

La influencia del paisaje agrícola en el control biológico desde una perspectiva espacial

G. Clemente-Orta^{1,*}, H. A. Álvarez^{2,3}

(1) Departamento de Producción y Protección Vegetal, Centro Agrotecnio, Universidad de Lleida. Av. Rovira Roure nº 191, 25198, Lleida, España.

(2) Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Av. Fuente nueva s/n 18071, Granada, España.

(3) Departamento de Biología, Instituto de Investigación en Ciencias-Naturales y Humanidades AC. Justo Sierra 29, Maestro Federal, 72080, Puebla, México.

* Autor de correspondencia: G. Clemente-Orta [gemma.clemente@pvcf.udl.cat; gco5150@gmail.com]

> Recibido el 10 de abril de 2019 - Aceptado el 25 de octubre de 2019

Clemente-Orta, G., Álvarez, H.A. 2019. La influencia del paisaje agrícola en el control biológico desde una perspectiva espacial. *Ecosistemas* 28(3):13-25. Doi.: 10.7818/ECOS.1730

La intensificación agrícola modifica y simplifica el paisaje agrícola alterando los servicios ecosistémicos que la biodiversidad proporciona a los agroecosistemas, especialmente el control biológico de plagas. Con el objetivo de ofrecer una perspectiva general sobre la influencia que el paisaje agrícola puede tener sobre el control biológico, en la presente revisión se recopilan diversos artículos que analizan los efectos del paisaje desde una perspectiva de complejidad y composición espacial. Encontramos que existe una creciente literatura científica, que sugiere que la presencia de hábitats naturales beneficia a los enemigos naturales en los agroecosistemas. Sin embargo, la baja eficacia del control biológico sigue siendo uno de los principales retos en estos estudios. Entender los patrones de abundancia y movimiento de las especies de enemigos naturales y de herbívoros en los paisajes agrícolas es altamente complejo (espacial y temporalmente), lo que dificulta su interpretación y comparación entre estudios. Aunque el uso de redes tróficas todavía es muy escaso en la literatura, su aplicación en este tipo de estudios supone un desarrollo prometedor.

Palabras clave: enemigos naturales; paisaje; escalas del paisaje; ecología del paisaje; agroecosistema; complejidad del paisaje; composición del paisaje; hábitat natural; redes tróficas

Clemente-Orta, G., Álvarez, H.A. 2019. The influence of agricultural landscape in biological control from a spatial perspective. *Ecosistemas* 28(3):13-25. Doi.: 10.7818/ECOS.1730

Agricultural intensification simplifies and modifies the agricultural landscape, disturbing the ecosystem services that biodiversity provides to agroecosystems, particularly the biological control. In this review we gathered several articles that analyse landscape from the perspective of spatial composition and spatial complexity. Our aim was to present an overall view of the influence that an agricultural landscape may have on biological control. We found that there is an increasing scientific literature that suggest that the presence of natural habitats beneficiates natural enemies within agroecosystems. However, inefficient biological control supposes a great challenge in this type of studies. Understanding the patterns of movement and abundance of the species of herbivores and natural enemies in agricultural landscapes is highly complex (temporal and spatial) and this hinder its interpretation and comparison amongst studies. Although the use of a trophic network approach is still scarce in the literature, however, its application at different scales may entail a promising development in such research.

Key words: natural enemies; landscape; landscape scales; landscape ecology; agroecosystem; landscape complexity; landscape composition; natural habitat; food webs

Introducción

La pérdida de la biodiversidad y los cambios correspondientes en la composición de las especies alteran los servicios que los ecosistemas proporcionan a la humanidad (Cardinale et al. 2012). Concretamente en los agroecosistemas, la intensificación agrícola, los monocultivos, el uso continuo de productos fitosanitarios y la fragmentación de los hábitats naturales, ha resultado en la pérdida de uno de los servicios ecosistémicos más importantes para la producción agrícola: el control biológico (Eilenberg 2006). El control biológico se distingue de otras formas de control de plagas por actuar de una manera denso-dependiente, es decir, la población de enemigos naturales se incrementa y depredan o parasitan una gran proporción de presas cuando éstas incrementan su población en un cultivo (DeBach 1964; DeBach y Rosen 1991). En cualquier pro-

grama de control biológico, la conservación de los enemigos naturales es un elemento crítico. Esto implica que es necesario identificar el o los factores que limitan la cantidad y/o efectividad de los enemigos naturales en el agroecosistema. De manera que es preciso entender que los paisajes agrícolas son ecosistemas simplificados (agroecosistemas) donde se producen diversos recursos, pero también donde se establecen complejas interacciones ecológicas entre todos sus componentes.

El Paisaje

El paisaje como una unidad de organización

Existen varias definiciones aplicadas al paisaje, consecuencia de su evolución multidisciplinar y de la diversidad de perspectivas

con las que se puede identificar este concepto (McGarigal y Cushman 2005). El Convenio Europeo del Paisaje (ELC) lo define como “un área, como la perciben las personas, cuyo carácter es el resultado de la acción e interacción de factores naturales y/o humanos”. Desde una perspectiva más ecológica, el paisaje está definido como “una unidad de organización mayor que el ecosistema” (Burel y Baudry 1999). Según la Teoría General de Sistemas, un paisaje, (1) no está necesariamente definido por su tamaño, sino por un mosaico de parches que interactúan entre sí, los cuales son relevantes para el fenómeno de estudio (McGarigal y Cushman 2005); (2) es un sistema abierto donde los flujos de energía se mueven hacia dentro o hacia fuera del mismo; y (3) está caracterizado por su heterogeneidad tanto espacial como temporal (von Bertalanffy 1993; Wagner y Fortin 2005; Martin et al. 2016).

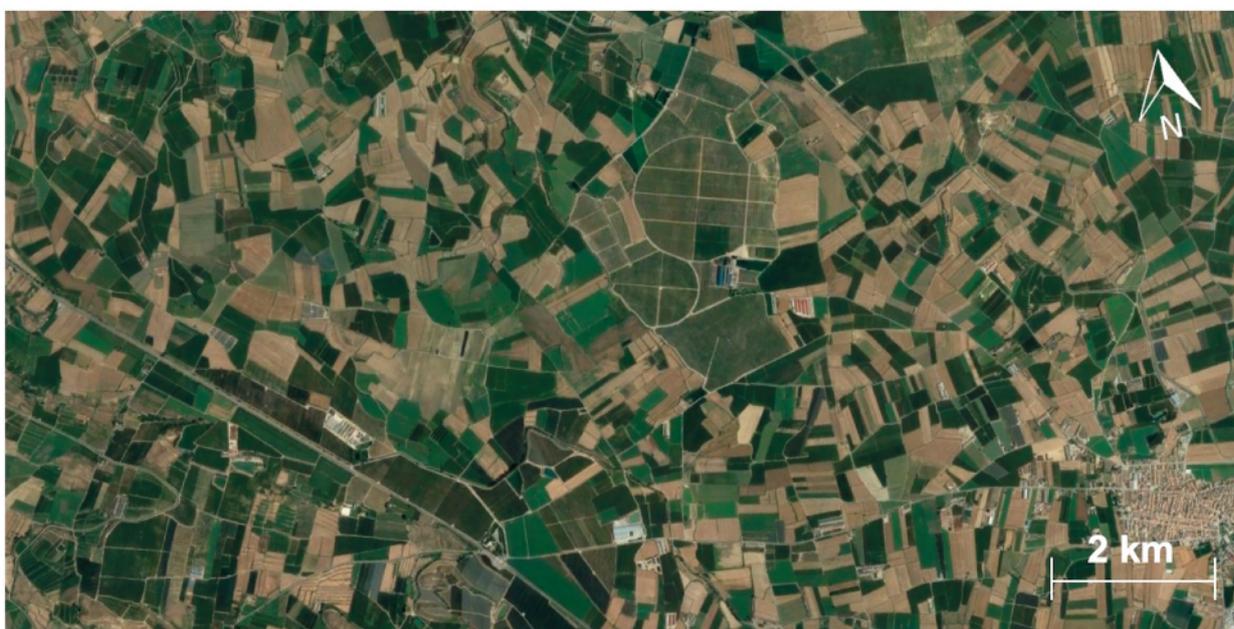
Desde el laboratorio hasta el paisaje

Los estudios tradicionales de control biológico en ensayos de laboratorio desarrollaron medidas de control eficientes desde un enfoque del comportamiento del insecto (la herbivoría, el parasitismo,

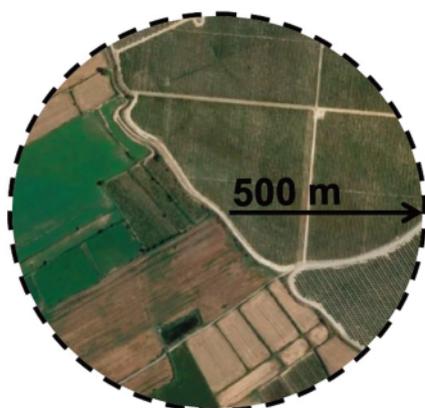
la colonización y la competencia). La extrapolación de estos resultados entre el laboratorio y el campo estaba bajo el supuesto de que las parcelas donde se obtenían las muestras de un experimento debían ser esencialmente iguales, asumiendo una homogeneidad en el espacio y el tiempo. Este hecho permitía controlar estadísticamente la variación ambiental y las relaciones entre diferentes variables (Wagner y Fortin 2005). Pero, los procesos ecológicos son inherentemente espaciales y las parcelas o zonas de estudio, son afectadas por la interacción local y el entorno circundante (“neighbouring units”, Levin 1992; y posteriormente “landscape context”, Pearson 2002) lo que da lugar a patrones entrelazados en múltiples escalas.

El desarrollo de herramientas en sistemas de información geográfica (SIG) y de paquetes estadísticos libres, propició una cascada de metodologías para abordar desde diferentes enfoques el control biológico. Pero no siempre se puede comparar y mantener la resolución de un estudio de laboratorio en uno de campo (Scherber et al. 2012). Este reto científico se puede abordar desde diferentes escalas: regional, paisaje o local (Fig. 1).

a.



b.



c.

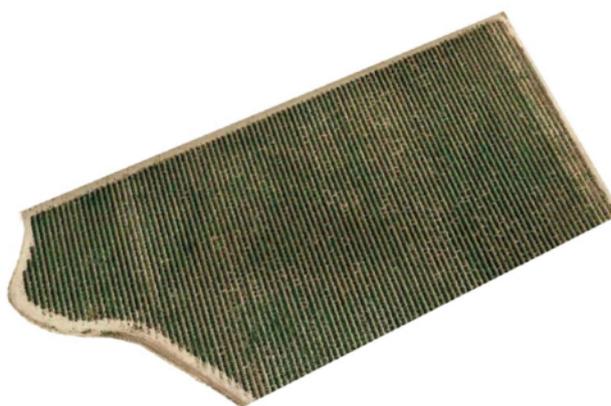


Figura 1. Diferentes escalas de estudio en el agroecosistema. Escala regional (a), escala de paisaje basada en un área de influencia alrededor del campo de muestreo (b) y escala local a nivel de campo (c). Las escalas espaciales cambian dependiendo del tipo de organismos: pequeñas en plantas (primer nivel trófico) e intermedias en herbívoros (segundo nivel trófico). En cambio, la escala espacial en poblaciones de depredadores (tercer nivel trófico) es amplia y puede experimentar muchos cambios y depende del tamaño corporal y de la especialización de la especie (e. g. parasitoides especializados).

Figure 1. Different scales of study in the agroecosystem. Regional scale (a), landscape scale based on an area of influence around the sampling field (b), and local scale at field level (c). The spatial scales change depending on the type of organisms: small in plants (first trophic level) and intermediate in herbivores (second trophic level). In contrast, the spatial scale in populations of predators (third trophic level) is wide and can undergo many changes, which depends on the body size and specialization of the species (e.g., specialized parasitoids).

Por otro lado, la estructura (configuración y composición) de la matriz agrícola ejerce una influencia tanto en insectos herbívoros y sus enemigos naturales, como en las interacciones entre estos (Tscharntke et al. 2005). Así, en un estudio ideal del agroecosistema, la parte experimental debería contemplar: (1) el establecimiento de un borde o límite, (2) fragmentos de distintos tipos de hábitats, (3) una caracterización de la composición y configuración de la matriz agrícola, (4) un registro de tratamientos fitosanitarios (en el cultivo y en los hábitat circundantes), (5) abundancias de herbívoros y enemigos naturales, (6) tasas de depredación y/o parasitismo y finalmente (7) una cuantificación de la producción final. Sin embargo, llegar a conseguir todas estas variables en muchos casos es complicado por razones de logística y de limitaciones económicas y humanas debido a que los estudios a escalas de paisaje cubren grandes áreas agrícolas, cuyos campos son manejados por diferentes agricultores. En estas circunstancias, donde existe una variabilidad tan alta, la cual es difícil de controlar, los estudios son establecidos en gradientes de complejidad y/o composición y configuración.

Ecología del paisaje

Históricamente, la definición de ecología del paisaje y el paisaje han evolucionado de manera conjunta y continua. El término ecología del paisaje mantiene una clara vinculación con la geografía (Vila Subirós et al. 2006). Troll (1939) fue el primero en utilizar la expresión "landscape ecology", y la definió como "el estudio de toda la complejidad de relaciones causa-efecto que existen entre las comunidades de seres vivos y sus condiciones ambientales, en una sección específica de paisaje". En general, la principal contribución que hace la ecología del paisaje es aceptar que: (1) la mayoría de los procesos ecológicos son inherentemente espaciales (Levin 1992), y (2) están limitados por las

condiciones ambientales que varían en el espacio y el tiempo, así como por la interacción local con otros procesos a múltiples escalas (Wagner y Fortin 2005). La ecología del paisaje particularmente se ha desarrollado en los últimos años para establecer cuál es el efecto de la antropización sobre los ecosistemas y la repercusión sobre los servicios ecosistémicos, los cuales dependen del mantenimiento de una alta diversidad biológica y de sus interacciones (Altieri 1994; 1999) (Fig. 2).

El paisaje como una variable cuantitativa

El concepto base para llevar a cabo la interpretación de un paisaje es el mosaico, que puede ser aplicado desde una escala microscópica hasta una planetaria. El mosaico está compuesto a su vez por un conjunto de elementos (landscape-elements): los fragmentos (patches), los corredores (corridors) y la matriz (matrix). En lo que respecta a la "composición de un paisaje", esta viene definida por los tipos de parches que coexisten en un paisaje y su abundancia relativa (Wagner y Fortin 2005). Estos parches, además, pueden ser de varias formas y tamaños y su disposición puede variar en el espacio (Steffan-Dewenter et al. 2002), por lo que "la configuración de un paisaje" describe la forma de los parches y la disposición de uno respecto al resto (Gustafson 1998). De manera que, para describir la heterogeneidad de un paisaje (también llamada estructura del paisaje), se pueden utilizar ambas aproximaciones: heterogeneidad de la composición y heterogeneidad de la configuración (Fahrig y Nuttle 2005). La existencia de "índices de paisaje" que resultan de la aplicación de métodos cuantitativos en ecología del paisaje, permiten comparar entre distintas composiciones y configuraciones espaciales en distintos momentos, tanto a nivel de fragmentos como de paisaje (FRAGSTATS, McGarigal y Marks 1995) (Botequilha et al. 2006; McGarigal et al. 2012).



Figura 2. Manejo del paisaje agrícola: vistas aéreas y panorámicas de dos agroecosistemas en el norte de España. Paisaje moderadamente simplificado (izquierda). Paisaje altamente simplificado (derecha). La actividad humana destaca como una de las principales actividades que modifican la estructura espacial del paisaje. Una actividad moderada favorece la diversificación de formas en el paisaje mientras que, una actividad intensa aumenta la simplificación de este. Fuente: G. Clemente-Orta.

Figure 2. Agricultural landscape management: aerial and panoramic views of two agroecosystems in northern Spain. Moderately simplified landscape (left). Highly simplified landscape (right). Human activity stands out as one of the main activities that modify the spatial structure of the landscape. A moderate activity favors the diversification of forms in the landscape while, an intense activity increases the simplification of this. Source: G. Clemente-Orta.

Funcionalidad de los elementos del paisaje

En los agroecosistemas, las prácticas agrícolas tienen efectos sobre la biodiversidad (Rusch et al. 2010). Estos efectos pueden ser observados tanto a escala local (el propio campo) como a escala de paisaje (hábitats circundantes) (Landis et al. 2000; Tschamtkke et al. 2007). La fragmentación del hábitat natural ha sido documentada como una de las principales causas de la extinción y pérdida de la biodiversidad de las especies (Tilman et al. 2001; 2002). Por ejemplo, la cantidad, estructura y forma de la superficie de estos fragmentos (parches) genera efectos positivos o negativos sobre la abundancia y diversidad de los insectos (Bianchi et al. 2006; Tschamtkke et al. 2012). Diversos autores sugieren que la respuesta de las especies a la forma y calidad del hábitat se puede entender desde un contexto de disponibilidad del recurso (Ries y Sisk 2004; Ries et al. 2004) y que a través de mecanismos como: (1) la distribución complementaria del recurso (Dunning et al. 1992; McCollin 1998; Fagan et al. 1999); (2) el desbordamiento ("spillover") (Shmida y Wilson 1985); y (3) los hábitats mejorados (Cadenasso et al. 1997) pueden jugar un papel muy importante para predecir cómo los organismos se concentrarán en diferentes tipos de hábitats (Álvarez et al. 2016; 2017; Cotes et al. 2018). Esta disponibilidad de los recursos se traduciría en el desplazamiento de las especies: (1) entre hábitats no-cultivados, (2) desde el hábitat natural (como fuente de especies) al cultivo, y (3) desde el cultivo (como fuente de especies generalistas) al hábitat natural circundante (Tschamtkke et al. 2007). Debido a esto, es posible que en muchos agroecosistemas se produzcan efectos de concentración (Root 1973) o de dilución de las poblaciones (Otway et al. 2005) y que las diferencias de abundancia de las especies se asocien a un determinado hábitat y/o recurso (Moreira et al. 2016). Estos patrones de respuesta de la abundancia de las especies a dicho recurso permiten establecer un criterio de calidad en los paisajes agrícolas a través de la identificación y cuantificación de la diversidad de grupos funcionales presentes como un estimador de la resiliencia del sistema (Bengtsson et al. 2003; Loreau et al. 2003).

En consecuencia, a lo largo de los años, los agricultores han aprendido a estimular las poblaciones de EN (depredadores y parasitoides) a través del manejo y la conservación de los agroecosistemas (Symondson et al. 2001; Rusch et al. 2010). Por ejemplo, en Europa el reconocimiento de la pérdida de la biodiversidad se ha traducido en programas agroambientales para mejorar la biodiversidad en diferentes cultivos, como lo es el uso de cubiertas vegetales (García et al. 2018) y de márgenes entre cultivos (Malavolta y Perdakis 2018) o entre invernaderos (Rodríguez et al. 2018; Cotes et al. 2018). Estas perspectivas se basan en la hipótesis de que el aumento de la abundancia y diversidad de enemigos naturales impacta directamente en las plagas, disminuyendo su abundancia y con ello las pérdidas en la producción (Rusch et al. 2010; Tschamtkke et al. 2012).

Relación entre la complejidad del paisaje y su función

Si bien algunos autores definen el paisaje en términos de complejidad del hábitat, midiendo los tipos de hábitats presentes en un área de influencia, área de estudio o región, este término ha sido más comúnmente utilizado como la cantidad o proporción de hábitat no cultivado, también definido como hábitat natural o hábitat semi-natural (variable de composición) en los agroecosistemas. Ésta es posiblemente la métrica más simple para caracterizar la complejidad de un hábitat y se usa ampliamente porque a menudo se correlaciona con los índices de diversidad de Shannon o de Simpson (Thies y Tschamtkke 1999). Así, paisajes muy complejos (altos porcentajes de hábitat natural) normalmente presentan altos índices de diversidad. La Figura 3 muestra la reciente evolución de los estudios que abordan la complejidad y composición del paisaje, así como las principales revistas en las que se han publicado estos resultados (tendencia basada en los resultados de búsquedas en la Web of Science, WoS). Estos gráficos ilustran que desde hace una década el marco de trabajo ha tomado relevancia y que

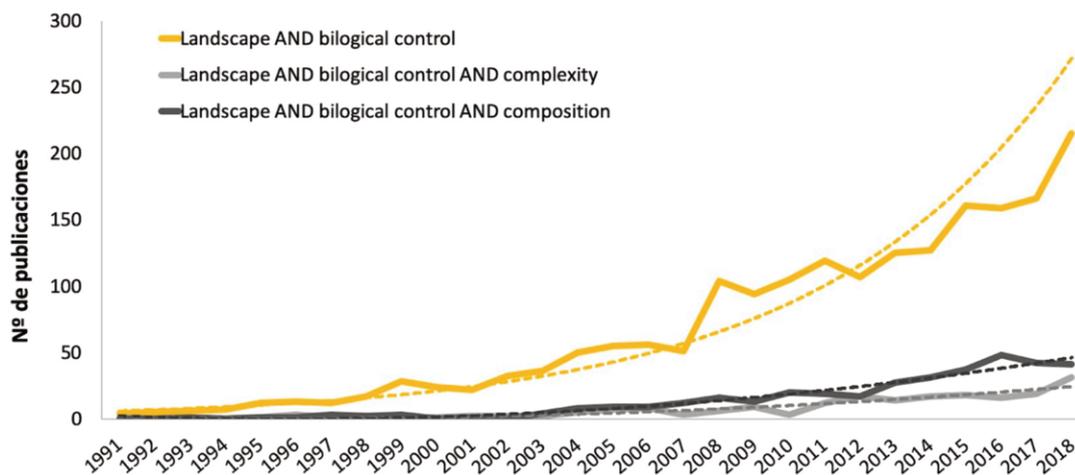
son las revistas de corte ecológico las que un mayor número de publicaciones tienen.

El paradigma establece que los paisajes complejos incrementan la abundancia de enemigos naturales y que a consecuencia de este fenómeno se produce un efecto positivo en el control biológico de plagas (Bianchi et al. 2006) lo que se ha denominado como "la hipótesis del hábitat-complejo" (Álvarez et al. 2019). Así por ejemplo, Marino y Landis (1996) mostraron que la diversidad de especies de parasitoides en campos de maíz no variaba ni se veía influenciada por la cercanía del hábitat natural en paisajes simples o complejos (campos pequeños con márgenes y hábitat natural), pero que el porcentaje medio de parasitismo era significativamente mayor en paisajes complejos. Otros autores, mostraron que la presencia de márgenes y barbechos incrementaban la biodiversidad de enemigos naturales, las tasas de depredación y el parasitismo (Thies y Tschamtkke 1999). Asociar la abundancia y la diversidad de enemigos naturales con el control biológico de plagas ha mostrado resultados positivos en la mayoría de los casos pero existen unos pocos estudios que muestran efectos neutros e incluso efectos negativos (Finke y Denno 2002; 2005).

Tylianakis y Romo (2010) apuntaban al hecho de que es necesario conocer mucha más información acerca de las presas para poder establecer un buen control biológico en los sistemas agrícolas. Por su parte Chaplin-Kramer et al. (2011) cuestionaban si una alta diversidad de enemigos naturales mejora la función del control biológico *per se*, por lo que realizaron un metanálisis con 46 estudios a nivel de paisaje. Estos encontraron que los enemigos naturales tenían una fuerte respuesta positiva a la complejidad del paisaje, siendo más fuerte esta respuesta en los enemigos naturales generalistas en todas las escalas medidas; sin embargo, los enemigos naturales especialistas respondieron con más fuerza a escalas más pequeñas. Como ya habían apuntado Chaplin-Kramer et al. (2011), la respuesta positiva de los enemigos naturales a la complejidad del paisaje no tenía por qué traducirse necesariamente en un control biológico más efectivo (Bianchi et al. 2006; Rusch et al. 2010), ya que puede ocurrir que la abundancia de plagas muestre una respuesta significativa a la complejidad del paisaje (Chaplin-Kramer et al. 2011). Concepción et al. (2012) en un estudio realizado con 232 campos ubicados en seis países, concluyen que el manejo del cultivo tenía efectos sobre la riqueza de las especies pero que era dependiente de la complejidad de cada agroecosistema, siendo los más de efectivos los paisajes de complejidad intermedia (medido como km márgenes semi-naturales y % hábitat no cultivado). Otros estudios centrados en la abundancia y diversidad de polinizadores y enemigos naturales, sugieren que las prácticas de manejo y de la calidad de los hábitats naturales locales, especialmente de setos y márgenes, son las variables más importantes para muchas especies (Garratt et al. 2017).

Por otro lado, variables como la medición de dinámicas poblacionales (en lugar de los recuentos estáticos), no se están considerando en los estudios para poder caracterizar mejor la variabilidad de respuestas en relación con la complejidad del paisaje y el control biológico. Así, Chaplin-Kramer et al. (2013) midieron la abundancia semanal de enemigos naturales (larvas de sírfidos) y de pulgones en cultivos de brócoli durante tres años. Los resultados mostraron que la abundancia de larvas de sírfidos aumentó potencialmente con la proporción de hábitat natural disminuyendo la abundancia de los pulgones. Además, los autores señalan que cuando agregaron los datos en promedios anuales (una métrica común en las investigaciones dirigidas al control biológico) no se observó dicho efecto. Estos resultados sugieren que una resolución temporal más alta de los datos de los enemigos naturales y la dinámica de abundancia de las plagas puede revelar un control "top-down" en los agroecosistemas, que de otra manera puede estar enmascarado por la variación estacional e interanual en los factores ambientales (Plečaš et al. 2014). Raymond et al. (2015) encontraron que, aunque la eficiencia del control biológico parecía ser mayor en paisajes estructuralmente simples, los paisajes complejos mostraron una colonización más temprana de los enemigos naturales que podría

a.



b.

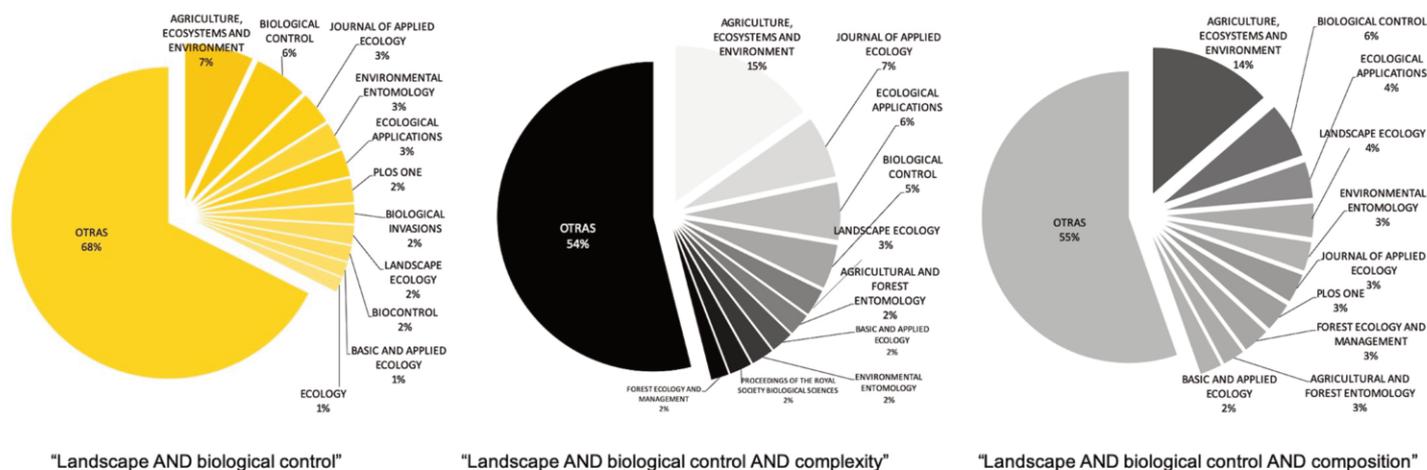


Figura 3. Evolución del número de publicaciones (a.) y porcentaje de revistas (b.) que estudiaron el paisaje junto con el control biológico de plagas, basado en búsqueda avanzada en la Web of Science. Se representan tres parámetros: (1) paisaje + control biológico; (2) paisaje + control biológico + complejidad; y (3) paisaje + control biológico + composición (categorías de refinamiento: Ecología, Entomología, Ciencias ambientales, Conservación de la biodiversidad, Agricultura multidisciplinaria, Ciencias multidisciplinarias, Ciencias de las plantas, Agronomía, Silvicultura, Biología, Estudios ambientales).

Figure 3. Evolution of the number of papers (a.) and percentage of journals (b.) that studied the landscape and biological control of pests, based on advanced search in the Web of Science. It is represented three parameters: (1) landscape and biological control; (2) landscape and biological control and complexity; and (3) landscape and biological control and composition (categories of refinement: Ecology or Entomology or Environmental Sciences or Biodiversity Conservation or Agriculture Multidisciplinary or Multidisciplinary Sciences or Plant Sciences or Agronomy or Forestry or Biology or Environmental Studies).

facilitar y asegurar un control biológico temprano y eficiente sobre las poblaciones de pulgones. Recientemente Karp et al. (2018) en un análisis donde comparan 132 estudios realizados en 6759 parcelas concluyen que en la mayoría de los casos, los hábitats no cultivables circundantes a los cultivos no mejoraron el control biológico, y que este control sólo se observa en pocos cultivos con características muy específicas. Por lo que plantea si el hecho de no encontrar una relación positiva entre la diversidad de enemigos naturales y la regulación del control biológico podría deberse a que la mayoría de estudios espaciales no incluyen realmente la dinámica temporal como variable explicativa, además de que existen diversas metodologías para cuantificar el control biológico. De manera que investigar tanto la diversidad como la dinámica temporal de los diferentes gremios de enemigos naturales, podría ayudar a entender mejor la relación entre diversidad funcional y control biológico en los agroecosistemas (Ortiz-Martínez y Lavadero 2018; Álvarez et al. 2019). Otra posible explicación aportada por Tscharnke et al. (2016) es que el hecho de que los hábitats naturales incrementen la abundancia de enemigos naturales, pero no produzcan un control biológico dentro del agroecosistema puede ser explicado en un contexto de interacciones ecológicas y manejo humano (Fig. 4).

Aún con una larga lista de literatura científica al respecto, continúa la variabilidad de los resultados obtenidos y el desconoci-

miento de un control biológico más efectivo, ver **Tabla 1**. Además, son escasos los estudios que puedan cuantificar en rendimientos económicos los beneficios aportados por la estructura del paisaje y el control biológico en los cultivos. Uno de los pocos estudios que cuantifica dicho efecto es el de Paredes et al. (2019) que muestran como la presencia de parches de hábitat natural en el agroecosistema del olivo aumenta el control biológico sobre *Prays oleae*, produciendo rendimientos por valor de 186.36 € / ha.

Relación entre la composición del paisaje y su función

A pesar del aumento reciente de las investigaciones científicas sobre la complejidad del hábitat y los enemigos naturales (Fig. 3), así como el poder predictivo que reflejan, se ha argumentado que la funcionalidad del hábitat (fuente/recurso) podría ser más acertada para una especie o grupo en concreto (Fahrig et al. 2011). Los hábitats pueden clasificarse en categorías de acuerdo con su potencial para proporcionar refugio, alimento, sitios de oviposición o algún otro beneficio a las especies de enemigos naturales (Östman et al. 2001). Por ejemplo, una aproximación a esta medida sería tener en cuenta todo el perímetro de los parches (Martin et al. 2016), el tamaño del campo muestreado (Bosem et al. 2017), o la métrica de coste-distancia (Perović et al. 2010).

Tabla 1. Resumen de los efectos de la complejidad del paisaje en distintos estudios medidos sobre la abundancia (A), diversidad (D) y parasitismo (P) de diferentes artrópodos así como el efecto sobre el control biológico (CB) en los agroecosistemas.

Table 1. Summary of the effects of the complexity of the landscape in different studies measured on abundance (A), diversity (D) and parasitism (P) of different arthropods as well as the effect on biological control (CB) in agroecosystems.

Autores	Escala espacial (m)	Taxón	Categoría	Variable	Efectos en:			
					A	D	P	CB
Marino y Landis 1996	3200	Lepidoptera	Herbívoro	% HN	-			
		Hymenoptera	Parasitoide	% HN	+	+	+	+
Thies y Tschamtkke 1999	1500	Coleoptera	Herbívoro	% semi-HN	-			
		Hymenoptera	Parasitoide	% semi-HN	+		+	+
Finke y Denno 2002	Jaula	Hemiptera	Depredador	% HN	+			+
		Araneae	Depredador	% HN	+			0
Finke y Denno 2005	Invernadero	Araneae	Depredador	% HN	+	+		+
		Coleoptera	Depredador	% HN	+	+		+
		Hemiptera	Depredador	% HN	+	+		+
		Araneae	Depredador	% HN	+	+		+
Chaplin-Kramer et al. 2013	500, 100 y 1500	Diptera	Depredador	% HN	+			+
Plečaš et al. 2014	1000 a 6000	Hemiptera	Herbívoro	% HN	+			
	500 a 2000	Hymenoptera	Parasitoide	% HN	+		+	0
Raymond et al. 2015	500	Coleoptera	Depredador	% HN	+	+		+
		Coleoptera	Depredador	% HN	+	+		+
Garratt et al. 2017	500	Hymenoptera	Polinizador	% semi-HN	+			
		Araneae	Depredador	% semi-HN	+			+
Ortiz-Martínez y Lavandero 2018	500	Hemiptera	Herbívoro	% HN	-			
		Hymenoptera	Parasitoide	% HN	-		-	0
		Hymenoptera	Parasitoide	Int. agrícola	+		+	+
		Coleoptera	Depredador	% HN	+	+		+
Paredes et al. 2019	1000	Lepidoptera	Herbívoro	% HN	-			
		Hemiptera	Depredador	% HN	+			+

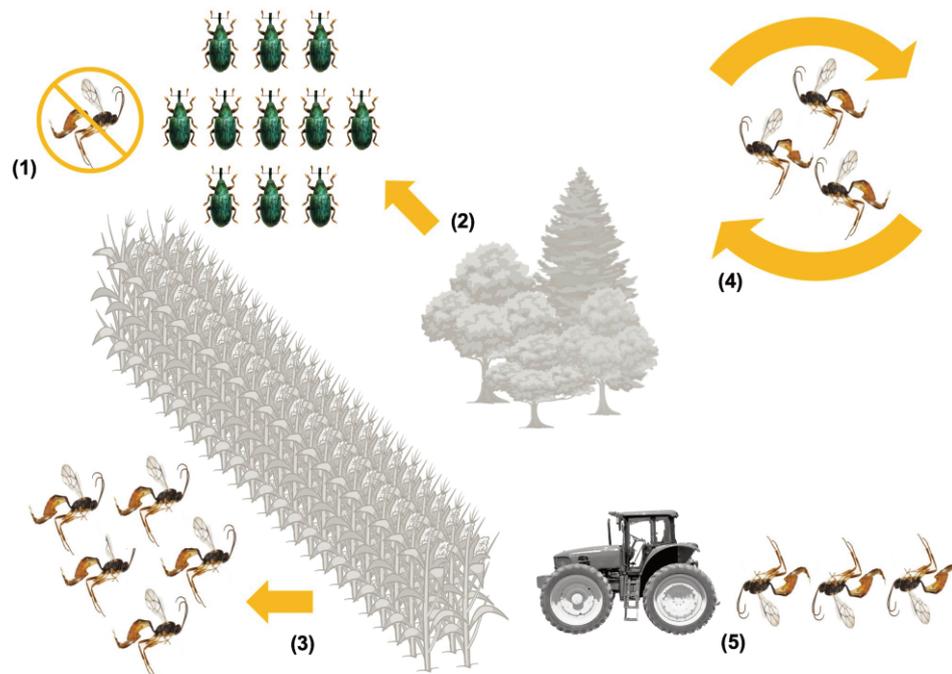


Figura 4. Procesos por los cuales el hábitat natural no provee un control biológico de plagas efectivo. (1) Las plagas no tienen enemigos naturales efectivos en la región. (2) El hábitat natural es un “recurso-fuente” mayor para las plagas. (3) Los cultivos proveen recursos más importantes para los enemigos naturales. (4) El hábitat natural es insuficiente para generar poblaciones de enemigos naturales. (5) Las prácticas agrícolas contrarrestan el establecimiento de los enemigos naturales (adaptado de Tschamtkke et al. 2016).

Figure 4. Processes by which natural habitat fail to provide an effective biological pest control: (1) Pest populations have no effective natural enemies in the region. (2) Natural habitat is a greater source of pests. (3) Crops provide more important resources for natural enemies. (4) Natural habitat is insufficient to provide natural enemy populations. (5) Agricultural practices counteract natural enemy establishment (adapted from Tschamtkke et al. 2016).

La composición y organización espacial del agroecosistema son dos aproximaciones importantes para determinar la dinámica poblacional de los enemigos naturales (Rusch et al. 2010). Además, en este tipo de estudios es más común encontrar variables locales ya que, factores como la elección del cultivo, la fecha de siembra y prácticas de fertilización o los tratamientos fitosanitarios pueden modificar las interacciones entre las plagas y los cultivos (en el tiempo o en el espacio) (Médiène et al. 2011). Así, en estos análisis, la cantidad de variables que se generan con datos espaciales y locales es alta y necesitan ser optimizadas y simplificadas (Zuur et al. 2010; Dormann et al. 2013; Pasher et al. 2013), ver **Tabla 2**.

Maisonhaute et al. (2010) estudiaron si la estructura del paisaje era la variable que explicaba la mayor parte de la variación en especies de escarabajos depredadores en comparación con las prácticas agrícolas y el ambiente local. Ellos encontraron que el hábitat natural y la heterogeneidad del paisaje tuvieron una influencia positiva tanto en la abundancia como en la diversidad de escarabajos depredadores, aunque la estructura del paisaje fue el factor principal. Holzschuh et al. (2010) encontraron diversas respuestas en función de las especies, de manera que las abejas fueron más sensibles a altos porcentajes de hábitat natural en el paisaje; las avispas dependieron de altas densidades de márgenes; y que los parasitoides estuvieron fuertemente ligados a sus huéspedes. Ellos concluyeron que la conversión de hábitat cultivable en no cultivable no era una estrategia lo suficientemente exitosa para mejorar las poblaciones de estos himenópteros porque son más afectados por el aislamiento que por la pérdida del hábitat. Otras especies como los carábidos (depredadores generalistas) en cambio pueden verse beneficiadas en paisajes agrícolas simplificados. En ese sentido, los autores resaltan que este hecho no implica necesariamente un mejor control biológico de plagas en estos ambientes, puesto otros factores como que algunas especies de enemigos naturales pueden competir entre ellos (depredación intragremial), podría limitar su capacidad para controlar las plagas (Caballero-López et al. 2012). Ardanuy et al. (2018) encontró que la abundancia de *Orius* spp., uno de los depredadores generalistas más importantes en el maíz, no respondía a la composición del hábitat, sino que presentaba una fuerte relación positiva con la abundancia de su principal presa y con la densidad de márgenes en el paisaje.

La diversidad de enemigos naturales junto con los rendimientos en los cultivos, podrían mejorar si se optimizan los efectos de distintos parámetros del paisaje, especialmente la configuración y diversidad del paisaje a diversas escalas de estudio (Martin et al. 2016). En línea con esto, Maisonhaute et al. (2017) señalan que el control biológico de los pulgones de la soja podría mejorar si se reduce la proporción de soja en el agroecosistema, se aumenta la riqueza de cultivos y se conservan los bosques naturales. También, Boses et al. (2017) muestran (por primera vez) que la abundancia de pulgones de cereal podría ser reducida en el agroecosistema si se optimizará la composición (diversificación de cultivos), la configuración (mantener pequeños campos con márgenes); y añaden que la heterogeneidad temporal (rotación) se muestra como un factor clave dentro del mosaico de cultivos del agroecosistema.

En estos estudios de estructura del paisaje la elección, simplificación y agrupación de las variables no es sencilla. Por ejemplo, Janković et al. (2017) muestran que la superficie de cultivo no tiene ningún efecto en los enemigos naturales pero que al separar en pequeñas categorías los distintos tipos de hábitat natural, la variable correspondiente a los setos tuvo un papel importante, tanto para los enemigos naturales como para las plagas. Este patrón no se podría haber revelado si se hubiesen sumado todos los tipos de hábitats naturales del paisaje. Lo anterior sugiere que considerar un enfoque funcional del agroecosistema está intrínsecamente ligado con las características propias de las especies que se vayan a contemplar en los estudios de paisaje. Kebede et al. (2018) encontraron que, aunque la abundancia de especies de parasitoides y moscas parásitas no estaba influenciada por el tipo de margen, los campos más pequeños y con más bordes podían soportar den-

sidades de enemigos naturales relativamente más altas. Además, señalan que la proporción de un monocultivo puede anular todos los factores de manejo y gestión a nivel del campo, por lo que para el manejo de ciertas plagas es necesario considerar un enfoque a escalas de paisaje amplias, por ejemplo, en el caso los barrenadores del maíz. Por su parte, Martin et al. (2019) en un análisis con datos de 49 estudios en 1515 paisajes, muestran que la interacción entre la composición (% de hábitats) y la configuración (densidad de márgenes en el paisaje) aumentan la polinización y la abundancia de enemigos naturales, mejorando finalmente el control biológico concretamente en los agroecosistemas europeos. No obstante, la reciente literatura científica parece estar enfocada en estudiar los efectos de las superficies de cultivos de frutales en las especies. Estos estudios están sugiriendo que el manejo de estos cultivos puede estar afectando negativamente a la colonización (Aviron et al. 2016) y a la abundancia de los enemigos naturales (Samnegård et al. 2018; Yang et al. 2018; 2019), y cuyo efecto no se ha observado en frutales ecológicos (Happe et al. 2019). Markó et al. (2017) muestran que los efectos obtenidos podrían estar enmascarados por la continua inmigración de enemigos naturales desde cultivos herbáceos hasta los frutales, determinado fuertemente por un patrón estacional. Asimismo, proponen que otros cultivos podrían estar actuando como un recurso más importante para los enemigos naturales que ciertos hábitats semi-naturales. Además, sugieren que el uso intensivo de pesticidas en los agroecosistemas podría estar enmascarando los efectos positivos esperados de los hábitats semi-naturales (Ricci et al. 2019). Sin embargo, para que haya una reducción del uso de estos productos debe de producirse una mejora de estos hábitats naturales que garantice un control biológico natural efectivo.

Una tendencia emergente: las redes tróficas

En los últimos años, los estudios ecológicos se mueven cada vez más hacia enfoques basados en rasgos funcionales para entender con más detalle los servicios ecosistémicos que presta la biodiversidad e impulsar sus efectos positivos en los agroecosistemas. Como ya hemos visto, aunque los patrones de los enemigos naturales y su papel en el control biológico están fuertemente ligados a factores intrínsecos del paisaje (Tschardt et al. 2012; 2016; Veres et al. 2013; Karp et al. 2018), dichos patrones son también afectados por las interacciones tróficas entre los organismos en diferentes nichos y hábitats (Bohan et al. 2013; Massol y Petit 2013).

El enfoque de redes tróficas tiene un alto potencial para añadir valor a las investigaciones en materia de control biológico (Tilyanakis y Binzer 2014). Una red describe la interacción entre los componentes de un sistema dado, en forma de enlaces (Bohan et al. 2013). La teoría de redes ecológicas (Strogatz 2001) tiene como objetivo entender cómo las propiedades de una red y sus enlaces se relacionan con los sistemas ecológicos. Así, las redes tróficas describen una serie de interacciones tróficas en una comunidad biológica. Dentro de las redes tróficas, y dependiendo de la naturaleza del objeto de interés (individuos, poblaciones, especies o hábitats), las más utilizadas son las redes de interacciones antagonistas e interacciones mutualistas (Bohan et al. 2013).

Recientemente, los patrones de respuesta de los enemigos naturales y sus efectos sobre las plagas en los agroecosistemas han sido revisados y detallados bajo un contexto de redes ecológicas y redes tróficas (Woodward y Bohan 2013; Tilyanakis y Binzer 2014). Por ejemplo, en su revisión de los efectos de los cambios ambientales sobre el control biológico y las redes tróficas parasitoide – hospedador, Tilyanakis y Binzer (2014) investigan como las redes parasitoide – hospedador afectan directamente al control biológico en los agroecosistemas. Ellos sugieren que la intensificación agrícola tiende a producir redes parasitoide – hospedador de una baja complejidad y donde la fuerza de las interacciones es desigual, lo que en teoría podría diezmar la efectividad del control biológico.

Tabla 2. Resumen de los efectos de la composición del paisaje en distintos estudios medidos sobre la abundancia (A), diversidad (D) y parasitismo (P) de diferentes artrópodos así como el efecto sobre el control biológico (CB) en los agroecosistemas. La integración de las variables locales (VL) son más comunes en este tipo de análisis.

Table 2. Summary of the effects of the composition of the landscape in different studies measured on the abundance (A), diversity (D) and parasitism (P) of different arthropods as well as the effect on biological control (CB) in agroecosystems. The integration of local variables (VL) are more common in this type of analysis.

Autores	Escala espacial (m)	Taxón	Categoría	Variable	Efectos en:				VL
					A	D	P	CB	
Perović et al. 2010	3000	Hemiptera	Herbívoro	% Pastos	+				
	1500	Coleoptera	Depredador	% HN	+			+	
	120	Araneae	Depredador	% HN	+			+	
	750	Hymenoptera	Parasitoide	% Algodón	+			+	
Maisonhaute et al. 2010	200 y 500	Coleoptera	Depredador	% No cultivo	+	+		+	x
Holzschuh et al. 2010	500	Hymenoptera	Polinizador	% No cultivo	+				x
		Hymenoptera	Polinizador	% semi-HN	+				x
		Hymenoptera	Parasitoide	% semi-HN	+		+	+	x
Caballero-López et al. 2012	2000	Hemiptera	Herbívoro	% Pastos	+				
		Coleoptera	Depredador	% Pastos	+			+	
		Araneae	Depredador	% Pastos	+			0	
		Coleoptera	Depredador	% Pastos	+			0	
		Hymenóptera	Parasitoide	% semi-HN	+			+	
Aviron et al. 2016	100, 200 y 300	Hemiptera	Depredador	% semi-HN	+			+	x
		Hemiptera	Depredador	% Frutales	-			-	x
Martin et al. 2016	100 a 1000	Hemiptera	Herbívoro	Manejo IMP y configuración	+				x
		Hymenoptera	Parasitoide	Manejo OR / Configuración	+ / +	+ / +		+ / +	x
		Diptera	Depredador	Manejo OR / Configuración	+ / +	+ / +		+ / +	x
		Araneae	Depredador	Tipo de cultivo	+				x
		Coleoptera	Depredador	% semi-HN	+			+	x
		Coleoptera	Depredador	Configuración	+	+		+	x
		Hymenoptera	Depredador	Manejo OR / Configuración	+ / +	+ / +		+ / +	x
Bosem et al. 2017	1000	Hemiptera	Herbívoro	% semi-HN y diversidad cultivos	-				
		Hymenoptera	Parasitoide	% semi-HN	+		+	+	
		Diptera	Depredador	% semi-HN	+			+	
		Araneae	Depredador	% semi-HN	+			+	
		Neuroptera	Depredador	% semi-HN	+			+	
		Coleoptera	Depredador	% semi-HN	+			+	
Janković et al. 2017	1000	Hemiptera	Herbívoro	semi-HN / Manejo intensivo	+ / +				
		Hymenoptera	Parasitoide	semi-HN / Manejo intensivo	- / -			- / -	
		Hymenoptera	H-parasitoide	semi-HN / Manejo intensivo	+ / +			+ / +	
		Coleoptera	Depredador	% Cultivos	+	-		+	
		Hemiptera	Depredador	% Cultivos / semi-HN	- / -			- / -	
Maisonhaute et al. 2017	1500	Hemiptera	Herbívoro	Diversidad cultivos	-				x
		Coleoptera	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Neuroptera	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Neuroptera	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Hemiptera	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Hemiptera	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Araneae	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Hymenoptera	Parasitoide	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x
		Hongo	Depredador	% Soja / % HN	- / +	- / +		- / +	x

Continuacion Tabla 2.
Table 2 Continuation

Autores	Escala espacial (m)	Taxón	Categoría	Variable	Efectos en:				VL
					A	D	P	CB	
Markó et al. 2017	1000	Hemiptera	Herbívoro	Insecticidas	-				
		Coleoptera	Depredador	% Urbano / % HN / Arables	+			+	
		Coleoptera	Depredador	% Urbano / % HN / Arables	+			+	
		Coleoptera	Depredador	% HN / Arables	- / +			- / +	
Ardanuy et al. 2018	500	Hemiptera	Herbívoro	% semi-HN	+			+	
	1000	Hemiptera	Herbívoro	% semi-HN / % Cereals	- / +			+	
		Hemiptera	Depredador	% semi-HN y presa	+			+	
Kebede et al. 2018	Parcela	Lepidoptera	Herbívoro	% Maíz	+				x
		Dermaptera	Depredador	Diversidad cultivos	+			+	x
		Coleoptera	Depredador	Diversidad cultivos	+			+	x
		Hymenoptera	Depredador	Diversidad cultivos	+			+	x
		Coleoptera	Depredador	Diversidad cultivos	+			+	x
Samnegård et al. 2018	1000	Hemiptera	Herbívoro	Manejo IMP	-				x
		Lepidoptera	Herbívoro	Manejo IMP	-				x
		Hymenoptera	Polinizador	Manejo OR / Vegetación adyacente	+	+			x
		Diptera	Polinizador	Manejo OR / Vegetación adyacente	+	+			x
		Dipteros	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
		Dermaptera	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
		Coleoptera	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
		Coleoptera	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
		Hemiptera	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
		Neuroptera	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
		Opiliones	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +	- / +		- / +	x
Yang et al. 2018	500 y 2000	Coleoptera	Depredador	% Urbano / % semi-HN	+ / +			+ / +	
		Coleoptera	Depredador	% Urbano / % semi-HN	+ / +			+ / +	
		Coleoptera	Depredador	% Urbano / % semi-HN	+ / +			+ / +	
Happe et al. 2019	1000	Araneae	Depredador	Manejo OR	+			+	x
		Coleoptera	Depredador	Manejo OR	+			+	x
		Dermaptera	Depredador	% HN / Manejo OR	- / +			+	x
		Diptera	Depredador	Manejo OR	+			+	x
		Hemiptera	Depredador	Cubierta / Manejo OR	- / +			+	x
		Opiliones	Depredador	Manejo OR / % HN	- / +			+	x
Ricci et al. 2019	1000	Depredacion pulgones en suelo	Depredador	Insecticidas / % No cultivo / Diversidad cultivos	- / + / +			- / + / +	x
		Depredacion pulgones en el cultivo	Depredador	% Prados / % HN	+ / +			+ / +	x
		Depredacion presa centinela	Depredador	Insecticida / Cultivo / semi-HN	- / - / +			- / - / +	x
		Depredacion semillas en suelo	Depredador	Cultivo / Manejo	- / -				x
Yang et al. 2019	500,1000, 1500 y 2000	Lepidoptera	Herbívoro	% Non-crop / % Maiz y algodón	- / +				
		Hymenoptera	Parasitoide	Campos pequeños / % Maíz	+ / +			+ / + / + / +	

Sin embargo, estos autores, encuentran pocos estudios que liguen el control biológico con la estructura de las redes parasitoide – hospedador. También, sugieren que no hay patrones claros que muestren que a mayor complejidad del paisaje se genere una mejor estructura en las redes parasitoide – hospedador. De acuerdo con lo anterior, [Derocles et al. \(2014\)](#) utilizan datos moleculares y evalúan el nivel de compartimentación entre las redes tróficas de pulgones y parasitoides en márgenes y áreas de cultivos. Ellos encuentran que la contribución de los márgenes como fuente de enemigos naturales para el control biológico es muy limitada y proponen que se necesita ampliar este tipo de estudios a escalas temporales y espaciales más grandes.

Si bien, se ha comenzado a integrar el estudio del control biológico con redes tróficas, estudios que utilicen metodologías espaciales y análisis de redes tróficas son muy escasos. Para ejemplificar esto nosotros realizamos una búsqueda dentro de la base de datos en la WoS. Específicamente, nuestro objetivo era encontrar artículos científicos que estudiaran a los enemigos naturales en agroecosistemas y que integraran a la par metodologías de análisis de redes tróficas y análisis espaciales por medio de áreas de influencia (buffers). Para ello, en el buscador avanzado de la WoS se introdujeron como criterios de búsqueda: paisaje (Landscape), trófico (trophic), redes (networks), y redes (webs), dando énfasis a las palabras paisaje y trófico (*). Se pidió específicamente buscar artículos científicos en idioma inglés que hayan sido publicados entre los años 1990 y 2019, dentro de los índices: SCI-EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI-S, CPCI-SSH, BKCI-S, BKCI-SSH, ESCI, CCR-EXPANDED, IC.

Se obtuvieron 46 artículos que integraban alguno o varios de los criterios de búsqueda. Se separaron los artículos que se enfocaban en enemigos naturales o comunidades de insectos, dentro de agroecosistemas, y que en sus metodologías se especificara la integración de las metodologías de nuestro interés. Como resultado sólo 3 artículos mostraron las características deseadas, (ver [Tabla 3](#)):

[McFayden et al. \(2009\)](#) investigaron en 20 áreas de estudio (farms) bajo manejo ecológico (orgánico) y convencional, si las diferencias en la estructura de las redes tróficas afectaban al control biológico. Ellos caracterizaron la composición del paisaje basada en cada uno de los componentes del paisaje y colectaron plantas, pulgones y parasitoides para crear una red trófica de tres niveles. La interacción planta- hospedador -parasitoide les permitió calcular índices cualitativos y cuantitativos de dichas redes tróficas. Sus análisis sugieren que la estructura de las redes tróficas es diferente según el manejo y que la riqueza de especies en los tres niveles tróficos es mayor en las áreas con manejo ecológico. Más aún, ellos muestran que los pulgones en las áreas de estudio con manejo ecológico son atacados por más especies de parasitoides. Sin embargo, no encontraron diferencias significativas en la proporción de parasitismo de las redes tróficas entre ambos manejos.

[Gagic et al. \(2012\)](#) investigaron los efectos de la complejidad del paisaje sobre las redes tróficas de pulgón - parasitoide - hiper-parasitoide en campos de trigo. Ellos encontraron que la intensificación agrícola es importante para la estructura de dichas redes tróficas y para el control biológico. Además, la abundancia de pulgones y el hiperparasitismo, fue mayor en campos con menor intensificación agrícola. Sorprendentemente, sus datos muestran que la complejidad de las redes tróficas tiende a ser mayor con la intensificación agrícola y con una variabilidad temporal alta.

[Ye et al. \(2017\)](#) por su parte, muestran resultados similares a [Gagic et al. \(2012\)](#) pero ellos integran a la red pulgón - parasitoide - hiperparasitoide el efecto de bacterias endosimbiontes en pulgones. Ellos investigan si la endosimbiosis facultativa confiere protección contra los parasitoides y si ésta es afectada por la complejidad del paisaje. Sus resultados sugieren que la complejidad del paisaje no tiene ningún efecto significativo positivo sobre la endosimbiosis facultativa, pero la tendencia del patrón muestra que las tasas de endosimbiosis facultativa (infección) en las momias de pulgones son menores en campos fertilizados que en campos no fertilizados.

Tabla 3. Resumen de los efectos de la estructura del paisaje en estudios de redes tróficas medidos sobre la abundancia (A), diversidad (D) y parasitismo (P) de diferentes artrópodos así como el efecto sobre el control biológico (CB) en los agroecosistemas. Integración de las variables locales (VL).

Table 3. Summary of the effects of landscape structure in trophic network studies measured on abundance (A), diversity (D) and parasitism (P) of different arthropods as well as the effect on biological control (CB) in the agroecosystems. Integration of local variables (VL).

Autores	Escala espacial (m)	Taxón	Categoría	Variable	Efectos en:					Estructura del paisaje	VL
					A	D	P	CB	RT		
Macfadyen et al. 2009	Farm	Diptera	Herbívoro	Manejo (orgánico)		+	+		+	Composición (Orgánico vs Convencional)	x
		Hymenoptera	Parasitoide			+		≈	+		
		Lepidoptera	Herbívoro			+	+		+		
Gagic et al. 2012	500	Hemiptera	Aphididae	Intensificación agrícola	-				+	Complejidad (Orgánico vs Convencional)	
		Hymenoptera	Parasitoide		+ / -		-	≈	+		
		Hymenoptera	Híper-parasitoide		-		-		-		
Derocles et al. 2014	Parcela	Hemiptera	Aphididae	Márgenes	+	+				Complejidad (cultivo vs márgenes)	
		Hymenoptera	Parasitoide					+	+ / -		
Ye et al. 2017	500	Hemiptera	Aphididae + endosimbionte	% Habitats semi-naturales + fertilización	+ / -					Complejidad (HN)	x
		Hymenoptera	Parasitoide					+ / -	-		
		Hymenoptera	Híper-parasitoide					+			

Conclusiones

El estudio del paisaje, así como su efecto sobre la abundancia y diversidad de enemigos naturales, y su relación con el control biológico, ha tenido un gran crecimiento en los últimos años. Sin embargo, es posible que en muchas investigaciones cierta información se esté perdiendo debido a que los enemigos naturales responden a diversos y complejos tipos de variables como: dinámicas temporales; la composición y configuración del paisaje; interacciones tróficas; o el manejo del cultivo. Los estudios de carácter funcional donde se estudia la composición del paisaje han demostrado que las especies de enemigos naturales necesitan de hábitats específicos, pero que otras variables como son los efectos locales del cultivo también pueden afectar a las dinámicas de los enemigos naturales y las plagas con más fuerza. Consideramos que los futuros esfuerzos realizados en las investigaciones de paisaje necesitan abordar el establecimiento de metodologías o protocolos en común, para simplificar y facilitar la comparación entre estudios. Así también, es necesario desarrollar modelos dinámicos que puedan abordar la interacción entre heterogeneidad espacial y los procesos ecológicos que causan los efectos en las especies. Finalmente, y en base a los resultados recabados en esta revisión cabe destacar que urge la necesidad de promover y fomentar paisajes agrícolas que garanticen niveles mínimos de biodiversidad y sostenibilidad como base inicial en el desarrollo de programas de control biológico a múltiples escalas espaciales.

Agradecimientos

A Ramón Albajes y Francisca Ruano por su especial apoyo para la realización de la presente investigación. A los revisores anónimos y a las editoras del monográfico por sus comentarios a las versiones anteriores del manuscrito. G. Clemente-Orta fue financiada con la beca de investigación BES-2015-072378 otorgada por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades de España y H.A. Álvarez fue financiado con una beca internacional (registro 332659) otorgada por CONACyT México.

Referencias

- Altieri, M.A. 1994. *Biodiversity and pest management in agroecosystems*. Hayworth Press, New York, Estados Unidos.
- Altieri, M.A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 19-31.
- Álvarez, H.A., Carrillo-Ruiz H., Morón M.A. 2016. Record of Scarabaeoidea larvae and adults associated with *Amaranthus hypochondriacus* L. and living fences. *Southwestern Entomologist* 41: 675-680.
- Álvarez, H.A., Carrillo-Ruiz, H., Jiménez-García, D., Morón M.A. 2017. Abundance of insect fauna associated with *Amaranthus hypochondriacus* L. crop, in relation to natural living fences. *Southwestern Entomologist* 42: 131-135.
- Álvarez, H.A., Morente, M., Oi, F.S., Rodríguez, E., Campos, M., Ruano, F. 2019. Semi-natural habitat complexity affects abundance and movement of natural enemies in organic olive orchards. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 285: 106618.
- Ardanuy, A., Lee, M.S., Albajes, R. 2018. Landscape context influences leafhopper and predatory *Orius* spp. abundances in maize fields. *Agriculture and Forest Entomology* 20: 81-92.
- Aviron, S., Poggi, S., Varennes, Y.D., Lefèvre, A. 2016. Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 227: 1-10.
- Bengtsson, J., Anglestam, P., Elmquist, T., Emanuelsson, C.F., Ihse, M., Moberg, F., Nyström, M. 2003. Reserves, resilience, and dynamic landscapes. *Ambio* 32: 389-6.
- Bianchi, F.J.J., Booij, C.J., Tscharntke, T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1715-1727.
- Bohan, D.A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddoni-Nezhad, A., Bluthgen, N., et al. 2013. Networking agroecology: integrating the diversity of agroecosystem interactions. En: Woodward, G., Bohan, D.A. (eds.), *Advances In Ecological Research*, Vol. 49, pp. 1-67. Academic Press. Amsterdam, Países Bajos.
- Bosem Baillod, A., Tscharntke, T., Clough, Y., Batáry, P. 2017. Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids. *Journal of Applied Ecology* 54: 1804-1813.
- Botequilha, A., Miller, J., Ahern, J., McGarigal, K. 2006. *Measuring Landscapes. A Planner's Handbook*. Washington, Island Press.
- Burel, F., Baudry, J., 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Éditions Tec and Doc, Paris. Francia.
- Caballero-López, B., Bommarco, R., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., Pujade-Villar, J., Rundlöf, M., Smith, H.G. 2012. Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biological Control* 63: 222-229.
- Cadenasso, M.L., Traynor, M.M., Pickett, S.T.A. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 774-782.
- Cardinale, B., Duffy, J., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14: 922-932.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N.J., Kremen, C. 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181: 206-212.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., et al. 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology* 49: 695-705.
- Cotes, B., González, M., Benítez, E., De Mas, E., Clemente-Orta, G., Campos, M., Rodríguez, E. 2018. Spider Communities and Biological Control in Native Habitats Surrounding Greenhouses. *Insects* 9: 33.
- DeBach, P. 1964. *Biological Control of Insects Pests and Weeds*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- DeBach, P., Rosen, D. 1991. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Derocles, S.A., Le Ralec, A., Besson, M.M., Maret, M., Walton, A., Evans, D.M., Plantegenest, M. 2014. Molecular analysis reveals high compartmentalization in aphid-primary parasitoid networks and low parasitoid sharing between crop and noncrop habitats. *Molecular Ecology* 23: 3900-3911.
- Dorman, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., et al. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 027-046.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.
- Eilenberg J. 2006. Concepts and visions of biological control. En: Eilenberg J., Hokkanen H. (eds.), *An Ecological and Societal Approach to Biological Control. Progress in Biological Control*, vol 2., pp. 1-11. Springer, Dordrecht. Países Bajos.
- Fagan, W.E., Cantrell, R.S., Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- Fahrig, L., Nuttle, W.K. 2005. Population Ecology in Spatially Heterogeneous Environments. En: Lovett, G.M., Turner, M.G., Jones, C.G., Weathers, K.C. (eds.), *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*, pp. 95-118. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., et al. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14: 101-112.
- Finke, D.L., Denno, R.F. 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83: 643-652.
- Finke, D.L., Denno, R.F. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology letters* 8: 1299-1306.
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž., Tscharntke, T. 2012. Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia* 170: 1099-1109.

- García, L., Celette, F., Gary, C., Ripoché, A., Valdés-Gómez, H., & Metay, A. 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agriculture, ecosystems and environment*, 251, 158-170.
- Garratt, M.P., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G. 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 247: 363-370.
- Gustafson, E.J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art? *Ecosystems* 1: 143-156
- Happe, A.-K., Alins, G., Blüthgen, N., Boreux, V., Bosch, J., García, D., et al. 2019. Predatory arthropods in apple orchards across Europe: Responses to agricultural management, adjacent habitat, landscape composition and country. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 273: 141-150.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschamntke, T. 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology* 79: 491-500.
- Janković, M., Plecas, M.D., Sandić, D., Popović, A., Petrović, A., Petrović-Obradović, O., et al. 2017. Functional role of different habitat types at local and landscape scales for aphids and their natural enemies. *Journal of Pest Science* 90: 261-273.
- Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., et al. 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 115: E7863-E7870.
- Kebede, Y., Baudron, F., Bianchi, F., Tittonell, P. 2018. Unpacking the push-pull system: Assessing the contribution of companion crops along a gradient of landscape complexity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 268: 115-123.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Levin, S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 76: 1943-1967.
- Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D. 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6: 673-679.
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R.J., Craze, P.G., Planqué, R., et al. 2009. Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control?. *Ecology letters* 12: 229-238.
- Maisonhaute, J.É., Peres-Neto, P., Lucas, É. 2010. Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139: 500-507.
- Maisonhaute, J.É., Labrie, G., Lucas, É. 2017. Direct and indirect effects of the spatial context on the natural biocontrol of an invasive crop pest. *Biological Control* 106: 64-76.
- Malavolta, C., Perdakis, D. 2018. *Crop Specific Technical Guidelines for Integrated Production of Olives*. IOBC-WPRS Commission IP Guidelines. https://www.iobc-wprs.org/members/shop_en.cfm?mod_Shop_detail_produkte=193
- Marino, P.C., Landis, D.A. 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications* 6: 276-284.
- Markó, V., Elek, Z., Kovács-Hostyánszki, A., Körösi, Á., Somay, L., Földesi, R., et al. 2017. Landscapes, orchards, pesticides—Abundance of beetles (Coleoptera) in apple orchards along pesticide toxicity and landscape complexity gradients. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 247: 246-254.
- Martin, E.A., Seo, B., Park, C.R., Reineking, B., Steffan-Dewenter, I. 2016. Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological Applications* 26: 448-462.
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., et al. 2019. The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology letters* 22: 1083-1094.
- Massol, F., Petit, S. 2013. Interaction networks in agricultural landscape mosaics. En: Woodward, G., Bohan, D.A. (eds.), *Ecological Networks in an Agricultural World*, pp. 291-338. Advances in Ecological Research, Academic Press. Washington, D.C., Estados Unidos.
- McCollin, D. 1998. Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography* 21: 247-260.
- McGarigal, K., Marks, B. 1995. *FRAGSTATS: a spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure v2.0 (computer program user manual and guide)*. Oregon State University. Corvallis, Estados Unidos.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. 2005. The gradient concept of landscape structure. En: Wiens, J., Moss, M. (eds.), *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*, pp. 112-119. Cambridge: Cambridge University Press, Reino Unido.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Eel, E. 2012. *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps*. Comput. Softw. Progr. Prod. by authors Univ. Massachusetts, Amherst. MA, Estados Unidos.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., De Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., et al. 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for sustainable development* 31: 491-514.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagnérol, B., Mooney, K.A. 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science* 14: 1-7.
- Ortiz-Martínez, S.A., Lavadero, B. 2018. The effect of landscape context on the biological control of *Sitobion avenae*: temporal partitioning response of natural enemy guilds. *Journal of pest science* 91: 41-53.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J. 2001. Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* 2: 365-371.
- Otway, S.J., Hector, A., Lawton, J.H. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal Animal Ecology* 74: 234-240.
- Paredes, D., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Benítez, E., Campos, M. 2019. Natural habitat increases natural pest control in olive groves: economic implications. *Journal of Pest Science* 92: 1111-1121.
- Pasher, J., Mitchell, S.W., King, D.J., Fahrig, L., Smith, A.C., Lindsay, K.E. 2013. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology* 28: 371-383.
- Pearson, S.M. 2002. Landscape context. En: Gergel S.E., Turner, M.G. (eds.), *Learning landscape ecology*, pp. 199-207. Springer, Nueva York. Estados Unidos.
- Perović, D.J., Gurr, G.M., Raman, A., Nicol, H.I. 2010. Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: a cost-distance approach. *Biological Control* 52: 263-270.
- Plecas, M., Gagic, V., Jankovic, M., Petrovic-Obradovic, O., Kavallieratos, N.G., Tomanovic, T., et al. 2014. Landscape composition and configuration influence cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 183: 1-10.
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S.A., Lavadero, B. 2015. Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control* 90: 148-156.
- Ricci, B., Lavigne, C., Alignier, A., Aviron, S., Biju-Duval, L., Bouvier, J.C., et al. 2019. Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control. *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20182898.
- Ries, L., Fletcher, R.J.Jr., Battin, J., Sisk, T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 491-522.
- Ries, L., Sisk, T.D. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917-2926.
- Rodríguez, E., González, M., Paredes, D., Campos, M., Benítez, E. 2018. Selecting native perennial plants for ecological intensification in Mediterranean greenhouse horticulture. *Bulletin of Entomological Research* 108: 694-704.
- Root, R.B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J. 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: a review. En: Sparks D.L. (ed.), *Advances in agronomy*, pp. 219-259. Academic Press. Washington, D.C., Estados Unidos.

- Samnegård, U., Alins, G., Boreux, V., Bosch, J., García, D., Happe, A.-K., et al. 2019. Management trade-offs on ecosystem services in apple orchards across Europe: Direct and indirect effects of organic production. *Journal of Applied Ecology* 56: 802-811.
- Scherber, C., Lavandero, B., Meyer, K.M., Perovic, D., Visser, U., Wiegand, K., Tscharntke, T. 2012. Scale Effects in Biodiversity and Biological Control: Methods and Statistical Analysis. En: Gurr, G.M., Wratten, S.D., Snyder, W.E. (eds.), *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*, pp. 121-138. John Wiley and Sons, Ltd., Chichester, Reino Unido.
- Shmida, A., Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tscharntke, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421-1432.
- Strogatz, S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H. 2001. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47: 561-594.
- Thies, C. Tscharntke, T. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-5.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., et al. 2001. Forecasting Agriculturally Driven Environmental Change. *Science* 292: 281-284.
- Troll, C. 1939. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde Zu Berlin* 74: 241-298.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., et al. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., et al. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87: 661-685.
- Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., et al. 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation* 204: 449-458.
- Tylianakis, J.M., Romo, C.M. 2010. Natural enemy diversity and biological control: making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology* 11: 657-668.
- Tylianakis, J.M., Binzer, A. 2014. Effects of global environmental changes on parasitoid-host food webs and biological control. *Biological Control* 75: 77-86.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., Lavigne, C. 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture Ecosystem and Environment* 166: 110-117.
- Vila Subirós, J., Varga Linde, D., Llausás Pascual, A., Ribas Palom, A. 2006. Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. *Doc. d'Análisis Geogràfica* 48: 151-166.
- Von Bertalanffy, L. 1993. *Teoría general de los sistemas*. Fondo de cultura económica.
- Wagner, H.H., Fortin, M.J. 2005. Spatial analysis of landscapes: Concepts and statistics. *Ecology* 86: 1975-1987.
- Woodward, G., Bohan, D.A. 2013. *Advances in Ecological Research*, Academic Press. Washington, D.C., Estados Unidos.
- Yang, L., Zeng, Y., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Lu, Y. 2018. Change in lady-beetle abundance and biological control of wheat aphids over time in agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 255: 102-110.
- Yang, L., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Pan, Y., Li, Q., et al. 2019. Non-crop habitats promote the abundance of predatory ladybeetles in maize fields in the agricultural landscape of northern China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 277: 44-52.
- Ye, Z., Vollhardt, I.M., Parth, N., Rubbmark, O., Traugott, M. 2018. Facultative bacterial endosymbionts shape parasitoid food webs in natural host populations: A correlative analysis. *Journal of Animal Ecology* 87: 1440-1451.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3-14.