

COMPLEJIDAD ECOLÓGICA Y EL CONTROL DE PLAGAS EN UN CAFETAL ORGÁNICO: DEVELANDO UN SERVICIO ECOSISTÉMICO AUTÓNOMO¹

Ivette Perfecto¹, John Vandermeer^{1,2}, Stacy M. Philpott³

¹School of Natural Resources and Environment, University of Michigan, Ann Arbor, MI 48109; ²Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Michigan, Ann Arbor, MI 48109; ³Department of Environmental Science, University of Toledo, Toledo, OH. E-mail: perfecto@umich.edu

Resumen

Los que practican la agricultura orgánica o la agricultura tradicional perciben que la biodiversidad que se encuentra en sus fincas ofrece servicios ecosistémicos que contribuyen a la estabilidad, productividad y sostenibilidad de sus sistemas. Sin embargo, por su complejidad, las interacciones ecológicas en sistemas muy diversos son muy difíciles de discernir empíricamente, en especial cuando están embebidas en redes complejas. La ciencia de la complejidad nos ofrece una nueva plataforma para discernir esas interacciones ecológicas complejas y sus consecuencias para los sistemas agroecológicos. Estudios recientes que incorporan elementos de estructura de redes complejas, no-linearidades, estocasticidad y, en particular, una dimensión espacial, revelan sistemas ecológicos que persisten y que generan servicios ecosistémicos como resultado de las interacciones ecológicas. En este artículo, describimos nuestras investigaciones teóricas y empíricas de una red compleja de interacciones que tiene un efecto en por lo menos tres plagas de café, la broca, la escama verde (cochinilla o quereza) y la roya.

Palabras claves: Control biológico, agroecología, sistemas tradicionales, *Azteca instabilis*, especie clave, café de sombra, complejidad ecológica, dimensión espacial

Summary

Ecological Complexity and Pest Control in Organic Coffee Production: Uncovering an Autonomous Ecosystem Service

Those who practice organic or traditional agriculture have the sense that the biodiversity within their farms offers ecosystem services that contribute to the stability, productivity and sustainability of their systems. However, due to their complexity, ecological interactions are very difficult to tease out empirically, especially when these interactions are embedded in complex networks. The science of complexity offers a new platform to help us tease out those complex interactions and their consequences for agroecosystems. Recent studies that incorporate complex networks, non-linearities, stochasticity and, in particular, an added spatial dimension, reveal persistent ecological systems that generate ecosystem services as a result of ecological interactions. Here we describe our theoretical and empirical research of a complex interaction network that has an effect on at least four coffee pests, the coffee berry borer, the green coffee scale, the coffee rust and the coffee leafminer.

Keywords: Biological control, agroecology, traditional systems, *Azteca instabilis*, keystone species, shaded coffee, ecological complexity, spatial dimension

Introducción

Los proponentes de la agroecología y la agricultura sostenible promueven la idea de que la naturaleza, en particular

la biodiversidad, contribuye a mantener el sistema en equilibrio. Tanto los campesinos indígenas en América Latina como los pequeños agricultores orgánicos en los Estados Unidos y Europa tienen el sentido de que la diversidad en sus fincas provee servicios ecosistémicos que contribuyen a la estabilidad, productividad y sostenibilidad de sus fincas. Pero frecuentemente, los proponentes de la agricultura industrial califican esta visión de anti-científica, romántica e

¹ Este artículo está adaptado del artículo publicado por los autores: Vandermeer J, Perfecto I, Philpott SM. 2010. Ecological complexity and pest control in organic coffee production: Uncovering an autonomous ecosystem service. *Bioscience*.

ingenua y en algunos casos, acusan a los promotores de la agroecología y la agricultura orgánica de amenazar contra el progreso tecnológico que, según ellos, es la única esperanza de poder alimentar la creciente población del mundo. La finca, según ellos, no es un ambiente que debe ser cuidado por ambientalistas y agricultores románticos, sino un campo de batalla, repleto de enemigos (las plagas), a los cuales hay que aniquilar con los armamentos más sofisticados que tengamos a nuestro alcance (o sea, plaguicidas) (Russell 2001). En los años de la post guerra, la solución tipo “bala mágica” se convirtió en el *sine qua non* de la agricultura industrial. Aunque hoy día las estrategias de la agricultura industrial son un poco más sofisticadas (agricultura de precisión, transgénicos, nanotecnologías), las soluciones rápidas basadas en alta tecnología y capital, siguen siendo el enfoque de los programas de investigación en los centros de investigación agrícola. Los que cuestionamos este enfoque de *technological fixes* somos catalogados de “agricultores intelectuales” con agendas ideológicas y sin preocupación por el bienestar de los productores ni por la gente que no tiene suficiente alimento para comer (Evans *et al.* 2002, Hendrix 2007), o como ambientalistas ingenuos que no nos percatamos de la devastación que pueden causar las plagas, ni de la necesidad de emplear plaguicidas para combatirlos. Pero a pesar de las críticas, muchos pequeños agricultores insisten en la idea de que la biodiversidad provee servicios ecosistémicos, y que para poder tomar ventaja de estos servicios hace falta conservar la biodiversidad dentro y en los alrededores de los sistemas agrícolas. De hecho, esta idea se ha ido consolidando entre agroecólogos y agricultores que practican la agricultura ecológica (Altieri y Nicholls 2004). Poco a poco se ha ido acumulando evidencia empírica y teórica que apoya la idea de que la biodiversidad contribuye al control de plagas (Andow 1991, Marc y Cannard 1997, Altieri 1999, Wilby y Thomas 2002, Benton *et al.* 2003, Cardinale *et al.* 2003, Gurr *et al.* 2003, Bianchi *et al.* 2006), aunque la idea de que la biodiversidad siempre contribuye al funcionamiento de los ecosistemas es todavía ampliamente debatida entre ecólogos (Huston y McBride 2002, Lambers *et al.* 2004, Fitter *et al.* 2005, Thompson *et al.* 2005, Cardinale *et al.* 2006).

En este artículo presentamos los resultados de más de una década de estudios científicos ecológicos en una finca orgánica de café en la región del Soconusco del estado de Chiapas en México. El estudio de la dinámica ecológica de un grupo de especies de artrópodos asociados con plagas de café corroboran la idea de que la biodiversidad contribuye a la reducción de plagas de café (Vandermeer *et al.* 2010). Mediante una combinación de censos en el campo, experimentos en el campo y en el laboratorio, y varios tipos de modelación, hemos descubierto un sistema ecológico complejo cuyas interacciones regulan varias plagas potenciales de café. A esta auto-regulación (o control endógeno) lo llamamos “control autónomo de plagas” ya que el control emerge de las interacciones internas del sistema, sin manipulación externa. El sistema consiste de, por lo menos, trece

componentes (artrópodos y hongos), seis procesos ecológicos (competencia, depredación, parasitismo, hiperparasitismo, mutualismo, enfermedad), muchas no linealidades sutiles pero definitivas, y una dinámica especial. Nuestra conclusión es que este sistema complejo crea una especie de amortiguamiento contra brotes extremos de plagas y enfermedades, contribuyendo de esta forma a la productividad y sostenibilidad del cafetal. La forma en que opera este sistema no es ni obvia ni evidente a simple vista. Por el contrario, incorpora varias conexiones dinámicas muy complicadas que a veces resultan en un comportamiento sorpresivo. Sin embargo, parece promover la regulación de plagas mediante procesos endógenos al sistema.

Este ejemplo nos permite concluir que la percepción de muchos campesinos tradicionales sobre el funcionamiento de la biodiversidad en sus cafetales no debe ser catalogada ciegamente de romanticismo anticientífico, sino, por el contrario, parece ser que esta idea tiene un fundamento científico sólido, aunque de difícil detección.

Las plagas potenciales: roya, broca, escama verde, y minador

La primera plaga que nos concierne es la roya del café (*Hemileia vastatrix*). Su historia parece haber sido sacada de un cuento de horror (McCook 2006). Cuando los europeos ocuparon Sri Lanka, en aquel entonces llamada Ceylon, establecieron grandes plantaciones de café para exportar a Europa. Primero los holandeses y luego los ingleses generaron grandes riquezas de la producción de café en Sri Lanka. Tal era la ganancia del café que rápidamente evolucionó un modelo económico totalmente dependiente en la exportación de este rublo. Pero esta fuente de oro verde no habría de durar por siempre, y en 1869 la cosecha de café fue devastada por una enfermedad que se extendió rápidamente por toda la producción de la colonia y el resto de Asia del sur; esta enfermedad fue la roya del café (Fig. 1) (McCook 2006). Tan devastador fue el efecto de la roya en Sri Lanka que en tan solo pocos años la producción de café fue abandonada en toda la isla. Es por eso que hoy bebemos té de Sri Lanka y no café.



Figura 1. Hojas de café infectadas con roya.

La segunda parte del cuento de la roya de café se desarrolla en el continente americano. Dado que su efecto fue tan devastador en Sri Lanka (y luego en Java, Sumatra e India), los europeos tuvieron especial cuidado de no introducir la roya cuando introdujeron el café a Las Américas (Fulton 1984). Aunque por muchos años la producción de café en el continente estuvo libre de roya, el pánico cundió entre los productores cuando se detectó por primera vez en Brasil en 1970, y poco después en Centro América y el Caribe. Pronto se establecieron métodos fitosanitarios para el control de la roya, y se desarrollaron variedades resistentes. Algunos de los métodos de control recomendados tenían muy pocos fundamentos científicos, como por ejemplo, la reducción de los niveles de sombra. Sin embargo el tiempo demostró que en América el efecto de la enfermedad no sería tan devastador como en Asia. Aún en plantaciones muy remotas y aisladas, donde no se introdujeron las nuevas variedades resistentes y donde el cultivo de café se mantuvo con altos niveles de sombra, la enfermedad no destruyó la cosecha. ¿Por qué la roya ha persistido en América, sin adquirir las proporciones devastadoras que caracterizaron el periodo post introducción en Asia (Avelino *et. al.* 2004)? A esta pregunta regresaremos mas tarde.

La segunda plaga potencial, la broca (*Hypothenemus hampei*), es de más reciente introducción. La broca del café es un pequeño escarabajo curculiónido especialista en café y originario de África. Las hembras excavan un hueco en el fruto y dañan la semilla (Fig. 2) causando pérdidas económicas en todas las regiones donde se produce café (Damon 2000). Sin embargo, aunque este insecto tiene el potencial de causar grandes pérdidas económicas, no siempre es así. Además de las prácticas culturales que ayudan a controlar esta plaga, se han reportados varios enemigos naturales de la broca, incluyendo un thrip, parasitoides y varias especies de hormigas (Vega *et al.* 2009). En la finca que hemos estado estudiando por varios años, este insecto esta distribuido por toda la plantación.



Figura 2. Fruto de café con daño y con un adulto de la broca (*Hypothenemus hampei*).

La tercera plaga potencial es más bien una plaga esporádica que surge como plaga solamente bajo ciertas condiciones. La escama verde del café (*Coccus viridis*), o cochinilla, o queresá (Fig. 3), es muy común en plantas ornamentales y en cítricos, además de café (Bess 1958). Esta plaga tiene una amplia distribución geográfica, y en ocasiones puede causar pérdidas económicas en café (Young 1982). En la finca que estudiamos la escama verde alcanza grandes densidades solamente cuando está asociada con las hormigas (Vandermeer y Perfecto 2006).



Figura 3. Planta de café infectada con la escama verde (*Coccus viridis*).

La cuarta y última plaga que consideraremos en este artículo es el minador de la hoja del café (*Leucoptera coffeella*) (Fig. 4). Este lepidóptero, más que una plaga generalizada, está asociada a ciertas prácticas de manejo como la eliminación de la sombra (Lomeli-Flores *et al.* 2009) y la aplicación de plaguicidas (Fragoso *et al.* 2002). En la finca que hemos estado estudiando el daño de este lepidóptero ha ido en aumento, aunque todavía está en muy baja densidad.



Figura 4. Daño ocasionado por el minador de la hoja de café (*Leucoptera coffeella*).

Estas cuatro "plagas" tienen el potencial de causar daños devastadores a la producción de café, como pasó en Sri Lanka con la roya. Sin embargo, eso no ha pasado. Algo sobre la ecología del sistema evita que estas plagas potenciales se conviertan en plagas devastadoras. Nuestras investigaciones en los últimos 13 años nos llevan a formular la hipótesis que una red ecológica compleja resulta en el control parcial de estas plagas. En otras palabras, de estas interacciones emerge un servicio ecosistémico al que llamamos control de plaga "autónomo" o "endógeno."

La dinámica especial

La hormiga *Azteca instabilis* (Fig. 5), tiene una amplia distribución geográfica en el trópico americano. A diferencia de las especies que se asocian con los árboles de *Cecropia*, esta especie no se especializa en ninguna especie de árbol en particular. Por el contrario, parece ser capaz de anidar en casi cualquier árbol que tenga una pequeña cavidad, incluyendo, arbustos de café. En ocasiones, cuando la colonia crece mucho y la cavidad del árbol no es tan grande, *Azteca* construye un nido de cartón a medida de ampliación de su nido.



Figura 5. Obreras de *Azteca instabilis* en el tronco de una planta de café.

Para estudiar la distribución especial de *Azteca* en cafetales con sombra, establecimos una parcela de 45 hectáreas en una finca orgánica de café en la región del Soconusco del estado de Chiapas, México. En esta parcela, identificamos y mapeamos todos los árboles de sombra (mayores de 10 cm de circunferencia) y determinamos visualmente si el árbol tenía o no un nido de *Azteca*. La distribución especial de los nidos de *Azteca* en esta parcela resultó ser agrupada (Fig. 6a), a pesar de que los árboles de sombra tienen una distribución uniforme como consecuencia de ser sembrados (Fig. 6b).

En otro artículo (Vandermeer *et al.* 2008) hemos argumentado que la distribución agrupada de *Azteca* es auto-organizada y emerge de las interacciones ecológicas, o sea factores endógenos al sistema, y no de factores exógenos (como condiciones edáficas, o la distribución de los árboles donde *Azteca* puede anidar).

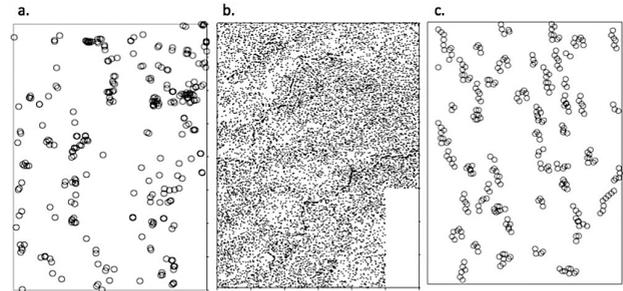


Figura 6. Mapa de la distribución espacial de los árboles de sombra y de *Azteca instabilis* en una parcela de 45 hectáreas en un cafetal orgánico en Chiapas, México; a: distribución espacial de nidos de *Azteca instabilis*; b: distribución espacial de todos los árboles de sombra con circunferencia de más de 10 centímetros en circunferencia; c: distribución hipotética con una tendencia central (simulando una distribución al azar).

La existencia de un patrón auto-organizado está fuertemente apoyada por la distribución de los tamaños de las agrupaciones de nidos, la cual es una distribución de poder, en lugar de tener una tendencia central (Fig. 6c). Pascual y Guichard (2005) han argumentado que la función de poder es una buena evidencia de auto-organización. De ser así, cabe preguntarse cuáles son las interacciones que producen estas agrupaciones. Varios estudios teóricos han demostrado que cuando una fuerza específica que causa expansión local se acopla con un efecto negativo denso-dependiente, se puede esperar el tipo de distribución agrupada que documentamos para *Azteca* (Alonso *et al.* 2002, Pascual *et al.* 2002). Este resultado dinámico refleja la perspicacia de Alan Turing (1952), quien demostró que en un medio homogéneo, la reacción química de un activador y un represor que se difunden a diferentes tasas, pueden generar patrones muy definidos. Varios modelos ecológicos tienen resultados similares (Alonso *et al.* 2002, Pascual *et al.* 2002). Siguiendo esta tradición, construimos un modelo de autómatas celulares para describir la formación de las agrupaciones de *Azteca*. Comenzamos asumiendo un espacio abstracto homogéneo dividido en forma de cuadrícula con celdas que podrían o no ser ocupadas por nidos de *Azteca* de acuerdo con reglas muy sencillas. Primero, cada celda que no tiene un nido de *Azteca*, recibe un nido con una probabilidad basada en la ocupación de las 8 celdas que la rodean (el vecindario de Moore). Esta regla refleja el hecho que esta especie es propensa a la expansión mediante "budding" (establecimiento de un nuevo nido a partir de uno existente). Segundo, cada celda que tiene un nido, pierde este nido con una probabilidad basada en la ocupación de las 8

celdas que la rodean. Esta regla asume la existencia de un antagonista (o enemigo natural) que tiene una relación denso-dependiente. En resumen, construimos una abstracción que imita la expansión local de los nidos de *Azteca* y le añadimos una fuerza que causa la desaparición de nidos basado en su abundancia local. Este modelo frecuentemente genera una distribución espacial donde los tamaños de las agrupaciones de nidos siguen una relación de poder (Vandermeer *et al.* 2008).

El modelo refleja la realidad de la expansión de los nidos de *Azteca* mediante el "budding," o sea, cuando una de las reinas sale de un nido con un grupo de obreras y establece otra colonia en un árbol vecino al nido original. Evidentemente este es el componente de expansión de la auto-organización del sistema. Sin embargo, si éste es el único proceso, el resultado inevitable será la eventual ocupación de todos los árboles de sombra con nidos de *Azteca*. Obviamente esto no es lo único que sucede ya que menos del cuatro por ciento de los árboles en la parcela tenían nidos de *Azteca* cuando se comenzó el estudio (de aproximadamente 11,000 árboles, unos 400 tenían nidos). Esto significa que debe haber algún factor (similar el "represor" de Turing) que está controlando los nidos de *Azteca* y según nuestro modelo, este factor debe de ser denso-dependiente. Una de las fuerzas negativas claves que opera en nuestro sistema es una mosca parasítica en la familia Phoridae y el género *Pseudacteon*, que ataca a *Azteca*. Este fórido pone un huevo en la base de la cabeza de las obreras de *Azteca*. Cuando la larva emerge, se introduce en la cabeza de la hormiga y se alimenta del contenido encefálico del insecto hasta pupar. Cuando la mosca adulta esta lista para emerger, la cabeza de la hormiga se desprende de su cuerpo y la mosca adulta emerge de la capsula cefálica de la hormiga, ganándose el nombre mosca decapitadora (Philpott *et al.* 2009). Mediante censos extensivos en toda la parcela hemos determinado que los fóridos atacan a las *Azteca* en una forma denso-dependiente. O sea, mientras mayor es la agrupación de nidos de *Azteca*, mayor es el ataque de los fóridos (Vandermeer *et al.* 2008, Philpott *et al.* 2009). Este es precisamente el tipo de proceso que se espera genere un patrón auto-organizado. Por un lado tenemos la expansión de los nidos de *Azteca* formando agrupaciones cada vez más grandes (con más nidos), y por otro tenemos un antagonista (el fórido) que ataca más las colonias de *Azteca* que están en agrupaciones con altas densidades de nidos.

La escama verde

Una consecuencia de esta dinámica espacial es un patrón espacial específico, como mencionamos anteriormente (Fig. 6a). Interesantemente, este patrón parece ser un requisito para el mantenimiento de uno de los enemigos naturales más importantes de una de las plagas potenciales de café, la escama verde. El cocciné-

lido, *Azya orbiger*a (Fig. 7a, b), es un depredador importante de esta plaga y potencialmente, una de las razones que este insecto rara vez alcanza el nivel de daño económico. Los adultos de *A. orbiger*a vuelan por la finca comiendo las escamas que puedan encontrar. Mediante estudios con olfactómetros hemos descubierto que los adultos de *A. orbiger*a pueden detectar hojas de café con escamas, ya sea porque detectan algunas feromonas que liberan las escamas o los compuestos volátiles que liberan las hojas de café cuando están atacadas por escamas (Vandermeer *et al.* 2010). Los coccinélicos también pueden detectar las feromonas de las hormigas y posiblemente usan estas para encontrar sitios para ovipositar (Hsieh, datos no publicados). Las larvas del coccinélico son severamente atacadas por varios parasitoides (al menos dos Eulophidae y un Encirtidae). Las tasas de parasitización de la larva son tan altas que se puede concluir que este depredador no puede sobrevivir en los cafetales. Sin embargo, es bastante común y parece ser el principal regulador de las poblaciones de la escama verde. ¿Cómo es esto posible?

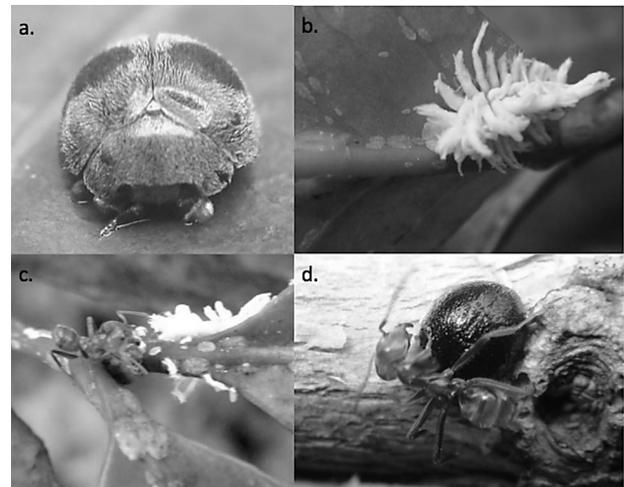


Figura 7. Fotografías de *Azya orbiger*; a: adulto; b: larva comiendo escamas (nótese los filamentos de cera que protegen a la larva de las hormigas); c: *Azteca instabilis* tratando fallidamente de matar una larva de *A. orbiger*a; d: *A. instabilis* atacando un adulto *A. orbiger*a.

Esta paradoja se resuelve cuando examinamos las consecuencias del patrón espacial de *A. instabilis* sobre el coccinélico. Recordemos que el patrón se caracteriza por agrupaciones de nidos de *Azteca* (Fig. 6a). *Azteca* forma una relación mutualista con la escama verde, típica de las relaciones entre hormigas y hemípteros. *Azteca* se alimenta de la solución azucarada producida por la escama y a cambio, le ofrece protección contra sus enemigos naturales, parasitoides y depredadores, especialmente los adultos de *Azya*. Pero la larva de *Azya* produce unos largos filamentos de cera que la protegen contra las hormigas (Fig. 7b). De esta manera, las larvas de *Azya* pueden estar en sitios con grandes concentraciones de escamas (por la protección contra las hormigas) sin que las *Azte-*

cas puedan matarlas (Fig. 7c). No solamente esto, sino que las hormigas, al proteger las escamas contra parasitoides, también espantan los parasitoides de las larvas de *Azya* (Liere y Perfecto, 2008). O sea que en los parches con *Azteca*, las larvas de *Azya* encuentran hábitats de alta calidad, con mucho alimento (altas concentraciones de escamas) y un refugio contra sus parasitoides. Pero los adultos de *Azya* son atacados ferozmente por las hormigas (Fig. 7d). Irónicamente, los parches de *Azteca* se convierten en suplidores de adultos de *Azya*, los cuales se dispersan por el resto del cafetal, donde no hay *Azteca* (más del 95% de la finca), y controlan la escama verde. El patrón espacial emergente proporciona espacios con *Azteca*, donde las larvas de *Azya* pueden sobrevivir pero los adultos no (3-5% de la plantación), y espacios sin *Azteca*, donde las larvas son atacadas por parasitoides, pero los adultos sobreviven comiendo las escamas dispersas por la plantación (97-95% de la finca). En otras palabras, la distribución espacial de *Azteca* permite que *Azya orbiger*a controle la escama verde en la mayor parte del cafetal. Pero para que este coccinélido persista en la plantación, es necesario el patrón espacial de *Azteca instabilis*.

Reconsiderando la dinámica espacial

Sin lugar a duda, las agrupaciones de *Azteca* crean las condiciones que le permiten al coccinélido persistir en el cafetal. Pero lo que causa el patrón, no es del todo obvio. Anteriormente especulamos que el fórido podría ser el antagonista responsable del patrón observado. Sin embargo, otros factores que actúan de forma denso dependiente también podrían estar causando el patrón o, por lo menos, contribuyendo a su formación. En particular, cualquier enemigo natural de las escamas, las cuales son mutualistas con las hormigas, podría ser el agente represor. *Lecanicillium lecanii*, el hongo de halo blanco (Fig. 8), podría ser dicho agente represor. Esta enfermedad que ataca a la escama verde se encuentra esporádicamente por todo el cafetal pero solo alcanza niveles epizooticos cuando las escamas están en asociación con *Azteca*, o sea, en los parches con *Azteca*. Por su efecto denso dependiente, *Lecanicillium* también podría ser el agente represor que contribuye a la formación del patrón espacial de *Azteca* (Jackson *et al.* 2009).

Enfatizamos que el efecto del hongo en *Azteca* es indirecto, ya que es a través de su efecto en la escama verde, de la cual la hormiga adquiere la mayor parte de su energía. Pero si argumentamos esto para el hongo, también tenemos que aceptar otros posibles factores que, de igual manera, afectan las escamas verdes de forma denso dependiente, en particular el coccinélido, *Azya*. Irónicamente, si es cierto que *Azya* está implicado en la formación del patrón espacial de *Azteca*, este sería un ejemplo de una situación donde un organismo es responsable por la formación de un patrón espacial el cual es necesario para su sobrevivencia.



Figura 8. La escama verde (*Coccus viridis*) infectada con el hongo *Lecanicillium lecanii*.

La roya

Regresando al tema que motivó el estudio de este sistema, recordamos que la roya tuvo un enorme impacto en la historia, no solo de la industria del café, sino también del imperialismo europeo, ya que tanto el imperio holandés como el británico fueron apoyados por el cultivo del café en Asia, hasta que éste fue devastado por la roya. La roya causó el colapso total del cultivo de café en Ceylon (ahora Sri Lanka), Java, Sumatra, y en partes de India. Dada esta historia, no es sorprendente que la roya sea fuente de gran preocupación para todos los productores de café, aún hoy día.

Desde nuestra perspectiva la pregunta interesante es, ¿por qué la roya no tuvo el mismo efecto devastador en Las Américas? Nuestros estudios sugieren que el sistema complejo de *Azteca* es, al menos parcialmente, responsable y el vínculo crítico parece ser el hongo *Lecanicillium*. Resulta que *Lecanicillium lecanii*, el hongo que ataca la escama verde y que alcanza niveles epizooticos solo cuando la escama está asociada con hormigas, es un antagonista de la roya (Avelino *et al.* 2004) (Fig. 9). La evidencia hasta el momento sugiere que esta interacción tiene un componente espacial asociado a la distribución de *Azteca*. Las esporas de *Lecanicillium* permanecen en el suelo en los sitios donde la enfermedad alcanza niveles epizooticos, o sea, en los parches de *Azteca*. Desde estos *locis* las esporas se dispersan localmente y atacan la roya (Vandermeer *et al.* 2009). Tenemos evidencia que muestra una relación positiva entre la distancia de un evento epizootico previo y la incidencia de roya en cafetos (Vandermeer *et al.* 2009). Los cafetos más cerca del centro del epizootico de *Lecanicillium* tienen menor incidencia de roya que los que están más lejos. También, a nivel de la parcela de 45 hectáreas, hay una relación negativa significativa, aunque tenue, entre las agrupaciones de *Azteca* y la incidencia de roya.

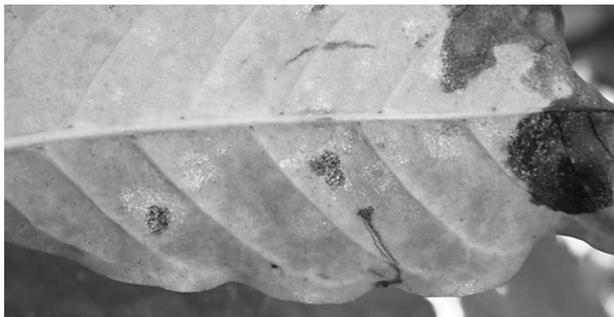


Figura 9. El hongo *Lecanicillium lecanii* atacando a la roya que se está desarrollando en una hoja de café.

Facilitación de *Azteca* por otras hormigas

El proceso de formación de agrupaciones de nidos de *Azteca* se genera a partir de dos fuerzas generales. Primero, las colonias de *Azteca* tienen la tendencia de dividirse y establecer nuevos nidos en árboles de sombra cercanos al nido original. Y segundo, una fuerza negativa, o sea algún enemigo natural de la hormiga o de sus escamas mutualistas, actúa de forma densodependiente contra los nidos que están en agrupaciones grandes. Esta fuerza negativa puede estar causada por los fíridos que atacan a las *Aztecas* y reducen su efectividad de forrajeo (Philpott *et al.* 2009), las larvas de coccinélidos que se comen las escamas (Liere y Perfecto 2008), o el hongo *Lecanicillium lecanii*, que causa episodios epizooticos eliminando completamente las escamas a nivel local (Jackson *et al.* 2009). Sea cual sea la causa, cuando esto sucede, la *Azteca* se ve forzada a mover su nido a otro lugar que tenga suficiente escamas para establecer una nueva colonia de escamas que puedan suplir suficiente energía a la colonia. Si la hormiga se mueve a un área que no tiene una colonia establecida de escamas, tendrá que depender de otra fuente de carbohidratos hasta que se desarrolle una colonia de escamas lo suficientemente grande para mantener la colonia de *Azteca* (o sea de miles de escamas). Este proceso puede ser demasiado lento para poder mantener la colonia de *Azteca*. Este dilema se soluciona cuando examinamos lo que pasa con las otras especies de hormigas en el cafetal. Existen por lo menos cinco especies de hormigas que también cuidan escamas en los cafetos, pero que no parecen ofrecerles el grado de protección que les ofrece *Azteca* y por lo tanto, las colonias de escamas donde están estas otras hormigas, tienden a ser pequeñas, de unos 50 a 100 individuos. Recordamos que cuando las escamas no están bajo la protección de las hormigas, son atacadas por depredadores (principalmente el adulto de *Azya*) y parasitoides, y es muy raro encontrarlas en los cafetos sin hormigas. Una de las "otras especies de hormigas" que atienden escamas en los cafetos es *Pheidole synanthropica*. Esta especie anida en el suelo pero forrajea en los cafetos y frecuentemente se encuentra

cuidando concentraciones de escamas entre 50 y 100 individuos. Nuestros estudios sobre las interacciones entre esta especie y *Azteca* sugieren que *P. synanthropica* actúa como un facilitador de *Azteca*, manteniendo pequeñas concentraciones de escamas que pueden ser acaparadas por *Azteca* cuando ésta buscando nuevos sitios para anidar.

Dada la importancia potencial de esta especie en la formación del patrón espacial de *Azteca*, es útil considerar sus efectos en otros componentes del sistema. En particular, el hecho de que esta especie puede forrajear en el suelo y en las plantas, puede darle una ventaja competitiva sobre otras especies que son completamente arbóreas. Cuando *P. synanthropica* se encuentra forrajear en un cafeto, rara vez se observan otras especies de hormigas arbóreas. En particular, parecen haber unas cinco a diez especies de hormigas arbóreas que anidan en las ramitas del café, las cuales se ven afectadas por la presencia de *Azteca* y *P. synanthropica*. Estas ramiteras (hormigas arbóreas que anidan en ramitas) frecuentemente se encuentran en cafetos que no tienen *Azteca* ni *P. synanthropica*, aunque el efecto negativo de *Azteca* es mayor que el de *P. synanthropica*. Más importante aún podría ser la presión competitiva de otra especie muy pequeña que anida en el suelo y que tiene una alta densidad de nidos en los cafetales, *Pheidole protensa*. Esta especie no forrajea en los cafetos y, por lo tanto, no puede cuidar escamas. Sin embargo, esta especie puede afectar la formación del patrón espacial de *Azteca* mediante interacciones indirectas a través de su efecto en la distribución de *P. synanthropica*. O sea, en áreas que tienen una alta densidad de *P. protensa*, *P. synanthropica* no puede co-existir (al menos no en altas densidades). Si *P. synanthropica* realmente facilita a *Azteca* proveyéndole de concentraciones locales de escamas, el efecto negativo de *P. protensa* en *P. synanthropica* puede resultar en un efecto negativo indirecto en *Azteca*. Estas interacciones vinculan, de una forma sutil, a la comunidad de hormigas que anidan en el suelo con la formación del patrón espacial de *Azteca instabilis*. Aunque todavía no conocemos los detalles de estas interacciones, este podría ser un ejemplo de cómo pequeñas interacciones ecológicas, podrían tener grandes consecuencias ecológicas (ej. McCann *et al.*, 1998, Vandermeer y Pascual, 2006).

Azteca y otras hormigas depredadoras de broca y otros herbívoros en café

Cuando pensamos en la relación mutualista entre *Azteca* y la escama verde, tendemos a pensar en el efecto negativo indirecto que tiene *Azteca* en el café. Esto es lo que lleva a algunos caficultores de la zona a reclamar que la solución al problema de la escama verde es la eliminación de la *Azteca*. Sin embargo, como vimos anteriormente, los parches con *Azteca* son responsables por la sobrevivencia y permanencia del coccinélido *Azya*

orbiger, el cual es el principal depredador de la escama verde en las áreas donde no hay *Azteca* (i.e. la mayor parte del cafetal). Si eliminamos la *Azteca* estaremos eliminando el principal control biológico de la escama verde e, irónicamente, podríamos generar un brote de esta plaga. Más importante aún es el efecto que tiene *Azteca* en la broca del café. Como mencionamos anteriormente, la broca es una importante plaga de café en todo el mundo donde se produce este cultivo. Nuestros estudios demuestran que *Azteca* también tiene un efecto negativo en la broca (Perfecto y Vandermeer 2006). Colocando broca en cafetos, tomamos nota en el tiempo que se tardan las hormigas en encontrar la broca y llevarla a su nido, en relación a la actividad de la hormiga en los cafetos. En los cafetos con mayor actividad de *Azteca*, las brocas eran removidas rápidamente, mientras que en los cafetos con muy poca actividad de *Azteca* o sin *Azteca*, las brocas tenían suficiente tiempo de penetrar en el fruto y quedar fuera del alcance de las hormigas u otros depredadores. También encontramos una relación negativa significativa entre el número de escamas verdes en un cafeto y el porcentaje de frutos brocados (Perfecto y Vandermeer 2006). Esto hace sentido ya que un alto nivel de escamas verdes es una indicación de una mayor actividad de las *Aztec*as.

Como mencionamos anteriormente, *Azteca* no es la única hormiga que se encuentra en los cafetos. En los cafetales del sur de México existe una gran diversidad de hormigas, algunas exclusivamente arbóreas, otras exclusivamente epígeas, y otras con hábitos mixtos. Durante una década de trabajo en una finca orgánica con sombra en el Soconusco de México hemos encontrado aproximadamente unas 80 especies de hormigas. Hasta ahora conocemos muy poco sobre la historia natural de estas especies, pero recientemente hemos comenzado estudios sobre la comunidad de hormigas y sus interacciones y estamos comenzando a entender el papel que juegan algunas de estas especies como depredadoras de herbívoros (Philpott y Armbrrecht 2006), así como las interacciones de competencia entre las hormigas epígeas, las arbóreas y entre estos dos grupos. Por ejemplo, una de las especies arbóreas dominantes en los cafetos es *Pseudomyrmex simplex*. Esta es una de como diez especies de hormigas comunes que anidan en las ramas secas del café, las ramiteras. Esta especie (así como otras ramiteras) depreda insectos, inclusive la escama verde, la broca y el minador de la hoja (De la Mora *et al.* 2008, Larsen y Philpott 2010). Pero cuando un cafeto está ocupado por *Azteca instabilis* o por *P. synanthropica* las ramiteras son raras, presumiblemente por la presión de competencia de estas otras especies. *P. synanthropica* y otras especies similares (a las que llamamos el "grupo *P. synanthropica*") tienden a dominar parches grandes de modo que las relaciones entre estas especies, las ramiteras y *Azteca* se puede resumir de la siguiente manera: 1) *Azteca* tiene un fuerte mutualismo con las escamas y

es dominante dondequiera que ocurre, pero solo ocupa el 3-5% del cafetal; 2) las hormigas que anidan en el suelo y forrajean en los cafetos (el grupo *P. synanthropica*), facilitan la formación del patrón espacial de *Azteca*, cuidan pequeños grupos de escamas y depredan pequeños artrópodos mientras forrajean en los cafetos; 3) las hormigas que anidan y forrajean en el suelo (el grupo *Pheidole protensa*) compiten fuertemente por sitios para anidar entre ellas mismas y contra el grupo de *P. synanthropica*; 4) las hormigas que anidan en las ramitas del cafeto (las ramiteras; grupo *Pseudomyrmex simplex*), forrajean en los cafetos y compiten entre ellas por sitios de anidar y con el grupo *P. synanthropica* por presas. Las interacciones entre estas especies (o grupos de especies) y sus consecuencias para el control de las plagas del café están ilustradas en la figura 10.

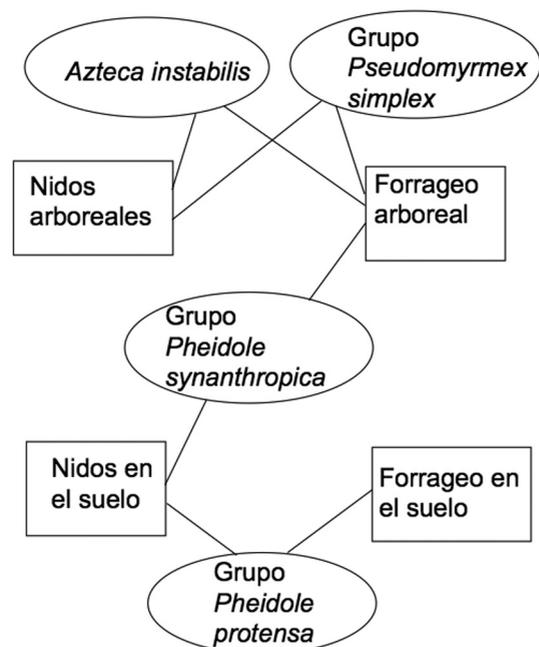


Figura 10. Diagrama de las interacciones de los varios grupos de hormiga que se encuentran en un cafetal orgánico de sombra en Chiapas, México.

Esta estructura compleja que envuelve unas 80 especies de hormigas es importante para el control de plagas de café por cuatro razones. Primero, el grupo de *Pheidole* *ctp* efectivamente mantiene poblaciones residuales de la escama verde facilitando a *Azteca* y contribuyendo al mantenimiento del patrón espacial de esta especie. Como discutimos anteriormente, el poder encontrar estas poblaciones residuales de escamas le permite a *Azteca* mover su nido cuando, por alguna razón (ataques de hongo, demasiadas larvas de *Azya*, o fuertes ataques de fóridos) pierde sus escamas, las cuales son la principal fuente de energía para la colonia. El patrón espacial de *Azteca* es, a su vez, un componente esencial para el mantenimiento de dos enemigos naturales im-

portantes de las escamas, el coccinélido, *A. orbigera* y el hongo *L. lecanii*. Segundo, las hormigas en el grupo de *Pseudomyrmex simplex* son depredadoras del minador de la hoja del café (De la Mora et al., 2008); aunque *Azteca* también es un depredador generalista (Vandermeer et al. 2002) y depreda en el minador ocasionalmente (Lomeli Flores 2009), no parece ser tan eficiente como las especies del grupo de *Pseudomyrmex*. Tercero, tanto *Azteca* (Perfecto y Vandermeer 2006) como el grupo de *Pseudomyrmex* (Larsen y Philpott 2010) depredan en la broca. Cuarto, las especies en el grupo de *Pheidole protensa* podrían ser importantes depredadores de la broca cuando esta se encuentra en los frutos secos que se caen al suelo. Estos frutos se convierten en refugios de broca durante la época cuando no hay frutos en las plantas. En Colombia se ha demostrado que hay varias especies de hormigas muy pequeñas que forrajean en el suelo y que penetran los frutos o semillas de café en el suelo y depredan la broca (Armbrrecht y Gallego 2007) (Fig. 11).



Figura 11. *Solenopsis* sp. atacando adultos y larvas de la broca.

Discusión

Resumimos las interacciones ecológicas aquí descritas en la figura 12. En este diagrama resaltan dos elementos. Primero, la red de interacción sugiere una estructura de “pequeño mundo,” caracterizada por fuertes agrupaciones y conexiones cortas, aunque mucha de la conectividad en la agrupación principal (las conexiones con *Azteca*) son de efectos no-lineales de alto nivel (higher order nonlinear effects), que reflejan la importancia de *Azteca* como piedra angular (key stone species). Segundo, la integridad de la red es, al menos parcialmente, un resultado de la estructura espacial del sistema, la cual parece ser una propiedad emergente auto-organizada del sistema.

La existencia de servicios ecosistémicos (en este caso la auto-regulación de plagas) que emanan de la complejidad ecológica es particularmente interesante en este sistema agrícola. No solo porque café es un cultivo

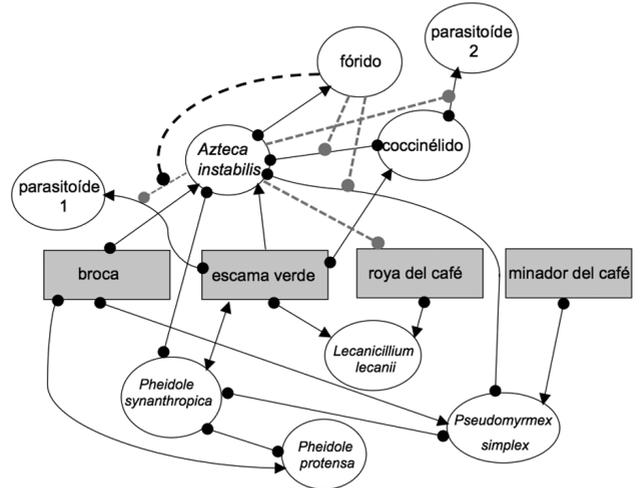


Figura 12. Diagrama que resume la red compleja de interacciones ecológicas en un cafetal orgánico de sombra en Chiapas, México. Las flechas indican efectos positivos y los círculos indican efectos negativos. Las líneas negras solidas, representan efectos directos. Las líneas grises entrecortadas representan efectos no lineales indirectos de primer orden y la línea negra entrecortada representa efecto no lineal indirecto de segundo orden.

de gran importancia económica para millones de campesinos y trabajadores agrícolas (Nolasco 1985, Calo y Wise 2005), sino también porque el sistema de café de sombra ha sido estudiado ampliamente como refugio de biodiversidad y como una matriz de alta calidad que contribuye al mantenimiento de biodiversidad en ecosistemas fragmentados (Perfecto et al. 1996, Moguel y Todelo 1999, Philpott et al. 2008, Perfecto y Vandermeer 2002, Perfecto et al. 2009). La evidencia de que la biodiversidad en los cafetales de sombra contribuye al servicio ecosistémico de control de plagas, enfatiza la importancia de mantener los cafetales con sombra para conserva la biodiversidad.

La finca donde se condujeron la mayoría de los estudios aquí descritos es una finca orgánica con sombra que ha estado en producción por casi 100 años (para una descripción más completa pueden ver Vandermeer et al. 2008 o Philpott et al. 2009). Muchos de los organismos que participan en la red de interacciones son organismos muy bien reconocidos por su asociación al café, sin embargo, no se conoce el lugar de origen de todas las especies. La roya, es casi seguro que se originó en África, el coccinélido tiene una amplia distribución por el trópico americano, el hongo *L. lecanii* tiene una amplia distribución pantropical, y la mayoría de las hormigas parecen ser nativas de México. Aunque casi todo el trabajo aquí reportado se llevó a cabo en esta finca, creemos que este tipo de redes de interacciones complejas son comunes en todos los agroecosistemas. Sin embargo, no sabemos cómo se manifestarán las relaciones específicas en otros sistemas. Por ejemplo, sabemos que casi todos los componentes descritos en esta red también ocurren en plantaciones de café en Puerto

Rico, excepto que la hormiga *Azteca* no existe en la isla. Como esta especie parece actuar como piedra angular del sistema, no sabemos cómo funcionará esta red de interacciones sin la presencia de *Azteca*. ¿Será posible que otra especie, por ejemplo *Solenopsis geminata*, ocupe la posición que *Azteca* ocupa en el sistema en México? Solo investigaciones ecológicas detalladas y con un componente espacial explícito podrán contestar esta pregunta.

Finalmente, este sistema modelo contradice la visión Newtoniana de la armonía y el balance de la naturaleza. Los organismos en los ecosistemas no son como canecas que llegan a reposar al fondo de una parábola invertida. Sin embargo, mediante estudios ecológicos con un componente espacial explícito hemos podido descubrir una red de interacciones complejas, muchas no lineales, de la cual emerge una noción más profunda del "balance de la naturaleza." No nos referimos al balance en el sentido Newtoniano, sino al balance que puede ser representado por dunas de arena, las cuales están constantemente cambiando pero preservan la esencia de las dunas de arena. En oposición a la lógica cruda positivista que identifica un enemigo (plaga) al cual hay que derrotar con una bala mágica (plaguicida), proponemos una visión holística y una nueva noción del "balance de la naturaleza," la cual emerge de la biodiversidad y la complejidad que los agricultores tradicionales han entendido y cultivado desde un principio.

Referencias

- Alonso DF, Bartumeus F, Catalan J. 2002. Mutual interference between predators can give rise to Turing spatial patterns. *Ecology* 83: 28-34.
- Altieri MA, Nicholls CI. 2004. Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems. Binghamton, NY: Food Produc Press.
- Altieri MA. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 19-31.
- Andow DA. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561-586.
- Avelino J, Willocquet L, Savary S. 2004. Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics. *Plant Pathology* 53: 541-547.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bess HA. 1958. The green scale *Coccus viridis* (Green) and ants. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 16: 349.
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tscharntke T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society* 273: 1715-1727.
- Calo M, Wise TA. 2005. Revaluing peasant coffee production: organic and fair trade markets in Mexico. Global Development and Environment Institute, Tuft University
- Cardinale BJ, Harvey CT, Gross K, Ives AR. 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* 6: 857-865.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- Damon A. 2000. A review of the biology and control of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Bull. Entomological Research* 90: 453-465.
- De la Mora A, Livingston G, Philpott SM. 2008. Arboreal ant abundance and leaf miner damage in coffee agroecosystems. *Biotropica* 40: 742-746.
- Evans N, Morris C, Winter M. 2002. Conceptualizing agriculture: a critique of post-productivism as the new orthodoxy. *Progress in Human Geography* 26:313-332.
- Fitter AH, Gilligan CA, Hollingworth K, Kleczkowski A, Twyman RM, Pitchford JW, members of the NERC Soil Diversity Progemme. 2005. Biodiversity and ecosystem function in soil. *Functional Ecology* 19: 369-377.
- Fragoso DB, Guedes RNC, Picanco MC, Zambolim L. 2002. Insecticide use and organophosphate resistance in the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae). *Bulletin of Entomological Research* 92:203-212.
- Fulton RH (ed). 1984. Coffee Rust in the Americas. American Phytopathology Society, St. Paul, MN.
- Armbrecht, I, Gallego MC. 2007. Testing ant predation on the coffee berry borer in shaded and sun coffee plantations in Colombia. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124: 261-267.
- Gurr GM, Wratten SD, Luna JM. 2003. Multifunctional agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4: 107-116.
- Hendrix J. 2007. Editorial response by Jim Hendrix. *Renewable Agriculture and Food Systems* 22: 84-85.
- Huston MA, McBride AC. 2002. Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem processes. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning* (Loreau M, Naeem S, Inchausti P, eds.). Oxford, UK: Oxford University Press, 47-60 pp.
- Jackson D, Vandermeer J, Perfecto, I. 2009. Spatial and temporal dynamics of a fungal pathogen promote pattern formation in a tropical agroecosystem. *The Open Ecology Journal* 2: 62-73.

- Lambers JHR, Harpole WS, Tilman D, Knops J, Reich PB. 2004. Mechanisms responsible for the positive diversity-productivity relationship in Minnesota grasslands. *Ecology Letters* 7:661-668.
- Larsen A, Philpott SM. 2010. Twig-nesting ants: the hidden predators of the coffee berry borer in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 42:3, 342-347.
- Liere H, Perfecto I. 2008. Cheating on a mutualism: Indirect benefits of ant attendance to a coccidophagous coccinellid. *Ecological Entomology* 37: 143-149.
- Lomeli-Flores JR, Barrera JF, Bernal JS. 2009. Impact of natural enemies on coffee leafminer *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) population dynamics in Chiapas, Mexico. *Biological Control* 51:51-60.
- Marc P, Canard A. 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool of pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62: 229-235.
- McCann K, Hastings A, Huxel GR. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798.
- McCook S. 2006. Global rust belt: *Hemileia vastatrix* and the ecological integration of world coffee production since 1850. *Journal of Global History* 1:177-95.
- Moguel P, Toledo VM. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13: 11-21
- Nolasco M. 1985. *Café y Sociedad en México*. Centro de Ecodesarrollo, México, DF.
- Pascual M, Guichard F. 2005. Criticality and disturbance in spatial ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 23-27.
- Pascual M, Manojit R, Guichard F, Flierl G. 2002. Cluster size distributions: signatures of self-organization in spatial ecologies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 357: 657-666.
- Perfecto I, Vandermeer J. 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: Ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182.
- Perfecto I, Vandermeer J. 2006. The effect of an ant/scale mutualism on the management of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in southern Mexico. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 117:218-221.
- Perfecto I, Rice RA, Greenberg R, van der Voort ME. 1996. Shade coffee: A disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46: 598-608.
- Perfecto I, Vandermeer J, Wright A. 2009. *Nature's Matrix: The Links Between Agriculture, Biodiversity and Food Sovereignty*. Earthscan, London.
- Philpott SM, Armbrecht I. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31:369-377.
- Philpott SM, Arendt W, Armbrecht I, Bichier P, Dietrich T, Gordon C, Greenberg R, Perfecto I, Soto-Pinto L, Tejeda-Cruz C, Williams G, Valenzuela J. 2008. Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: reviewing evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology* 22: 1093-1105.
- Philpott SM, Perfecto I, Vandermeer J, Uno S. 2009. Spatial scale and density dependence in a host parasitoid system: An arboreal ant, *Azteca instabilis*, and its *Pseudacteon* Phorid parasitoid. *Environ. Entomol.* 38: 790-796.
- Russell E. 2001. *War and Nature: Fighting Humans and Insects with Chemicals from World War I to Silent Spring*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Thompson K, Askew AP, Grime JP, Dunnett NP, Willis AJ. 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology* 19: 355-358.
- Vandermeer J, Pascual M. 2006. Competitive coexistence through intermediate polyphagy. *Ecological Complexity* 3: 37-43.
- Vandermeer J, Perfecto I. 2006. A keystone mutualism drives pattern in a power function. *Science* 311: 1000-1002
- Vandermeer J, Perfecto I, Philpott SM. 2010. Ecological complexity and pest control in organic coffee production: uncovering an autonomous ecosystem service. *BioScience* 60(7): 527-537.
- Vandermeer J, Perfecto I, Liere H. 2009. Evidence for hyperparasitism of coffee rust (*Hemileia vastatrix*) by the entomogenous fungus, *Lecanicillium lecanii* through a complex ecological web. *Plant Pathology* 58:636-641.
- Vandermeer J, Perfecto I, Philpott SM. 2008. Clusters of ant colonies and robust criticality in a tropical agroecosystem. *Nature*: 451: 457-459.
- Vandermeer J, Perfecto I, Ibarra Nuñez G, Phillpott SM, Garcia Ballinas A. 2002. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* 56: 271-276.
- Vega FE, Infante F, Castillo A, Jaramillo J. 2009. The coffee berry vorer, *Hypethenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae): a short review, with recent findings and future research directions. *Terrestrial Arthropod Reviews* 2: 129-147.
- Wilby A, Thomas MB. 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters* 5: 535-360.
- Young GR. 1982. Recent work on biological control in Papua New Guinea and some suggestions for the future. *Trop. Pest Manage.* 28:107.