.
4. Promover la diversificación de especies y genética de los agroecosistemas en el tiempo y en el espacio a nivel de finca y paisaje.
5. Mejorar las interacciones biológicas benéficas y las sinergias entre los componentes de la diversidad biológica agrícola, resultando así en la promoción procesos y servicios ecológicos claves.

Estos principios pueden aplicarse por medio de diversas técnicas y estrategias. Cada una de estas tendrá diferentes efectos sobre la productividad, la estabilidad, y la resistencia del sistema agrícola, dependiendo de las oportunidades locales, las limitaciones de recursos, y en la mayoría de los casos del mercado. El objetivo final de diseño agroecológico es integrar los componentes de manera que, se mejore la eficiencia biológica, se conserve la biodiversidad del agroecosistema y se mantenga la productividad y la capacidad de autosuficiencia del sistema agrícola.

2.1. La ecología de los agroecosistemas modernos: comprensión de la vulnerabilidad a las plagas

La agricultura moderna ha implicado la simplificación de la estructura del medio ambiente en grandes regiones, reemplazando la diversidad de la naturaleza con un número muy pequeño de plantas cultivadas. Debido a esta simplificación del ambiente y a la reducción de las interacciones tróficas en los agroecosistemas, raramente se expresan los procesos de autorregulación. La diversidad biológica es reducida, la estructura trófica tiende a ser simplificada, y muchos nichos no son ocupados. El peligro de que se presenten invasiones catastróficas de plagas o enfermedades es alto, a pesar del uso intensivo de insumos agroquímicos.

El empeoramiento de los problemas de plagas y enfermedades se ha relacionado experimentalmente con la expansión de los monocultivos a expensas de la diversidad vegetal, la cual es un componente esencial del paisaje que proporciona servicios ecológicos claves para asegurar la protección de cultivos (Altieri y Letourneau 1982). El noventa y uno por ciento de los 1,5 billones de hectáreas de tierras cultivadas en el mundo están ocupados por cultivos anuales, principalmente por monocultivos de trigo, arroz, maíz, algodón y soya. Uno

de los principales problemas que derivan de la homogeneización de los sistemas agrícolas es un aumento de la vulnerabilidad de los cultivos a las plagas y enfermedades, que pueden ser devastadoras si afectan a un cultivo uniforme, especialmente en grandes extensiones. Para proteger estas cosechas en todo el mundo, se aplicaron en 1995 cerca de 4,7 millones de libras de pesticidas (1,2 millones de libras en Estados Unidos); cantidades que han aumentado en los últimos diez años. En Estado Unidos, los costos sociales y ambientales asociados a estos niveles de pesticidas, se han estimado en 8 billones de dólares por año (Pimentel y Perkins 1980).

Por otro lado, las prácticas agrícolas modernas (principalmente el uso de plaguicidas) afectan negativamente a los enemigos naturales (depredadores y parasitoides), que no se desarrollan en ambientes tóxicos, o no encuentran los recursos ambientales y las oportunidades necesarias en los monocultivos para suprimir eficazmente las plagas (Altieri 1994). Mientras que los monocultivos se mantengan como la base estructural de los sistemas agrícolas modernos, los problemas de plagas seguirán siendo el resultado de un círculo vicioso que perpetua el uso de pesticidas, si se mantiene la simplificación de la vegetación, los residuos de plaguicidas, y los desequilibrios nutricionales causados por el exceso de fertilizantes y las invasiones de plagas. Ya existen claros signos de que la estrategia del control de plagas basado en la utilización de pesticidas ha llegado a su límite. Es necesaria una estrategia alternativa basada en el uso de los principios ecológicos para aprovechar al máximo los beneficios de la biodiversidad en la agricultura. Así, el gran reto para los partidarios del manejo ecológico de plagas (MEP) es desarrollar estrategias que superen los límites ecológicos impuestos por los monocultivos.

La manipulación humana y la alteración de ecosistemas con el propósito de establecer una producción agrícola hace que los agroecosistemas sean estructural y funcionalmente muy diferentes de los ecosistemas naturales (Tabla 1). En la búsqueda de alternativas para desarrollar agroecosistemas más sostenibles, varios inves-

tigadores han planteado que los agroecosistemas tropicales deberían imitar la estructura y el funcionamiento de las comunidades naturales (práctica seguida durante siglos por miles de campesinos), ya que estos sistemas exhiben un ciclaje de nutrientes bastante cerrado, resistencia a la invasión de plagas, estructura vertical y conservan la biodiversidad (Ewel 1986, Soule y Piper 1992). La mayoría de los ecólogos están de acuerdo que cualquier enfoque de manejo de plagas debe incluir la estrategia de diseño de los agroecosistemas que imitan las etapas posteriores de la sucesión (es decir, comunidades maduras) tanto como sea posible, para alcanzar así la estabilidad (Root 1973, van Emden y la Williams 1974). Esto es particularmente cierto en los trópicos, donde la promoción de monocultivos mecanizados en áreas donde existe una complejidad biótica abrumadora y donde las plagas prosperan durante todo el año, ha resultado en grandes fracasos por ataque de plagas. Un enfoque más razonable es imitar los ciclos naturales en vez de luchar para imponer la simplicidad (monocultivos) en los ecosistemas que son inherentemente complejos. Ewel (1986) afirma que los ecosistemas sucesionales pueden ser modelos particularmente apropiados para el diseño de agroecosistemas tropicales.

2.2. Factores que desencadenan los brotes de plagas de insectos en los agroecosistemas

Muchos investigadores concuerdan en que dadas las grandes diferencias entre los agroecosistemas mecanizados y los ecosistemas naturales, especialmente la prevalencia de los monocultivos y los altos niveles de perturbación, los sistemas agrícolas modernos carecen de una infraestructura ecológica adecuada para resistir las invasiones y los brotes de plagas (Altieri 1994, Landis *et al.* 2000). Hay muchos factores que explican la vulnerabilidad de los monocultivos de a las invasiones de plagas:

a. La disminución de la diversidad del paisaje

Una de las principales características del paisaje agrícola moderno es el gran tamaño y la homogeneidad de

Tabla 1. Diferencias estructurales y funcionales entre los agroecosistemas y los ecosistemas naturales.

Características	Agroecosistemas	Ecosistema natural
Productividad neta	Alta	Media
Cadenas tróficas	Simples, lineales	Compleja
Diversidad de especies	Baja	Alta
Diversidad genética	Baja	Alta
Ciclos minerales	Abiertos	Cerrados
Estabilidad (resistencia)	Baja	Alta
Entropía	Alta	Baja
Control humano	Definido	Innecesario
Permanencia temporal	Corta	Larga
Heterogeneidad de hábitat	Simple	Compleja
Fenología	Sincronizada	Estacional
Madurez	Inmadura, sucesión temprana	Madura, clímax

Fuente: modificado de Gliessman (1998)

los monocultivos, que fragmentan el paisaje natural. En la medida que se homogeniza el paisaje y aumenta la perturbación del ambiente, este se torna cada vez más desfavorable para los enemigos naturales. Cada vez más, la evidencia sugiere que estos cambios en la diversidad del paisaje han llevado a más brotes de plagas debido a la expansión de los monocultivos a expensas de la vegetación natural (Altieri y Letourneau 1982). Datos recientes demuestran que hay un incremento de enemigos naturales y control biológico más efectivo en áreas donde permanece la vegetación natural en los bordes de los campos (Barbosa 1998). Estos hábitats son importantes como sitios de refugio y proveen recursos alimenticios para enemigos naturales en épocas de escasez de plagas en el campo (Landis *et al.* 2000). En el caso de cultivos anuales, los insectos benéficos colonizan desde los bordes cada estación de crecimiento del cultivo y si estos campos son grandes, mayor es la distancia que debe ser colonizada. En general, se reconoce la importancia de la vegetación natural alrededor de los campos de cultivo como reserva de enemigos naturales de plagas (van Emden 1966).

b. La disminución en la diversidad vegetal dentro de los campos

A través de los años, muchos ecólogos han demostrado que una menor diversidad de plantas en los agroecosistemas conduce a una mayor abundancia de insectos herbívoros y que las plagas especialistas son más abundantes en los monocultivos que en los sistemas diversificados (Altieri y Letourneau 1982, Andow 1991). Se han propuesto dos hipótesis ecológicas (la hipótesis de los enemigos naturales y la hipótesis de la concentración de recursos) para explicar por qué se pueden estabilizar las poblaciones de insectos en los agroecosistemas mediante la construcción de arquitecturas vegetales que promueven los enemigos naturales o inhiben directamente los ataques de plagas (Root 1973).

c. Los plaguicidas inducen brotes de insectos plaga

En la literatura existen muchos ejemplos sobre brotes de plagas y/o la resurgencia de plagas después de las aplicaciones de insecticidas (Pimentel y Perkins 1980). El desarrollo de resistencia en las poblaciones de insectos plaga es la principal razón por la que el uso de plaguicidas haya sido un fracaso. Más de 500 especies de artrópodos han desarrollado resistencia a uno o más insecticidas o acaricidas (van Driesche y Bellows 1996).

Otra forma en que los plaguicidas favorecen los brotes de plagas es a través de la eliminación de los enemigos naturales de la plaga. Depredadores y parasitoides a menudo experimentan una mayor mortalidad que los herbívoros después de una aplicación de productos químicos (Morse *et al.* 1987). Los plaguicidas también crean nuevos problemas de plagas cuando los enemigos naturales normalmente de las especies que no son

plagas económicas, son eliminados por los productos químicos. Estas plagas secundarias, luego de alcanzar una densidad por encima del umbral, comienzan a causar daños económicos (Pimentel y Lehman 1993).

d. Fertilizantes inducen brotes de plagas

Luna (1988) sugiere que la susceptibilidad fisiológica de los cultivos a insectos podría verse afectada por el tipo de fertilizante utilizado (fertilizante orgánico vs químico). En estudios comparativos, los cultivos convencionales (tratados con fertilizantes químicos) tienden a desarrollar una mayor infestación de insectos (especialmente insectos del orden Homoptera) que las contrapartes orgánicas. Parece que el exceso de fertilizante químico puede alterar la bioquímica nutricional de las plantas de cultivo al cambiar las concentraciones de nitrógeno, fósforo y potasio, al influir en la producción de azúcares, aminoácidos libres y proteínas (Oka y Pimentel 1976, Rodríguez *et al.* 1957).

e. Brotes de plagas de insectos debido a factores climáticos

Algunos autores sostienen que el clima puede ser el factor más importante para desencadenar brotes de insectos (Milne 1957). Por ejemplo, Miyashita (1963), en la revisión de la dinámica de siete de las plagas más graves en los cultivos japoneses, llegó a la conclusión de que el clima fue la causa principal de los brotes en cada caso. Hay varias formas en que el clima puede desencadenar brotes de insectos. Tal vez el mecanismo más sencillo es la estimulación directa de los insectos y/o la fisiología de la planta huésped.

f. Los cultivos transgénicos y los brotes de plagas de insectos

En los últimos años, los cultivos transgénicos se han expandido en área, alcanzando más de 160 millones de hectáreas en todo el mundo. Estas áreas están dominadas por monocultivos con pocas variedades, principalmente soya resistente a herbicidas y maíz Bt, con una clara tendencia a la disminución de hábitat agrícola (Marvier 2001). Varios agroecólogos han argumentado que el despliegue rápido y tan masivo de los cultivos transgénicos exacerbará los problemas de la agricultura moderna convencional (Rissler y Mellon 1996, Altieri 2000). Es conocido que la homogeneidad genética hace a los sistemas más vulnerables a las plagas y enfermedades y en los campos con cultivos transgénicos, este efecto será mayor (NAS 1972). Los cultivos transgénicos afectan a los enemigos naturales de varias formas: las especies de enemigos naturales pueden alimentarse directamente sobre los tejidos de maíz (por ejemplo, polen) o del huésped que se ha alimentado con maíz Bt. Manteniendo las poblaciones de plagas a niveles muy bajos, los cultivos Bt podrían potencialmente dejar morir de hambre a los enemigos naturales, porque los depredadores y parasitoides que se

controlan las plagas, necesitan una pequeña cantidad de presas o huéspedes para sobrevivir en el agroecosistema. Entre los enemigos naturales que viven exclusivamente de los insectos a los cuales los cultivos transgénicos están diseñados para destruir (Lepidoptera), por ejemplo, los parasitoides de huevos y de larvas serían los más afectados porque son totalmente dependientes de hospederos vivos para su desarrollo y supervivencia.

Los enemigos naturales también podrían verse afectados directamente por efecto de los niveles intertróficos de la toxina. La posibilidad de que las toxinas Bt se mueven a través de la cadena alimentaria de los insectos presenta serias implicaciones para el control biológico en campos de agricultores. Evidencias recientes muestran que la toxina Bt puede afectar a insectos benéficos depredadores que se alimentan de las plagas presentes en los cultivos Bt (Hilbeck *et al.* 1998). Estudios en Suiza muestran que la media de la mortalidad total de las larvas del Crisopas depredadoras (Chrysopidae) criadas con presas alimentadas con Bt fue de 62 por ciento, comparada con 37 por ciento cuando se alimentaron con presas libres de Bt. Estas especies de Chrysopidae alimentadas con Bt también mostraron un tiempo más prolongado de desarrollo a lo largo de su estado de vida inmadura (Hilbeck *et al.* 1998).

3. Re-estableciendo la racionalidad ecológica en la agricultura moderna

Algunos agroecólogos sostienen que la vulnerabilidad de agroecosistemas modernos puede ser reparada mediante el incremento de la biodiversidad a nivel de campo y del paisaje (Gliessman 1999; Altieri 1999). Las propiedades ecológicas emergentes desarrolladas en agroecosistemas diversificados permiten que la diversidad biológica prospere y se establezcan redes tróficas e interacciones complejas. Pero la biodiversificación debe ir acompañada del mejoramiento calidad del suelo, dado que la relación entre suelos sanos y plantas sanas es fundamental para el Manejo Ecológico de Plagas (MEP). Los niveles más bajos de plagas comúnmente reportados en los sistemas agrícolas orgánicos, pueden en parte deberse a que la resistencia esta mediada por las dinámicas bioquímicas o minerales de los nutrientes de los cultivos manejados con tales prácticas. Los resultados de dichos estudios proporcionan una evidencia interesante para apoyar la idea de una articulación a largo plazo del manejo de la diversidad de plantas y del manejo de la calidad del suelo (adición de materia orgánica) lo que puede conducir a una mejor resistencia de las plantas contra las plagas de insectos.

3.1. Armonización del suelo y la salud de las plantas en los agroecosistemas

La integridad del agroecosistema depende de las sinergias entre la diversidad de plantas y el funciona-

miento continuo de la comunidad microbiana del suelo sustentada por un suelo rico en materia orgánica (Altieri y Nicholls 1999). A pesar de los vínculos potenciales entre la fertilidad del suelo y la protección de cultivos, la evolución de los conceptos de Manejo Integrado de Plagas (MIP) y Manejo Integrado de la Fertilidad de Suelos (MIFS) han procedido separadamente (Altieri y Nicholls 2003).

Nuevas investigaciones demuestran que la habilidad de un cultivo de resistir o tolerar el ataque de insectos plagas y enfermedades, está ligado a las propiedades físicas, químicas y particularmente biológicas del suelo, a las interacciones positivas entre los suelos y las plagas que una vez identificadas pueden proveer guías para optimizar la función total del agroecosistema (Fig. 1). Suelos con alto contenido de materia orgánica y una alta actividad biológica generalmente exhiben buena fertilidad, así como cadenas tróficas complejas y organismos benéficos abundantes que previenen la infección. Por otro lado, las prácticas agrícolas que causan desbalances nutricionales bajan la resistencia de las plantas a plagas (Magdoff y Van Es 2000).

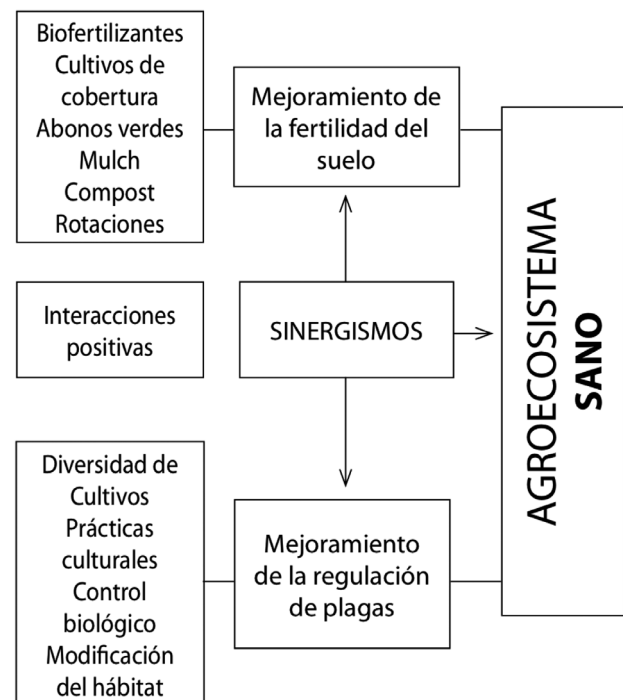


Figura 1. Sinergismos potenciales entre la gestión orgánica de la fertilidad de suelos y el manejo ecológico de plagas.

Los estudios de Settle *et al.* (1996) en agroecosistemas tropicales de arroz de riego en Asia, mostraron que el incremento de la materia orgánica en las parcelas de ensayo, aumentaron las poblaciones de detritívoros y algunos fitófagos que se alimentan de plancton, pero que fueron claves al aumentar considerablemente la abundancia de depredadores generalistas, cuando aun no estaban las plagas presentes. Sorprendentemente,

el manejo de la materia orgánica ha demostrado ser un mecanismo clave en el apoyo de altos niveles de control biológico natural. (Phelan *et al.* 1995).

3.1.1 Los efectos de la fertilización nitrogenada en las plagas de insectos

Las prácticas de fertilización pueden tener efectos indirectos en la resistencia de plantas a los insectos plaga, al cambiar la composición de nutrientes en el cultivo. La mayoría de los estudios reportan incrementos dramáticos en el número de áfidos y ácaros en respuesta al incremento de las tasas de fertilización nitrogenada. De acuerdo con van Emden (1966) el incremento en las tasas de fecundidad y desarrollo del áfido verde del durazno *Myzus persicae*, estaba altamente correlacionado con el incremento en los niveles de nitrógeno soluble en los tejidos de la hoja. Varios otros autores también han indicado el incremento de las poblaciones de áfidos y ácaros con la fertilización nitrogenada (Luna 1988, Letourneau 1988). En dos años de estudio, Brodbeck *et al.* (2001) encontraron que las poblaciones de thrips *Frankliniella occidentalis*, fueron significativamente altas en tomates que recibieron altas tasas de fertilización nitrogenada. Otras poblaciones de insectos que exhiben los mismos patrones de incremento con la fertilización nitrogenada incluyen: *Spodoptera frugiperda* en maíz, *Helicoverpa (=Heliopsis) zea* en algodón, *Ostrinia nubilalis* en maíz, *Pseudococcus comstocki* en manzano, *Psylla pyricola* en pera (Luna 1988).

Revisando 50 años de investigación que relaciona la nutrición de cultivos con el ataque de insectos, Scriber (1984) encontró 135 estudios que mostraban un incremento en el daño y/o el crecimiento poblacional de insectos masticadores de hoja o ácaros en sistemas de cultivos fertilizados con nitrógeno, y menos de 50 estudios en los cuales el daño de herbívoros se redujo. Estos estudios sugieren una hipótesis con implicaciones para el patrón de uso de fertilizantes en agricultura: altas dosis de nitrógeno puede resultar en altos niveles de daño por herbívoros en los cultivos. Como corolario, podría esperarse que cultivos bajo fertilización orgánica serían menos propensos a insectos plagas y enfermedades dada las menores concentraciones de nitrógeno en el tejido de estas plantas. Sin embargo, Letourneau *et al.* (1996) pregunta si esta hipótesis "nitrógeno-daño" basada en la revisión de Scriber, puede ser extrapolada como para dar una advertencia general acerca de la fertilización asociada al ataque de insectos plaga en los agroecosistemas. Letourneau revisó 100 estudios y encontró que dos tercios (67 de 100) de los estudios mostraron un incremento en el desarrollo, supervivencia, tasa reproductiva, densidades de población o niveles de daño de las plagas en plantas como respuesta al incremento del fertilizante nitrogenado. El tercio restante de los estudios de artrópodos mostró una disminución en el daño con la fertilización nitrogenada o no mostró

un cambio significativo. La autora también notó que los diseños experimentales pudieron afectar el tipo de respuestas observadas.

3.1.2 La dinámica de los insectos herbívoros en sistemas manejados orgánicamente

Estudios que documentan una menor abundancia de varios insectos herbívoros en sistemas manejados con bajos insumos ha sido particularmente atribuida al bajo contenido de nitrógeno de las plantas bajo manejo orgánico (Lampkin 1990). En Japón, la densidad del cicadélido *Sogatella furcifera* en campos de arroz fue significativamente menor, y la tasa reproductiva de las hembras adultas y la tasa de supervivencia de los estados inmaduros fue generalmente menor en sistemas orgánicos que en sistemas convencionales. Consecuentemente la densidad de ninfas y adultos del cicadélido de las generaciones siguientes fue menor en los campos de arroz orgánico (Kajimura 1995)

En Inglaterra, sistemas de trigo convencional presentaron altas infestaciones del áfido *Metopolophium dirhodum* comparado con trigo orgánico. Los sistemas de trigo fertilizados convencionalmente también presentaron altos niveles de aminoácidos libres en las hojas durante junio, lo cual fue atribuido a la aplicación de nitrógeno temprano en la estación (Abril). Sin embargo, la diferencia en las infestaciones de áfidos entre los dos tipos de sistemas fue atribuido a la respuesta de los áfidos a las proporciones relativas de ciertas sustancias no proteicas versus proteicas presentes en las hojas en el momento de la colonización de áfidos (Kowalski y Visser 1979). Los autores concluyeron que la fertilización química tornó al trigo más gustoso que su contraparte cultivado orgánicamente, por lo que se presentaban altos niveles de infestación.

En experimentos bajo invernadero comparando maíz cultivado en suelos orgánicos versus maíz cultivado en suelo fertilizado químicamente, se observó que las hembras del barrenador del tallo del maíz *Ostrinia nubilalis* cuando se liberaban hembras grávidas en el invernadero para depositar sus huevos, ellas colocaban significativamente más huevos en las plantas fertilizadas químicamente que en aquellas en suelo orgánico (Phelan *et al.* 1995). Pero esta variación significativa en la postura de huevos entre los tratamientos fertilizados química y orgánicamente se manifestó solamente cuando el maíz crecía en potes con suelos colectados de fincas manejadas convencionalmente. En contraste, la postura de huevos fue uniformemente baja en plantas que crecían en potes con suelos colectados de fincas manejadas orgánicamente. Los resultados obtenidos en las fincas mostraron que la varianza en la postura de huevos fue aproximadamente 18 veces mayor entre las plantas bajo suelo manejado convencionalmente que entre las plantas bajo un régimen orgánico. Los autores sugieren que esta diferencia es evidencia de una caracte-

terística biológica amortiguante que se manifiesta más comúnmente en suelos manejados orgánicamente.

4. Conversión

En realidad, la aplicación de una estrategia de Manejo Integrado de Plagas (MIP) ocurre generalmente cuando un agroecosistema está experimentando un proceso de conversión de sistemas de monocultivos convencionales y una alta dependencia de insumos externos a sistemas diversificados de baja intensidad de manejo. Esta conversión es de carácter transicional y se compone de tres fases (Gliessman 1999):

1. Eliminación progresiva de insumos agroquímicos mediante la racionalización y mejoramiento de la eficiencia de los insumos externos a través de estrategias de manejo integrado de plagas, malezas, suelos, etc.
2. Sustitución de insumos sintéticos por otros alternativos u orgánicos
3. Rediseño de los agroecosistemas con una infraestructura diversificada y funcional que subsidia el funcionamiento del sistema sin necesidad de insumos externos sintéticos u orgánicos.

A lo largo de las tres fases se guía el manejo con el objetivo de asegurar los siguientes procesos (Altieri 1994):

- Aumento de la biodiversidad tanto sobre como debajo del suelo.
- Aumento de la producción de biomasa y el contenido de material orgánica del suelo.
- Disminución de los niveles de residuos de pesticidas y la pérdida de nutrientes y agua.
- Establecimiento de relaciones funcionales y complementarias entre los diversos componentes del agroecosistema.
- Óptima planificación de secuencias y combinaciones de cultivos y animales, con el consiguiente aprovechamiento eficiente de recursos locales.

La mayoría de las prácticas que promueven los entusiastas de la agricultura sustentable caen en las fases 2 y 3. Aunque estas dos fases ofrecen ventajas desde el punto de vista económico al reducir el uso de insumos agroquímicos externos y porque tienen un menor impacto ambiental, estos manejos dejan intacta la estructura del monocultivo y no conducen a que los agricultores realicen un rediseño productivo de sus sistemas (Power 1987). En realidad, ambas fases contribuyen poco para que los agricultores evolucionen hacia sistemas alternativos autorregulados. En la mayoría de los casos el MIP se traduce en "manejo inteligente de pesticidas" ya que consiste en un uso más selectivo de pesticidas de acuerdo a umbrales económicos pre-establecidos pero

que las plagas usualmente superan estos umbrales bajo condiciones de monocultivo.

Por otra parte la sustitución de insumos, sigue el mismo paradigma de la agricultura convencional en la que el objetivo es superar el factor limitante, aunque esta vez se realiza con insumos alternativos y no agroquímicos. Este tipo de manejo ignora el hecho de que el factor limitante (una plaga, una deficiencia nutricional, etc.) no es más que un síntoma de que un proceso ecológico no funciona correctamente y que la adición de lo que falta hace poco por optimizar el proceso irregular. Es claro que la sustitución de insumos ha perdido su potencial agroecológico pues no va a la raíz del problema sino al síntoma (Altieri y Rosset 1996).

El rediseño predial por el contrario intenta transformar la estructura y función del agroecosistema al promover diseños diversificados que optimizan los procesos claves. La promoción de la biodiversidad en agroecosistemas es la estrategia clave en el re-diseño predial ya que la investigación ha demostrado que (Power 1987):

- Una mayor diversidad en el sistema agrícola conlleva a una mayor diversidad de biota asociada
- La biodiversidad asegura una mejor polinización y una mayor regulación de plagas, enfermedades y malezas
- La biodiversidad mejora el reciclaje de nutrientes y energía
- Sistemas complejos y multiespecíficos tienden a tener mayor productividad total

5. Síndromes de la producción

Una de las frustraciones de los agroecólogos investigadores ha sido la incapacidad de que los sistemas de bajo insumo superen a los sistemas convencionales en comparaciones lado a lado, a pesar del éxito en la práctica de muchos sistemas orgánicos (Vandermeer 1995). Una posible explicación de esta paradoja la provee el concepto de los "síndromes de producción" introducido por Andow y Hidaka (1989). Estos investigadores compararon el sistema tradicional "Shizen" de producción de arroz con el sistema convencional japonés. Aunque los rendimientos eran comparables entre los dos sistemas, las prácticas de manejo diferían en todo aspecto. En otras palabras, el sistema shizen funciona en una manera cualitativamente diferente al sistema convencional y la variedad de prácticas de manejo usadas en cada sistema, resultan en diferencias funcionales que no pueden ser explicadas por una práctica en particular.

El síndrome de producción es un conjunto de prácticas de manejo que son mutuamente adaptativas y que juntas conllevan a un funcionamiento mejor del agroecosistema. Subconjuntos de esta colección de prácticas son sustancialmente menos adaptativas, y los efectos observados sobre el comportamiento del agroecosiste-

ma no pueden ser explicados por los efectos aditivos de prácticas individuales. En otras palabras, cada sistema de producción representa un grupo distintivo de prácticas de manejo que determinan interacciones ecológicas determinadas. En el caso que se quisiera entonces, convertir el sistema de arroz convencional a shizen, no basta con copiar las prácticas de manejo que se usan en shizen si no más bien se debe asegurar que las interacciones ecológicas que explican el funcionamiento del shizen, también se den en el sistema convencional.

Esto re-enfatiza el hecho de que los diseños agroecológicos son específicos del sitio, y lo que se podrá duplicar en otra parte no son las técnicas sino más bien las interacciones ecológicas y sinergias que gobiernan la sostenibilidad. No tiene sentido transferir tecnologías o prácticas de un lado a otro, si estas no son capaces de replicar las interacciones ecológicas asociadas con esas prácticas

6. Agroecosistemas diversificados y de manejo de plagas

Es ampliamente aceptado que ciertos tipos de diversidad en los agroecosistemas, confiere una estabilidad a largo plazo de las poblaciones de insectos presentes, probablemente porque en agroecosistemas complejos existe una variedad de parasitoides y depredadores disponibles para suprimir el crecimiento potencial de las poblaciones de especies plagas (Altieri y Nicholls 2003). La diversificación de agroecosistemas resulta generalmente en el incremento de oportunidades ambientales para los enemigos naturales, y consecuentemente en el mejoramiento del control biológico de plagas. La amplia variedad de arreglos vegetacionales disponibles en forma de policultivos, sistemas diversificados de cultivo-malezas, cultivos de cobertura, setos, corredores etc., conservan enemigos naturales al asegurarles una serie de requisitos ecológicos como acceso a hospederos alternos, recursos alimenticios como polen y néctar, hábitats para hibernación y microclimas apropiados (Altieri 1994, Altieri y Nicholls 2004).

Lo que es clave para alcanzar regulación biótica, es la diversidad selectiva y su función en el agroecosistema y no una colección de especies al azar (Dempster y Coaker 1974). Es claro que la composición de especies es más importante que el número de especies "per se" y que hay ciertos ensamblajes de plantas que ejercen papeles funcionales claves mientras que otros grupos de plantas no. Aparentemente, las características funcionales de las especies componentes son tan o más importantes que el número de especies. El desafío está en identificar los ensamblajes correctos de especies que, a través de sus sinergias, proveerán servicios ecológicos claves tal como reciclaje de nutrientes, control biológico de plagas y conservación de suelo y agua. La explotación de estas sinergias en situaciones reales requiere del diseño y manejo de los agroecosistemas basado en

el entendimiento de las múltiples interacciones entre suelos, plantas, artrópodos y microorganismos. La idea es restaurar los mecanismos de regulación natural adicionando biodiversidad funcional dentro y alrededor de los agroecosistemas (van Emden y Williams 1974).

La mayor limitante para promover el uso de agroecosistemas ricos en especies, es que estos son difíciles de manejar. El mayor desafío al manejar un sistema sucesional consiste en aprender a introducir perturbaciones de forma que estimulen la productividad del sistema por un lado, y provean resistencia al cambio y la variación por el otro. Esto se puede lograr de varias maneras, dependiendo de las condiciones ambientales locales, la estructura de los ecosistemas naturales maduros normalmente presentes, y la posibilidad de mantener las modificaciones en el largo plazo.

La razón obvia es que el beneficio de los agroecosistemas complejos es de bajo riesgo, si una especie es atacada por una enfermedad, o plagas o el clima, la otra especie está disponible para llenar el vacío y mantener la plena utilización de los recursos. Así, hay potenciales beneficios ecológicos al tener varias especies en el agroecosistema: crecimiento compensatorio, plena utilización de los recursos y de nutrientes, y protección contra plagas (Ewel 1999).

6.1 La diversidad de plantas y la incidencia de plagas

La investigación ha demostrado que la mezcla de ciertas especies de plantas generalmente conduce a la reducción de la densidad de herbívoros especializados. En una revisión de 150 investigaciones publicadas, Risch *et al.* (1983) encontraron evidencias que apoyan la idea de que los insectos fitófagos especializados fueran menos numerosos en sistemas diversificados (53% de 198 casos). En otra revisión exhaustiva Andow (1991) encontró 209 estudios publicados que tratan de los efectos de la diversidad vegetal en los agroecosistemas sobre especie de artrópodos fitófagos. Cincuenta y dos por ciento de las 287 especies examinadas resultaron menos abundantes en sistemas diversificados que en monocultivos, mientras que sólo el 15,3 % (44 especies) mostraron mayores densidades en policultivos

En una revisión más reciente de 287 casos, Helenius (1998) encontró que la reducción de plagas monófagas fue mayor en sistemas perennes y que la reducción del número de plagas polífagas fue menor en sistemas perennes que en los anuales. Se han sugerido dos importantes hipótesis ecológicas para explicar la menor cantidad de plagas en asociaciones vegetales multiespecíficas.

Las dos hipótesis propuestas por Root (1973) son las siguientes:

- Hipótesis de los enemigos naturales: Esta proposición predice que habrá una mayor abundancia y diversidad de enemigos naturales de los insectos

fitófagos en los policultivos que en los monocultivos. Los depredadores tienden a ser polífagos y tienen amplios requerimientos de hábitat, por lo que se esperaba que encontrarán un mayor arsenal de presas alternativas y de microhábitas en un ambiente heterogéneo. Los monocultivos anuales no proporcionan adecuados recursos alternativos de alimento (polen, néctar, presa), refugio y lugares de reproducción y puesta para un rendimiento efectivo de los enemigos naturales (Rabb *et al.* 1976). Los hábitats diversificados ofrecen muchos requisitos importantes para los depredadores y parasitoides adultos, tales como fuentes de néctar y polen que no se encuentran disponibles en un monocultivo, reduciendo la probabilidad de que se alejen o lleguen a extinguirse localmente (Risch 1981).

Hipótesis de la concentración de recursos: Las poblaciones de insectos pueden ser influenciadas directamente por la concentración o dispersión espacial de sus plantas alimenticias. Puede haber un efecto directo de las especies vegetales asociadas sobre la capacidad del insecto fitófago para encontrar y utilizar sus plantas hospedadoras. Muchos fitófagos, principalmente los que presentan un estrecho espectro de hospederos, tienen más facilidad para localizar y permanecer en aquellas plantas hospedadoras que crecen en sistemas de alta densidad o casi puros (Root 1973), que suministran recursos concentrados y condiciones físicas homogéneas. Para cualquier especie plaga, la intensidad total de los estímulos atrayentes determina la concentración del recurso, la cual varía con factores que interactúan, como la densidad y la estructura espacial de la planta hospedera y los efectos de interferencia causados por las plantas no hospederas. En consecuencia, cuanto más baja sea la concentración del recurso (planta hospedadora), más difícil será para el fitófago localizar una planta hospedadora (Andow 1991).

La hipótesis de la concentración de los recursos predice menor abundancia de plagas en las comunidades diversas, ya que las plagas tienen más dificultad de encontrar la planta hospedera debido a la presencia estímulos químicos de enmascaramiento, obstáculos físicos para la circulación y otros efectos ambientales como la sombra, además esto podría ocasionar una menor supervivencia y / o fecundidad de las plagas (Bach 1980).

Algunos investigadores han estado ocupados tratando de entender cuál de las dos hipótesis es el más importante para influir en la abundancia relativa de las plagas de insectos en diversos sistemas. Risch *et al.* (1983) concluyeron que hipótesis de la concentración de recursos fue la explicación más probable para la reducción de la abundancia de las plagas en los sistemas diversificados. Sin embargo, 19 estudios que probaron

la hipótesis de los enemigos naturales fueron revisados por Russell (1989), y encontró que de estos 19 estudios, las tasas de mortalidad de los depredadores y parasitoides en sistemas diversificados fueron: altos en nueve, inferior en dos, sin cambios en tres y variable en cinco de los estudios. Russell (1989) concluyó que la hipótesis de los enemigos naturales es el mecanismo operativo, pero consideró que las dos hipótesis son complementarias. En los estudios de sistemas diversificados de cultivo/maleza, Baliddawa (1985) encontró que el 56% de las reducciones de plagas en los sistemas diversificados con malezas fueron causados por enemigos naturales.

Uno de los problemas principales ha sido predecir en cuales sistemas de cultivo se puede reducir la abundancia de plagas, ya que no todas las combinaciones de los cultivos producen el efecto deseado y la adhesión ciega al principio que un sistema diversificado reducirá la infestación de plagas es claramente inadecuado y con frecuencia totalmente errado (Gurr *et al.* 1998). Para algunos investigadores, esto indica la necesidad de una mayor comprensión de los mecanismos que intervienen para explicar cómo, dónde y cuándo las excepciones son probables de ocurrir. Es sólo a través de estudios ecológicos más detallados que tal entendimiento puede ser adquirido y por tanto el desarrollo de una teoría de predicción adecuada. Esto significa que se debe poner un mayor énfasis en experimentos ecológicos en lugar de estudios comparativos puramente descriptivos.

6.2 Estudios de caso recientes

A pesar de algunos vacíos en el conocimiento agroecológico de la dinámica de plagas en agroecosistemas diversificados, muchos estudios han superado la fase de investigación y han aplicado los principios de la diversificación para la regulación de plagas específicas. Los ejemplos incluyen:

1. Agricultores en diez municipios en Yunnan, China, cubriendo un área de 5350 hectáreas, cambiaron los monocultivos de arroz sembrando mezclas de variedades de arroz locales con híbridos. Una mayor diversidad genética redujo la incidencia de una enfermedad fungosa en un 94% y aumento de los rendimientos totales de 89%. Al final de dos años, se concluyó que los fungicidas ya no eran necesarios (Zhu *et al.* 2000, Wolfe 2000).
2. En África, investigadores del ICIPE (siglas en inglés del Centro Internacional de Fisiología y Ecología de Insectos) desarrollaron un sistema de manejo de hábitat para el control del lepidóptero barrenador del tallo (*Chilo partellus*) que utiliza dos tipos de cultivos junto al maíz: uno que repele los barrenadores y otro que atrae sus enemigos naturales (Khan *et al.* 1998). Este sistema de repelencia y atracción se probó en 450 fincas en dos distritos de Kenya, y hoy en día se utiliza en los sistemas nacionales de extensión en

África del Este. Los productores que lo adoptaron en Trans Nzoia reportan un aumento del 15 al 20% en el rendimiento del maíz. En el distrito semiárido de Suba plagado por barrenadores y por la maleza parasítica *Striga* (Scrophulariaceae), se obtuvo un incremento sustancial de forraje que a su vez incrementó el rendimiento de leche. Cuando los productores siembran maíz y el pasto *Pennisetum purpureum* y una leguminosa juntos, obtienen 2,30 dólares por cada dólar invertido, comparados con 1,50 dólares obtenidos del maíz en monocultivo. Dos de los cultivos trampa más útiles para atraer los enemigos naturales del barrenador son los pastos *P. purpureum* y *Sorghum vulgare sudanese*, ambos importantes para forraje, que se plantan alrededor del maíz. Dos cultivos excelentes para repeler el barrenador, que se plantan entre las hileras de maíz, son el pasto *Melinis minutiflora*, que también repele las garrapatas, y la leguminosa *Desmodium*, capaz de suprimir la maleza *Striga*, fijar nitrógeno y ser un forraje excelente. Como ventaja adicional, la venta de semilla de *Desmodium* está resultando ser una buena oportunidad para que las mujeres de la zona generen ingresos.

3. Varios investigadores han introducido franjas de plantas en floración entre los cultivos, como una forma de garantizar el recurso alimenticio de polen y néctar, necesarios para la reproducción óptima, la fecundidad y la longevidad de muchos enemigos naturales. Franjas de *Phacelia tanacetifolia* se han utilizado en trigo, remolacha azucarera, y col, lo que ha facilitado una mayor abundancia de depredadores y parasitoides especialmente moscas Syrphidae, que han permitido la reducción de las poblaciones de áfidos. En Inglaterra, el establecimiento de habitats dentro del cultivo, estimula el movimiento de los insectos benéficos más allá de su área normal de influencia. Las gramíneas *Dactylis glomerata* y *Holcus lanatus* parecen plantas particularmente adecuadas para escarabajos depredadores, pero también hay una amplia gama de angiospermas que pueden servir como fuente de alimento para otros enemigos naturales. Un desarrollo posterior son las denominadas "franjas para la conservación de depredadores o bancos de carabidos" que se disponen paralelas a las líneas de cultivo (estas franjas son de 0,4 m de alto, 1,5 m de ancho y 300-400 m de longitud) y pueden ser colocadas a intervalos atravesando el cultivo para favorecer las poblaciones de enemigos naturales en toda la superficie cultivada (Thomas y Wratten 1992).
4. En sistemas de cultivos perennes la presencia algunas malezas en floración mejora el control biológico. En California, algunos investigadores han probado la siembra de cobertura vegetal como una táctica de manejo del hábitat en viñedos con el objeto de aumentar los enemigos naturales, incluyendo las arañas. Se han observado reducciones en poblacio-

nes de ácaros (Flaherty 1969) y de cicadélidos de la vid, pero tal supresión biológica no ha sido suficiente desde un punto de vista económico. Tal vez el problema recaiga en el hecho de que la mayoría de estos estudios fueron realizados en viñedos con cubierta vegetal de invierno y/o con vegetación espontánea local, que se secó al principio de la temporada o que fue cortada o arada en la fase inicial de crecimiento del cultivo. Por tanto, a principios del verano, estos viñedos son monocultivos virtuales sin diversidad floral. Por esta razón Nicholls *et al.* (2000) probaron la idea de mantener una cubierta vegetal durante toda la temporada de crecimiento para proporcionar hábitat y alimento alternativo a los enemigos naturales. Estos autores sembraron cultivos de cobertura de verano (trigo sarraceno y girasol) que florecen al inicio y durante la temporada, proporcionando así una muy constante, abundante y bien dispersa fuente de alimento alternativo, así como microhábitats para una amplia comunidad de enemigos naturales. Estos investigadores concluyeron que el mantenimiento de diversidad floral durante la temporada de crecimiento vegetativo de la vid, en forma de cubierta vegetal de verano, tuvo un considerable impacto en la abundancia del cicadélido *Erythroneura elegantula* (Homoptera), del trips *Franklinella occidentalis* (Thysanoptera) y de los enemigos naturales asociados. Durante dos años consecutivos, los sistemas de viñedos con cubierta vegetal de angiospermas se caracterizaron por presentar densidades más bajas de adultos y ninfas del cicadélido y del trips, así como mayores poblaciones y más especies de depredadores, incluyendo arañas. Según estos estudios, la cubierta vegetal alberga un gran número de *Orius*, coccinélidos, tomísidos (arañas) y algunas otras especies depredadoras (Nicholls *et al.* 2000). La comparación de la abundancia de depredadores entre ambos bloques mostró que la presencia de tales depredadores en trigo sarraceno y girasol produjo un aumento en la densidad de los depredadores en los viñedos con cubierta vegetal. Estas mayores densidades estuvieron correlacionadas con menores números de cicadélidos y de trips.

5. En Centro América, Staver *et al.* (2001) diseñaron sistemas agroforestales multiestratificados, seleccionando diferentes asociaciones, densidades y arreglos especiales de diferentes especies, con el objetivo de crear las condiciones óptimas, manejando el régimen de sombra para la supresión del perforador de la baya del café, el cual parece desarrollarse igual de bien a sol abierto como bajo sombra; sin embargo, el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana* presente de forma natural en el ecosistema, se multiplica y se dispersa más rápidamente con mayor humedad, y las aplicaciones del hongo deben coincidir con el máximo de precipitaciones (Guharay *et al.* 2000). Los

mismos autores después de estudiar la influencia del microclima creado por el manejo de sombras multiestratificadas sobre los fitófagos, enfermedades, malas hierbas y los rendimientos de producción, han definido las condiciones para la mínima expresión del complejo de plagas en plantaciones de café en Centro América. Para una zona de café, seca y de baja altitud, la sombra debe situarse entre 35% y 65%, para que favorezca la retención de hojas en la temporada seca y reduzca *Cercospora coffeicola*, *Planococcus citri* y malas hierbas. Evidentemente, las condiciones óptimas de sombra para la supresión de plagas difiere con el clima, la altitud y el suelo.

6. Diversas investigaciones han demostrado que la vegetación en áreas contiguas al cultivo puede proporcionar el alimento alternativo y el hábitat esencial para perpetuar determinados enemigos naturales de las plagas. Existe una amplia aceptación de la importancia de los márgenes de los campos como reservorios de los enemigos naturales de las plagas de los cultivos. Muchos estudios han demostrado mayor abundancia de enemigos naturales y mayor eficacia del control biológico cuando los cultivos están rodeadas de vegetación natural de la cual los enemigos naturales colonizan los campos. Para determinar la influencia de la diversidad del conjunto del paisaje sobre las comunidades de parasitoides del noctuido *Pseudaletia unipunctata*, Marino y Landis (1996) compararon campos de maíz de tamaño pequeño incrustados en un paisaje de abundantes setos y árboles, con un ecosistema simple de campos de cultivo de gran tamaño incrustados en un paisaje con pocos setos y árboles. Estos autores encontraron que el nivel de parasitismo fue mayor en el paisaje complejo. Los parasitoides de *P. unipunctata* fueron mas abundantes y la explicación estuvo en la presencia en el paisaje complejo de hospederos alternativos para estos parasitoides. En un estudio en el norte de Alemania, Thies y Tschardtke (1999) encontraron que la simplicidad estructural de paisajes agrícolas estuvo correlacionada con mayores niveles de daños causados por el escarabajo de la colza (*Meligethes aeneus*) y con bajos porcentajes de mortalidad larval causada por tres parasitoides ichneumonídeos. Se observó que el porcentaje de parasitismo fue mayor en los márgenes de los campos (50%) que en el centro de los campos (20%).
7. Una manera de introducir la diversidad biológica en los alrededores los paisajes en los monocultivos a gran escala, es mediante el establecimiento de corredores biológicos que permitan la circulación y la distribución de artrópodos benéficos al centro de los monocultivos. Nicholls *et al.* (2001) probaron si el establecimiento de un corredor vegetal estimularía el movimiento de los insectos benéficos más allá de su "área normal de influencia" de áreas adyacentes o re-

fugios. El corredor proporcionó un constante aporte de alimento alternativo para los depredadores, evitando eficazmente una estricta dependencia de los depredadores por los fitófagos de la vid y evitando la colonización tardía de las viñas. Los resultados de este estudio sugieren también que la creación de corredores a través de las viñas puede servir como una estrategia principal que permita a los enemigos naturales emerger desde la vegetación adyacente para dispersarse sobre grandes áreas de otros sistemas de monocultivo. Tales corredores biológicos deben estar constituidos por especies localmente adaptadas y con periodos de floración secuenciales, que atraigan y alberguen a una abundante diversidad de depredadores y parasitoides y que incrementen la biodiversidad. Así, estos corredores o franjas podrían enlazar varios cultivos y vegetación forestal, creando una red que permitiera a muchas especies de insectos benéficos dispersarse a través de regiones agrícolas, más allá de los límites de la finca (Baudry 1984).

Todos los ejemplos mostrados constituyen formas diferentes de diversificación que proveen los recursos y condiciones ambientales necesarias para los enemigos naturales. Un paso estratégico es identificar el tipo de biodiversidad que se quiere mantener y/o aumentar en orden a realizar los servicios ecológicos fundamentales, y entonces determinar las mejores prácticas que favorecerán los componentes de dicha biodiversidad.

7. Diseñando agroecosistemas resilientes a las plagas

El principal desafío del siglo 21 para los agroecólogos que manejan los problemas de plagas, es traducir los principios ecológicos en prácticas para los sistemas alternativos de producción de acuerdo a las necesidades específicas de las comunidades agrícolas en diferentes regiones agroecológicas del mundo. La principal estrategia enfatizada en este documento para diseñar sistemas agrícolas resilientes a plagas es restaurar la diversidad agrícola en el tiempo y en el espacio mediante los principios agroecológicos.

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

- Incremento de la diversidad de especies en el tiempo y en el espacio a través de sistemas diversificados y diseños agroforestales.
- Incremento de la diversidad genética a través de las mezclas de variedades, multilineales y uso de germoplasma local y variedades que exhiben resistencia horizontal.
- Incluir y mejorar los barbechos con rotaciones de leguminosas, abonos verdes, cultivos de cobertura e integración animal.

- Incremento de la diversidad paisajística con de corredores biológicos, bordes diversos alrededor de cultivos o creando mosaicos de agroecosistemas representativo de varias etapas de sucesión.

Se ha enfatizado que los esquemas de diversificación se deben complementar con el manejo orgánico del suelo, ambas estrategias son los pilares de la salud del agroecosistema (Fig.2).

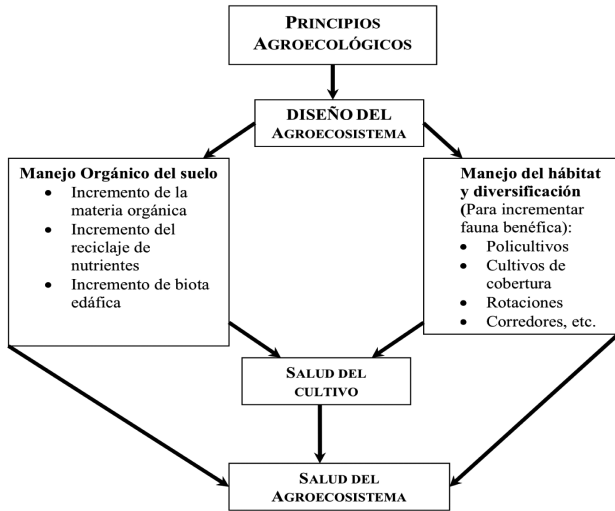


Figura 2. Pilares de la salud de los agroecosistemas.

Las diferentes opciones disponibles para diversificar los sistemas de cultivo dependen de si los sistemas son monocultivos anuales o perennes. La diversificación puede tener lugar fuera de la finca, por ejemplo, en los límites de los cultivos con cortinas rompevientos, barreras de protección, y cercas vivas, que pueden mejorar el hábitat para la fauna silvestre e insectos benéficos, ya que proporcionan madera, materia orgánica, recursos para la polinización, y, además, modifican la velocidad del viento y el microclima (Altieri y Letourneau 1982). La diversificación de las plantas puede ser considerada una forma de control biológico por conservación, ya que el objetivo es crear una infraestructura ecológica adecuada en el paisaje agrícola, para proporcionar recursos tales como polen y néctar para los enemigos naturales, presas y/o hospederos alternativos, y hábitat para las condiciones adversas. Estos recursos deben integrarse en el paisaje en una forma espacial y temporal, favorable a los enemigos naturales y práctico para ser aplicado por los productores.

Landis *et al.* (2000) recomiendan las siguientes pautas para ser consideradas en la implementación de las estrategias para el manejo del hábitat:

- La selección de las especies vegetales más apropiadas
- La disposición espacial y temporal de dichas instalaciones dentro y/o alrededor de los campos

- La escala espacial sobre la que opera el mejoramiento del hábitat, con implicaciones en el campo o nivel de paisaje.
- Los mecanismos de comportamiento del depredador/parasitoide que son influidos por la manipulación del hábitat.
- Los aspectos negativos potenciales asociados a la adición de nuevas plantas en el agroecosistema
- El desarrollo de arreglos espaciales de las plantas que no interfiera en las prácticas agronómicas y la selección de plantas debe preferentemente ofrecer múltiples efectos, tales como la regulación de plagas y al mismo tiempo, mejorar la fertilidad del suelo, la supresión de malezas, etc.

La clave es identificar el tipo de biodiversidad que se desea mantener y/o fomentar para llevar a cabo los servicios ecológicos, y luego determinar las mejores prácticas que favorezcan a los componentes de biodiversidad deseados. Hay muchas prácticas y diseños agrícolas que tienen el potencial de estimular las funciones de la biodiversidad y otras que las afectan negativamente (Fig. 3). La idea es aplicar las mejores prácticas de manejo para favorecer o regenerar el tipo de biodiversidad que puede contribuir a la sostenibilidad del agroecosistema, proporcionando servicios ecológicos tales como control biológico de plagas, reciclado de nutrientes, conservación de agua y suelo, etc. (Nicholls *et al.* 2000).

El papel de los agroecólogos es fomentar esas prácticas agrícolas que incrementan la abundancia y la diversidad de organismos benéficos presentes sobre el suelo o debajo de su superficie, y que por lo tanto ofrezcan importantes servicios ecológicos a los agroecosistemas.

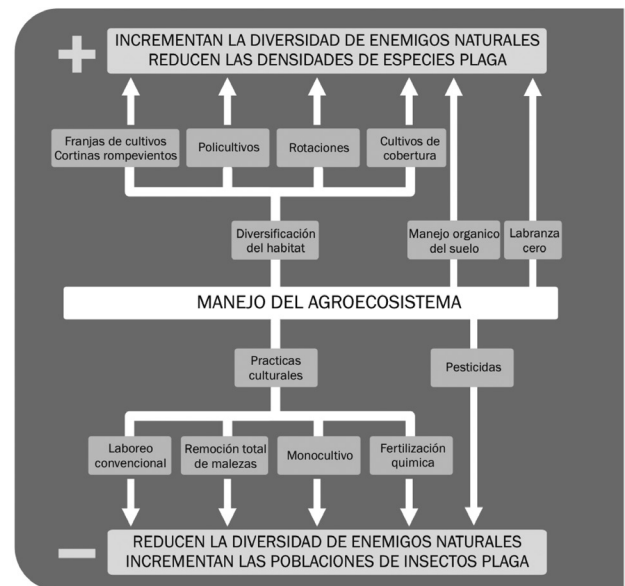


Figura 3. Efectos del manejo del agroecosistema y las prácticas culturales asociadas sobre la biodiversidad de enemigos naturales y la abundancia de insectos plagas.

Referencias

- Altieri MA, Letourneau DK. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*. 1: 405-430.
- Altieri MA. 1994. Biodiversity and pest management in agroecosystems. Haworth Press, New York.
- Altieri MA. 1995. *Agroecology: the science of sustainable agriculture*. Westview Press, Boulder.
- Altieri MA, Rosset P. 1996. **Agroecology and the conversion of large-scale conventional systems to sustainable management**. *Intern. J. Environmental Studies* 50: 165-185.
- Altieri MA. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Env.* 74: 19-31.
- Altieri MA. 2000. The ecological impacts of transgenic crops on agroecosystem health. *Ecosystem Health*. 6: 13-23.
- Altieri MA, Nicholls CI. 1999. Biodiversity, ecosystem function and insect pest management in agricultural systems. In: *Biodiversity in Agroecosystems* (Collins WW, Qualset CO, eds.). Boca Raton: CRC Press, 69-84 pp.
- Altieri MA, Nicholls CI. 2003. Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research* 72: 203.
- Altieri MA, Nicholls CI. 2004. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. 2nd ed. New York: Waworth Press.
- Andow DA, Hidaka, K. 1989. Experimental natural history of sustainable agriculture: syndromes of production. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 27: 447-462.
- Andow DA. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Ann. Rev. Entomol.* 36: 561-586.
- Bach CE. 1980. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology* 61: 1515-1530.
- Baliddawa CW. 1985. Plant species diversity and crop pest control: an analytical review. *Insect Sci. Appl.* 6: 479- 487.
- Barbosa P. 1998. *Conservation biological control*, San Diego, CA, US: Academic Press.
- Baudry J. 1984. Effects of landscape structure on biological communities: the case of heterogenous network landscapes. In: *Methodology in landscape ecological research and planning*. Vol I. (Brandt J, Agger, eds.). Denmark: Roskilde University Center, Roskilde, 55-65 pp.
- Brodbeck B, Stavisky J, Funderburk J, Andersen P, Olson S. 2001. Flower nitrogen status and populations of *Frankliniella occidentalis* feeding on *Lycopersicon esculentum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99(2): 165- 172.
- Dempster JP, Coaker TH. 1974. Diversification of crop ecosystems as a means of controlling pests. In: *Biology in pest and disease control* (Jones DP, Solomon ME, eds). New York: Wiley & Sons, 106-114 pp.
- Ewel JJ. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Amm. Rev. Ecol. Syst.* 17: 245-71.
- Ewel, J.J. 1999. Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use. *Agroforestry Systems*. 45: 1-21.
- Flaherty D. 1969. Ecosystem trophic complexity and the Willamette mite, *Eotetranychus willamettei* (Acarine: Tetranychidae) densities. *Ecology* 50: 911-916.
- Gliessman SR. 1999. *Agroecology: ecological processes in agriculture*. Michigan: Ann Arbor 24 Press.
- Guharay F, Monterrey J, Monterroso D, Staver C. 2000. *Manejo integrado de plagas en el cultivo de café*. CATIE. Managua, Nicaragua.
- Gurr GM, van Emden HF, Wratten SD. 1998. **Habitat manipulation and natural enemy efficiency: implications for the control of pests**. In: *Conservation biological control* (Barbosa P, ed). New York: Academic Press, 155-183 pp.
- Helenius J. 1998. Enhancement of predation through within-field diversification. In: *Enhancing biological control* (Pickett E, Bugg RL, eds.). Berkeley: University of California Press, 121-160 pp.
- Hilbeck A, Baumgartner M, Fried PM, Bigler F. 1998. Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology* 27: 460- 487.
- Kajimura T. 1995. Effect of organic rice farming on planthoppers: Reproduction of white backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae). *Res. Popul. Ecol.* 37: 219-224.
- Kahn ZR, Ampong-Nyarko K, Hassanali A, Kimani S. 1998. Intercropping increases parasitism of pests. *Nature* 388: 631-632.
- Kowalski R, Visser PE. 1979. Nitrogen in a crop-pest interaction: cereal aphids. In: *Nitrogen as an ecological parameter* (Lee JA, eds.). Oxford UK: Blackwell Scientific Pub., 67-74 pp.
- Lampkin N. 1990. *Organic Farming*. Farming Press Books.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GA. 2000. **Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture**. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Letourneau DK. 1988. Soil management for pest control: a critical appraisal of the concepts. In: *Global perspectives on agroecology and sustainable agricultural systems*. Sixth Int. Sci. Conference of IFOAM, Santa Cruz, CA, 581-587 pp.
- Letourneau DK, Drinkwater LE, Shennon C. 1996. Effects of soil management on crop nitrogen and insect

- damage in organic versus conventional tomato fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 57:174-187
- Levins R, Wilson M. 1979. Ecological theory and pest management. *Annual Review of Entomology* 25: 7-29.
- Lewis WJ, van Lenteren JC, Phatak SC, Tumlinson JH. 1997. A total system approach to sustainable pest management. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 94: 12243-12248.
- Luna JM. 1988. Influence of soil fertility practices on agricultural pests. In: *Global perspectives on agroecology and sustainable agricultural systems. Proc. Sixth. Int. Sci. Conference of IFOAM, Santa Cruz, CA*, 589-600 pp.
- Magdoff F, van Es H. 2000. *Building soils for better crops. SARE, Washington DC.*
- Marino PC, Landis DL. 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecol. Appl.* 6: 276-84.
- Marvier M. 2001. Ecology of transgenic crops. *American Scientist* 89: 160-167.
- Milne A. 1957. The natural control of on insect populations. *Canadian Entomologist Entomology* 89: 193-213.
- Miyashita K. 1963. Outbreaks and population fluctuations of insects, with special reference to agricultural insect pests in Japan. *Bull. National Sust. Agric. Sci. Ser. C* 15: 99-170.
- Morse JG, Bellows TS, Gaston LK. 1987. Residual toxicity of acaricides to three beneficial species on California citrus. *Journal of Experimental Entomology* 80: 953-960.
- NAS (National Academy of Sciences). 1972. *Genetic vulnerability of major crops. NAS, Washington, DC.*
- Nicholls CI, Parrella MP, Altieri MA. 2000. Reducing the abundance of leafhoppers and thrips in a northern California organic vineyard through maintenance of full season floral diversity with summer cover crops. *Agricultural and Forest Entomology* 2: 107-113
- Nicholls CI, Parrella MP, Altieri MA. 2001 The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape ecology* 16: 133-146.
- Oka IN, Pimentel D. 1976. Herbicide (2,4-D) increases insect and pathogen pests on corn. *Science* 143: 239-240.
- Phelan PL, Mason JF, Stinner BR. 1995. Soil fertility management and host preference by European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, on *Zea mays*: a comparison of organic and conventional chemical farming. *Agric. Ecosyst. and Env.* 56:1-8.
- Pimentel D, Perkins JH. 1980. Pest control: cultural and environmental aspects. AAAS Selected Symposium 43. Westview Press, Boulder.
- Pimentel D, Lehman H. 1993. *The pesticide question. New York: Chapman and Hall.*
- Pimentel D, Goodman N. 1978. Ecological basis for the management of insect populations, *Oikos* 30: 422-437.
- Price PW, Waldbauer GP. 1975. Ecological aspects of pest management. In: *Concepts of pest management (Metcall RL, Luckmann WH, eds.)*. New York: Johnwiley and Sons, 37-73 pp.
- Power, A. G. 1987. Plant community diversity, herbivore movement, and an insect transmitted disease of maize. *Ecology* 68: 1658-1669.
- Rabb RL, Stinner RE, van den Bosch R. 1976. Conservation and augmentation of natural enemies. In: *Theory and practice of biological control (Huffaker CB, Messenger P, eds.)*. New York: Academic Press.
- Reinjtjes C, Haverkort B, Waters-Bayer A. 1992. *Farming for the future. MacMillan, London.*
- Risch SJ, Andow D, Altieri MA. 1983. **Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions.** *Environmental Entomology* 12: 625-629.
- Risch SJ. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62: 1325-1340.
- Rissler J, Mellon M. 1996. *The ecological risks of engineered crops. Cambridge: MIT Press.*
- Rodriguez JG, Chen HH, Smith WT. 1957. Effects of sol insecticides on beans, soybeans, and cotton and resulting effects on mite nutrition. *J. Econ. Entomol.* 50: 587-593.
- Root RB. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecol. Monogr.* 43: 94-125
- Russell EP. 1989. Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatoryinsects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18: 590-599.
- Scriber JM. 1984. Nitrogen nutrition of plants and insect invasion. In: *Nitrogen in crop production. (Hauck RD, ed.)*. Madison, WI: American Society of Agronomy, 176-228 pp.
- Settle W, Ariawan H, Tri Astuti E, Cahyana W, Hakim AL, Hindayana D, Lestari AS, Pajarningsih. 1996. **Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey.** *Ecology*, 77 (7): 1975-1988.
- Soule D, Piper JK. 1992. *Farming in nature's image. Washington DC: Island Press.*
- Southwood TRE, Way MJ. 1970. Ecological background to pest management. In: *Concepts of pest management (Rabb RL, Guthrie FE, eds.)*. North Carolina State University, Raleigh, NC.
- Staver C, Guharay F, Monterroso D, Muschler RG. 2001 **Designing pest- suppressive multistrata peren-**

- nial crop systems: shade grown coffee in Central America. *Agroforestry Systems* 53(2): 151-170.
- Thies C, Tschardt T. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- Thomas MB, Wratten SD, Sotherton NW. 1992. Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *J. Appl. Ecol.* 29: 524- 531.
- van Driesche RG, Bellows Jr. TS. 1996. *Biological Control*. New York: Chapman and Hall.
- Vandermeer J. 1995 The ecological basis of alternative agriculture. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26: 210-224.
- van Emden HF, Williams GF. 1974. Insect stability and diversity in agroecosystems. *Annual Review Entomology* 19: 455-75.
- van Emden HF. 1966. Studies on the relations of insect and host plant. III. A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on brussels sprout plants supplied with different rates of nitrogen and potassium. *Entomological Experiments Applied* 9: 444-460.
- Wolfe M. 2000. Crop strength through diversity. *Nature*. 406: 681-682.
- Zhu Y, Fen H, Wang Y, Li Y, Chen J, Hu L, Mundt CC. 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*. 406: 718-772.