

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



TRABAJO DE TESIS DOCTORAL:

**“Interacciones tritróficas involucradas en el control de plagas
de cultivos hortícolas”**



Doctorando: Luis Andrés Polack

Director de Tesis: Dra. Patricia C. Pereyra

Co-Director de Tesis: Ing. Agr. Santiago J. Sarandón

2008

Para Yamila

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN ESPAÑOL	iii
RESUMEN INGLÉS	viii
CAPÍTULO 1	
Introducción	1
CAPÍTULO 2 - La interacción entre el primer y el segundo nivel trófico: efecto de algunas prácticas agrícolas sobre las plagas.	
2.1. Introducción	28
2.2. Materiales y Métodos	
2.2.1. Aspectos comunes de los cultivos de tomate y pimiento	32
2.2.2. Interacción entre el cultivo de tomate y la “polilla del tomate”, <i>T. absoluta</i>	36
2.2.3. Interacción entre el cultivo de pimiento y el “pulgón verde del duraznero”, <i>M. persicae</i> .	39
2.3. Resultados	
2.3.1. Interacción entre el cultivo de tomate y la “polilla del tomate”, <i>T. absoluta</i>	41
2.3.2. Interacción entre el cultivo de pimiento y el “pulgón verde del duraznero”, <i>M. persicae</i> .	50
2.4. Discusión	
2.4.1. Interacción entre el cultivo de tomate y la “polilla del tomate”, <i>T. absoluta</i> .	54
2.4.2. Interacción entre el cultivo de pimiento y el “pulgón verde del duraznero”, <i>M. persicae</i> .	57
2.4.3. Nitrógeno, salinidad y déficit hídrico	58
2.4.4. Estrés y vigor	59
2.4.5. Conclusiones	61
CAPÍTULO 3 - La relación entre el primer y tercer nivel trófico: su efecto sobre las plagas.	
3.1. Introducción	63
3.2. Materiales y Métodos	
3.2.1. Las plantas asociadas	66
3.2.2. Los ensayos	68

3.2.3.	Las plagas	69
3.2.4.	Uso de trampas Malaise para la captura de enemigos naturales	73
3.2.5.	Estimación de la biodiversidad	75
3.3.	Resultados	
3.3.1.	El cultivo de tomate	76
3.3.2.	El cultivo de pimiento	85
3.4.	Discusión	
3.4.1.	Interacciones en el cultivo de tomate	97
3.4.2.	Interacciones en el cultivo de pimiento	99
3.4.3.	Consideraciones generales	102
3.4.4.	Conclusiones	104
CAPÍTULO 4 - Integración de efectos: cultivos bajo estrés y diversidad vegetal.		
4.1.	Introducción	105
4.2.	Materiales y Métodos	106
4.3.	Resultados	
4.3.1.	Aspectos comunes a los cultivos de tomate y pimiento	111
4.3.2.	Interacciones en las plantas de tomate	111
4.3.3.	Interacciones en las plantas de pimiento	116
4.4.	Discusión	
4.4.1.	Interacciones en las plantas de tomate	124
4.4.2.	Interacciones en las plantas de pimiento	125
4.4.3.	Consideraciones generales	127
4.4.4.	Conclusiones	130
CAPÍTULO 5 – Discusión General y Conclusiones.		
5.1.	Discusión General	132
5.2.	Conclusiones	144
	BIBLIOGRAFÍA	147

AGRADECIMIENTOS

- A la Dra. Patricia Pereyra por sus conocimientos, dedicación y paciencia para recorrer y darle forma a cada detalle de este trabajo.
- Al Ing Agr Santiago Sarandón por su experiencia, sus aportes desde una visión integradora y sus consejos.
- A las autoridades del INTA que brindaron el marco para hacer posible la realización del doctorado.
- A los sucesivos directores de la Estación Experimental Agropecuaria San Pedro del INTA Ings.Agrs. Héctor Martí y Antonio N. Angel por el apoyo
- Al Ing Agr Adolfo Amma por apoyar desde el Proyecto Nacional de INTA de Cultivos Protegidos a la realización de este trabajo.
- A la Dra Adriana Salvo por su valiosa colaboración en la determinación se parasitoides de polilla del tomate
- Al Dr Esteban Saini por su valiosa ayuda en la determinación de predadores de pulgones.
- A Gonzalo Segade, por su cotidiana ayuda en nuestro lugar de trabajo y su compañerismo.
- A Mariel Mitidieri por favorecer un excelente ambiente de trabajo en nuestro Grupo y por su ejemplo de dedicación y entrega a la investigación.
- A Cecilia Pereyra por la gran ayuda brindada.
- A Ramón Celié y Raúl Ferrara pos su colaboración en los ensayos
- A Fedra Albarracín por su excelente predisposición y ayuda en la búsqueda de bibliografía.
- A Graciela Domínguez por su colaboración y ayuda en la traducción del Resumen al inglés
- A mi familia y mis amigos que estuvieron siempre pendientes y preocupados por la marcha de este trabajo, su concreción y me ayudaron con su aliento y calidez a seguir adelante.

- De manera muy especial, a Yamila que con su apoyo, comprensión y sostén cotidiano permitió que mi ánimo se mantuviera en alto hasta escribir y revisar el último renglón de esta tesis.

Interacciones tritróficas involucradas en el control de plagas de cultivos hortícolas

Resumen

Desde mediados del siglo XX hasta el presente, se produjeron cambios profundos y radicales en la agricultura, que significaron grandes aumentos de rendimiento por unidad de superficie y la utilización de variedades mejoradas, fertilizantes y plaguicidas. Este nuevo paradigma productivo (Revolución Verde) simplificó la agricultura de manera reduccionista, fundamentalmente, desconociendo los complejos procesos que tienen lugar en los agroecosistemas. Las consecuencias de este modelo de producción empezaron a hacerse notar con el efecto contaminante de los plaguicidas, la eliminación de enemigos naturales, la adquisición de resistencia por parte de las plagas y la degradación de los suelos, entre otros problemas. Como una línea de pensamiento crítico a esta forma de agricultura surge, en la década del 70, la Agroecología, basada en un enfoque holístico y sistémico que busca la multicausalidad dinámica y la interrelación entre los componentes del agroecosistema.

A mediados de la década del '80 se inició la producción hortícola bajo invernáculo en la zona del Gran La Plata. Los cambios tecnológicos que acompañaron a esta producción constituyeron una suerte de Revolución Verde tardía: se generalizó el uso de cultivares híbridos de gran rendimiento, el uso de altos niveles de fertilizantes a través del riego por goteo (fertirrigación) y el desmedido uso de plaguicidas. Estos cultivos están sometidos a permanentes condiciones de estrés muchas veces ignoradas o desestimadas por los productores.

El escaso número de cultivos rentables en estos sistemas productivos, llevó a una reducción en la diversidad de especies cultivadas, tanto a escala espacial como temporal. En consecuencia, aumentó y se prolongó en el tiempo, la disponibilidad de un cultivo para una determinada plaga. Además, ciertas condiciones ambientales dentro de los invernáculos, como las altas temperaturas, favorecen la presencia de las plagas. Las aplicaciones de plaguicidas de amplio espectro, sin diagnóstico ni monitoreos previos,

pueden generar fenómenos de resistencia y una reducción en la abundancia y la diversidad de enemigos naturales, con el consecuente agravamiento del problema de las plagas.

A las diferentes hipótesis planteadas por la teoría ecológica, que tratan de explicar la aparición de plagas (concentración de recursos, enemigos naturales, estrés y vigor de las plantas, desbalance de nutrientes, etc.), se suma un manejo inadecuado de los cultivos hortícolas en invernáculo, que generaría las condiciones propicias para aumentar la abundancia de plagas.

La hipótesis general de este trabajo es que los herbívoros plaga son afectados tanto por el nivel trófico inferior (plantas cultivadas y silvestres) como por el nivel trófico superior (predadores y parasitoides), y existen además, interacciones entre el primer y el tercer nivel trófico, que pueden afectar a los herbívoros.

Como hipótesis particulares se plantea que, prácticas frecuentes de manejo de los cultivos de tomate y pimiento bajo cubierta, como la fertilización y el riego, aunque no están directamente relacionadas con el manejo de plagas, pueden provocar alteraciones en las plantas que influyen en la abundancia y el desempeño de las poblaciones de insectos plaga; y que los sistemas agrícolas con mayor diversidad vegetal albergan una mayor diversidad y abundancia de enemigos naturales, por lo que se espera que los herbívoros en esos sistemas, se encuentren más controlados.

El objetivo general de este proyecto fue estudiar las interacciones tritróficas que ocurren en dos cultivos hortícolas bajo invernáculo, el tomate y el pimiento, en el NE bonaerense, y que incluyen a sus plagas más importantes: la “polilla del tomate” *Tuta absoluta* (Povolny, 1994) (Lepidoptera, Gelechiidae), en tomate y los pulgones *Aphis gossypii* (Glover) y *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) en pimiento, y a sus enemigos naturales. Los procesos estudiados fueron:

1) Mecanismos que limitan a las poblaciones plaga desde el nivel trófico inferior, a través de cambios en la calidad nutricional de las plantas, producidas por ciertos tipos de

estrés o por variaciones en la nutrición del cultivo, y que pueden ser manejados con prácticas agrícolas apropiadas (Capítulo 2).

2) Mecanismos que limitan el crecimiento de las plagas desde el nivel trófico superior a través de interacciones entre plagas y enemigos naturales, y entre plantas y enemigos naturales (Capítulo 3).

3) Interacciones entre los tres niveles tróficos (cultivos, plantas asociadas, plagas y enemigos naturales) (Capítulo 4), a través de un ensayo en el que se combinaron los efectos descritos en los Capítulos 2 y 3.

Los ensayos se realizaron en la EEA San Pedro del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria en cultivos de tomate y pimiento bajo invernáculo. Se evaluaron los efectos que ciertas alteraciones de los cultivos, debidas a prácticas comunes de manejo (exceso de fertilización por nitrógeno y de salinidad), puedan tener sobre el desempeño de *Tuta absoluta* en el tomate y *Myzus persicae* en el pimiento, a través de las variables: supervivencia, tiempo de desarrollo, peso pupal, fecundidad, etc. Se estudió el efecto de la asociación de algunas plantas con flores (cerraja, coriandro, hinojo y caléndula), con los cultivos de tomate y de pimiento sobre la abundancia y diversidad de enemigos naturales y su consecuente efecto sobre las plagas estudiadas. Luego se integraron dos efectos: plantas de tomate y de pimiento sometidas a un estrés de tipo salino (alta conductividad) y presencia de plantas con flores, debido a la atracción que ejercen sobre ciertos enemigos naturales. Ambos efectos combinados se analizaron sobre la abundancia de las plagas y el parasitismo.

A través de la simulación de una situación común en los invernáculos, como es la salinización de los suelos debido al riego (alta conductividad), fue posible aumentar la susceptibilidad de los cultivos de tomate y pimiento, a *T. absoluta* y a *M. persicae* respectivamente. Plantas sometidas a una mayor salinidad permitieron un aumento del peso pupal de *T. absoluta* en tomate y de la fecundidad de los pulgones en pimiento. Por otra parte, un aumento del nivel de nitrógeno, si bien no tuvo un efecto tan claro como la

conductividad alta, favoreció la supervivencia de larvas de la polilla del tomate y la fecundidad de los pulgones.

Los parasitoides de larvas *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) y *Dineulophus phthorimaeae* (Hymenoptera: Eulophidae) fueron los más importantes sobre *T. absoluta*, con predominio del primero. *Eriopis connexa* y *Scymnus argentinicus* (Coleoptera: Coccinellidae) fueron los predadores más abundantes en pimiento y *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae), el parasitoide más importante de *M. persicae*. Las plantas con flores asociadas contribuyeron a reducir la abundancia de *T. absoluta* en tomate, donde hubo un aumento del porcentaje de larvas parasitadas, y a reducir la abundancia de pulgones en el cultivo de pimiento.

A pesar de no encontrar diferencias entre tratamientos en la riqueza específica de enemigos naturales de pulgones en pimiento, se observó una tendencia a un mayor número de especies en presencia de plantas con flores, mientras que en tomate no se evidenció tal tendencia. En pimiento se encontró además, una mayor diversidad de enemigos naturales en los tratamientos correspondientes a plantas con flores, que en aquellos sin plantas, durante la mayor parte del ensayo.

Al combinar mayor salinidad (riego con alta conductividad) con la presencia de plantas con flores en el cultivo de tomate, se observó que de los dos factores, la salinidad tuvo mayor efecto sobre la incidencia de *T. absoluta*, que las plantas asociadas. En pimiento, las plantas asociadas, quizás por un efecto de interferencia química, pudieron haber retrasado el inicio del crecimiento de los pulgones.

Los porcentajes de parasitismo de *T. absoluta* fueron altos en todos los tratamientos pero no se observaron diferencias entre tratamientos al combinar alta conductividad y plantas asociadas, debido probablemente a la cercanía entre las parcelas con y sin flores. En el cultivo de pimiento se pudo observar un mayor porcentaje de parasitismo en las parcelas sin alta conductividad, lo que evidencia que plantas sanas, que no están sometidas a un estrés salino, en presencia o no de flores asociadas, mantienen una densidad de pulgones tal que aumenta la proporción de parasitoides.

En ambos cultivos, la combinación del nivel trófico inferior (cultivo no sometido a estrés más plantas asociadas) con el nivel trófico superior (enemigos naturales de la polilla del tomate y de los pulgones) fue al menos aditiva

El aumento de la diversidad vegetal es una vía promisoría para reducir la incidencia de plagas en el cultivo. Las prácticas habituales en los cultivos hortícolas como el riego y la fertilización deberían ser evaluadas no solo en función de los rendimientos sino también en su efecto sobre la susceptibilidad o resistencia del cultivo a las plagas.

Tri-trophic Interactions Involved in Pest Control in Horticultural Crops

Abstract

Since the second half of the twentieth century there have been deep and radical changes in agriculture that meant large increases in yield per unit area and the use of improved strains, fertilizers and pesticides. This new productive paradigm (Green Revolution) simplified agriculture in a reductionist way, basically because it does not consider the complete processes taking place in the agricultural ecosystems. The consequences of this productive model were noticed at first due to the polluting effect of pesticides, the elimination of natural enemies, the pest resistance acquisition, and the soil degradation among other problems. Agroecology arose in the 1970's as a critical line of thinking to this form of agriculture. It is based on a holistic and systematic approach that pursues dynamic multi-causality and the relationship among the agricultural ecosystem components.

In the middle 80's greenhouse production was started in the area of La Plata. Technological changes that took place with the horticultural production in greenhouses became a kind of late Green Revolution. The use of hybrid strains of large yield, high levels of fertilizers through drop irrigation and an excessive use of pesticides were generalized. These crops are subject to permanent stress conditions which are many times ignored or rejected by growers.

The scarce number of profitable crops in these productive systems led to a decrease in the variety of growing species at a space, as well as a temporary scale. As a consequence there has been an increase in number and duration of the availability of a crop for certain pests. Besides, some environmental conditions inside the greenhouses, such as high temperature, favour the presence of pests. Broad spectrum pesticide applications without diagnosis or a previous monitoring may generate resistance and a reduction in the abundance and diversity of natural enemies, with the consequent worsening of the pest problem.

Along with different hypothesis posed by the ecological theory trying to account for the appearance of pests (resource concentration, natural enemies, stress and vigour of plants, nutrients imbalance, etc.) there is an inadequate handling of horticultural crops in greenhouses that would generate favourable conditions to increase the abundance of pests.

The general hypothesis of this paper is that herbivorous pests are affected by the lower trophic level (cultivated and wild plants) as well as by the upper trophic level (predators and parasitoids) and that there are also interactions between the first and third trophic levels that may affect the herbivorous.

Special hypothesis are raised stating that frequent cultural practices in tomato and pepper crops under cover, such as fertilization and irrigation, although not directly related to the management of pests, may cause alterations to the plants that exert an influence on the abundance and performance of pest insects population; and that agricultural systems with a larger plant diversity shelter a larger variety and a higher number of natural enemies; for this reason it is expected that herbivorous pests in these systems will be better controlled.

The general objective of this study is to investigate tri-trophic interactions that take place in two horticultural crops in greenhouse, tomato and sweet pepper, in the northeastern area of Buenos Aires province, including their most important pests: the tomato moth, *Tuta absoluta* (Povolny, 1994) (Lepidoptera, Gelechiidae) in tomatoes, the aphids *Aphis gossypii* (Glover) and *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) in sweet pepper, and their natural enemies as well. The processes worked upon were:

- 1) Mechanisms limiting pest population from the lower trophic level by means of changes in the nutritional quality of plants, produced by either certain kind of stress or variations in crop nutrition that can be handled by appropriate agricultural practices. (Chapter 2)

2) Mechanisms limiting pest growth from the upper trophic level through interactions between pests and natural enemies, and between plants and natural enemies (Chapter 3).

3) Interactions among the three trophic levels (crops, related plants with flowers, pests and natural enemies) (Chapter 4) by means of a trial in which the effects described in chapters 2 and 3 were combined.

The assays were carried out in San Pedro Agricultural Experimental Station, INTA (National Institute of Agriculture Technology) –33.41 S, –59.41 W, in tomato and sweet pepper crops in greenhouses. I evaluated the effects that some alterations in the crops, due to ordinary management practices (excess of fertilization due to nitrogen and salinity) might have on the performance of *Tuta absoluta* in tomatoes and *Myzus persicae* in sweet peppers, in terms of survival, development period, pupal weight, fecundity, etc. A research was carried out on the association of plants with flowers (sowthistle, *Sonchus oleraceus*; coriander, *Coriandrum sativum*; fennel, *Foeniculum vulgare* and calendula, *Calendula officinalis*) with tomato and sweet pepper crops, and their effect on the abundance and diversity of natural enemies, as well as on the consequent effect on the pests. Then two effects were integrated: tomato and pepper plants undergoing a stress of saline type (high conductivity) and the presence of flower plants, due to the attraction they exert on certain natural enemies. The combination of both effects on the abundance of pests and parasitoids was analyzed.

By simulating an ordinary situation in greenhouses, such as soil salinity due to irrigation (high conductivity) it was possible to increase the sensitivity of tomato and sweet pepper crops to *T. absoluta* and to *M. persicae* respectively. Plants subject to a higher salinity allowed an increase in pupal weight of *T. absoluta* in tomatoes and the fecundity of aphids in peppers. On the other hand, an increase in the nitrogen level, although it did not have an effect as evident as a high conductivity, favored the survival of *T. absoluta* larvae in tomatoes and also the fecundity of aphids.

The larval parasitoids *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) and *Dineulophus phthorimaeae* (Hymenoptera: Eulophidae) were the most important on *T.*

absoluta, with predominance of the first one. *Eriopis connexa* and *Scymnus argentinicus* (Coleoptera: Coccinellidae) were the most abundant predators in sweet pepper and *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae), the most important parasitoid of *M. persicae*. The associated flower plants contributed to reduce the abundance of *T. absoluta* in tomatoes, where there was an increase in the percentage of parasitism, and to reduce the abundance of aphids in the sweet pepper.

Although no differences were found between treatments regarding specific richness of natural enemies of aphids in pepper, a tendency towards a higher number of species was observed when flowers were present; however this was the case for tomatoes. A greater diversity of natural enemies was encountered in treatments with flower plants rather than in those without plants most of the time in the sweet pepper assay.

After combining a higher salinity (irrigation with high conductivity) with the presence of flower plants in the tomato crop, the following was observed: the first factor (salinity) had a greater effect on the incidence of *T. absoluta* than the associated plants. Regarding sweet pepper, the associated plants could have delayed the beginning of aphid growth. This could be due to chemical interference.

Percentages of *T. absoluta* parasitism were high in all treatments but no differences were observed between them when combining high conductivity and associated plants. This was probably due to the short distance between plots with and without flowers. In the sweet pepper crop a higher percentage of parasitism was observed in the controls (without high conductivity), showing that healthy plants, without a saline stress, whether in the presence of associated flowers or not, maintain such an aphid density that increases the parasitism.

In both crops, the combination of the lower trophic level (crop not subject to stress plus associated plants) with the upper trophic level (natural enemies of the tomato moth and aphids) was at least, additive.

The increase in the vegetation diversity is a promissory way to reduce the incidence of pests in crops. Ordinary practices in horticultural crops such as irrigation and fertilization should be evaluated considering not only the yields, but its effect on the susceptibility or resistance of the crop to the pests as well.

1. INTRODUCCION

1.1. Los problemas de la agricultura moderna

La agricultura ha ido evolucionando al compás de los cambios sociales y tecnológicos a lo largo de la historia de la humanidad. Hasta hace cinco décadas atrás, los rendimientos agrícolas dependían de los recursos internos, del reciclaje de la materia orgánica, de los mecanismos internos de control biológico y los regímenes de lluvia. Los rendimientos eran modestos pero estables. La producción estaba salvaguardada porque en el campo se sembraba más de un cultivo o variedad, como un seguro contra la aparición de plagas o las condiciones meteorológicas adversas. El nitrógeno del suelo era restablecido por la rotación de los principales cultivos con leguminosas. Las rotaciones destruían insectos, malezas y enfermedades, gracias a la ruptura efectiva de los ciclos de vida de estas plagas (Altieri, 2000).

Desde mediados del siglo XX hasta el presente, se produjeron cambios profundos y radicales en la agricultura. El punto de partida fue la denominada Revolución Verde que comienza en 1944, cuando la Fundación Rockefeller y el gobierno de México establecieron el Programa Cooperativo de Producción e Investigación de Trigo, con el fin de erradicar el hambre en el mundo. México pasó de importar la mitad de sus requerimientos en trigo, al autoabastecimiento en 1956, y a exportar medio millón de toneladas en 1964. La introducción de las variedades mejoradas de alto rendimiento de trigo y arroz de la Revolución Verde fue en buena parte responsable de que la producción de grano se incrementara anualmente a un promedio del 2.1% entre 1950 y 1990, lo que supuso triplicar las cosechas, sin variar la superficie cultivada. En el Tercer Mundo el impacto de las nuevas variedades (asociado a las correspondientes prácticas agrícolas) fue enorme, sobre todo en India, Pakistán, China y países de Latinoamérica. Algunos de estos países como el mencionado ejemplo de México pasaron de ser importadores a ser exportadores de grano (Borlaug, 1970). El llamado “padre de la Revolución Verde”, Norman Borlaug recibió el premio Nobel de la Paz en 1970.

Capítulo 1 - Introducción

Uno de los pilares de la Revolución Verde fue el mejoramiento genético. En poco tiempo se reemplazaron un gran número de cultivares locales, de baja productividad pero de gran variabilidad genética, por un reducido número de cultivares uniformes de alto rendimiento (FAO, Roma 1967). Para aprovechar ese alto potencial productivo se desarrolló paralelamente una tecnología (“paquete tecnológico”) más acorde a los requerimientos de estos nuevos cultivares que a la diversidad de condiciones de los diferentes ambientes donde iban a ser sembrados.

Cuando el insecticida DDT apareció en el mercado en 1942, se lo consideró la panacea para erradicar las plagas agrícolas, que en algunos países llegaban a destruir cosechas enteras. El espectacular éxito de la aplicación del DDT a los problemas de plagas agrícolas estimuló el desarrollo de muchos otros insecticidas. Dichos plaguicidas se convirtieron en los socios ideales de las nuevos cultivares mejorados. El número de plaguicidas registrados aumentó de unos 30 en 1936 a más de 900 en 1971 (Pesticide Review, citado por Luckman y Metcalf, 1975). En 1948, Paul Müller, descubridor de las propiedades insecticidas del DDT, recibió el premio Nobel de Fisiología y Medicina.

También se generalizó el empleo de fertilizantes químicos, de maquinaria pesada y del riego. Desde 1945 a 1980 el consumo anual mundial de fertilizantes NPK (nitrógeno-fósforo-potasio) pasó de 7,3 a 117,2 millones de toneladas con una tasa de incremento del 100% por década.

Rápidamente quedó delineado un nuevo paradigma que puede sintetizarse en la ecuación (Altieri, 1992):

$$\{\text{variedades mejoradas}\} + \{\text{fertilizantes}\} + \{\text{plaguicidas}\} = \{\text{altos rendimientos}\}$$

En la década del '60 la euforia inicial acerca de las bondades de los insecticidas, fue mutando a duda e inquietud. Comenzaron a ponerse en evidencia, tanto el deterioro y la contaminación de los recursos naturales, como los riesgos para la salud humana (Nieto Caraveo, 1999). Los sistemas productivos emergentes se hicieron altamente dependientes de insumos externos (fertilizantes, plaguicidas, riego, etc.) para que los cultivares expresaran todo su potencial de rendimiento. Estos cultivares mejorados no

Capítulo 1 - Introducción

crecían bien en suelos marginales y eran muy vulnerables a plagas y enfermedades. La uniformidad que produjo el uso generalizado de unos pocos cultivares de alto rendimiento, redujo la biodiversidad genética. Esto quedó en evidencia en una reunión de la FAO (Roma, 1967) donde se expresó que “Los recursos genéticos de las plantas por las cuales vivimos están disminuyendo rápida y desastrosamente... esta erosión de nuestros recursos biológicos pueden afectar gravemente a las futuras generaciones”. La nueva agricultura provocó diversos tipos de contaminación y pérdida de nutrientes de los suelos. La mecanización produjo problemas de compactación de suelos. Se expandieron las áreas bajo riego por el mayor requerimiento de agua de las nuevas variedades. Aparecieron como consecuencia nuevos problemas como la salinización y el agotamiento de los acuíferos.

Las explotaciones basadas en este tipo de agricultura requirieron de nuevas condiciones de producción (insumos externos, capacitación de los productores, grandes extensiones de tierra, etc.) fuera del alcance de los pequeños productores. En ocasiones la adquisición de insumos empeoró la situación de endeudamiento, y en muchos casos terminó por obligarlos a abandonar la actividad. Esto dio lugar a la profundización de la brecha social entre agricultores ricos y agricultores pobres.

La nueva agricultura derivada de la Revolución Verde simplificó, de manera reduccionista el sistema productivo. Se ignoraron o subestimaron los complejos procesos que tienen lugar en los agroecosistemas. El suelo, desde una concepción industrialista de la agricultura, fue homologado a una máquina, y los procesos agrícolas fueron artificialmente separados de los procesos que ocurren en los ecosistemas (González de Molina, 1992). Se subestimó la función de los recursos naturales (reciclado y fijación de nutrientes, control natural de plagas, etc.) y se los creyó prescindentes por la posibilidad de sustituirlos por insumos externos. La pérdida o deterioro de los recursos naturales volvió a muchos agroecosistemas cada vez más frágiles, inestables y dependientes de subsidios externos para continuar produciendo.

En relación a las plagas, ya en 1946 apareció el primer informe sobre la resistencia de la mosca doméstica al DDT. Durante la década del '50 se iban a documentar una larga lista de casos de resistencia. Pero este no fue el único problema causado por los nuevos

plaguicidas. En el Valle de San Joaquín, EEUU, la cochinilla acanalada de Australia alcanzó el estatus de plaga cuando el uso generalizado de DDT eliminó a su principal enemigo natural *Rodolia cardinalis* (Stern *et al*, 1959).

En 1962 Rachel Carson publica el libro “Primavera Silenciosa” con más de 500 referencias bibliográficas sobre los efectos no deseados de los plaguicidas. Refiriéndose al masivo uso de plaguicidas en la post guerra, Smith y Huffaker (1973) señalaron que nunca antes se había impuesto un disturbio tal sobre el equilibrio natural de los agroecosistemas.

1.2. Agricultura sustentable: la necesidad de un nuevo paradigma

La espiral descendente en la que se ingresó con el paradigma de la Revolución Verde fue motivo de preocupación desde los propios inicios de este drástico cambio. Esta perspectiva netamente productivista, que centraba sus objetivos en los altos rendimientos, comenzó a ser confrontada con otros enfoques alternativos. No se trataba ya de poner el foco exclusivamente en el rendimiento sino también en la conservación de recursos, la contaminación del ambiente y la salud pública.

El 27 de abril de 1987 la Comisión Mundial del Ambiente y el Desarrollo también conocida como Comisión Brundtland presentó su informe “Nuestro Futuro Común” a las Naciones Unidas. En este informe se acuñó el concepto de sustentabilidad definido como la satisfacción de "las necesidades del presente sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus propias necesidades".

Desde entonces, ha existido una creciente ponderación de la agricultura sustentable en respuesta a los problemas relacionados con el impacto económico y ambiental adverso de la agricultura convencional, derivada de la revolución verde (Rasul y Thapa, 2004). La agricultura sustentable persigue equilibrar la calidad ambiental, la equidad social y la viabilidad económica entre todos los sectores de la sociedad, incluyendo comunidades internacionales y las generaciones futuras (Lockeretz, 1991). Mantener la base de los

recursos naturales y minimizar la dependencia de insumos externos son dos objetivos fundamentales.

Es evidente que compatibilizar estos fines económicos, productivos y ecológicos no puede realizarse desde la óptica reduccionista del paradigma de la Revolución Verde. Si se pretende abordar la producción de alimentos, fibras y forrajes con un enfoque integral, las disciplinas relativamente nuevas como la Agroecología, brindan un marco teórico adecuado (Sarandon, 2002).

En la década del 70 nace la Agroecología, como disciplina que analiza los fenómenos ecológicos que ocurren en un agroecosistema (Gliessman, 1998) como por ejemplo, la relación entre las malezas, las plagas y las plantas cultivadas. Progresivamente, dicho término se fue ampliando para aludir a una concepción particular de la actividad agrícola. En la esencia de la Agroecología, reside la idea de que un campo de cultivo es un tipo particular de ecosistema donde ocurren procesos ecológicos, tales como los ciclos de nutrientes, las interacciones entre diferentes niveles tróficos (herbívoro-planta, predador-presa, etc.) competencia, comensalía y sucesiones, entre otros (Hecht, 1999).

La Agroecología se basa en un enfoque holístico y sistémico que busca la multicausalidad dinámica y la interrelación entre sus componentes, dependiente de los procesos que tienen lugar en el agroecosistema (González de Molina, 1992). El otro aspecto relevante de la Agroecología es que incluye las dimensiones sociales, culturales y económicas, como componentes inseparables de las dimensiones productivas y ecológico-ambientales (Norgaard y Sikor, 1999), esenciales para un abordaje holístico.

1.3. Las plagas de la agricultura

1.3.1. Causas de la aparición de plagas

Una plaga es cualquier organismo cuyas actividades interfieren con la salud humana, el confort o intereses económicos y cuya densidad poblacional excede algún valor arbitrario e inaceptable, causando daño económico (Horn, 1988).

Capítulo 1 - Introducción

Se han formulado varias hipótesis sobre las razones por las cuales muchas especies de insectos se vuelven plagas. Una de las características de la agricultura moderna es su gran uniformidad a nivel de genes, especies, parcelas y paisaje. En este contexto, los monocultivos (extensión de cultivo con una única especie y cultivar), con uso excesivo de insecticidas, constituyen ambientes deficientes para el desarrollo de los enemigos naturales capaces de controlar las plagas (Altieri, 1992). La hipótesis de los enemigos naturales postula que los ambientes con mayor diversidad vegetal sostienen una mayor abundancia y riqueza de enemigos naturales (Altieri, 1992; Nicholls *et al*, 2000; Norris y Kogan, 2000; Frank y Liburd, 2005).

Según la hipótesis de la concentración de recursos, los monocultivos proveen además, hábitats uniformes y concentrados, donde los insectos herbívoros especialistas pueden alcanzar altas densidades (Otway *et al*, 2005). Los monocultivos equivalen a ecosistemas inmaduros que son explotados por muchas especies de herbívoros en contraposición a ambientes de especies vegetales diversificados que exhiben una estructura física, química y microclimática más compleja y en los que se produce un sinergismo entre las plantas que genera una resistencia asociacional frente al ataque de las plagas (White y Andow, 2006).

Finalmente, las plantas cultivadas son más conspicuas (aparentes) y nutritivas para los herbívoros que sus ancestros silvestres (Kogan, 1986). Han estado sujetas a una selección artificial que ha alterado la química secundaria, el contenido de nutrientes y los hábitos de crecimiento (Benrey *et al*, 1998; Frary y Doğanlar, 2003), aumentando su susceptibilidad frente a las plagas.

En un ambiente donde los factores abióticos tales como luz, temperatura y humedad se encuentren en condiciones ideales y el alimento en abundancia, con una elevada calidad nutricional y en ausencia de enemigos naturales, un insecto fitófago alcanza su potencial reproductivo máximo con la consecuente contribución para la próxima generación (Panizzi y Parra, 1991).

De acuerdo a las hipótesis mencionadas, y desde una perspectiva ecológica, sería posible reducir en gran medida el ataque de plagas si se lograra aumentar la abundancia

y diversidad de enemigos naturales, reducir los monocultivos y la aparición de los cultivos con un aumento de la diversidad vegetal.

1.3.2. Desarrollo del concepto de Manejo Integrado de Plagas (MIP)

La aparición de problemas derivados del uso masivo de los primeros plaguicidas generó rápidamente una reacción en el campo científico. Ya en 1959, Stern *et al.* señalaban que cualquiera fuera la razón para el aumento de las plagas, era cada vez más evidente que debía desarrollarse un enfoque integrado, utilizando tanto el control biológico como el químico, para rectificar los errores del pasado y evitarlos en el futuro. El término “Control Integrado” definido en el mencionado trabajo como una integración entre el control químico y el biológico, evolucionó en poco tiempo a un concepto más amplio: el Manejo integrado de Plagas (MIP). El MIP fue definido en 1965 en el Simposio auspiciado por FAO en Roma, como “un sistema de manejo de plagas que, en el contexto del ambiente asociado y las dinámicas poblacionales de las especies plaga, utiliza todas las técnicas y métodos convenientes en forma tan compatible como sea posible y mantiene los niveles de las poblaciones de plagas por debajo de los que causaren daño económico” (FAO, citado por Bajwa y Kogan, 2002).

El MIP nació en un periodo de fuerte cuestionamiento a la tecnología vigente. Sin embargo, es importante señalar que muchas ideas y conceptos tuvieron su origen antes de la propia Revolución Verde (Kogan, 1998). Forbes, de la Universidad de Illinois, en la década de 1880, ya hablaba de estudios ecológicos aplicados de insectos de los cultivos agrícolas (BICONET, 2006). Woodworth (1908) y Michelbacher (1945), ambos de la Universidad de California, remarcaron la importancia de la ecología en el control de insectos (Kogan, 1998). En 1920 se desarrolló un sistema altamente sofisticado para el control del picudo del algodón y fueron identificados los umbrales económicos para iniciar las aplicaciones con arseniato de calcio (Carpio, 2001).

El MIP propuso un enfoque del problema de las plagas desde otra perspectiva. El concepto del MIP, de acuerdo a la definición de FAO, encierra básicamente dos ideas. La primera es compatibilizar todas las técnicas y métodos convenientes, tanto como sea posible, disminuir la importancia del control químico, herramienta casi exclusiva en la

agricultura moderna, y explorar alternativas novedosas en el control de plagas. La segunda idea es mantener los niveles de las poblaciones plaga por debajo de los niveles de daño económico. Esto lleva implícito un concepto de plaga más dinámico, donde un organismo pasa a ser una plaga sólo si su población está provocando efectivamente un daño económico al cultivo. Es decir, si sobrepasa un umbral de abundancia por encima del cual puede ocasionar daño económico y por debajo del cual, no justifica en términos económicos llevar a cabo una medida de control. Este concepto de daño económico debería ser analizado con un enfoque superior al de los costos-beneficio de la economía neoclásica incluyendo los costos ocultos de contaminación y pérdida de biodiversidad que se evitarían con la reducción del uso de plaguicidas (Sarandon, 2002).

1.4. La teoría ecológica aplicada al manejo de plagas

1.4.1. Interacciones entre plantas y herbívoros. Resistencia.

Las plantas han desarrollado diferentes estrategias para defenderse de los herbívoros (Heil, 2000). Estas estrategias pueden dividirse en aquellas destinadas a reducir la cantidad de daño del herbívoro (resistencia) y aquellas que disminuyen el impacto de la herbivoría sobre el *fitness* de la planta (tolerancia) (Herms, 2002; Leimu y Koricheva, 2006). La resistencia comprende mecanismos físicos y químicos que reducen el crecimiento, la fecundidad y supervivencia de un herbívoro (antibiosis) o que alteran la preferencia (antixenosis) (Painter, 1951; Kogan y Ortman, 1978).

La resistencia mecánica o física de las plantas frente a los herbívoros está basada en caracteres morfológicos que incluyen tricomas, espinas, ceras de superficie, dureza de los tejidos, espesor de paredes celulares y cutículas, proliferación rápida de tejido, modificación anatómica de los órganos, etc. Por ejemplo, las pectinas que cementan las paredes celulares constituyen un factor de resistencia, ya que deben ser despolimerizadas por los pulgones para poder alcanzar el floema con los estiletes (Dreyer y Campbell, 1987).

Las plantas producen sustancias químicas de defensa que pueden clasificarse en: 1) constitutivas o de presencia permanente, son de efecto tóxico o repelente sobre los

herbívoros, o en algunos casos, reductoras de la digestibilidad de las proteínas vegetales; 2) inducidas o sintetizadas en respuesta al daño (Mello y Silva-Filho, 2002). Las sustancias constitutivas son metabolitos secundarios pertenecientes a variados grupos químicos: alcaloides, aminoácidos no proteicos, glicósidos cianogénicos, glucosinolatos, terpenoides, taninos, ligninas, etc. (Awmack y Leather, 2002). Las sustancias inducidas se sintetizan a partir de la respuesta metabólica a un ataque de un herbívoro o patógeno. Las sustancias sintetizadas incluyen proteínas tales como inhibidores de proteinasas de los insectos (Thaler *et al.*, 2002) y compuestos orgánicos volátiles, capaces de atraer a los predadores y parasitoides del fitófago (Baldwin *et al.*, 2001). La resistencia inducida presupone una ventaja frente a la constitutiva ya que disminuye el costo energético en defensas, al producirlas solo cuando es necesario (Agrawal, 2005).

Por otra parte, el crecimiento, desarrollo y reproducción de los insectos depende directamente de la cantidad y calidad del alimento utilizado (Hagen *et al.*, 1984; Panizzi y Parra, 1991). La calidad de la planta hospedera es un determinante clave de la supervivencia, desarrollo y fecundidad de la mayoría de los insectos herbívoros (Bjorkman, 2000; Awmack y Leather, 2002; de Bruyn *et al.*, 2002).

Bajo determinadas situaciones de manejo, las plantas cultivadas pueden verse afectadas en su calidad nutricional o bien en su resistencia frente a los herbívoros. (Pereyra *et al.*, 1996; Altieri y Nicholls, 2003; Facknath y Lalljee, 2005). Este enfoque, muy poco estudiado hasta el momento, es de suma importancia desde el punto de vista agronómico, ya que diferentes prácticas de manejo pueden afectar la relación entre cultivos, plagas y enemigos naturales.

La resistencia varía con factores como la edad o el estado de crecimiento de la planta, por lo que está asociada a su fisiología. Factores que alteren la fisiología provocarán en consecuencia, una modificación de la resistencia (Altieri y Nicholls, 2003). El estado fisiológico y morfológico de la planta hospedera, determinará la predisposición a sostener ciertas poblaciones de insectos (i.e. pulgones) (Bethke *et al.*, 1998). Entre los factores que pueden alterar la fisiología de las plantas y por ende su susceptibilidad frente a los herbívoros, merecen una mención especial aquellos que causan estrés. Se denomina estrés a cualquier condición o presencia de una sustancia desfavorable que

afecte o bloquee el metabolismo, el desarrollo o el crecimiento de la planta (Lichtenthaler, 1998).

Los insectos fitófagos dependen de las plantas para sobrevivir y están sujetos a todas las alteraciones que resultan de las interacciones entre éstas y el medio ambiente. La hipótesis del estrés de las plantas, planteado por White (1974) predice que las plantas fisiológicamente estresadas serán más atacadas por los herbívoros que las plantas sanas, ya que la energía destinada a la defensa debe ser invertida en supervivencia. El estrés puede afectar:

1) La resistencia constitutiva. Las plantas estresadas invierten menos recursos en metabolitos secundarios de defensa (Rhoades, 1979; Gonçalves Alvim *et al.*, 2001)

2) La resistencia inducida. Los factores abióticos que causan estrés provocan una interferencia con las señales producidas ante los ataques de patógenos o herbívoros. (Mitidieri *et al.*, 2001; Taylor *et al.*, 2004).

3) La calidad nutricional de la planta para los insectos. Una de las causas de resurgencia de plagas es atribuida a la alteración de la calidad nutricional de la planta por el efecto de la fitotoxicidad de los plaguicidas aplicados (Hardin *et al.*, 1995; Slosser *et al.*, 2004). El daño producido por la fumigación con ozono (Trumble *et al.*, 1987) y la falta de agua o estrés hídrico (Huberty y Denno, 2004) favorecen indirectamente la herbivoría ya que pueden generar modificaciones en los carbohidratos y las proteínas, aumentando la concentración de azúcares simples y de aminoácidos (algunos de ellos de acción fagoestimulante, como la prolina) (Holtzer *et al.*, 1988) y alterar la cantidad de algunos solutos orgánicos e inorgánicos críticos para el desarrollo de insectos. Los cambios en la nutrición mineral tales como una deficiencia relativa de potasio, pueden causar la acumulación de carbohidratos solubles, azúcares reductores y aminoácidos, y bloquear la síntesis de proteínas, lo cual convierte a la planta en un mejor alimento para los insectos herbívoros (Dale, 1988). En este sentido, según este mismo autor, el nitrógeno es un regulador que gobierna la utilización de potasio, fósforo y otros elementos y el exceso de este nutriente puede ser dañino para ciertas especies de plantas.

Desde el punto de vista agronómico, el estrés, entendido como una condición subóptima de crecimiento, puede estar generado por prácticas de manejo habituales, no necesariamente consideradas deficientes. Esto cobra una enorme importancia en la interacción entre el cultivo y los insectos fitófagos, ya que puede determinar que éstos alcancen o no el estatus de plaga.

1.4.2. Interacciones entre herbívoros y enemigos naturales. Control Biológico.

Van den Bosch (1971) se refirió al control biológico como la manipulación de los enemigos naturales por el hombre para controlar las plagas y lo diferenció del control natural que ocurre, según este autor, sin intervención humana. Dentro del control biológico se distinguen: (1) la importación e introducción de un enemigo natural para controlar una plaga exótica (control biológico clásico) o nativa (control biológico neoclásico), (2) la cría artificial de un enemigo natural para su liberación en el cultivo en forma inoculativa o inundativa y (3) la conservación de enemigos naturales por medio de manipulaciones ambientales para proteger y aumentar la abundancia, diversidad y efectividad de los mismos (DeBach, 1964; van Emden, 2003; Kean *et al.*, 2003; Landis *et al.*, 2005).

La introducción de un enemigo natural exótico, además de costosa, requiere estudios a mediano y largo plazo, que no siempre se llevan a cabo, para evitar consecuencias ecológicas indeseables, como por ejemplo la eliminación de un enemigo nativo por competencia interespecífica. El control biológico por liberación mantiene una dependencia de insumos externos y puede implicar también costos que lo hacen de difícil acceso para los productores de menores recursos.

En ese sentido, el control biológico por conservación es la alternativa que se presenta como el mayor desafío desde una perspectiva ecológica y agronómica. En efecto, se basa en un aprovechamiento más eficiente de recursos existentes pero requiere de un profundo conocimiento de las interrelaciones de los componentes de un agroecosistema para manipular el ambiente en favor de los enemigos naturales. Esto debería traducirse en prácticas que remuevan o mitiguen los factores adversos, como por ejemplo, la aplicación de plaguicidas no selectivos. Pero también prácticas que contribuyan a aportar los

recursos complementarios necesarios para los enemigos naturales como la incorporación de vegetación acompañante en los sistemas de cultivo.

Muchos artrópodos predadores, además de comer presas, se alimentan de una variedad de productos tales como las excreciones azucaradas (*honeydew*) de los insectos picadores-suctores, polen, néctar, esporas, exudados de heridas y jugo floemático (Hoffman y Frodsham, 1993; Hickman y Wratten, 1996; Jervis y Kidd, 1996; Barbosa y Wratten, 1998; Bugg y Pickett, 1998; Landis *et al.*, 2000; Coll y Guershon, 2002, Patt *et al.*, 2003). Los parasitoides adultos no sólo deben encontrar al huésped para reproducirse sino también, localizar alimento para satisfacer sus necesidades energéticas a corto plazo. La disponibilidad y accesibilidad a fuentes de alimento como el néctar o polen en un área dada, afecta la permanencia del parasitoide y su eficiencia de búsqueda (Lewis *et al.*, 1998). Por otra parte, la falta o escasez de estas fuentes de alimento reduce la efectividad de los parasitoides adultos que deben dedicar proporcionalmente más tiempo a la búsqueda de estas fuentes de energía, que a la búsqueda de huéspedes (Takasu y Lewis, 1995).

Sin embargo, la manipulación de la diversidad vegetal, con el consiguiente aumento de disponibilidad y accesibilidad a fuentes de alimento, debe realizarse conociendo no sólo el efecto beneficioso sobre los enemigos naturales, sino también las consecuencias que puede tener sobre las plagas (Lavandero *et al.*, 2006). En efecto, el subsidio de recursos aportados puede también beneficiar a los insectos fitófagos, es decir, las plantas incorporadas pueden ser una potencial fuente de inóculo de plagas del cultivo (Baggen y Gurr, 1998). Éstas también pueden beneficiarse cuando las plantas incorporadas proveen alimento a los adultos (Lavandero *et al.*, 2006).

1.4.3. Interacciones tritróficas

En el marco de las interacciones multitróficas (Price *et al.*, 1980), un tema de amplia discusión en ecología durante los años `80 y `90 fue la importancia relativa de las fuerzas que controlan las dinámicas de las poblaciones y las comunidades. Estas fuerzas pueden provenir desde abajo (*bottom-up*) o desde arriba (*top-down*) de la cadena trófica, y afectar a manera de cascada, a todos los niveles tróficos (Hunter y Price, 1992). Evaluar si el

efecto de los recursos (*bottom-up*) es relativamente más fuerte o débil que el efecto de los enemigos naturales (*top-down*) sobre las poblaciones de herbívoros, es crucial en el manejo de las plagas, ya que determinará en gran medida su abundancia (Walker y Jones, 2001).

En los sistemas agrícolas, las interacciones tróficas están dadas por: (1) El primer nivel trófico: cultivo y plantas asociadas. En este nivel es importante la calidad y la cantidad de plantas, ya que la limitación del alimento podría controlar las poblaciones de insectos (Bonsall y Eber, 2001; Umbanhowar y Hastings, 2002; Karimzadeh *et al.*, 2004). (2) El segundo nivel trófico: los herbívoros, en todas sus variedades, que pueden eventualmente alcanzar el estatus de plaga. (3) El tercer nivel trófico: los enemigos naturales (predadores, parasitoides, patógenos). Los sistemas agrícolas presentan una menor complejidad que los sistemas naturales.

Existen numerosos ejemplos que involucran interacciones tritóficas, por ejemplo: las plantas emiten compuestos orgánicos volátiles que atraen parasitoides y predadores, facilitando el hallazgo de huéspedes y presas; las plantas proveen de recursos (polen, néctar, etc.) a los parasitoides adultos, etc.

La hipótesis del “crecimiento lento — mortalidad alta” postula que cuando la calidad nutricional, la química secundaria y/o la morfología de una planta hospedera actúan como defensas subletales, prolongando el desarrollo de insectos herbívoros, aumenta la mortalidad infligida por predadores y parasitoides (Clancy y Price, 1987; Benrey y Denno, 1997; Cornelissen y Stiling, 2006).

Otros tipos de interacciones tritróficas, contemplan el efecto de ciertos tipos de resistencia de las plantas sobre los enemigos naturales, que pueden afectarlos positiva o negativamente; por ejemplo: la pilosidad del tomate afecta la fecundidad del ácaro *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) y la supervivencia de su predador *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) (Cédola *et al.*, 2001). La presencia de tricomas glandulares en tomate tiene un efecto adverso sobre *Diadegma pulchripes* (Hymenoptera: Ichneumonidae), parasitoide de la polilla de la papa, *Phthorimaea operculella*

(Lepidoptera: Gelechiidae) (Mulatu *et al.*, 2006). La resistencia química de la planta o su calidad como alimento pueden afectar indirectamente a los parasitoides (Kaneshiro y Johnson, 1996; Teder y Tammaru, 2002; Hunter, 2003) y a los predadores (van Emden, 1995; Giles *et al.*, 2002). Así como el estrés de la planta puede modificar la calidad de alimento y afectar a los herbívoros, también podrá influir en parasitoides y predadores.

Desde el punto de vista agronómico, es conveniente que técnicas de control de plagas que se basen en manipular el nivel trófico superior (control biológico) y el nivel trófico inferior (aumento de la resistencia del cultivo), sean compatibilizadas para lograr combinaciones más eficientes y efectivas, y evitar que se neutralicen.

1.5. Área de estudio

Las actividades de investigación fueron realizadas en el predio de la Estación Experimental Agropecuaria San Pedro del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Dicha Estación se encuentra a la altura del km 170 de la Ruta Nacional N° 9 en la localidad homónima de la provincia de Buenos Aires. Fue creada en el año 1957 y desde los inicios se ha dedicado a investigar en tecnologías de cultivos intensivos frutícolas (naranja y otros cítricos, durazno y otros frutales de carozo) y hortícolas. Entre estos últimos, la batata y todos aquellos cultivos de producción de los cinturones hortícolas periurbanos. Su zona de influencia abarca los Partidos del noreste bonaerense desde San Nicolás hasta La Plata. Ha sido uno de los centros pioneros en la investigación en tecnología de cultivos en invernáculos. Si bien se encuentra a 200 km de la principal zona de producción hortícola bajo invernáculo del país (Cinturón Hortícola de La Plata), las diferencias climáticas entre ellas son mínimas, como lo muestra la Tabla 1.1 con el resumen de las principales variables.

1.6. La horticultura en el área de estudio

1.6.1. Situación general

Según el último censo agropecuario 2002 (INDEC, 2002) existen en los alrededores de las ciudades de Buenos Aires y La Plata, un total de 1123 explotaciones hortícolas que ocupan 10195 ha, de las cuales 1165 ha corresponden a la superficie ocupada con invernaderos, lo que a su vez representa el 39,30 % de la superficie nacional.

Variable Climática	EEA San Pedro		Aeródromo La Plata	
	Enero	Julio	Enero	Julio
Temp. media mensual (°C) 1965/2004	23.9	10.2	23.0	9.7
Temp. máxima media (°C) 1965/2004	30.2	15.4	28.7	14.1
Temp. mínima media (°C) 1965/2004	17.4	5.4	17.4	5.4
Humedad relativa media mensual (%) 1966/2004	69,0	82,0	67.7	81.4
Precipitación anual media (mm) 1965/2004	1074.4		1019.1	

Fuentes: INTA (EEA San Pedro e Instituto de Clima y Agua)

Tabla 1.1: Cuadro comparativo de las variables climáticas de San Pedro, (LATITUD= -33.41 (S) LONGITUD= -59.41 (O) ALTURA = 28 m.s.n.m) para el período 1965/2004 y La Plata (LATITUD= -34.97 (S) LONGITUD= -57.90 (O) ALTURA = 19 m.s.n.m.) para el período 1967/2005.

A mediados de la década del '80 se inició la producción bajo invernáculo en la zona de La Plata (García y Miérez, 2006) con las consecuentes ventajas en la uniformidad de producto, la calidad y la precocidad que brindaron estos sistemas. Los cambios tecnológicos que acompañaron a la producción hortícola bajo invernáculo constituyeron una suerte de Revolución Verde tardía. Se generalizó el uso de cultivares híbridos de gran rendimiento, el uso de altos niveles de fertilizantes a través del riego por goteo (fertirrigación) y el desmedido de uso de plaguicidas, incluido el uso de bromuro de metilo para desinfectar periódicamente los suelos.

Las consecuencias de este manejo impactaron en diversos niveles de la producción. Por efecto del manejo inadecuado de la fertilización, la calidad del agua de riego y la falta de infiltración del agua de lluvia, los suelos tendieron a aumentar el pH, las sales, el sodio, la conductividad eléctrica y el magnesio, a la vez que disminuyó la materia orgánica y el nitrógeno (Balcaza, 1999; Balcaza, 2006).

El escaso número de cultivos rentables en estos sistemas productivos, llevó a una reducción en la diversidad de especies cultivadas, tanto a escala espacial como temporal. En consecuencia, aumentó y se prolongó en el tiempo, la disponibilidad de un cultivo para una determinada plaga. Por otra parte, las condiciones ambientales para las plagas mejoraron con el aumento de la temperatura dentro de los invernáculos.

La repetición de cultivos hizo que aumentara la cantidad de inóculo de enfermedades, generándose una dependencia cada vez más fuerte, de la desinfección del suelo. El uso de bromuro de metilo como desinfectante crea un vacío biológico en el suelo, situación en la que generalmente los patógenos son los primeros organismos en recolonizar.

Finalmente, en relación a las plagas, se observó que las aplicaciones de plaguicidas sin diagnóstico ni monitoreos previos, y utilizando productos de amplio espectro, pudieron haber generado fenómenos de resistencia y la reducción de la abundancia y la diversidad de enemigos naturales, con el consecuente agravamiento del problema de las plagas.

1.6.2. El efecto de las prácticas agrícolas sobre la resistencia

En los cultivos intensivos se busca maximizar el control del mayor número de condiciones y variables en juego para lograr altos niveles de productividad. Se intenta optimizar la provisión de agua y nutrientes a través del fertirriego y de controlar las condiciones ambientales a través de invernáculos que pueden alcanzar un alto grado de automatización. Sin embargo, a pesar del nivel de desarrollo tecnológico alcanzado, los cultivos hortícolas bajo invernáculo no están exentos de estar sometidos a fuertes condiciones de estrés.

Los principales tipos de estrés que afectan a los cultivos protegidos son:

1) El estrés hídrico. Se produce al comienzo de la tarde, en días cálidos y soleados, cuando una fuerte elevación de la temperatura aumenta el déficit de presión de vapor. Por lo tanto, la humedad relativa cae rápidamente y las plantas cierran sus estomas pudiendo producirse una situación de estrés hídrico, aún en un suelo bien regado (Francescangeli, 1998). Esta situación se agrava más si se suma el aumento de la concentración de sales con el proceso de salinización paulatina de los suelos de los invernáculos. Con el aumento de la salinidad, hay una reducción del potencial agua del suelo que profundiza los problemas de estrés en los momentos del día de alta demanda hídrica atmosférica.

2) Exceso y/o desbalance nutricional. En general, los productores fertilizan con nitrógeno, fósforo y potasio, sin realizar un diagnóstico previo del nivel de nutrientes existente. Los desajustes entre el aporte de fertilizantes y las necesidades reales de nutrientes de los cultivos, pueden llevar a fuertes desequilibrios nutricionales.

3) El estrés térmico. Las altas temperaturas suelen ser un factor de estrés frecuente al cual están sometidas los cultivos hortícolas en los invernáculos (Mitidieri, 2006). A modo de ejemplo, las temperaturas óptimas de crecimiento de tomate en las distintas etapas fenológicas no deberían superar los 30°C, pero en verano, en los invernáculos de uso común en las zonas de producción, esa temperatura es ampliamente superada durante gran parte del día (Francescangeli, 1995).

Estas condiciones de estrés, al no afectar los rendimientos de los cultivos de manera manifiesta, son ignoradas o desestimadas por la mayoría de los productores. Sin embargo, desde una perspectiva holística, esta visión parcial debería ser reconsiderada. Los productores orgánicos, por ejemplo, sostienen que la aparición de plagas y enfermedades son indicadores de problemas de fertilidad del suelo (Patriquin *et al.*, 1995), es decir que las plantas que se desarrollan con enmiendas orgánicas son más resistentes a plagas y enfermedades que las plantas que se desarrollan con aplicación de fertilizantes sintéticos (Arancon *et al.*, 2005). La materia orgánica y la actividad microbiana de los suelos manejados orgánicamente generarían una capacidad *buffer* para mantener el equilibrio de nutrientes, resultando en un adecuado crecimiento de la planta y una mayor resistencia a la herbivoría (Phelan *et al.*, 1996).

Una nutrición mineral equilibrada determina en gran parte, la calidad de la planta para herbívoros y patógenos, a través de una variedad de efectos sobre la química primaria y secundaria de la planta (Busch y Phelan, 1999). Algunos trabajos demuestran que las variaciones en la relación de nutrientes minerales pueden tener un efecto positivo sobre la resistencia de las plantas a insectos (Beanland *et al.*, 2003; Jansson y Ekbohm, 2002; Busch y Phelan, 1999; Phelan *et al.*, 1996). El mecanismo para explicar estos efectos está asociado a las modificaciones de la calidad nutricional de la planta.

1.6.3. El cultivo de tomate

Se acepta que el tomate, *Lycopersicon esculentum* L. (Solanaceae), es originario de los Andes peruanos y que fue domesticado en México. El tomate es una de las principales hortalizas en la Argentina, tanto por su consumo (16 kilos por persona por año), por el valor económico de la producción, como por la superficie dedicada al cultivo (17500 ha) según FAO (Fernández Lozano y Nakama, 2006). Dentro de este cultivo pueden distinguirse dos productos: el tomate para industria, en la que se utiliza variedades de tipo perita y se produce en forma más extensiva con menor uso de mano de obra; y el tomate para consumo fresco, para el que se utilizan principalmente variedades de tipo redondo, con un uso intensivo de mano de obra. A fines de la década del '80, con el avance del uso de los invernáculos, el tomate se convirtió en el principal cultivo producido bajo este sistema. Actualmente se estima que la superficie de tomate en la principal zona productora, el Cinturón Hortícola de La Plata y Gran Buenos Aires es de alrededor de 570 ha con una producción de 42000 tn (MAA, 2006). Las variedades de tomate que se producen bajo invernáculo son: redondo estructural, redondo larga vida, perita, cherry y en rama o racimo.

1.6.4. Las plagas del tomate

Las principales plagas del tomate en el noreste de la provincia de Buenos Aires son la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae); la mosca blanca de los invernáculos, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae); los trips, *Frankliniella occidentalis*, *F. schultzei* y *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) y la arañuela roja, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) (Cédola *et al.*, 2001; Polack y Mitidieri, 2005a).

La polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Povolny, 1994) es considerada una de las principales plagas del cultivo en Sudamérica (García y Espul, 1982; Bimboni, 1994; Salazar y Araya, 2001; Ecole *et al.*, 2001). Este microlepidóptero oligófago tiene un estrecho rango de plantas hospederas dentro de la familia Solanaceae, siendo el tomate, el cultivo hospederero más importante (EPPO, 2006).

De los huevos depositados por la hembra, generalmente en la lámina foliar, emergen las larvas de primer estadio e inmediatamente penetran en el mesófilo de la hoja (Gomide *et al.* 2001). A medida que la larva se alimenta, va formando una galería en el mesófilo que al principio tiene forma de serpentina (durante los dos primeros estadios) y luego se ensancha (Polack *et al.*, 2002). A lo largo del estado larval muda tres veces, pasando en total, por cuatro estadios larvales. En los dos primeros estadios larvales, la galería es estrecha y larga y, en el caso de salir de ella realiza desplazamientos cortos generalmente dentro del mismo foliolo (Pereyra, 2002). En los dos últimos estadios aumenta considerablemente su tamaño y con él su capacidad de ingesta y movilidad. Es en esta etapa del desarrollo, cuando adquiere más capacidad de desplazamiento, y es el periodo en el cual puede ocasionar los más serios daños económicos al cultivo al penetrar en los brotes y los frutos (Polack, 1997). Al finalizar el cuarto estadio alcanza el estado de prepupa en el cual deja de alimentarse. Luego empupa recubierta por un tenue capullo de seda en los repliegues de las hojas, otras partes de la planta, o bien en el suelo. Bajo condiciones de cría artificial, cuando se les ofrece un sustrato de arena seca, las prepupas forman un capullo de seda y arena, que puede ser posteriormente separado de la arena por tamización, facilitando su manipulación (Saini y Alvarado, 2000).

Los adultos son de hábitos crepusculares vespertinos. La hembra emite una feromona que ha sido sintetizada artificialmente y con la cual se pueden realizar monitoreos de adultos (Michereff Filho *et al.*, 2000) en el cultivo, mediante el uso de trampas tipo *wing trap* (Polack y Brambilla, 2000). El daño que produce en el fruto es el más importante desde el punto de vista económico porque aún con poblaciones relativamente bajas en el cultivo, *T. absoluta* puede causar un daño considerable al provocar un mayor número de frutos de bajo valor comercial o de descarte. La polilla del tomate, en presencia de

Capítulo 1 - Introducción

alimento no tiene diapausa (EPPO, 2006); con las bajas temperaturas del invierno en zonas templadas alarga su ciclo y sobrevive en rastrojos de tomates. En plena temporada del cultivo (diciembre - enero), en el norte de la provincia de Buenos Aires, la polilla del tomate puede completar su ciclo en unos 30 días.

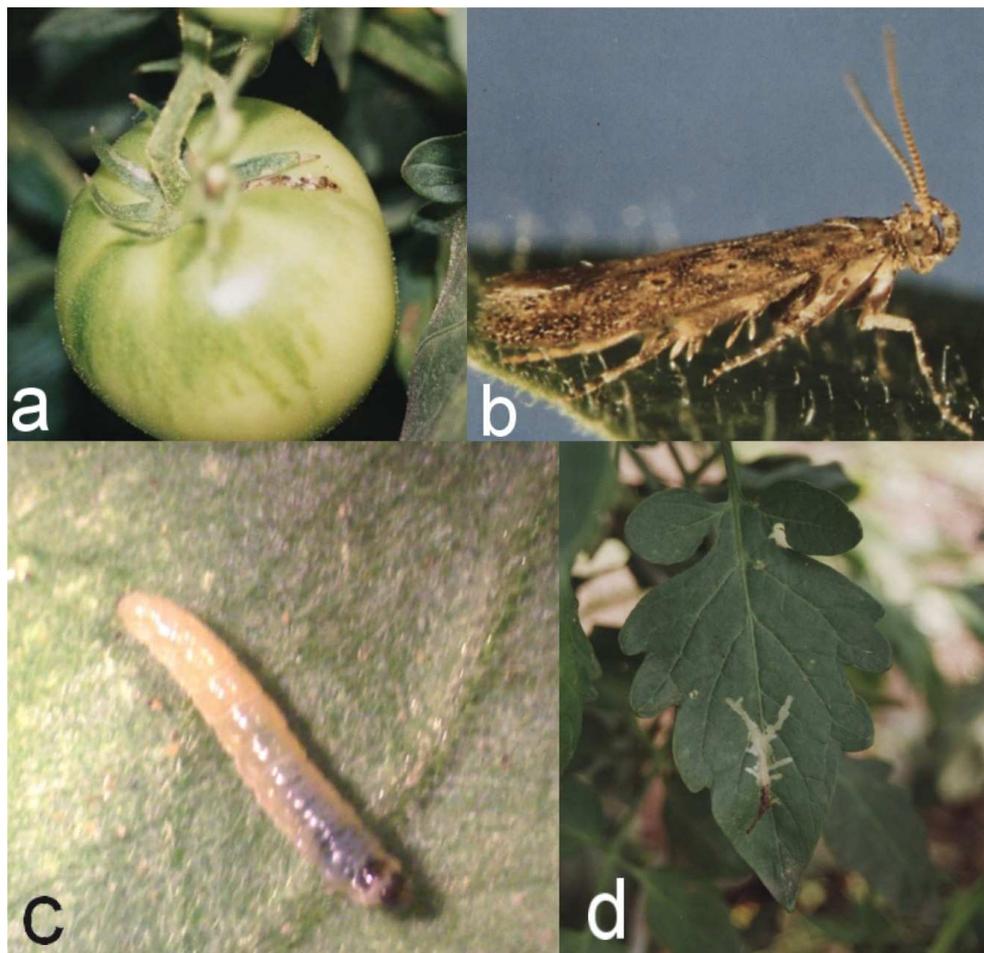


Fig. 1.1: Polilla del tomate, *Tuta absoluta*. (a) Daño en fruto, (b) adulto, (c) larva de 3er estadio y (d) galería en hoja, foliolo con daño fresco.

Cada hembra puede colocar más de 200 huevos (Rázuri y Vargas, 1975). Pereyra y Sánchez (2006) determinaron valores de R_0 (tasa reproductiva neta): 49; r (tasa intrínseca de incremento natural): 0,14 y T (tiempo generacional): 28 días. El potencial reproductivo

de la polilla del tomate explica su peligrosidad como plaga y el celo de los productores para controlarla.

Las pautas de manejo combinan el monitoreo a través del recuento de los folíolos con daño fresco (Fig.1.1), y el control químico sobre la base de un umbral de acción: dos folíolos con daño fresco por planta (Polack y Brambilla, 2000). Se hace énfasis además en el uso de plaguicidas selectivos para su control (Polack y Mitidieri 2005a) como los inhibidores de la síntesis de quitina (*IGRs*) y microbiológicos, *Bacillus thuringiensis*.

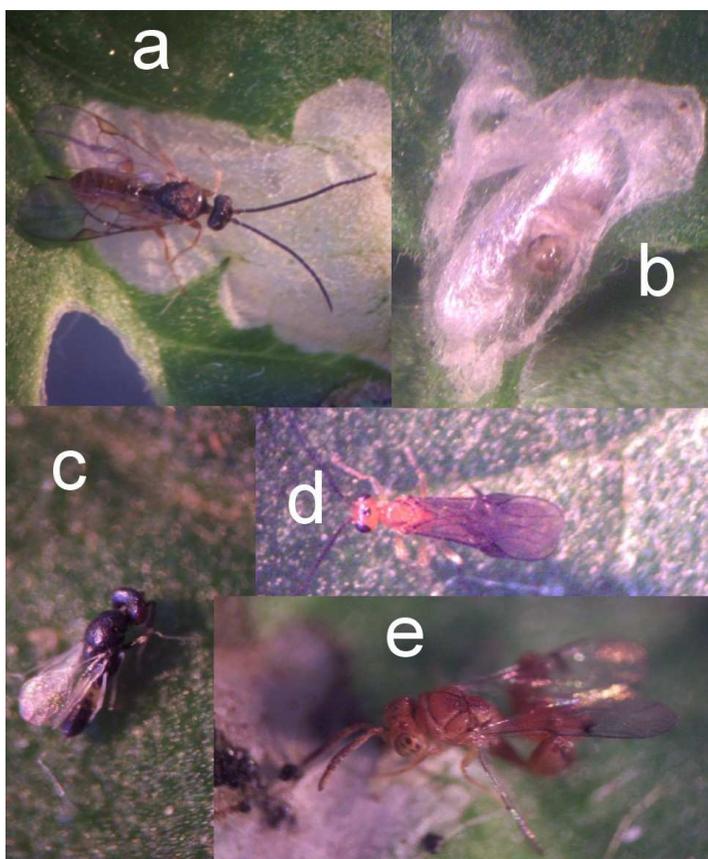


Fig. 1.2: Principales parasitoides de la polilla del tomate, *Tuta absoluta*. (a) Adulto y (b) cocón de *Pseudapanteles dignus*, (c) adulto de *Dineulophus phthorimaeae*, (d) adulto de *Bracon lucilae* y (e) adulto de *Conura sp.*

T. absoluta es huésped de un importante número de parasitoides (Colomo *et al.*, 2002). Entre ellos se destacan los parasitoides de huevo *Trichogramma pretiosum* y

Trichogrammatoidea bactrae (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (Botto *et al.*, 2000), los parasitoides de larva *Pseudapanteles dignus*, *Bracon lucilae* (Hymenoptera: Braconidae) y *Dineulophus phthorimaeae* (Hymenoptera: Eulophidae) (Polack y Mitidieri, 2005c) y el parasitoide de pupa *Conura sp.* (Hymenoptera: Chalcididae) (Caceres, 2000). Como predador es citado *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) (Vivan *et al.*, 2002).

1.6.5. El cultivo de pimiento

El pimiento, *Capsicum annuum* L. (Solanaceae) es originario de Sudamérica (Bolivia y Perú). Existe una gran diversidad pimientos cultivados en el mundo, que se pueden dividir en dos grandes grupos, dulces y picantes. Dentro de los dulces se distinguen a su vez cuatro variedades: los rectangulares o lamuyos con frutos largos y cuadrados de carne gruesa, los cuadrangulares o californianos con frutos cortos y anchos, los cordiformes o calahorras y los italianos. Para los cultivos intensivos, en especial los de invernáculo, se utilizan híbridos F1 por su mayor precocidad, producción, homogeneidad y resistencia a las enfermedades. En el Cinturón Hortícola de La Plata, y Gran Buenos Aires la superficie cultivada con pimiento, en su mayoría bajo invernáculo, es de alrededor de 200 ha con una producción de 10000 tn (MAA, 2006). Los trasplantes del pimiento en esta zona, se realizan entre agosto y enero, y el cultivo finaliza entre enero y junio. El tipo más cultivado es el rectangular que se comercializa con color verde y rojo. Si bien la superficie cultivada con variedades cuadrangulares representa una mínima fracción, las posibilidades de exportación han hecho que la superficie de esta variedad haya aumentado en los últimos tiempos.

1.6.6. Las plagas del pimiento

Las principales plagas del pimiento en el noreste de la provincia de Buenos Aires son la mosca blanca de la batata, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae); los trips, *Frankliniella occidentalis*, *F. schultzei* y *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae); los pulgones *Myzus persicae* y *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) y la araña roja, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae); (Polack y Mitidieri, 2005b).

Capítulo 1 - Introducción

El pulgón verde del duraznero, *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) (Fig. 1.3), está distribuido en todo el mundo (van Emden *et al.*, 1969). Es un pulgón polífago que al igual que su planta hospedera primaria, el duraznero, *Prunus persica* (Rosaceae), se presume es de origen asiático (Blackman y Eastop, 1984). Es una plaga severa de cultivos económicamente importantes, por su capacidad de transmitir virus. Entre ellos se encuentran: el virus del mosaico del pepino, *Cucumber mosaic cucumovirus*; el virus Y de la papa, *Potato Y potyvirus* y el virus del mosaico de la alfalfa, *Alfalfa mosaic alfamovirus* (Raboudi *et al* 2002).



Fig. 1.3: Pulgones que atacan el pimiento. (a) Adulto y (b) ninfas de *Myzus persicae*. (c) adulto y (d) ninfa de *Aphis gossypii*.

Dentro de las hortalizas se pueden citar como hospederas importantes: la papa (Narváez y Notz, 1994), la batata (Lara *et al.*, 2004), la lechuga (Zagonel *et al.*, 2002), las coles (Vasicek *et al.*, 2003) y el pimiento (Quiroz *et al.*, 2005). En este último, el principal daño es de tipo indirecto por el desarrollo de fumagina, complejo de hongos que crecen a partir de las excreciones azucaradas de los pulgones y que cubren de un polvo negro o

carbonilla a las hojas, restándole capacidad fotosintética a la planta y a los frutos, y disminuyendo su calidad y valor comercial.

Myzus persicae presenta un ciclo biológico complejo. Posee una fase sexual donde el hospedero obligado es el duraznero, sobre el cual pasa el invierno como huevo y una fase partenogénica o anholocíclica de reproducción asexual, que puede desarrollar en hospederos alternativos (Vorburger, 2004). Esta alternancia entre fases sexuales y asexuales, se conoce como partenogénesis cíclica. La temperatura media necesaria para la supervivencia de las formas activas, adultos ápteros y alados partenogénicos, de *M. persicae* es de 4°C a 10°C (Capinera, 2005a). Bajo las condiciones climáticas del norte de la provincia de Buenos Aires con inviernos relativamente benignos, *M. persicae* no requiere de la fase sexual y se comporta como un pulgón anholocíclico.

Según Davis *et al.* (2006), la temperatura óptima de desarrollo de *M. persicae* sobre col china es de 26,7°C con umbrales térmicos inferior y superior de 6,5°C y 37,3°C respectivamente, y un tiempo generacional de 8 días en condiciones de temperaturas fluctuantes con una media de 30°C.

El pulgón del algodnero o pulgón del melón, *Aphis gossypii* (Glover) (Hemiptera: Aphididae) (Fig.1.3), es también una especie extremadamente polífaga y es considerada la principal plaga del algodón y de los cultivos hortícolas de la familia de las cucurbitáceas y solanáceas (Capinera, 2005b). Se reproduce exclusivamente por partenogénesis apomítica (Blackman y Eastop, 1984; Fuller *et al.*, 1999). Los daños que ocasiona son similares a los de *M. persicae*. En tomate y pimiento puede transmitir potencialmente los mismos virus mencionados para el otro áfido (Raboudi *et al.*, 2002). Según Zamani *et al.* (2006), la temperatura óptima de desarrollo de *A. gossypii* sobre pepino es 25° C con un umbral térmicos inferior de 6,19° C. A una temperatura constante de 35° C, *A. gossypii* no pueden completar su ciclo ni producir descendencia; mientras que el tiempo generacional es de 5,63 días en condiciones de temperatura constante de 30° C.

Las pautas de manejo de *M. persicae* y *A. gossypii* combinan el monitoreo a través del recuento de pulgones (ninfas y adultos ápteros) en el envés de las hojas de pimiento, y el

control químico sobre la base de un umbral de acción, ocho pulgones por hoja (Polack *et al.* 2002). Se hace énfasis además en el uso de plaguicidas selectivos para su control (Polack y Mitidieri 2005b) como los neonicotinoides aplicados en el riego o al cuello de la planta e insecticidas como el pirimicarb y los aceites minerales.

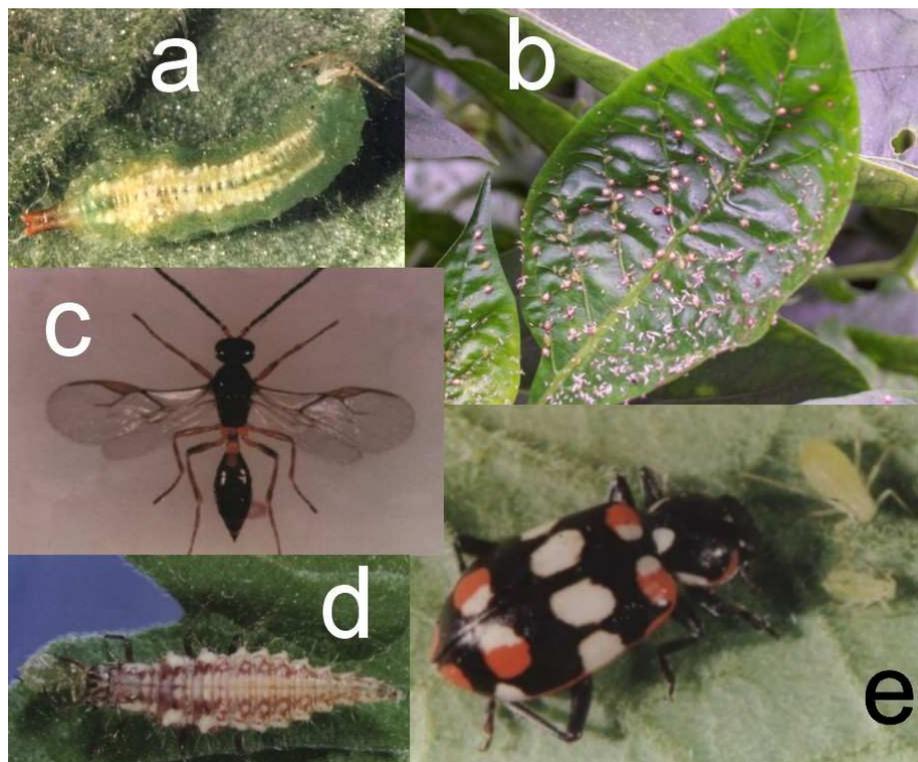


Fig. 1.4: Enemigos naturales de los pulgones *M. persicae* y *A. gossypii*. (a) larva del sírfido *Allograpta exotica*, (b) momias sobre hoja de pimiento y (c) adulto de *Aphidius colemani*. (d) larva de *Chrysoperla externa* y (e) adulto *Eriopis connexa*.

A. gossypii y *M. persicae* tienen numerosos enemigos naturales. Entre los parasitoides se destacan *Aphidius colemani*, *Praon volucre* (Hymenoptera: Braconidae) y *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae) (Polack *et al.*, 2002). Por otra parte, estos pulgones son presas de muchos predadores generalistas entre los que se destacan *Chrysoperla externa* (Neuroptero, Crisopidae), *Eriopis connexa*, *Cycloneda sanguinea* y *Scymnus spp.* (Coleoptera, Coccinellidae) y *Allograpta exotica* (Diptera, Sirphidae) (Saini y Alvarado, 2000; Saini *et al.*, 2001).

1.7. Hipótesis y objetivos

1.7.1. Hipótesis general

En los sistemas hortícolas bajo invernáculo, las interacciones tritróficas en las cuales los herbívoros plaga son afectados por el nivel trófico inferior (plantas cultivadas y silvestres), por el nivel trófico superior (predadores y parasitoides), y por interacciones entre el primer y el tercer nivel trófico, son modificadas por prácticas de manejo.

1.7.2. Hipótesis particulares

1) Prácticas frecuentes de manejo de los cultivos de tomate y pimiento bajo cubierta, como la fertilización y el riego, aunque no están directamente involucradas en el manejo de plagas, provocan alteraciones en las plantas a través de un aumento del estrés o del vigor que aumentan la abundancia y favorecen el desempeño de las poblaciones de insectos plaga.

2) Los ambientes con mayor diversidad vegetal sostienen una mayor abundancia de enemigos naturales. En sistemas hortícolas bajo invernáculo, un aumento en la diversidad vegetal, provoca una mayor diversidad y abundancia de enemigos naturales, por lo que se espera que las plagas en esos sistemas, se encuentren más controladas.

1.7.3. Objetivo general

El objetivo general de este proyecto fue estudiar las interacciones tritróficas que ocurren en dos cultivos hortícolas bajo invernáculo, el tomate y el pimiento en el NE bonaerense, y que incluyen a sus plagas más importantes: *Tuta absoluta*, en tomate y los pulgones *Aphis gossypii* y *Myzus persicae* en pimiento, y a sus enemigos naturales. Los procesos estudiados fueron de dos tipos:

1) Mecanismos que limitan a las poblaciones plaga desde el nivel trófico inferior, a través de cambios en la calidad nutricional de las plantas, producidas por ciertos tipos de

estrés o por variaciones en la nutrición del cultivo, y que pueden ser manejados con prácticas agrícolas apropiadas.

2) Mecanismos que limitan el crecimiento de las plagas desde el nivel trófico superior a través de interacciones entre plagas y enemigos naturales, y entre plantas y enemigos naturales.

1.7.4. Objetivos específicos

1) Evaluar los posibles efectos que ciertas alteraciones en los cultivos, debidas a prácticas comunes de manejo (exceso de fertilización y de sales), puedan tener sobre el desempeño de insectos plaga del tomate y el pimiento (supervivencia, tiempo de desarrollo, peso pupal, fecundidad, etc.). Para ello se seleccionaron dos factores: nitrógeno y salinidad (Capítulo 2).

2) Estudiar el efecto de la asociación de algunas plantas con flores, con los cultivos de tomate y de pimiento bajo invernáculo, sobre la abundancia y diversidad de enemigos naturales y su consecuente efecto sobre las plagas en estudio, *T. absoluta* y *M. persicae*. (Capítulo 3).

3) Estudiar las interacciones entre los tres niveles tróficos (cultivos, plantas asociadas, plagas y enemigos naturales), a través de un ensayo combinando los efectos descritos en los Capítulos 2 y 3. Por un lado se trabajó con plantas sometidas al tratamiento de alta conductividad, que reproduce un estrés de tipo salino. Por otro lado, se utilizaron plantas asociadas con flores, debido a la atracción que ejercen sobre ciertos enemigos naturales. Se analizaron ambos efectos sobre la abundancia de las plagas y el parasitismo (Capítulo 4).

CAPÍTULO 2. LA INTERACCIÓN ENTRE EL PRIMER Y EL SEGUNDO NIVEL TRÓFICO: EFECTO DE ALGUNAS PRÁCTICAS AGRÍCOLAS SOBRE LAS PLAGAS.

2.1. INTRODUCCIÓN

Este capítulo aborda la interacción entre los cultivos de tomate y pimiento, sus principales insectos plaga, y ciertos factores abióticos a los que están sometidos estas plantas hospederas, cuando son cultivadas bajo invernáculo. Dentro de estos factores, se hace particular énfasis en aquellos que causan estrés en las plantas o bien, que contribuyen a aumentar su vigor, y que están sujetos a ser modificados por las prácticas de manejo.

El estrés puede ser definido como una determinada condición ambiental que induce un cambio físico o químico perjudicial en una planta (Levitt, 1972; Taylor, 1978). Este cambio o tensión puede ser reversible (elástico) o permanente (plástico). El concepto de estrés ha generado controversias en su definición. Körner (2003) planteó que las desviaciones respecto a un estado fisiológico óptimo son normales y suceden día a día, y por lo tanto el concepto de estrés debería restringirse a condiciones severas. Lichtenthaler (1998) define estrés como cualquier condición o sustancia desfavorable que afecta o bloquea el metabolismo, crecimiento o desarrollo de la planta. En coincidencia, con Weiher (2004), quien argumenta que es inapropiado limitar la definición de estrés sólo a condiciones severas, este capítulo pretende estudiar ciertas condiciones ambientales que son minimizadas o desestimadas por los productores agrícolas porque no afectan en forma apreciable el rendimiento del cultivo, pero que sin embargo, podrían tener efecto sobre las plagas.

La hipótesis del estrés de las plantas en relación a la herbivoría, fue planteada originalmente por White (1974), y establece que cuando las plantas sufren diversos tipos de estrés ambientales, la resistencia a los insectos herbívoros decrece por una alteración en la alocaión de recursos y en los compuestos químicos de las hojas, lo que genera a

su vez cambios en la palatabilidad, haciéndolas más susceptibles (Rhoades, 1983; Mattson y Haack, 1987; Louda y Collinge, 1992; Koricheva *et al.*, 1998; Huberty y Denno, 2004; Joern y Mole, 2005).

En contraposición, Price (1991) estableció la hipótesis del vigor de las plantas, en la cual señala que las plantas vigorosas son más convenientes como hospederas porque permite a los herbívoros alimentarse y crecer más rápidamente (Koricheva *et al.*, 1998; Schowalter *et al.*, 1999; Eliason y Potter, 2000; Inbar *et al.*, 2001; Hull-Sanders y Eubanks, 2005). El término vigor es definido como el atributo de una planta que crece más rápido que la media de la población a la que pertenece y, en consecuencia, alcanza un tamaño final mayor al de esa media poblacional (Faria y Fernandez, 2001).

Ambas hipótesis coinciden en plantear que variaciones en las condiciones abióticas pueden modificar ciertas características de las plantas como así también producir cambios en la palatabilidad para los fitófagos (Goranson *et al.*, 2004).

En el campo agronómico, el manejo adecuado del cultivo es clave para alcanzar altos niveles de productividad. Sin embargo, las prácticas de manejo pueden constituir en si mismas, factores de estrés que pueden provocar los cambios mencionados. En el manejo de los cultivos de tomate y pimiento bajo invernáculo, los factores claves son: el riego, la fertilización y la sanidad, entendida como el conjunto de medidas tendientes a mantener al cultivo con niveles de plagas, enfermedades y malezas por debajo de los niveles de daño económico (Polack *et al.*, 2003; Hochmuth y Hochmuth, 2003).

Los objetivos de un programa de manejo de la fertilización deberían ser, por un lado, aportar los nutrientes requeridos para una óptima producción del cultivo (Hochmuth, 2001) y por otro lado, mantener en el tiempo, las condiciones edáficas adecuadas para el desarrollo de las raíces y el intercambio de iones. El nitrógeno (N) es el principal macronutriente desde el punto de vista de la fertilización, tanto para el tomate como para el pimiento (Balcaza, 1996; Hochmuth, 2001; Balcaza, 2006). Es necesario para la síntesis de aminoácidos, proteínas, clorofila, ácidos nucleicos y coenzimas (Malavolta y Ferreira de Moraes, 2006).

Las plantas obtienen el nitrógeno principalmente del suelo, donde se encuentra bajo la forma orgánica, que no está disponible inmediatamente para la planta, sino después de un proceso de mineralización mediado por microorganismos, en el cual el nitrógeno orgánico se transforma en iones nitratos que pueden ser asimilados por las raíces (Lam *et al.*, 1996). Una deficiencia de nitrógeno tiene como consecuencia una sensible reducción del crecimiento y del área foliar con amarillamiento, una mayor tasa de senescencia de las hojas y finalmente una disminución del rendimiento (Berry, 2006). Por otra parte, el exceso de nitrógeno, apreciable por el tono verde más oscuro de las hojas de tomate y una textura coriácea, puede afectar la floración, cuaje y madurez de los frutos de tomate y de pimiento (Hochmuth, 2001), pero no tienen efectos tan marcados sobre el rendimiento como las deficiencias. Es por esta razón que el productor suele excederse en las dosis de nitrógeno, antes que fertilizar de menos (observación personal).

Los insectos fitofagos tienen un contenido de nitrógeno más alto que sus plantas hospederas. Este elemental desajuste, les pone severas restricciones a la obtención de sus requerimientos nutricionales (Huberty y Denno, 2005; Huberty y Denno, 2006). El nitrógeno es esencial para el crecimiento, supervivencia y reproducción de los artrópodos debido a su rol en la producción de aminoácidos y síntesis de proteínas (Huberty y Denno, 2005). En este sentido, el nitrógeno junto con el agua, es considerado uno de los nutrientes más importantes por su posibilidad de modificar las condiciones de resistencia o susceptibilidad de una planta a sus fitófagos (Mattson, 1980; Slansky y Rodriguez, 1987).

La disponibilidad de nitrógeno puede influenciar la resistencia de la planta frente al ataque de los herbívoros, por lo que se han propuesto una serie de hipótesis para explicar los patrones de producción de compuestos de defensa bajo diferentes regímenes de nutrientes (Yonggen y Baldwin, 2004). Por ejemplo, cuando las plantas adquieren recursos que exceden las demandas de crecimiento, éstos son derivados a la producción de metabolitos secundarios (Hamilton *et al.*, 2001; Lerdau y Coley, 2002; Koricheva, 2002), por lo que si existe un exceso de nitrógeno, debería aumentar la concentración de metabolitos de defensa nitrogenados. Sin embargo, otra hipótesis sobre estrés por

exceso de nutrientes predice que las poblaciones de insectos herbívoros responderán positivamente a un aumento de la calidad de nutrientes de la planta hospedera, especialmente en el nitrógeno dietario (Joern y Behmer, 1998).

Otro tipo de estrés al que están sometidos los cultivos intensivos es la salinización. Este problema aparece cuando se concentran sales solubles procedentes del agua de riego y la fertilización en suelos productivos. La salinización es uno de los principales responsables de la degradación de los suelos. Afecta el 19,5% de las tierras irrigadas (FAO, 2000). La salinidad del suelo es progresivamente exacerbada por prácticas agronómicas como el riego y la fertilización, especialmente en regiones áridas. En los cultivos bajo invernáculo, al estar excluidas las precipitaciones naturales, estos ambientes funcionan igual que las tierras áridas. En la agricultura protegida bajo invernáculos, el riesgo de salinización es relativamente alto ya que las sales pueden acumularse a una mayor tasa y en un período más corto que bajo las condiciones de un cultivo a cielo abierto (Katerji *et al.*, 1998).

Uno de los efectos más evidentes del estrés salino es la reducción en la capacidad de absorción de agua. Por esta razón, existe una similitud entre el estrés salino y el estrés hídrico basada en el efecto osmótico, y que abarca tanto la reducción en la expansión foliar y la pérdida de turgencia, como los efectos sobre procesos metabólicos: respuesta hormonal y fotosíntesis (Munns, 2002; Boudsocq y Laurière, 2005).

En un suelo salino, la elevada concentración de iones Na^+ y Cl^- (o SO_4^{2-}), produce una interferencia en la absorción de nutrientes (K^+ , Ca^{2+} , NO_3^-) e impide la captación de los mismos, al tiempo que pueden alcanzar niveles citosólicos tóxicos para el metabolismo celular (Grattan y Grieve, 1999; Villa-Castorena *et al.*, 2003). La concentración de sales disueltas en el agua de riego se expresa en forma indirecta a través de la medición de la Conductividad Eléctrica.

Los efectos del estrés hídrico sobre la herbivoría han estado sujetos a discusión y revisión en los últimos años (Joern y Mole, 2005; Scheirs y De Bruyn, 2005; Staley *et al.*, 2006). La evidencia de aumentos abruptos en poblaciones de insectos, luego de un estrés

hídrico en condiciones naturales ha originado trabajos con resultados, *a priori* contradictorios: por un lado se produce un incremento en la concentración de nitrógeno con el consiguiente aumento de la calidad de la planta como alimento y por otro lado, una disminución de la disponibilidad de agua por la reducción de la presión de turgencia que afecta negativamente a los herbívoros (Koricheva *et al.*, 1998; Huberty y Denno, 2004).

La hipótesis planteada en este capítulo es que prácticas frecuentes de manejo de los cultivos de tomate y pimiento bajo cubierta, como son la fertilización y el riego, aunque no están directamente relacionadas con el manejo de plagas, pueden provocar alteraciones fisiológicas en las plantas que influyan en la abundancia y el desempeño de las poblaciones de insectos plaga.

El objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos que ciertas prácticas comunes de manejo (exceso de nitrógeno y de sales aportados a las plantas a través de la solución de riego), puedan tener sobre el desempeño de insectos plaga del tomate y del pimiento (supervivencia, tiempo de desarrollo, peso pupal, fecundidad, etc.).

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Aspectos comunes de los cultivos de tomate y pimiento

Las plantas

Los ensayos de este capítulo fueron realizados en un invernáculo de tipo túnel, de origen italiano, de 10 m de ancho x 50 m de largo y 3,40 m de altura máxima. Los plantines de tomate y pimiento fueron sembrados en bandejas de poliestireno expandido, con celdas de 90 ml, con un sustrato comercial para plantines. Luego cada planta fue transplantada a una maceta de 10 l de polietileno negro con un sustrato compuesto por 30% de perlita y 70% de tierra tamizada.

Diseño experimental

Para evaluar los efectos de un exceso en la fertilización con nitrógeno y del estrés por salinización sobre los principales herbívoros de estos cultivos, se realizó el siguiente diseño experimental: las macetas fueron distribuidas en cuatro bloques de cinco filas cada uno con una distancia de 1,50 m entre ellas. Las 2 filas exteriores fueron utilizadas como borduras y los tratamientos de los ensayos se distribuyeron en las tres filas internas. La Fig. 2.1 muestra un esquema general de los ensayos tanto para tomate como para pimiento. Se prepararon los siguientes tratamientos (Tabla 2.1):

- Tratamiento equilibrado nutricionalmente (en términos de NPK) regado con agua con baja conductividad (plantas testigo)
- Tratamiento con exceso de nitrógeno con agregado adicional de urea regado con agua de baja conductividad (plantas NA)
- Tratamiento equilibrado nutricionalmente regado con agua con alta conductividad por agregado adicional de NaCl (plantas CA)

Composición y parámetros	Testigo	Nitrógeno Alto (NA)	Conductividad Alta (CA)
Nitrato de Potasio	17,10 g	17,10 g	17,10 g
Nitrato de Amonio	8,20 g	8,20 g	8,20 g
Ac Fosfórico	37,25 cc	37,25 cc	37,25 cc
Cloruro de sodio	-	-	50 g
Urea	-	5.42 g	-
pH	6,30	6,30	6,30
Conductividad eléctrica	1,17 mS/cm	1,17 mS/cm	2,11 mS/cm

Tabla 2.1. Composición química por hectolitro, pH y conductividad eléctrica de las soluciones de riego de los diferentes tratamientos.

La solución de riego estuvo preparada para aportar una dosis de nitrógeno equivalente a 260 kg/ha en los tratamientos Testigo y CA, y 390 kg/ha (50% más) en el tratamiento

NA (Amma, com. pers.). Estos niveles de fertilización se encuentran dentro de los rangos utilizados por los productores.

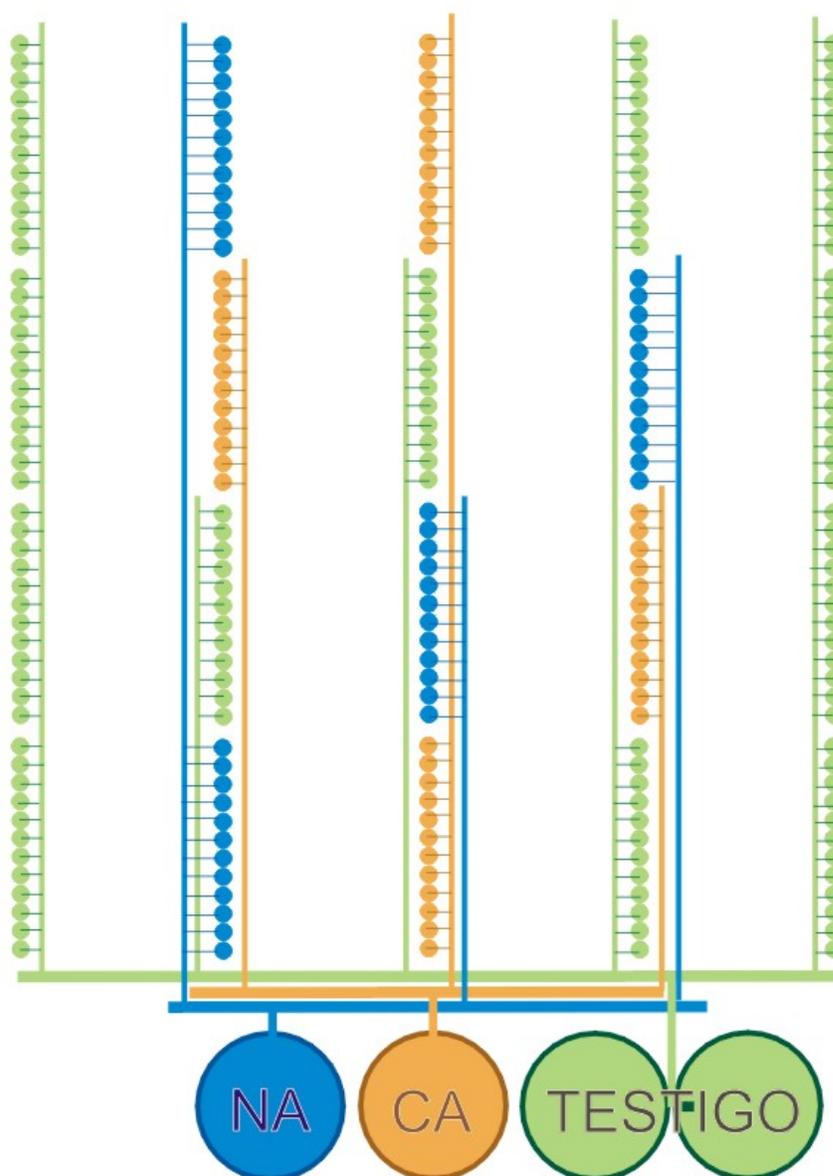


Fig. 2.1: Esquema de los ensayos en tomate y en pimiento. Se muestra la distribución espacial de los tratamientos de nitrógeno alto (NA en azul), conductividad alta (CA en naranja) y testigo (en verde). Las dos filas exteriores regadas con la solución del testigo, son borduras.

Se construyó un sistema de riego con tanques en los cuales se prepararon las soluciones definidas para cada tratamiento. La solución de cada tanque era impulsada por una bomba individual hacia la red de riego que las distribuía en las respectivas parcelas y desembocaban finalmente en un gotero de estaca colocado en cada una de las macetas. Las dos filas exteriores fueron regadas con la solución del testigo (Fig. 2.1). Se dispusieron de dos tanques para el riego de las macetas con esta solución pues el volumen requerido era tres veces superior al de los restantes tratamientos.

El diseño de los ensayos fue de bloques completamente aleatorizados con cuatro repeticiones por tratamiento. Cada repetición estuvo conformada por 12 macetas de las cuales las dos extremas fueron consideradas borduras. De las 10 restantes se tomaron alternadamente cinco macetas, por lo tanto, cada tratamiento estuvo conformado por 20 plantas (4 repeticiones x 5 macetas).

La frecuencia del riego varió de una vez al día a dos veces por semana, dependiendo del estado fenológico del cultivo, de la época del año y de las condiciones meteorológicas. Para la recarga de los tanques se utilizó un caudalímetro que permitió el agregado de volúmenes definidos para alcanzar la concentración de sales requeridas por cada tratamiento. El agua de riego utilizada fue de calidad media; clasificada como C2S2: Conductividad Eléctrica (CE) = 0.740 mS/cm, pH: 7.7; residuo seco: 520 mg.L⁻¹; cationes. Ca, Mg, K, Na: 0.63, 0.60, 0.25, 6.88 meq. L⁻¹ respectivamente y aniones: CO₃H⁻, Cl⁻ y SO₄⁼ 7.99, 0.24 y 0.65 meq.L⁻¹, respectivamente. RAS (relación adsorción de sodio): 9 (Ammar, 2000).

Mediciones complementarias

Con el propósito de determinar posibles efectos diferenciales de los tratamientos sobre el sustrato de las macetas, se realizaron muestreos del mismo en distintos momentos de los ensayos para medir N total, pH y conductividad.

Las muestras de sustrato fueron obtenidas con un sacabocado de bronce de 2 cm de diámetro y 10 cm de largo. Se realizó a partir de los 3 cm de profundidad. Con las

muestras obtenidas de dos ó tres macetas por repetición (ocho a doce por tratamiento) se realizaron muestras compuestas. Éstas fueron secadas al aire y luego tamizadas con malla de 2 mm para medir la conductividad y el pH, y con malla de 0,5 mm para medir el nitrógeno. El N total fue analizado a través del método semimicro Kjeldahl con valoración final con autoanalizador Kjeltex (Black, 1965; Chapman y Pratt, 1979; Herrera, 1989). La determinación de la conductividad eléctrica específica fue realizada por el método conductimétrico con solución relación suelo:agua de 1:2. La unidad para medir la conductividad eléctrica es el milisiemens por cm (mS/cm) equivalente a un milimhos por centímetro (mmhos/cm) a un decisiemens por metro (dS/m). El pH fue medido por potenciometría con electrodo de vidrio en una relación suelo:agua de 1:2,5. La medida del pH fue incorporada porque, tanto una mayor adición de nitrógeno como la incorporación de sal pueden modificar la acidez del suelos y dicho parámetro refleja muchas condiciones existentes, tales como la disponibilidad de nutrientes y la eficiencia de los fertilizantes (Balcaza, 1995).

Para simular las condiciones edáficas del invernáculo, se utilizaron las mismas macetas durante todos los ensayos, tanto con tomate, como con pimiento, por lo que el efecto de los tratamientos fue acumulativo.

Se registró la temperatura con un termohigrógrafo de tambor colocado en un abrigo de madera en el centro del ensayo.

2.2.2. Interacción entre el cultivo de tomate y la “polilla del tomate”, *T. absoluta*.

Las plantas de tomate utilizadas en todos los ensayos pertenecieron a la variedad Gol, híbrido de tomate redondo con resistencia al virus TSWV. Las mismas fueron tutoradas con hilo plástico negro. Los brotes laterales, antes de superar los 15 cm de largo, fueron cortados periódicamente para conducir la planta en un único brote apical.

La cría de la “polilla del tomate” se realizó en una cámara aislada con doble entrada de 2,25 m ancho y 4,00 m de largo y una altura de 2,20 m (pared lateral externa) a 3,20 m (pared lateral interna). La pared angosta externa era de ladrillos y las restantes, de vidrio. El techo era semicircular de policarbonato. Las pupas se confinaron en jaulas de inoculación construidas en madera cubiertas de voile de 35 cm x 40 cm de base y 50 cm de altura. Cuando emergieron los adultos, se colocaron en las jaulas, plantas de tomate en macetas de alrededor de 70 días de edad. Se colocó una planta por cada 40 pupas iniciales. Cada 3 ó 4 días las plantas inoculadas con larvas, fueron retiradas y reemplazadas por plantas sanas. Las plantas retiradas se colocaron sobre bandejas de arena donde los individuos completaron su etapa larval y puparon. Todas las semanas la arena fue tamizada para separar los capullos conteniendo pupas o prepupas con los cuales se reinició el ciclo. Durante los meses de invierno, cuando las bajas temperaturas hicieron más lenta la producción de plantines se aumentó a 100 el número de pupas por planta. De este modo, las larvas agotaron el recurso de hojas antes de pupar y fueron trasladadas a tubérculos de papa colocados sobre arena para completaran en ellos el periodo larval.

Para la obtención de larvas neonatas de la siguiente generación se confinó un número aproximado de 200 pupas por jaula. Cuando se observó la emergencia y la cópula de un número significativo de adultos (más del 50% de las pupas iniciales) se les proveyó dos plantines de tomate de alrededor de 40 días de edad. Luego de dos días en contacto con los adultos, se retiraron los plantines infestados de huevos. Una vez ocurrida la eclosión de dichos huevos, los pequeños folíolos fueron consumidos rápidamente y las larvas neonatas comenzaron a desprenderse colgando de un hilo de seda. En ese momento los plantines infestados fueron llevados al invernáculo del ensayo y se procedió a inocular las plantas del ensayo trasladando las larvas con un pincel de punta fina.

Ensayos

Entre 5 y 20 larvas neonatas fueron inoculadas en folíolos individuales de cada planta. Dichos folíolos fueron marcados con etiquetas adhesivas en sus pecíolulos para facilitar el seguimiento de las larvas. Se realizaron dos recuentos en los cuales se observó el estadio

larval y la ubicación de las larvas. En el Ensayo 1, realizado en verano, estos recuentos se hicieron el día 3 y el día 7 desde la inoculación. En el Ensayo 2 realizado a fines del otoño, los recuentos se realizaron los días 5 y 17. Cuando se observó que la mayoría de las larvas se encontraban en cuarto estadio avanzado, se procedió a recogerlas con su respectivo folíolo y llevarlas al laboratorio para que completaran su etapa larval hasta empupar en un lugar confinado. Las larvas permanecieron 8 días en el Ensayo 1 y 17 días en el Ensayo 2 hasta ser retiradas del cultivo y llevadas al laboratorio para la pupación. Teniendo en cuenta que la constante térmica (cantidad de días grados necesarios para completar el periodo larval) calculada por Barrientos *et al.* (1998) y citado por Estay (2000) es de 239,2 °D, y la temperatura base, por debajo de la cual se detiene el desarrollo es de 7,6°C, a las temperaturas medias del Ensayo 1 (32,2 °C) y del Ensayo 2 (19,5 °C), la duración del periodo larval fue cercana a los 9,7 y 20,1 días respectivamente. Por lo tanto, 8 y 17 días son lapsos aceptables para garantizar la mayor permanencia posible de las larvas en el cultivo.

Las larvas pertenecientes a una misma planta se colocaron en un frasco de plástico de 750 ml cubierto con voile. Los folíolos fueron mantenidos en agua. Luego de ello, las pupas fueron sexadas mediante la observación bajo lupa binocular de la porción terminal del abdomen pupal (Coelho y Franca, 1987) y pesadas con una balanza de precisión Mettler, Modelo B6.

Para evaluar el efecto de los cambios en la fertilización con nitrógeno y en la conductividad (como medida de estrés salino) en plantas de tomate, y sus consecuencias sobre *T. absoluta*, se utilizaron las siguientes variables: estado de desarrollo alcanzado, peso pupal y porcentaje de supervivencia. El estado de desarrollo promedio alcanzado en el momento de los recuentos, se estimó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$(N^{\circ} L_1 * 1 + N^{\circ} L_2 * 2 + N^{\circ} L_3 * 3 + N^{\circ} L_4 * 4 + N^{\circ} pp * 5) / (N^{\circ} \text{ total de individuos})$$

Donde L_n es la larva de estadio n y pp son prepupas. El peso pupal, comúnmente mayor en hembras que en machos, está directamente relacionado con la fecundidad en lepidópteros en general y en *T. absoluta* en particular (Pereyra, 2002). Los pesos pupales

de las hembras de los Ensayos 1 y 2, fueron comparados. La supervivencia larval fue calculada como el porcentaje de pupas obtenidas respecto al total de larvas inoculadas.

Las variables fueron analizadas a través de un ANOVA para detectar posibles diferencias entre tratamientos (Zar, 1999) y transformadas para su normalización (logaritmo o raíz cuadrada, y arcoseno \sqrt{x} para los porcentajes) en caso de ser necesario. Las medias fueron comparadas a través del Test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Mediciones preliminares. Entre noviembre de 2002 y junio de 2003 se ajustó la metodología de trabajo: el transplante de los plantines a las macetas se realizó el 28/11/02, y el 09/06/03 se tomaron las primeras muestras de sustrato de las macetas cuando todavía se encontraban creciendo las plantas de tomate. De esta medición preliminar sólo se presentan los resultados del análisis de las muestras de sustrato.

Ensayo 1. El tomate fue sembrado en las bandejas el 07/11/03 y transplantado a las macetas el 28/11/03. En esa fecha se tomaron las primeras muestras de sustrato de las macetas. La inoculación de las larvas se realizó el 06/02/04. En este ensayo se midieron, además de las variables del sustrato, las variables indicadoras del desempeño de *T. absoluta*: el estadio larval alcanzado al momento de los recuentos, el peso pupal y la supervivencia larval.

Ensayo 2. El tomate fue sembrado en las bandejas el 27/01/05 y transplantado a las macetas el 25/02/05. El 28/04/05 se tomaron muestras de sustrato de las macetas. La inoculación de las larvas se realizó el 10/06/05. En este ensayo se midieron las mismas variables que en el anterior.

2.2.3. Interacción entre el cultivo de pimiento y el “pulgón verde del duraznero”, *M. persicae*.

El cultivar de pimiento utilizado fue Vergasa (Syngenta Seed SA), híbrido rojo de tipo cuadrangular. Los brotes laterales fueron cortados periódicamente antes de superar los

15 cm de largo, para conducir la planta de pimiento en un único brote apical, por medio de un hilo de plástico negro.

La cría del pulgón verde del duraznero se realizó en una cámara de invernáculo de vidrio aislada con doble entrada de 2,25 m ancho y 4,00 m de largo y una altura de 2,20 m (pared lateral externa) a 3,20 m (pared lateral interna). Los individuos colectados en cultivos de pimiento fueron colocados sobre las plantas de pimiento en macetas, dentro de una jaula construida en madera cubierta de voile. Las momias de los pulgones parasitados que fueron apareciendo se retiraron y se mantuvo la cría en dicho confinamiento por dos generaciones. Luego las ninfas recién nacidas fueron retiradas y colocadas en otra jaula de madera sobre plantas de pimiento de alrededor de 90 días de edad. Se verificó periódicamente la ausencia de parasitoides y momias. A fin de mantener a los pulgones en plantas en buen estado, se fueron agregando de manera periódica, plantas nuevas y se dejaron de regar las más deterioradas, para forzarlos a desplazarse a las plantas sanas.

Para obtener ninfas neonatas, se trasladó un grupo de adultos ápteros a una jaula con plantas sanas, a razón de diez por hoja aproximadamente. Diariamente se retiraron ninfas hasta que la producción se hizo regular. En ese momento se recolectaron las ninfas recién nacidas en una caja de Petri y se las llevó al cultivo para su inoculación.

Mediciones preliminares. Entre noviembre de 2003 a junio de 2004 se ajustó la metodología de trabajo. El pimiento fue sembrado en las bandejas el 07/11/03 y fue transplantado a las macetas el 28/11/03. En esa fecha se tomaron las primeras muestras de sustrato de las macetas, lo que se consideró el punto de partida para los tres tratamientos. El 20/05/04 se tomó una segunda muestra del sustrato de las macetas por tratamientos y por bloques. Al igual que en las mediciones preliminares de tomate, sólo se tomaron muestras del sustrato.

Ensayo. Se realizó entre los meses de febrero y junio de 2005. En octubre de 2004 se tomó una muestra de sustrato cuyo análisis fue considerado como el dato inicial de este ensayo.

Las plantas se inocularon con un número variable de ninfas (8 a 15 ninfas pequeñas / hoja) en 5 hojas marcadas por planta. Luego se realizaron observaciones diarias hasta detectar la aparición de adultos ápteros en todo el ensayo. En ese momento se procedió a eliminar los pulgones sobrantes dejando únicamente dos adultos ápteros por hoja y ese fue considerado el punto de partida del ensayo.

El 22/04/05 se dejaron cinco hojas marcadas por planta, para un total de cinco plantas por repetición. A los cuatro días se realizó el primer recuento y a los 10 días, el segundo. Se utilizó como variable la fecundidad de adultos ápteros: número promedio de ninfas y adultos de la siguiente generación. En cada hoja se registraron los individuos de *M. persicae* de los siguientes estados: ninfas pequeñas (ninfa 1), ninfas medianas (ninfa 2), ninfas grandes (ninfa 3) y adultos ápteros. Antes de realizar el análisis de los datos, se revisaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad en forma gráfica y mediante tests estadísticos. Los supuestos de normalidad se evaluaron mediante la observación de gráficos de distribución de frecuencias y mediante el Test de Komogorov-Smirnov. Los supuestos de homocedasticidad se evaluaron mediante gráficos de dispersión de los datos para cada tratamiento y mediante el Test de Bartlett. Las variables fueron analizadas a través de un ANOVA para detectar posibles diferencias entre tratamientos (Zar, 1999) y transformadas para su normalización (logaritmo, raíz cuadrada o arcoseno-raíz cuadrada) en caso de ser necesario. Las medias fueron comparadas a través del Test de Duncan ($p \leq 0,05$). Para analizar los datos del segundo recuento, se descartaron las hojas con ausencia de pulgones en ambas observaciones o aquellas donde el número de pulgones evidenciaba inmigración o emigración.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Interacción entre el cultivo de tomate y la “polilla del tomate”, *T. absoluta*.

Mediciones preliminares

En esta etapa sólo se obtuvieron resultados de las variables de los sustratos de los diferentes tratamientos. La conductividad eléctrica específica fue significativamente superior (ANOVA: $F=93,99$; $gl= 2,9$; $p=0,0000$), de acuerdo a lo previsto, en el tratamiento CA (Tabla 2.2) mientras que no hubo diferencias significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) entre el testigo y el tratamiento NA. El porcentaje de nitrógeno fue similar para los tres tratamientos (ANOVA: $F=0,38$; $gl= 2,9$; $p=0,6932$) (Tabla 2.2). El pH de las macetas regadas con la solución con nitrógeno alto (NA) fue significativamente inferior al de los restantes tratamientos (ANOVA: $F=17,39$; $gl= 2,9$; $p=0,0008$) que a su vez no se diferenciaron entre sí, según el test de Duncan (Tabla 2.2)

Tratamiento	Conductividad Eléctrica (mS/cm)	Porcentaje de Nitrógeno (%)	pH
Conductividad Alta (CA)	$2,72 \pm 0,14$ a	$0,235 \pm 0,004$ a	$6,76 \pm 0,05$ a
Testigo	$1,01 \pm 0,15$ b	$0,233 \pm 0,003$ a	$6,73 \pm 0,07$ a
Nitrógeno Alto (NA)	$0,86 \pm 0,05$ b	$0,236 \pm 0,003$ a	$6,24 \pm 0,11$ b

Tabla 2.2 : Medición preliminar de la conductividad eléctrica, el porcentaje de nitrógeno y el pH del sustrato (\pm ES). Letras diferentes en una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Ensayo 1

En este ensayo se obtuvieron resultados de las variables del sustrato de las macetas y del desempeño de *T. absoluta*. La temperatura media durante los días en los que permanecieron las larvas en las macetas de tomate fue de $32,2$ °C con una temperatura mínima media de $22,6$ °C y una temperatura máxima media de $41,8$ °C y una amplitud térmica diaria promedio de $19,2$ °C.

Mediciones de las variables del sustrato

La conductividad eléctrica específica fue significativamente superior, de acuerdo a lo previsto, en el tratamiento CA (ANOVA: $F=39,99$; $gl= 2,30$; $p=0,0000$) (Tabla 2.3). Las macetas testigo tuvieron una conductividad eléctrica superior a aquellas regadas por la solución NA según test de Duncan ($p \leq 0,05$). Como era de esperar, el porcentaje de nitrógeno fue significativamente superior en las macetas regadas por la solución NA respecto a los restantes tratamientos que a su vez, no se diferenciaron entre sí (ANOVA: $F=8,73$; $gl= 2,30$; $p=0,0010$) (Tabla 2.3). Esto se debe a una acumulación diferencial de nitrógeno aportada por la solución NA. En la medición de pH, los tres tratamientos se diferenciaron en forma significativa (ANOVA: $F=37,24$; $gl= 2,30$; $p=0,0000$). El pH de las macetas regadas con la solución CA fue superior al de los restantes tratamientos seguido por el testigo, mientras que las macetas regadas con la solución NA tuvieron el menor pH según el test de Duncan (Tabla 2.3).

Tratamiento	Conductividad Eléctrica (mS/cm)	Porcentaje de Nitrógeno (%)	pH
Conductividad Alta (CA)	1,39 ± 0,13 a	0,153 ± 0,002 b	7,24 ± 0,04 a
Testigo	0,98 ± 0,04 b	0,157 ± 0,002 b	7,05 ± 0,04 a
Nitrógeno Alto (NA)	0,36 ± 0,04 c	0,162 ± 0,002 a	6,75 ± 0,06 b

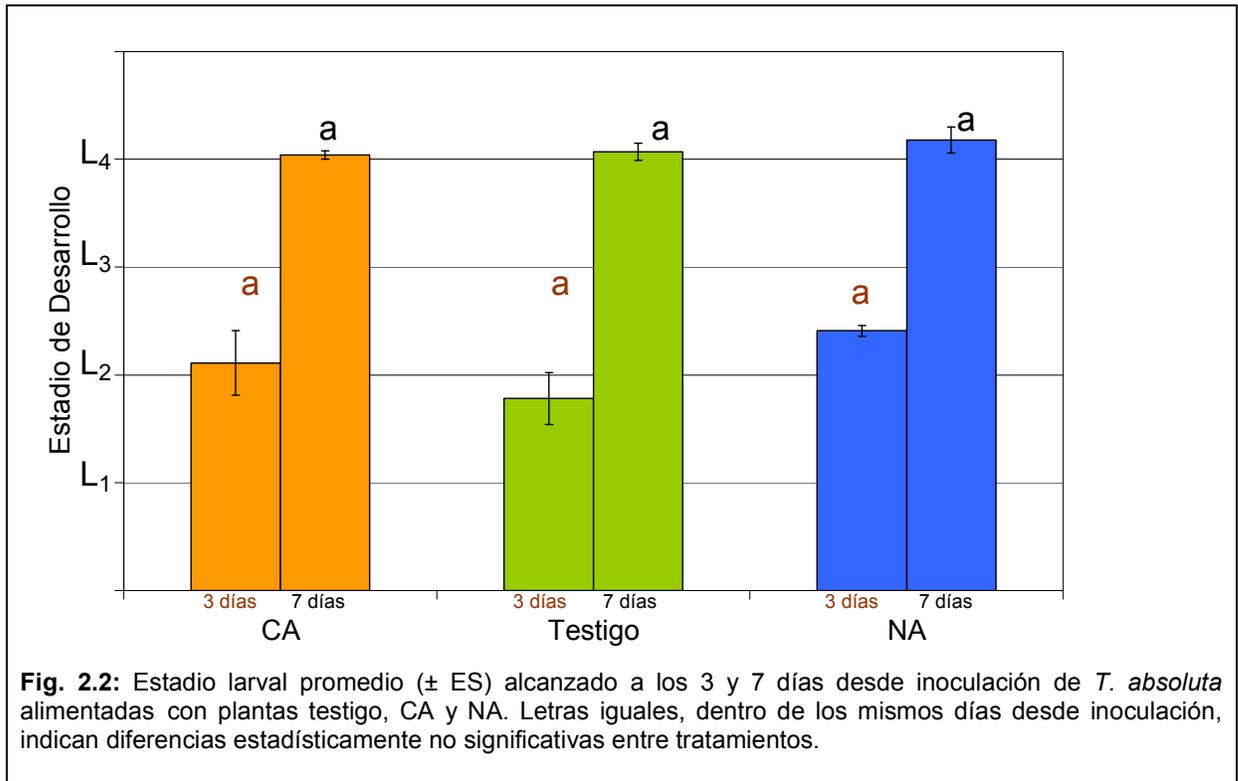
Tabla 2.3: Conductividad eléctrica, porcentaje de nitrógeno y pH del sustrato de las macetas (\pm ES) en el momento del transplante del Ensayo 1. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

Desempeño de *T. absoluta*

No se encontraron diferencias significativas entre los tres tratamientos para el estadio larval alcanzado por los individuos de *T. absoluta* a los tres días (ANOVA: $F=2,59$; $gl= 2,9$; $p=0,1293$) ni a los siete días (ANOVA: $F=0,98$; $gl= 2,9$; $p=0,4132$) posteriores a la inoculación (Fig. 2.2).

El peso pupal de las hembras fue significativamente mayor en aquellos individuos alimentados con plantas CA que en los criados con plantas testigo o con plantas NA (ANOVA: $F=10,48$; $gl= 2,43$; $p=0,0002$) (Fig. 2.3). El peso pupal de los machos fue mayor para los individuos alimentados con plantas CA y NA respecto a los criados con plantas testigo (ANOVA: $F=3,25$; $gl= 2,44$; $p=0,0482$) (Fig. 2.4).

Hubo diferencias significativas en el porcentaje de supervivencia de larva a pupa de *T. absoluta* entre tratamientos (ANOVA: $F=6,21$; $gl= 2,9$; $p=0,0202$): los individuos alimentados con plantas NA tuvieron una mayor supervivencia según el test de Duncan ($p \leq 0,05$), mientras que los de los otros tratamientos no se diferenciaron entre sí (Fig. 2.5).



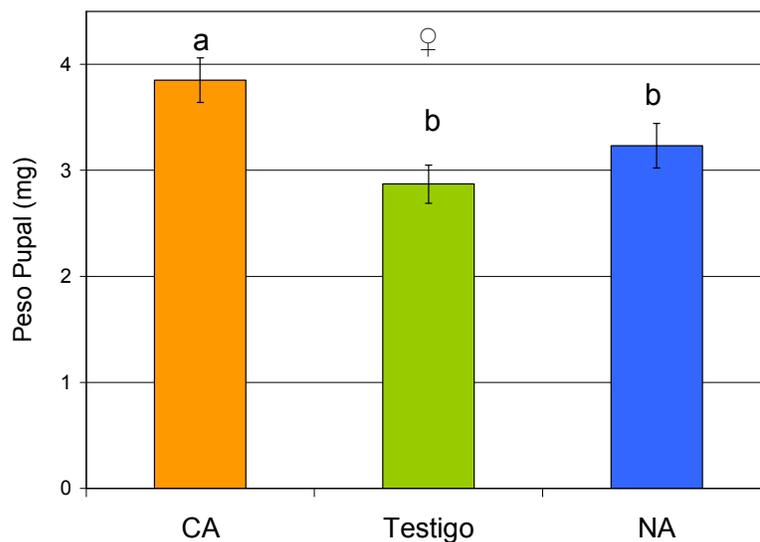


Fig. 2.3: Pesos pupales promedio (\pm ES) de hembras de *T. absoluta* alimentadas con plantas testigo, CA y NA. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según test de Duncan ($p \leq 0,05$).

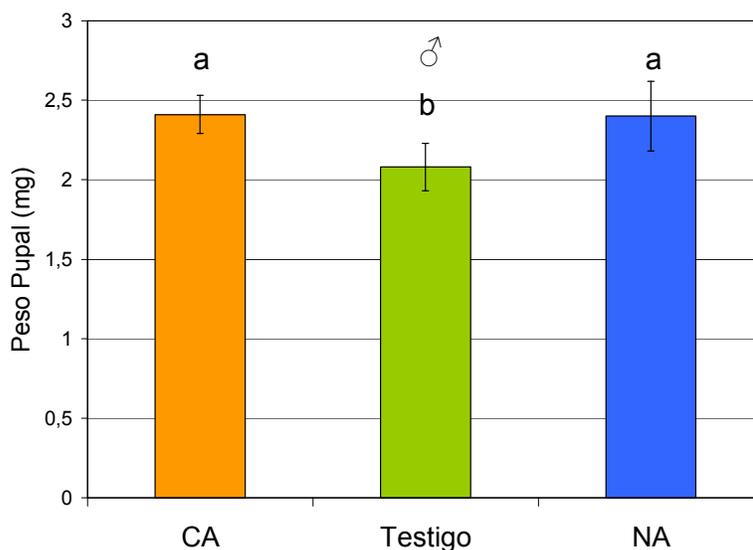


Fig. 2.4: Pesos pupales promedio (\pm ES) de machos de *T. absoluta* alimentados con plantas testigo, CA y NA. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según test de Duncan ($p \leq 0,05$).

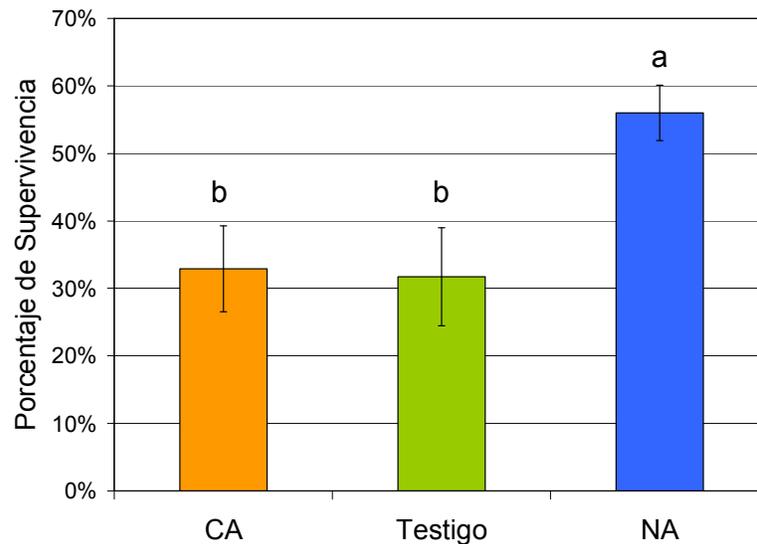


Fig. 2.5: Porcentaje de supervivencia (\pm ES) de larvas a pupas de *T. absoluta* alimentadas con plantas testigo, CA y NA. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Ensayo 2

Al igual que en el ensayo 1, se obtuvieron resultados de las variables del sustrato de las macetas y del desempeño de *T. absoluta*. La temperatura media durante los días del ensayo fue de 19,50°C con una temperatura mínima media de 7,32°C, una temperatura máxima media de 31,14°C y una amplitud térmica diaria promedio de 23,81°C.

Mediciones de las variables del sustrato

Existieron diferencias significativas entre los tratamientos en relación a la conductividad eléctrica (ANOVA: $F=18,76$; $gl= 2,9$; $p=0,0006$). Las macetas regadas con el tratamiento CA tuvieron una conductividad eléctrica específica superior a aquellas regadas por la solución NA y testigo, según test de Duncan ($p \leq 0,05$). Estos dos últimos tratamientos no se diferenciaron entre sí (Tabla 2.4). No hubo diferencias significativas (ANOVA: $F=1,04$; $gl= 2,9$; $p=0,3935$) en el porcentaje de nitrógeno de las macetas (Tabla 2.4). Existieron

diferencias significativas entre los tratamientos en el pH (ANOVA: $F=8,55$; $gl= 2,9$; $p=0,0083$). El pH de las macetas regadas con la solución CA fue superior al de los restantes tratamientos seguido por el testigo, mientras que las macetas regadas con la solución NA tuvieron el menor pH según test de Duncan ($p \leq 0.05$) (Tabla 2.4).

Tratamiento	Conductividad Eléctrica (mS/cm)	Porcentaje de Nitrógeno (%)	pH
Conductividad Alta (CA)	$4,15 \pm 0,86$ a	$0,155 \pm 0,010$ a	$7,46 \pm 0,05a$
Testigo	$1,36 \pm 0,26$ b	$0,168 \pm 0,005$ a	$7,27 \pm 0,06$ b
Nitrógeno Alto (NA)	$1,30 \pm 0,08$ b	$0,160 \pm 0,005$ a	$7,19 \pm 0,05$ b

Tabla 2.4: Conductividad eléctrica, porcentaje de nitrógeno y pH (\pm ES) del sustrato de las macetas en el Ensayo 2. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

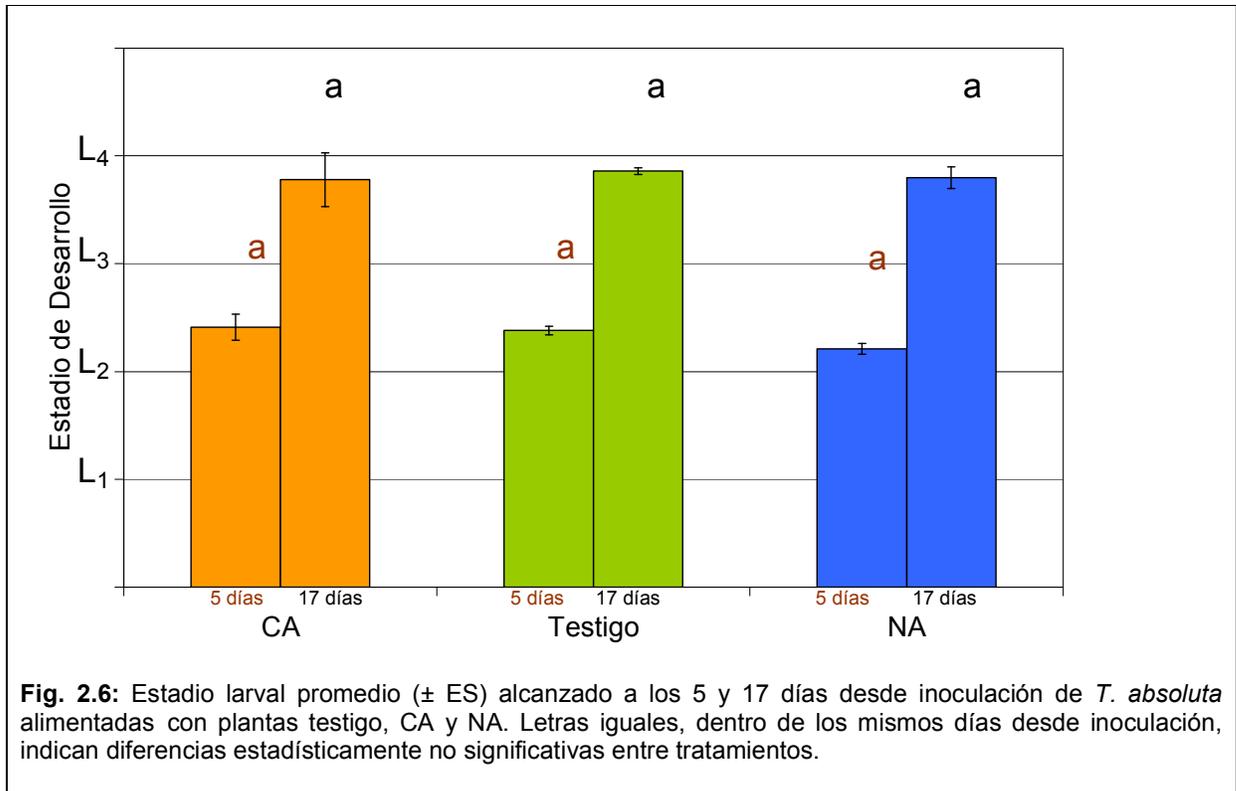
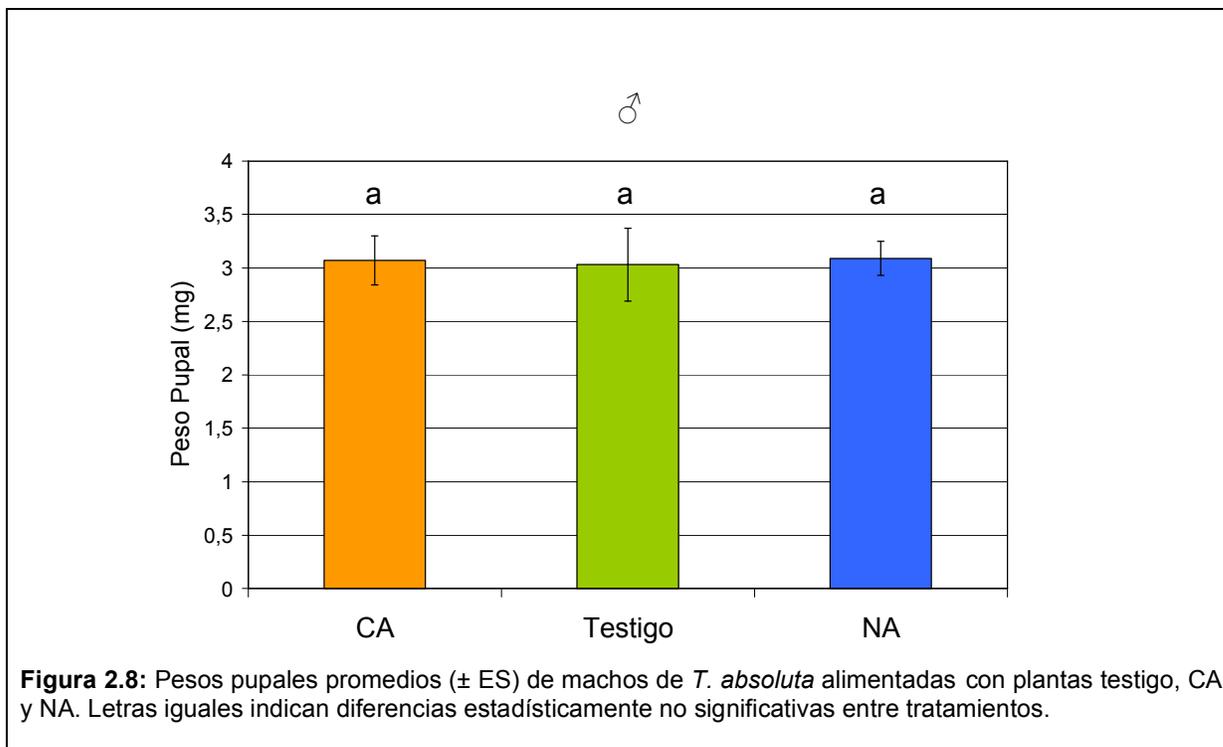
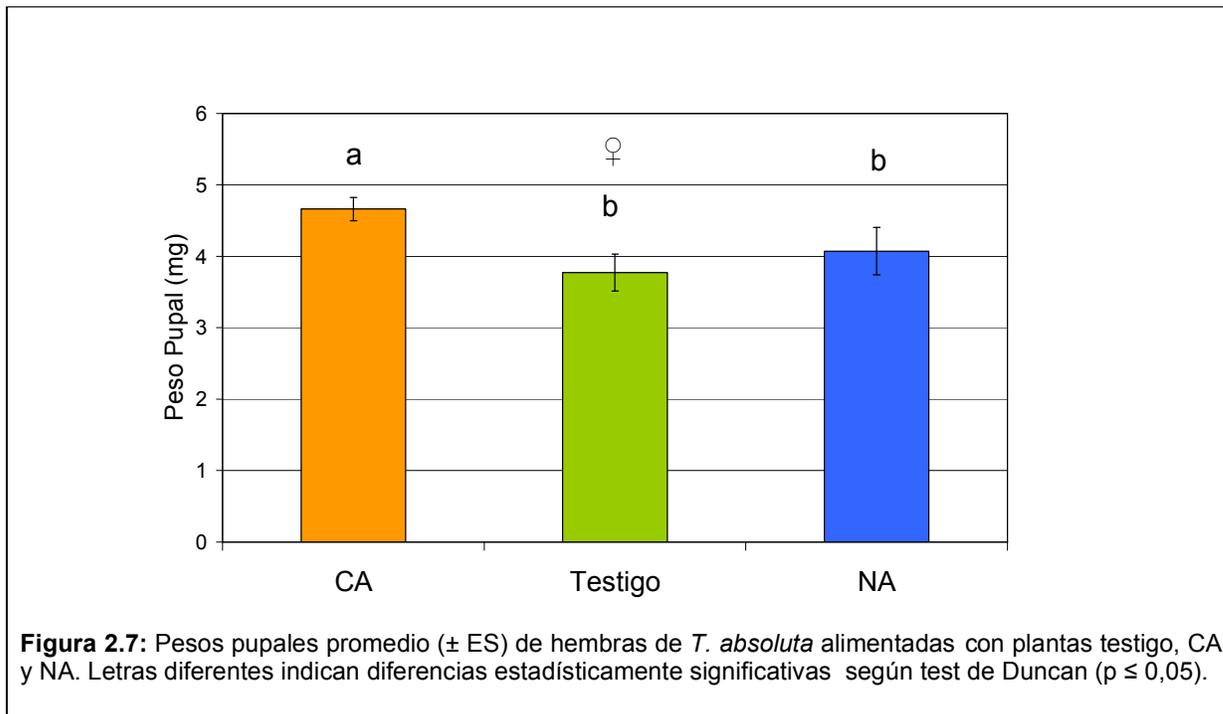


Fig. 2.6: Estadio larval promedio (\pm ES) alcanzado a los 5 y 17 días desde inoculación de *T. absoluta* alimentadas con plantas testigo, CA y NA. Letras iguales, dentro de los mismos días desde inoculación, indican diferencias estadísticamente no significativas entre tratamientos.



Desempeño de *T. absoluta*

No hubo diferencias entre tratamientos para el estadio larval alcanzado por las larvas luego de 5 días (ANOVA: $F=2,57$; $gl= 2,9$; $p=0,1307$), ni de 17 días (ANOVA: $F=0,10$; $gl= 2, 9$; $p=0,9034$) posteriores a la inoculación (Fig. 2.6). El peso pupal hembra fue mayor en individuos alimentados con plantas CA que en los criados con plantas testigo o con plantas NA (ANOVA: $F=7,07$; $gl= 2,76$; $p=0,0015$) (Fig. 2.7). No existieron diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA: $F=0,04$; $gl=2,63$; $p=0,9654$) para el peso pupal de los machos (Fig. 2.8).

En la comparación de los pesos de las pupas hembra del Ensayo 1 (rango: 2,96 - 3,83 mg) y el Ensayo 2 (rango: 3,77 – 4,67 mg), se observó que estas últimas fueron más pesadas que las del Ensayo 1 (ANOVA: $F=26,83$; $gl= 1, 18$; $p=0,0001$).

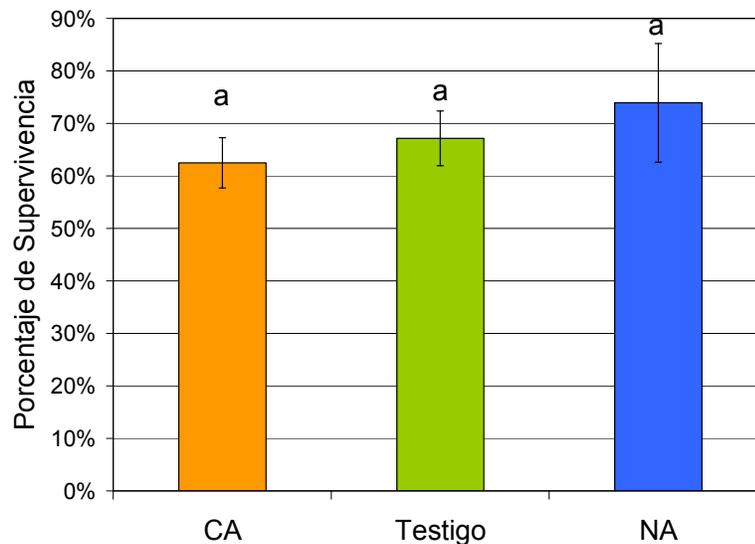


Fig. 2.9: Porcentaje de supervivencia (\pm ES) de larvas a pupas de *T. absoluta* alimentadas con plantas testigo, CA y NA. Letras iguales indican diferencias estadísticamente no significativas entre tratamientos.

No hubo diferencias significativas en el porcentaje de supervivencia de larva a pupa de *T. absoluta* entre tratamientos (ANOVA: $F=0,91$; $gl= 2,9$; $p=0,4376$) (Fig. 2.9). Aunque no se hizo un análisis estadístico comparativo entre ambos ensayos, se observó que la supervivencia de larvas a pupas en el Ensayo 2 fue mayor que en el Ensayo 1.

2.3.2. Interacción entre el cultivo de pimiento y el “pulgón verde del duraznero”, *M. persicae*.

Mediciones preliminares

Los valores de conductividad eléctrica específica, porcentaje de nitrógeno y pH, fueron al inicio de este ensayo: 0,71 mS/cm; 0,17% y 5,71 respectivamente, para las muestras tomadas el 28/11/03.

Hubo diferencias significativas entre tratamientos para la conductividad eléctrica específica (ANOVA: $F=5,80$; $gl= 2, 9$; $p=0,0241$). Las macetas regadas con la solución CA superaron al testigo, mientras que los sustratos NA tuvieron una conductividad eléctrica intermedia, según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Tabla 2.5). El porcentaje de nitrógeno fue similar para los tres tratamientos (ANOVA: $F=2,06$; $gl= 2, 9$; $p=0,1828$) (Tabla 2.5). Hubo diferencias significativas entre los tratamientos con respecto al pH (ANOVA: $F=5,62$; $gl= 2, 9$; $p=0,0260$). El pH de las macetas regadas con la solución NA fue menor que el del testigo mientras que el del CA resultó intermedio entre los restantes tratamientos, según el test de Duncan (Tabla 2.5).

Ensayo

En este ensayo se obtuvieron resultados de las variables del sustrato de las macetas y del desempeño de *M. persicae*. La temperatura media durante los días en los que permanecieron las larvas en el cultivo fue de 22 °C con una temperatura mínima media de

8,5 °C y una temperatura máxima media de 35,7 °C y una amplitud térmica diaria promedio de 27,2 °C.

Tratamiento	Conductividad Eléctrica (mS/cm)	Porcentaje de Nitrógeno (%)	pH
Conductividad Alta (CA)	9,57 ± 1,63 a	0,208 ± 0,006 a	6,63 ± 0,05 ab
Testigo	2,69 ± 0,52 b	0,183 ± 0,009 a	6,88 ± 0,05 a
Nitrógeno Alto (NA)	6,10 ± 2,29 ab	0,215 ± 0,021 a	6,55 ± 0,12 b

Tabla 2.5: Medición preliminar de la conductividad eléctrica, porcentaje de nitrógeno y pH (\pm ES) del sustrato. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Mediciones de las variables del sustrato

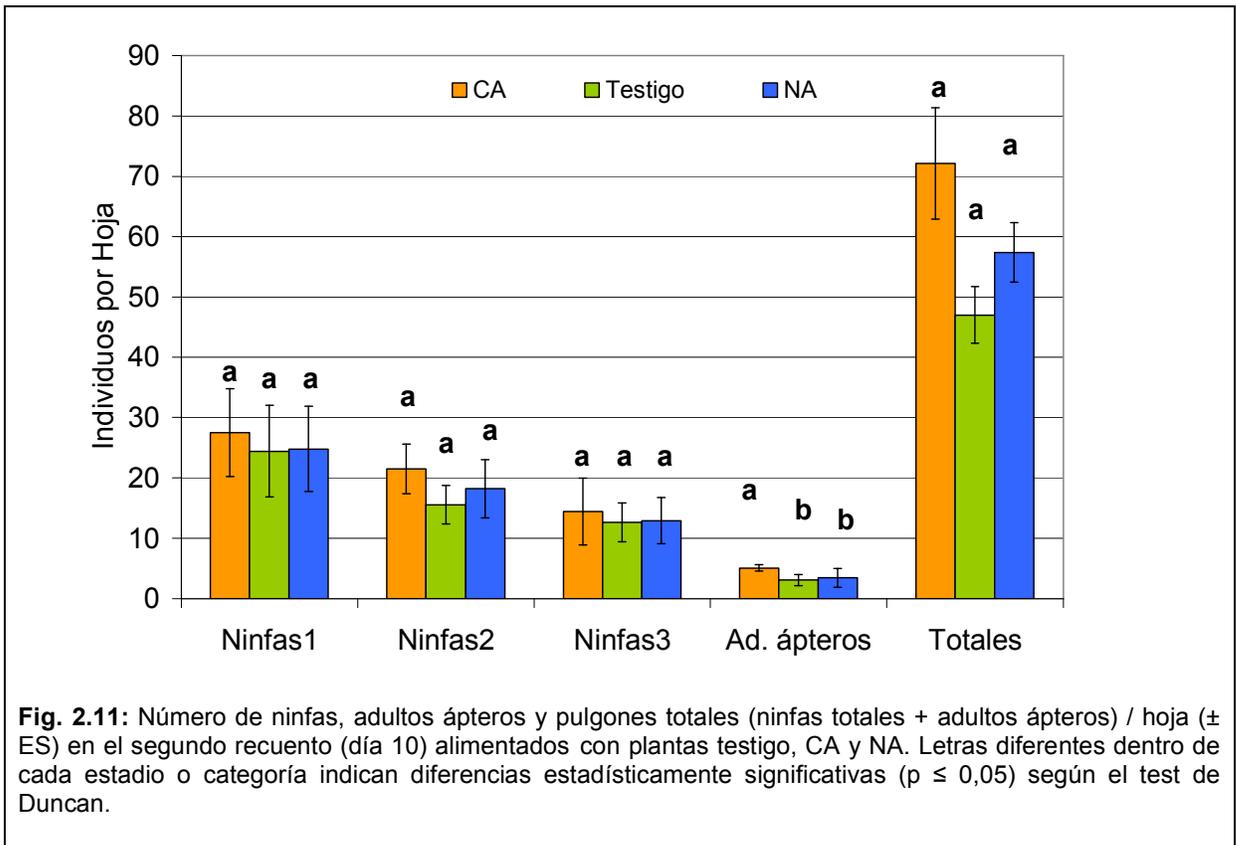
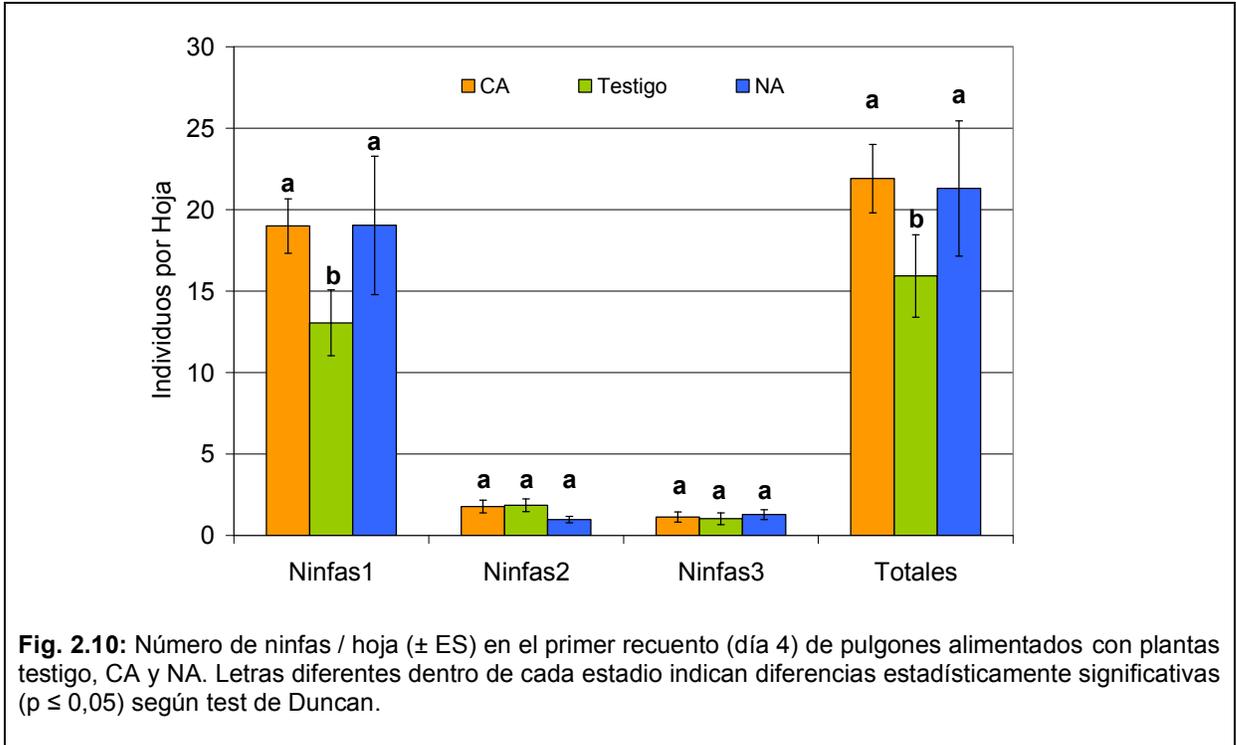
Hubo diferencias significativas entre los tratamientos para la conductividad eléctrica específica tanto en el muestreo realizado previo al ensayo (ANOVA: $F=10,82$; $gl= 2, 9$; $p=0,0040$) (Tabla 2.6) como en el considerado inicial del mismo (ANOVA: $F=24,92$; $gl= 2, 9$; $p=0,0002$) (Tabla 2.6). Las macetas regadas con la solución CA superaron en promedio a los restantes tratamientos, según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Tabla 2.6). No hubo diferencias significativas entre las macetas regadas con los diferentes tratamientos para el porcentaje de nitrógeno (ANOVA: previo al ensayo $F=1,32$; $gl= 2, 9$; $p=0,3146$ y durante el ensayo $F=0,94$; $gl= 2, 9$; $p=0,4245$) y el pH (ANOVA: previo al ensayo $F=3,61$; $gl= 2, 9$; $p=0,0706$ y durante el ensayo $F=1,39$; $gl= 2, 9$; $p=0,2979$) tanto en el muestreo realizado previo al ensayo como en el realizado durante el mismo (Tabla 2.6).

Previo al ensayo			
Tratamiento	Conductividad Eléctrica (mS/cm)	Porcentaje de Nitrógeno (%)	pH
Conductividad Alta (CA)	1,92 ± 0,27 a	0,170 ± 0,007 a	6,64 ± 0,17 a
Testigo	0,91 ± 0,05 b	0,185 ± 0,007 a	6,83 ± 0,12 a
Nitrógeno Alto (NA)	1,14 ± 0,16 ab	0,198 ± 0,022 a	6,26 ± 0,22 a
Al inicio del ensayo			
Tratamiento	Conductividad Eléctrica (mS/cm)	Porcentaje de Nitrógeno (%)	pH
Conductividad Alta (CA)	6,95 ± 0,91 a	0,183 ± 0,009 a	6,81 ± 0,07 a
Testigo	1,75 ± 0,58 b	0,173 ± 0,006 a	6,86 ± 0,13 a
Nitrógeno Alto (NA)	2,10 ± 0,45 b	0,188 ± 0,009 a	6,64 ± 0,14 a

Tabla 2.6: Conductividad eléctrica, porcentaje de nitrógeno y pH (\pm ES) en el sustrato de las macetas previo al ensayo de pimiento y durante el mismo. Letras diferentes en la misma columna y medición indican diferencias estadísticamente significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Desempeño de *M. persicae*

En el primer recuento de pulgones (día 4) hubo diferencias significativas entre los tratamientos para el número de ninfas 1 / hoja (ANOVA: $F=4,39$; $gl= 2, 214$; $p=0,0136$) y para el número de ninfas totales / hoja (ANOVA: $F=3,22$; $gl= 2, 214$; $p=0,0258$). El número de ninfas 1 y ninfas totales fue mayor en plantas CA y NA que en plantas testigo, según el test de Duncan (Fig. 2.10). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre tratamientos ($P > 0,05$) para el número de ninfas 2 (ANOVA: $F=0,21$; $gl= 2, 297$; $p=0,8069$) y ninfas 3 (ANOVA: $F=1,68$; $gl= 2, 214$ $p=0,1895$) por hoja (Fig. 2.10).



En el segundo recuento (día 10) no hubo diferencias significativas entre los tratamientos para el número de ninfas 1 / hoja (ANOVA: $F=0,12$; $gl= 2, 161$; $p=0,8829$), el número de ninfas 2 / hoja (ANOVA: $F=0,05$; $gl= 2, 161$; $p=0,9461$), ni para el número de ninfas 3 / hoja (ANOVA: $F=0,49$; $gl= 2, 161$; $p=0,4894$), ni para los pulgones totales (ninfas totales + adultos ápteros) (ANOVA: $F=1,70$; $gl= 2, 161$; $p=0,1868$) (Fig. 2.11). En cambio, si existieron diferencias significativas entre tratamientos para el número de adultos ápteros / hojas (ANOVA: $F=5,14$; $gl= 2, 161$; $p=0,0068$): el número de adultos ápteros fue superior en las plantas CA que en los restantes tratamientos según el test de Duncan (Fig. 2.11).

2.4. DISCUSIÓN

2.4.1. Interacción entre el cultivo de tomate y la “polilla del tomate”, *T. absoluta*.

Los resultados de este capítulo sugieren que para el sistema cultivo de tomate – *T. absoluta*, un estrés de tipo salino y un exceso de N, estarían afectando positivamente el desarrollo de esta plaga. Esto se evidencia en que el peso pupal de las hembras en los ensayos 1 y 2 fue mayor en plantas CA, y el peso de las pupas macho fue más alto en plantas CA y en plantas NA en el ensayo 1. En el mismo sentido, la supervivencia de las larvas de *T. absoluta* sobre plantas NA fue superior a la de los otros tratamientos al menos en el ensayo 1.

Por otra parte, los pesos de las pupas hembra del Ensayo 2 (otoño) fueron mayores a los del Ensayo 1 (verano). Del mismo modo, los valores de supervivencia de larvas a pupas alcanzados en otoño, fueron mayores a los de verano. Los pesos pupales son coincidentes con los de Ecole *et al.* (2001) quienes encontraron un valor mayor en ambos sexos (4,56 mg) para los individuos que se desarrollaron en otoño e invierno con respecto a los de verano (3,43 mg), ya que factores responsables de la resistencia del tomate (tricomas glandulares, producción de exudados y sesquiterpenos), son producidos en

menor cantidad en el invierno, por lo que la calidad del alimento para la polilla del tomate mejoraría.

Las pupas hembra provenientes de las larvas crecidas sobre plantas CA fueron más pesadas y en consecuencia, podrían tener una fecundidad potencial mayor. Si bien en este ensayo no se evaluó la fecundidad, los resultados de pesos pupales son acordes con los de Pereyra (2002) quien determinó que el 71% de variación de la fecundidad de *T. absoluta* fue explicada por el peso pupal. Pereyra y Sánchez (2006) hallaron diferencias entre pesos pupales de *T. absoluta* criadas con tomate (3,44 mg) y con papa (2,85 mg), y una tendencia a una mayor fecundidad en tomate. Fenemore (1977) encontró una alta correlación entre el peso pupal y el número de huevos en los ovarios de *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) en papa, si bien no hubo correlación entre el peso pupal y el total de huevos depositados por hembra. Según este autor, la fecundidad de un insecto está determinada por dos variables principales. Primero, el número de huevos madurados en el ovario y segundo la cantidad de huevos depositados por la hembra. El primero está vinculado a las características fisiológicas del insecto, influenciadas por las condiciones ambientales a las cuales los individuos inmaduros han sido expuestos. El segundo tiene una fuerte influencia de las condiciones del adulto como acceso al agua, alimento y apareamiento. En este sentido, el peso pupal, por su alta correlación con la fecundidad potencial, es un buen indicador de la calidad de las condiciones ambientales a la que estuvieron expuestas las larvas y en particular, la calidad de la planta hospedera como alimento (Fenemore, 1977; Pereyra, 2002). Por estas razones, existe una mayor probabilidad de que la descendencia de las hembras criadas sobre plantas CA produzcan más daño en el cultivo, que la de las hembras de plantas testigo.

En cuanto al nitrógeno, cabe destacar que la supervivencia de las larvas y el peso pupal de los machos de *T. absoluta* fue mayor sobre plantas NA en al menos uno de los ensayos. Facknath y Lalljee (2005), en un trabajo realizado en papa, evaluaron el efecto de diferentes regímenes de fertilización sobre el desempeño del minador de hojas *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae); los resultados mostraron que un mayor nivel de nitrógeno en la fertilización, incrementó la cantidad del nutriente en la hoja y esto permitió

un aumento de la supervivencia larval y pupal, y un incremento en el peso y longitud de pupas y adultos.

Considerando que los resultados obtenidos a partir de las plantas con exceso de nitrógeno no fueron demasiado concluyentes, a continuación se presentan algunas posibles explicaciones:

1) El exceso de N pudo tener efectos sobre las otras variables del sustrato. Por ejemplo, en la Tabla 2.3 se observa una disminución de la conductividad y el pH en el tratamiento NA respecto del Testigo. Los cambios en otras variables del sustrato pudieron actuar neutralizando parcial o totalmente el efecto del N.

2) Una causa posible es que las plantas con agregado de N, puedan haber crecido más vegetativamente, y por lo tanto, haber extraído más N del sustrato, produciéndose entonces una dilución del N en los tejidos. De este modo, estas plantas parecerían menos nutridas que las no fertilizadas. Sin embargo, no hubo diferencias en porte y vigor entre plantas de diferentes tratamientos para sostener esta alternativa.

3) Una falta de respuesta del herbívoro al rango de fertilización nitrogenada utilizado: puede haber niveles por arriba o por debajo de un umbral en los cuales no exista respuesta al nitrógeno. Chau *et al.* (2005) encontraron una respuesta positiva a la fertilización nitrogenada en el crecimiento poblacional del pulgón *A. gossypii* en crisantemo, para un rango de fertilización baja (0 a 38 ppm); mientras que niveles de fertilización más altos, no resultaron en un mayor número de áfidos. Es importante recordar que en este trabajo, se buscó generar alteraciones dentro de rangos de fertilización que resultaran comunes para los productores hortícolas, y esta premisa definió un rango de dosis estrecho.

4) El efecto positivo del nitrógeno sobre el desempeño de las plagas puede estar asociado a un desbalance nutricional (Patriquin *et al.*, 1995; Beanland *et al.*, 2003; Jansson y Ekbohm, 2002; Busch y Phelan, 1999; Phelan *et al.*, 1996). El exceso de nitrógeno genera un déficit relativo de otros nutrientes. En tomate, se halló un pH menor

en las macetas del tratamiento NA, que se explica por el proceso de mineralización de la urea (agregada únicamente en el tratamiento NA) durante el cual se producen iones amonio (NH_4^+) que retienen iones hidróxidos (OH^-), disminuyendo su concentración en la solución del suelo y por lo tanto reduciendo el pH. La reducción del pH pudo aumentar la disponibilidad de otros nutrientes (Bandel *et al.*, 2002) compensando el desequilibrio provocado por el mayor nivel de nitrógeno que aportó la urea. Facknath y Lalljee (2005) encontraron en papa que a igual nivel de fertilización nitrogenada, un aumento relativo de fósforo y potasio, fueron perjudiciales para *L. trifolii*.

5) Cultivos como la papa (Facknath y Lalljee, 2005) o el tomate en esta investigación, pueden responder de diferente forma al agregado de nitrógeno. En ensayos realizados en otras solanáceas tratadas con diferentes relaciones de nitrógeno y potasio, se hallaron distintos efectos del nitrógeno sobre *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae): en petunia se encontraron efectos positivos sobre este pulgón, mientras que en pimiento se halló un efecto negativo (Jansson y Ekbohm, 2002; Jansson, 2003).

2.4.2. Interacción entre el cultivo de pimiento y el “pulgón verde del duraznero”, *M. persicae*.

El pulgón *M. persicae* fue afectado positivamente por las plantas de pimiento con más cantidad de nitrógeno y con mayor conductividad eléctrica en el sustrato. Los adultos provenientes de los tratamientos NA y CA dejaron más descendencia que los del testigo, lo que se evidencia en el primer recuento (día 4) donde se encontró un mayor número de ninfas 1 y ninfas totales por hoja.

Las primeras ninfas nacidas de los adultos ápteros inoculados de todos los tratamientos alcanzaron el estado adulto en el último recuento (día 10). El número de adultos ápteros por hoja, que fue de 3,07 a 5,07, cuando originalmente se colocaron dos por hoja. Davis *et al.* (2006), con una temperatura media de 23,1°C, hallaron un tiempo generacional medio de 10,5 días para *M. persicae* en col china.

En el primer recuento (día 4), el número de ninfas 1 y ninfas totales fueron similares entre los tratamientos NA y CA, y a su vez superiores al del testigo. Sin embargo, en el recuento del día 10, se encontró un mayor número de adultos ápteros por hoja en plantas CA respecto de plantas NA. Esto puede estar indicando que ambos tratamientos tuvieron un efecto positivo sobre la fecundidad, pero que en el tratamiento CA además, las ninfas se desarrollaron más rápido alcanzando en menos tiempo, el estado adulto.

2.4.3. Nitrógeno, salinidad y déficit hídrico

A partir de los resultados obtenidos en este capítulo, tanto para *T. absoluta* en tomate como para *M. persicae* en pimiento, se pudo observar una mayor y más clara respuesta de los herbívoros plaga hacia las plantas CA, en comparación con las plantas del tratamiento NA. Ya fueron mencionadas posibles explicaciones para entender porqué el agregado de una mayor dosis de nitrógeno en la fertilización no se trasladó directamente a un mejor desempeño de los herbívoros. En ese sentido, la bibliografía refleja esta variación en las respuestas: algunos estudios muestran un efecto positivo del nitrógeno sobre la densidad de herbívoros y sobre su *performance* (fecundidad, desarrollo, crecimiento y supervivencia) (Mattson, 1980; Slansky y Rodriguez, 1987), y otros, efectos negativos o ningún efecto Wang *et al.* (2006)

Resulta razonable entonces, preguntarse por qué se obtuvieron resultados más contundentes tanto en tomate como en pimiento con los tratamientos CA que con los tratamientos NA. Existen menos antecedentes del efecto de la salinidad sobre la herbivoría que del nitrógeno. En cambio, está muy bien documentado el efecto de la deficiencia de agua sobre la herbivoría (Huberty y Denno, 2004; Joern y Mole, 2005; Scheirs y De Bruyn, 2005; Staley *et al.*, 2006), que como se explicó anteriormente, es muy semejante al del estrés salino. Los antecedentes, al igual que en el caso del nitrógeno, no indican una tendencia clara para definir un patrón de efecto positivo o negativo sobre los herbívoros. Koricheva *et al.* (1998) en un análisis que incluyó 70 estudios experimentales, evaluaron el desempeño de insectos fitófagos sobre plantas leñosas sometidos a distintos tipos de estrés, principalmente hídrico. Estos autores concluyeron en general, que el estrés de las plantas no tuvo un efecto significativo sobre la tasa de crecimiento,

fecundidad, supervivencia y densidad de los herbívoros. Sin embargo encontraron una gran variación en la magnitud y dirección de la respuesta de los insectos en los diferentes estudios.

El estrés hídrico, según Huberty y Denno (2004), tiene dos efectos que impactan en distintos sentidos a los herbívoros. Por un lado, los favorece al aumentar la concentración de nitrógeno, y por otro, los perjudica porque se reduce la presión de turgencia de las células. El efecto que predomine será el que defina el resultado sobre el herbívoro. Cuando el estrés es temporario o “por pulsos”, la planta sufre un breve período de pocas horas de estrés del cual se restablece rápidamente y sus tejidos vuelven a estar turgentes y sólo se manifiesta para el herbívoro, una mayor concentración de nitrógeno que mejora su desempeño. Esta condición refleja muy bien la situación de un cultivo bajo invernáculo. En ese ambiente se producen altas amplitudes térmicas diarias, y en el momento del día de mayor radiación y temperatura, incluso con buenas condiciones de riego, los cultivos pueden sufrir temporariamente, estrés. Las plantas del tratamiento CA con un potencial agua inferior por el agregado de sal, fueron más propensas a esas condiciones de estrés, que las de los tratamientos restantes y en consecuencia, las plantas CA favorecieron el desempeño de estas plagas.

2.4.4. Estrés y vigor

Existe un debate sobre qué hipótesis: la del estrés (White, 1974; Mattson y Haack, 1987; Louda y Collinge, 1992; Huberty y Denno, 2004; Joern y Mole, 2005) o la del vigor de las plantas (Price, 1991), explica mejor algunos resultados experimentales. Para abordar esta controversia, Inbar *et al.* (2001) realizaron un ensayo con plantines de tomate en macetas, generando un gradiente de plantas, de muy vigorosas a muy estresadas con diferentes tratamientos. Las plantas más estresadas tuvieron una mayor concentración de compuestos de defensa y un peor desempeño de fitófagos pertenecientes a tres gremios, por lo que estos resultados apoyarían la hipótesis del vigor de las plantas.

Por el contrario, los resultados de esta investigación muestran que las plantas sometidas al tratamiento de alta conductividad (CA), es decir a un estrés de tipo salino, permitieron a *T. absoluta* y a *M. persicae* desempeñarse mejor, sustentando por lo tanto, la hipótesis del estrés. Sin embargo, es importante plantear algunas consideraciones.

En primer lugar, es necesario diferenciar claramente entre situaciones naturales (ecosistemas) y sistemas con gran intervención humana (cultivos). En las reseñas sobre problemas de estrés, se discuten indistintamente trabajos originados en ecosistemas naturales, en paisajes artificiales (jardines y parques) y en cultivos. En un ambiente natural, puede ser relativamente sencillo distinguir entre una planta vigorosa y una planta estresada, y caracterizar las condiciones de estrés, como desvíos de las condiciones “óptimas” de crecimiento, teniendo en cuenta el hábitat natural en que la planta silvestre ha evolucionado. Las plantas domesticadas como los cultivos, en cambio, han estado sujetas a una selección artificial que ha alterado su química secundaria, el contenido de nutrientes, los hábitos de crecimiento, la fenología, etc. (Benrey *et al.*, 1998; Frary y Doğanlar, 2003). En este proceso, es posible que las condiciones óptimas de crecimiento originales del ancestro silvestre hayan sido también modificadas. A diferencia de las condiciones óptimas de crecimiento de una planta en la naturaleza, las condiciones adecuadas de producción de un cultivo están sesgadas por una visión productivista donde el objetivo es maximizar el índice de cosecha. Es decir, el óptimo productivo en un cultivo no necesariamente refleja las condiciones óptimas de crecimiento de la planta. Por ejemplo, si un cultivo es susceptible a las plagas y a las enfermedades, está lejos de una situación óptima de crecimiento. Maximizar el índice de cosecha, entonces, puede provocar alteraciones fisiológicas al cultivo que podrían convertirse en una situación de estrés.

En segundo lugar, en el caso de los cultivos intensivos, el nivel de intervención humana es altísimo. Las prácticas agrícolas están dirigidas a privilegiar artificialmente ciertas funciones, como el crecimiento de frutos en el caso de tomate y pimiento, con un fin económico. En ese sentido, los límites entre el vigor y el estrés son difusos. De este modo, las podas, los desbrotes y los raleos de frutos, podrían ser considerados factores de estrés. La fertilización puede a la vez, otorgar un mayor desarrollo vegetativo aparente

que puede ser interpretado como vigor, pero también generar un desbalance nutricional que puede considerarse un estrés. Aquellas alteraciones que pueden manifestarse en un mayor o menor crecimiento de la planta, e incluso las que son asintomáticas, pueden ocasionar una mayor susceptibilidad del cultivo a las plagas. En el contexto del manejo de plagas de cultivos hortícolas, parece más útil hablar de estados fisiológicos alterados respecto de un óptimo que de la dicotomía entre estrés y vigor de las plantas.

En tercer lugar, es necesario definir la intensidad y la duración del estrés. Inbar *et al.* (2001) observaron que plantines de tomate privados de riego durante 14 días, afectaron negativamente a los herbívoros, pero esta situación es poco representativa de las condiciones productivas reales. Estos estudios deberían circunscribirse a las condiciones de estrés dentro de un rango de situaciones productivamente razonables.

Jauset *et al.* (2000) compararon tres niveles de fertilización dentro de los rangos normales para España, que por otro lado fueron similares a los utilizados en este trabajo, y hallaron una mayor tasa intrínseca de crecimiento de la mosca blanca de los invernáculos, *Trialeurodes vaporariorum* en tomate, para el nivel de fertilización más alto. Como no hubo diferencias de rendimiento en un amplio rango de aplicación, los niveles de nitrógeno deberán ser reducidos al mínimo para evitar la presencia de plagas. El Reglamento para la Producción Integrada de Tomate bajo Abrigo en España tolera un máximo de conductividad eléctrica de 5 mS/cm. En este trabajo, los niveles de conductividad fueron inferiores a ese valor, y se encontraron efectos positivos para la polilla del tomate, *T. absoluta* en el aumento de peso pupal.

Un cultivo dentro de un rango de producción económicamente razonable, debe tener un estado fisiológico tal que, además de permitir buenos rendimientos, deberá tener un estado óptimo de defensa contra fitófagos. Alteraciones de ese estado fisiológico del cultivo, debido a ciertas prácticas agrícolas comunes, podrían tener consecuencias poco relevantes sobre el rendimiento pero en cambio, reducirían fuertemente la resistencia a las plagas.

2.4.4. Conclusiones

Existen ciertas prácticas de producción, posibles de ser modificadas a través del manejo, que alteran la susceptibilidad del cultivo a las plagas.

La simulación de una situación común, como es la salinización de los suelos, modificó la susceptibilidad de los cultivos de tomate y pimiento a *T. absoluta* y *M. persicae* respectivamente. El aumento de la conductividad tuvo un efecto positivo en el peso pupal de *T. absoluta* en tomate y en la fecundidad de los áfidos en pimiento.

El aumento del nivel de nitrógeno afectó positivamente la supervivencia de larvas de la polilla del tomate y la fecundidad de los pulgones.

El efecto del estrés salino en los cultivos de tomate y pimiento sobre las plagas estudiadas fue más fuerte que el del aumento de la fertilización nitrogenada.

CAPÍTULO 3. LA RELACIÓN ENTRE EL PRIMER Y TERCER NIVEL TRÓFICO: SU EFECTO SOBRE LAS PLAGAS.

3.1. INTRODUCCIÓN

La modificación del paisaje debida a la explotación humana del ambiente, reduce la biodiversidad a escala global, y esto conduce a una pérdida potencial de importantes funciones de los ecosistemas (Foley *et al.*, 2005; Tylianakis *et al.*, 2006). La diversidad es un concepto complejo que puede ser caracterizado en parte por: (1) unidades (genes, especies, aspectos estructurales, componentes del paisaje), (2) grano (muestras individuales, hábitats, regiones biológicas, grandes áreas biogeográficas) y (3) patrones (riqueza, equitatividad, contagio) (Vanclay, 1998). La Convención de Río definió biodiversidad como la variabilidad entre organismos vivos de todos los orígenes y los complejos ecológicos de los que forman parte. Esto incluye diversidad dentro de las especies, entre las especies y de los ecosistemas (UNCED, 1992). La biodiversidad a diferentes escalas, es un recurso que provee servicios ecológicos esenciales (Cardinale *et al.*, 2003; Black *et al.*, 2003; Tscharrntke *et al.*, 2005). Ejemplos de estos servicios, particularmente importantes para los agroecosistemas y los paisajes agrícolas, son el mantenimiento de la diversidad genética (esencial para el mejoramiento vegetal y animal), los ciclos de los nutrientes, el control de la erosión, la retención de sedimentos, la regulación del agua, y el control biológico de plagas y enfermedades (Gerowitt *et al.*, 2003; Swift *et al.*, 2004). La consecuencia de reducir la biodiversidad en el control de plagas y enfermedades agrícolas, se hace muy evidente en la naturaleza y en los sistemas manejados (Nicholls y Altieri, 2002).

En los ecosistemas naturales, la regulación interna de su funcionamiento es sustancialmente un producto de la diversidad vegetal a través del flujo de energía, nutrientes, e información (Swift y Anderson, 1994). En los agroecosistemas, los mecanismos de control se han ido perdiendo con la intensificación de la producción agrícola. La simplificación de la estructura de los agroecosistemas modernos (Altieri, 2000), condujo a la disminución de la diversidad de enemigos naturales, empobrecida aún más por el uso excesivo e indiscriminado de plaguicidas de amplio espectro (Banks y

Stark, 2000; Teodorescu y Cogălniceanu, 2005). Esta pérdida de biodiversidad, agravada por prácticas de manejo inadecuadas, trajo como consecuencia la dependencia de niveles de subsidios externos cada vez más altos, como es el uso de plaguicidas (Altieri, 1999).

Muchos estudios han demostrado que es posible controlar las poblaciones de insectos plaga en los agroecosistemas, generando un diseño de la vegetación que tenga un efecto disuasivo sobre los insectos herbívoros o que incremente las poblaciones de enemigos naturales (Murphy *et al.*, 1998; Nicholls y Altieri, 2002; Rebek *et al.*, 2005; Begum *et al.*, 2006). En este sentido, la literatura de los últimos 50 años abunda en investigaciones y revisiones bibliográficas que explican cómo la diversidad vegetal puede afectar la abundancia y diversidad de enemigos naturales nativos y su impacto sobre los herbívoros (Altieri y Whitcomb, 1979; van Emden, 1995; Cortesero *et al.*, 2000; Landis *et al.*, 2000; Wäckers y Fadamiro, 2005).

Finch y Collier (2000) plantearon posibles causas para explicar por qué los insectos especialistas son menos encontrados en ambientes de vegetación diversa que en ambientes con plantas de la misma especie como son los monocultivos. Ellas incluyen: (1) presencia de barreras físicas, (2) camuflaje visual, (3) alteración y enmascaramiento de las sustancias volátiles (olores) de la planta hospedera y (4) repelencia química a través de un efecto sinérgico. A esto deben sumarse las hipótesis de la concentración del recurso y de los enemigos naturales (Altieri, 1992). Básicamente, se pueden distinguir dos tipos de mecanismos: aquellos que confunden, disuaden o repelen a la plaga y aquellos que atraen, retienen y mejoran la eficacia de búsqueda y ataque de los enemigos naturales. Como se plantea en el Capítulo 1, este último aspecto se relaciona con el control biológico por conservación (Wratten *et al.*, 2003), y como ya fue mencionado, este tipo de control biológico, ha sido el menos estudiado (Dent, 1995; Baggen *et al.*, 1999).

Además de proponer un uso restrictivo de los plaguicidas no selectivos, el control biológico por conservación, hace uso de la manipulación del hábitat en favor de los predadores y parasitoides (Barbosa, 1998; Naranjo, 2001; Kean *et al.*, 2003). Esta manipulación consiste en proveer deliberadamente recursos a los enemigos naturales, y una manera de hacerlo puede ser a través de la incorporación de especies vegetales

como malezas o cultivos acompañantes (Altieri y Whitcomb, 1979). La mayoría de los predadores y parasitoides usan alimentos derivados de plantas como fuente de nutrientes (Wäckers y Fadamiro, 2005). Estos alimentos incluyen néctar de nectarios florales o extraflorales, jugos floemáticos, polen y alimentos indirectamente derivados de las plantas como excreciones azucaradas de otros insectos (*honeydew*) (Hagen, 1986; Barbosa y Benrey, 1998). El aporte de nutrientes contenidos en estas sustancias pueden aumentar la fertilidad y longevidad de los parasitoides (Lewis *et al.*, 1998; Jacob y Evans, 2001; Hogervorst *et al.*, 2007; Araj *et al.*, 2006; Fuchsberg *et al.*, 2007), así como el crecimiento de larvas de predadores neurópteros (Patt *et al.*, 2003). Existen además estudios que demuestran que la disponibilidad y el acceso a fuentes de carbohidratos afectan en gran medida la retención de parasitoides, su eficacia de búsqueda y su efectividad frente a un huésped (Takasu y Lewis, 1995; Lee *et al.*, 2004). La vegetación acompañante puede ser también fuente de presas y huéspedes alternativos, y es considerada un importante factor para la conservación de predadores y parasitoides en los agroecosistemas (Bianchi y van der Werf, 2004). Por último, estas plantas pueden proveer refugios y microclimas que pueden reducir la mortalidad y favorecer la persistencia de los enemigos naturales, bajo condiciones ambientales desfavorables (Landis *et al.*, 2000).

La hipótesis planteada en este Capítulo es que los sistemas agrícolas con mayor diversidad vegetal albergan una mayor diversidad y abundancia de enemigos naturales, por lo que se espera que las plagas del sistema se encuentren más controladas.

El objetivo de este Capítulo fue estudiar el efecto de la asociación de algunas plantas con flores, con los cultivos de tomate y de pimiento bajo invernáculo, sobre la abundancia y diversidad de enemigos naturales y su consecuente efecto sobre las plagas en estudio, *T. absoluta* y *M. persicae*.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Las plantas asociadas

Para seleccionar las plantas asociadas se tuvieron en cuenta los siguientes criterios: (1) ser buenos productores de polen y/o néctar, (2) actuar como plantas insectarias, atractivas para enemigos naturales, (3) ser compatibles con las condiciones ambientales en las que se encuentran los cultivos de tomate y pimiento bajo invernáculo, (4) no ser hospederas de las principales plagas de los cultivos de tomate y pimiento, (5) tener un largo período de floración coincidente con los ciclos de los cultivos de tomate y pimiento y (6) ser de fácil multiplicación y disponibilidad de semillas.

Por lo expuesto previamente, las especies seleccionadas fueron: hinojo, *Foeniculum vulgare* Mill. (Apiaceae), coriandro, *Coriandrum sativum* L. (Apiaceae), cerraja, *Sonchus oleraceus* L. (Asteraceae) y caléndula, *Calendula officinalis* (L.) (Asteraceae). A continuación se realiza una descripción de cada especie resaltando los atributos que determinaron su inclusión en este trabajo.

Hinojo, *Foeniculum vulgare* Mill. (Apiaceae). Es una especie aromática, generalmente bienal, originaria de la cuenca del Mediterráneo, que puede llegar a medir hasta tres metros de altura. Tiene hojas finamente pinadas con las lacinias (segmentos estrechos en que se dividen las hojas) filiformes y pecíolo envainador. Sus flores son de color amarillo ubicadas en umbelas densas (Parodi, 1959). Son fragantes, con nectarios brillantes, expuestos y ubicados en la superficie superior de los ovarios inferiores (Fig. 3.1) (Patt *et al.*, 1997). Existen muchos antecedentes del hinojo como planta insectaria (Maingay *et al.*, 1991; Salto *et al.*, 1993; Patt *et al.*, 1997; Beltrame y Salto, 2000; Colley y Luna, 2000)

Coriandro, *Coriandrum sativum* L. (Apiaceae). Es una planta anual de 30–50 cm de altura, también originaria del Mediterráneo. Aún crece silvestre en toda la zona meridional de Europa, donde se le empezó a cultivar hace más de 3.000 años para la obtención de

semillas y follaje. Presenta dimorfismo foliar: sus hojas radicales tienen los segmentos anchos y lobulados y las caulinares, finamente divididos (Parodi, 1959). Las flores, dispuestas en umbelas, son de color violáceas y blancas. En una vista lateral, los nectarios en estas flores parecen estar parcialmente obstruidos por los pétalos bilobulados. Si bien no están ocultos *per se*, el acceso está potencialmente más dificultado por las obstrucciones causadas por las otras partes de la flor (Fig. 3.1) (Patt *et al.*, 1997). Existen muchos antecedentes del coriandro como planta insectaria (Patt *et al.*, 1997; Baggen y Gurr, 1998; Baggen *et al.*, 1999, Colley y Luna, 2000)

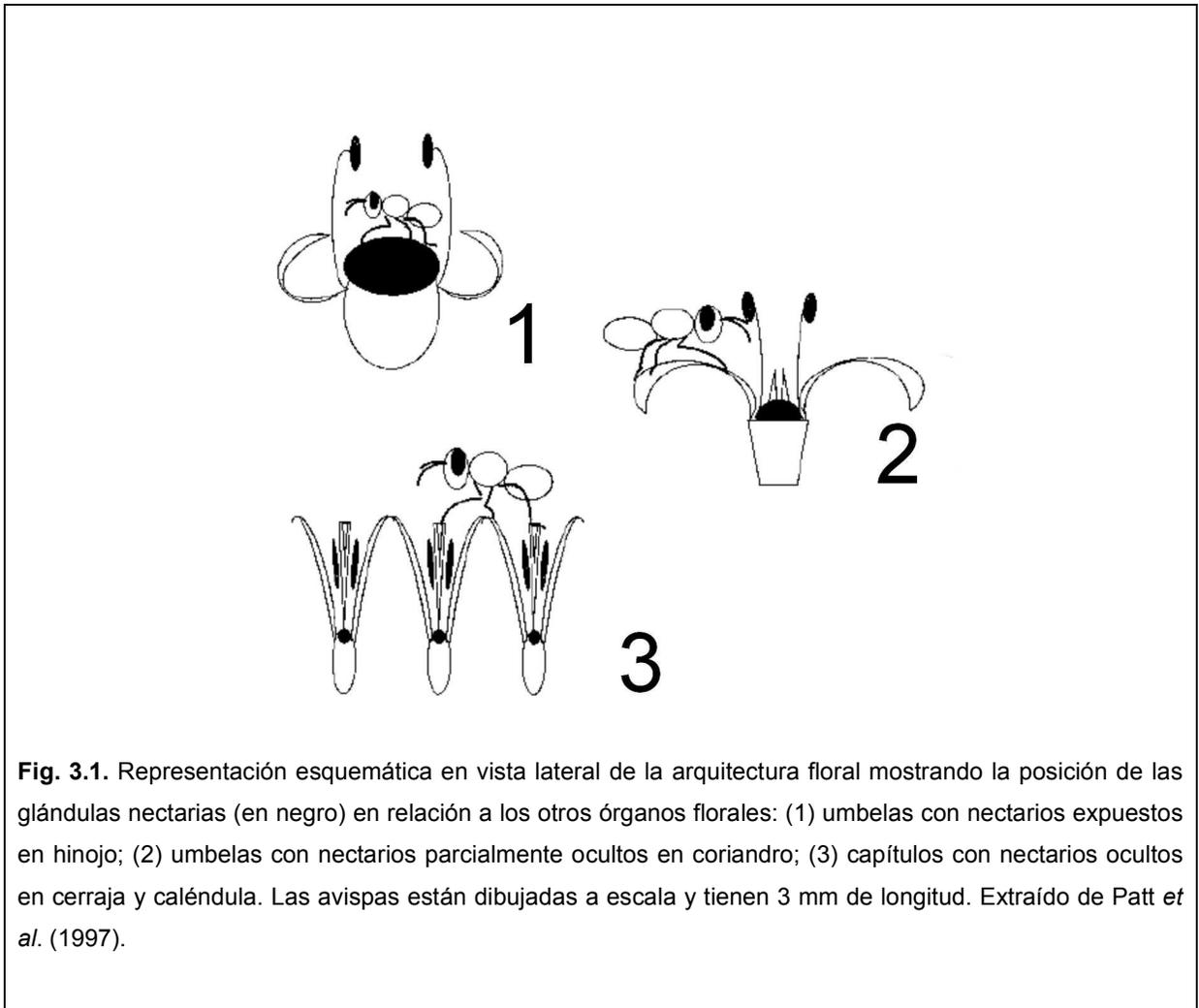


Fig. 3.1. Representación esquemática en vista lateral de la arquitectura floral mostrando la posición de las glándulas nectarías (en negro) en relación a los otros órganos florales: (1) umbelas con nectarios expuestos en hinojo; (2) umbelas con nectarios parcialmente ocultos en coriandro; (3) capítulos con nectarios ocultos en cerraja y caléndula. Las avispas están dibujadas a escala y tienen 3 mm de longitud. Extraído de Patt *et al.* (1997).

Cerraja, *Sonchus oleraceus* L. (Asteraceae). Es una planta anual que puede alcanzar un porte de 1,50 m. Las hojas basales son caulinares con pecíolos con alas, las superiores son sésiles. Sus flores en capítulo poseen nectarios ocultos (Fig. 3.1) (Patt *et al.*, 1997). Es la especie con menos antecedentes de las cuatro como planta insectaria (Salto *et al.*, 1993; Valenzuela, 1994). Crece espontáneamente en el norte de la provincia de Buenos Aires, donde se la observa en flor durante todo el año. En recuentos comparativos con otras plantas silvestres, tuvo baja abundancia de trips (Saini y Polack, 2000), plaga importante del tomate y del pimiento.

Caléndula, *Calendula officinalis* (L.) (Asteraceae). Es una planta anual o bianual de 30 a 50 cm de altura finamente pubescente, de hojas sésiles espatuladas enteras o ligeramente dentadas. La inflorescencia es un capítulo de 5–10 cm de diámetro de color amarillo y/o naranja. Florece en primavera, verano y otoño, y mantiene un largo periodo de floración. Sus flores en capítulo poseen nectarios ocultos (Fig. 3.1) (Patt *et al.*, 1997). Tiene antecedentes como planta insectaria (Corbet *et al.*, 2001; Prohuerta-INTA, 2004; Neeson y Koenig, 2005). Según Jenser *et al.* (1999), la caléndula brinda un microhábitat favorable para especies de predadores.

3.2.2. Los ensayos

Se llevaron a cabo en cuatro invernáculos metálicos de doble capilla de 9 m x 25 m cada uno, dispuestos como se indica en la Fig. 3.2. Cada invernáculo fue dividido en cuatro cuartos o sectores. En dos de los invernáculos se realizó, en los dos sectores opuestos por el vértice, el tratamiento de asociación con plantas de coriandro, hinojo, caléndula y cerraja. En los dos invernáculos restantes las plantas de tomate o pimiento fueron plantados sin plantas asociadas. En estos últimos se evaluaron solamente dos de los cuatro sectores como muestra la Fig. 3.2. Quedaron entonces definidos tres tratamientos:

- Cultivo asociado con plantas con flores (CF: con flores)
- Cultivo no asociado a plantas con flores, en invernáculos donde no estaban presentes plantas con flores (SF: sin flores)
- Cultivo no asociado a plantas con flores, en invernáculo con plantas con flores en sectores vecinos (FV: con flores vecinas)

Las plantas acompañantes se plantaron en los seis canteros intercalados de cada parcela (ver Fig 3.2) en el cultivo a razón de ocho plantas por cantero, dos por especie. A su vez se plantaron en forma alternada plantas en los bordes exteriores de la parcela cada 0,25 m con un número aproximado de 20 plantas por especie por parcela. El ensayo con tomate fue realizado en la temporada 2004–2005 con plantines del cultivar Gol. Los mismos fueron sembrados en bandejas de poliestireno expandido de celdas de 90 ml el 25/10/04 y transplantados el 30/11/04. Las plantas asociadas se transplantaron el 17/12/04.

El ensayo con pimiento se llevó a cabo en la temporada 2005 – 2006. Los plantines del cultivar Vergasa fueron sembrados en bandejas de poliestireno expandido de celdas de 90cc el 26/09/05 y transplantados el 2/11/05 y las plantas asociadas se transplantaron el 15/12/05.

Para evaluar el posible efecto de la asociación de plantas con flores, con los cultivos de tomate y pimiento, se midió por un lado, la incidencia de plagas (polilla y pulgones) en los respectivos cultivos, y por otro, la abundancia y diversidad de sus enemigos naturales. Los parasitoides fueron cuantificados de dos formas: 1) directamente sobre la plaga huésped y 2) indirectamente a través de capturas en trampas Malaise del estado adulto. Los predadores también fueron evaluados en forma indirecta con trampas Malaise (Fig. 3.3).

3.2.3. Las plagas

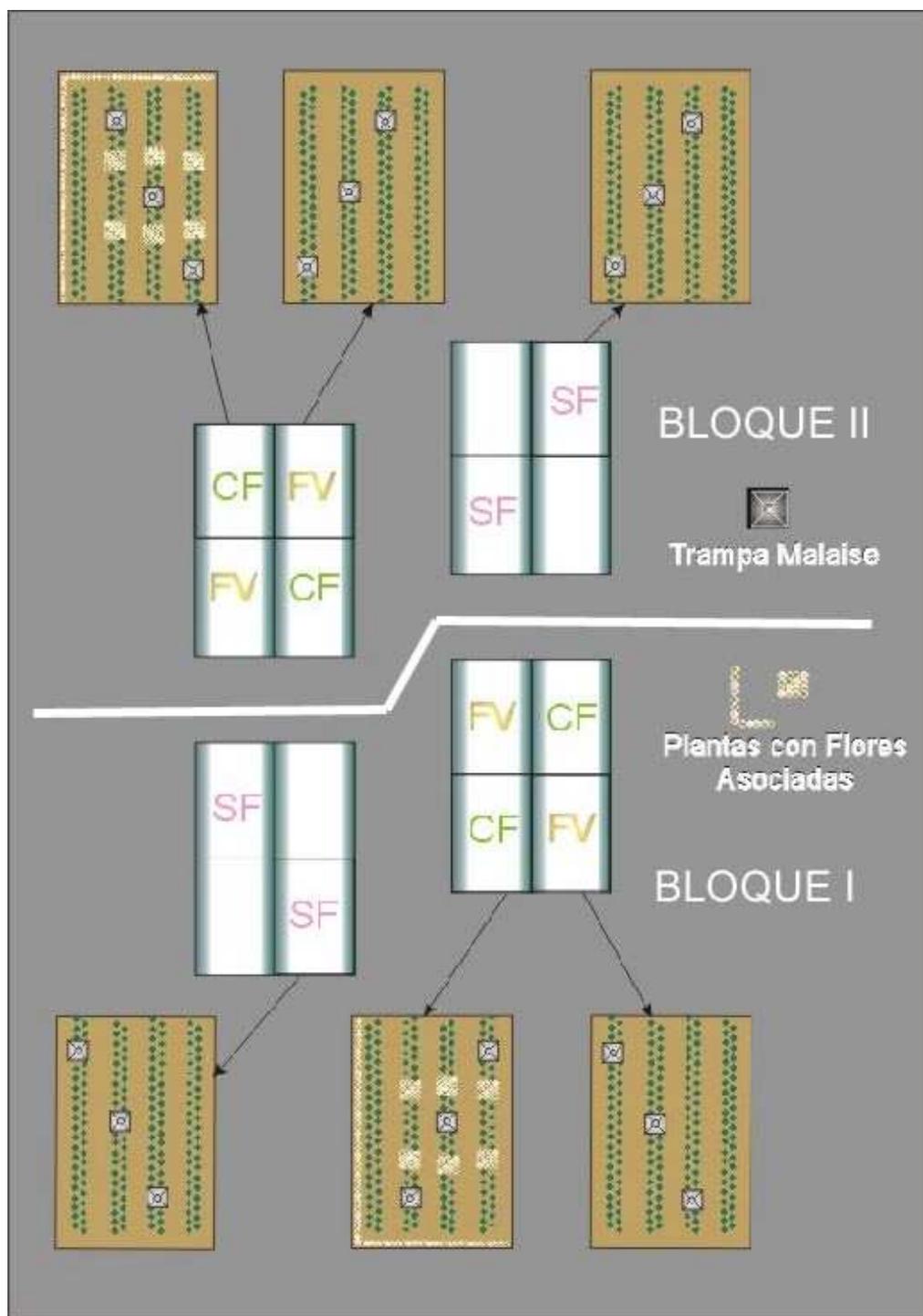


Fig. 3.2. Esquema de la disposición de los cuatro invernáculos del ensayo con la ubicación de las plantas asociadas y las trampas Malaise, conformando los tratamientos: Cultivo no asociado a plantas con flores, en invernáculos donde no estaban presentes plantas con flores (SF: sin flores), cultivo asociado con plantas con flores (CF: con flores) y cultivo no asociado a plantas con flores, en invernáculo con plantas con flores en sectores vecinos (FV: con flores vecinas).

Para ambos cultivos, se realizó un monitoreo de las plagas por sectores. En cada sector se realizó el recuento de tres plantas al azar, una de cada fila, donde estaban ubicadas las trampas Malaise. El monitoreo se realizó de acuerdo a la metodología descrita en los Protocolos de Manejo Integrado de Plagas y Enfermedades de Tomate y Pimiento (Polack y Mitidieri, 2005 a y b).

Cada dos semanas se realizó un seguimiento de la fenología de las plantas asociadas registrando el estado de la floración.

Diseño experimental y análisis estadísticos

El diseño experimental fue de bloques completos no aleatorizados. Cada uno de estos bloques estuvo integrado por dos invernáculos (Fig 3.2). En uno se efectuaron los tratamientos sin plantas asociadas y en el otro, los dos tratamientos restantes. Antes de realizar el análisis de los datos, se revisaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad en forma gráfica y mediante tests estadísticos. Los supuestos de normalidad se evaluaron mediante la observación de gráficos de distribución de frecuencias y mediante el Test de Komogorov-Smirnov. Los supuestos de homocedasticidad se evaluaron mediante gráficos de dispersión de los datos para cada tratamiento y mediante el Test de Bartlett.

La polilla del tomate

Para evaluar la abundancia de la polilla del tomate, se revisó: 1) la planta entera hasta alcanzar 1 m de altura, 2) la mitad superior en plantas de 1 a 1,70 m de altura y 3) el tercio medio en plantas que superaron 1,70 m de altura. Se contó en cada porción de la planta, el número de folíolos con daño fresco (FDFr). Se consideró daño fresco únicamente a la presencia de galería/s con larva/s viva/s. La frecuencia del muestreo fue de alrededor de diez días entre el 9 de febrero 2005 y el 4 de abril de 2005.

Para estimar el porcentaje de parasitismo en *T. absoluta* se colectaron folíolos con daño fresco en cada sector por el término de 20 minutos. Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde se procedió a su revisión. Se realizó el recuento de larvas registrándose el estadio de desarrollo. En el caso en que se observara parasitismo, se registró el estadio de desarrollo (larva o pupa) del parasitoide. Luego, las muestras de un mismo sector fueron colocadas en un tubo de plástico cristal de 11 cm de diámetro y 11,5 cm de altura cubierto con voile. Las larvas fueron provistas de folíolos de tomate con sus pecíolos sumergidos en agua en un tubo cristal de plástico de 3,5 cm de diámetro y 5,5 cm de altura. Cada cuatro días se revisaron los frascos y se separaron las pupas y los cocones hallados hasta que las últimas larvas puparon. El número de folíolos con daño fresco de *T. absoluta* y el porcentaje de parasitismo fueron analizados con un ANOVA para detectar posibles diferencias entre tratamientos y las medias fueron comparadas a través del Test Duncan ($p \leq 0,05$).

Los pulgones

En cada planta de pimiento se realizó el recuento del número de pulgones (*M. persicae* y *A. gossypii*) (adultos ápteros y ninfas) en el envés de cuatro hojas tomadas al azar del estrato medio de la planta. En esas mismas hojas se contaron también el número de momias de pulgones, que son indicadoras de parasitismo, discriminándolas por color y forma. La frecuencia del muestreo fue semanal entre el 1ro de diciembre de 2005 y el 31 de marzo de 2006.

La abundancia acumulada de pulgones ápteros fue expresada como pulgones-día. El número de pulgones-días acumulados para la fecha n (PAC_n) (Hanafi et al, 1989), se calculó con la fórmula:

$$PAC_n = \sum_{1}^n P_d$$

Donde:

P_d : número de pulgones día calculado por la fórmula

$$P_d = ([P_n + P_{n-1}] \times D) / 2$$

P_n : número de pulgones por hoja en la fecha de recuento n

P_{n-1} : número de pulgones por hoja en la fecha de recuento anterior a n

D : número de días entre la fecha P_n y P_{n-1}

Con esa misma fórmula, reemplazando los pulgones por las momias de pulgones parasitados, se calculó el número total de momias-días acumuladas (MmAc). Con ambos parámetros se calculó el porcentaje de pulgones parasitados. Los pulgones-día acumulados y el porcentaje de parasitismo fueron analizadas a través de un ANOVA para detectar posibles diferencias entre tratamientos y las medias fueron comparadas a través del Test Duncan ($p \leq 0,05$). Los datos fueron previamente transformados a logaritmos y arcosen \sqrt{x} . en el caso de porcentajes.

3.2.4. Uso de trampas Malaise para la captura de enemigos naturales

La trampa Malaise fue diseñada originalmente para capturar himenópteros (Hutcheson y Jones, 1999) y dípteros (Kitching *et al.*, 2004) aunque permite también capturar gran cantidad de otros insectos voladores (Duelli *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2000; Hughes *et al.*, 2000; Karem *et al.*, 2006). Básicamente está compuesta de tres partes: una zona de intercepción del vuelo de los insectos, una zona de direccionamiento de las capturas y un recipiente colector de los insectos con algún fijador para matarlos. Los insectos voladores tratan de evadir la obstrucción de la zona de intercepción volando hacia arriba donde se encuentran con las paredes de la trampa que convergen finalmente en el frasco de captura en el cual se coloca un insecticida o un agente conservante.

En este estudio se adoptó un modelo de trampa Malaise modificada (Fig.3.3), de estructura piramidal formada con varillas de hierro, con una base cuadrada de 40 cm de lado y una altura fue de 32 cm. La estructura metálica estuvo cubierta por tela de voile. En la parte superior, las varillas laterales se unieron en un anillo metálico donde se asentó un mosquero Portici de vidrio en el cual se colocó alcohol etílico al 70%. En la base, una varilla transversal sirvió de sostén a una tira de plástico translúcido del ancho de la

trampa. La misma colgó de la trampa hasta el suelo y su función fue interceptar el vuelo de los insectos.



Fig. 3.3: Trampa Malaise sobre plantas de pimiento

Las trampas se colocaron sobre el cultivo a una altura aproximada de 170 cm, a razón de tres trampas por sector, en 12 de los 16 sectores totales (Fig. 3.2). De acuerdo a esta distribución, se colocaron en total 36 trampas.

Las trampas permanecieron expuestas durante 14 días al cabo de los cuales el contenido de cada mosquero fue vaciado en frascos de vidrio, con alcohol al 70% para su conservación y llevados al laboratorio. Allí, bajo lupa binocular, se realizó el recuento de las especies de enemigos naturales caídos. Los periodos de exposición de las trampas fueron sucesivos. En tomate se realizaron cinco muestreos entre el 11 de febrero y el 25 de abril. En pimiento se realizaron seis muestreos entre el 17 de enero y el 19 de abril. Cabe aclarar que también se cuantificaron los adultos de la polilla del tomate y de pulgones.

Se sumaron los totales de capturas por trampa para pulgones y heterópteros de los seis muestreos, así como los parciales (tres primeras y tres últimas fechas), en el caso de enemigos naturales totales y coccinélidos. Las variables fueron analizadas a través de ANOVA de una vía (tratamiento) para detectar posibles diferencias entre tratamientos, y previamente transformadas a logaritmo o arcoseno-raíz cuadrada en el caso de porcentajes (Zar, 1999). Las medias fueron comparadas a través del Test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Para evaluar si la abundancia de coccinélidos se debe no sólo a la presencia de flores sino también a un fenómeno de densodependencia, se relacionó el número de coccinélidos y el número de pulgones mediante un análisis de regresión, en los ambientes sin flores (SF).

Para la identificación de especies se utilizaron claves taxonómicas y guías de identificación (Ceballos, 1941, Schlinger y Douth, 1964; Saini, 1985) y se contó con la colaboración de especialistas.

3.2.5. Estimación de la biodiversidad

Para evaluar la diversidad en los diferentes tipos de ambientes (SF, FV y CF), se identificaron los predadores generalistas sin las arañas y parasitoides de *T. absoluta* en tomate y de *A. gossypii* y *M. persicae* en pimiento, capturados en las trampas Malaise en diferentes momentos de la temporada. Se midió la diversidad alfa o riqueza de especies

de una comunidad particular a la que se considera homogénea (Moreno, 2001) a través de: la riqueza específica (S) o número total de especies y el Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') con la fórmula (Moreno (2001):

$$H' = - \sum - p_i \ln p_i$$

Donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i ($p_i = n_i/N$; n_i = número de individuos de la especie i y N = número total de individuos). Se utilizó un test t de student para probar si las diversidades provenientes de diferentes ambientes son iguales o no (Moreno, 2001), de modo que las comparaciones entre los tres tipos de ambientes fueron realizadas de a pares.

$$t = (H_1 - H_2) / \sqrt{(S^2_1 + S^2_2)}$$

Donde,

H_1 : diversidad del ambiente 1 y S^2_1 : varianza de la diversidad el ambiente 1

H_2 : diversidad del ambiente 2 y S^2_2 : varianza de la diversidad el ambiente 2

La comparación de la riqueza de especies (S) por trampa entre tratamientos se realizó mediante un ANOVA de medidas repetidas y un test de Duncan.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. El cultivo de tomate

Floración de las plantas asociadas

El 4 de enero, las plantas de cerraja y caléndula se encontraban florecidas en más del 50% y se mantuvieron con flores hasta el final del ensayo. El coriandro comenzó a

florecer el 18 de enero, el 1 de febrero más del 50% de las plantas tenían flores y luego se mantuvieron en floración hasta el final del ensayo. Las plantas de hinojo fueron las últimas en florecer: las primeras flores se registraron el 15 de febrero. Dos semanas después, más del 50% de las plantas tenía flores y se mantuvieron en floración hasta el final del ensayo (Fig. 3.4).

La polilla del tomate

Se realizaron seis recuentos de folíolos con daño fresco de *T. absoluta* entre los meses de febrero y abril. Se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en los dos últimos (Tabla 3.1). En las parcelas de tomate sin plantas asociadas (SF) se encontró un mayor número de folíolos con daño fresco por planta que en los otros tratamientos (Test de Duncan: $P \leq 0,05$) (Fig. 3.5). Entre las parcelas con plantas con flores (CF) y las parcelas con flores vecinas (FV) no hubo diferencias significativas para esta variable (Fig. 3.5).

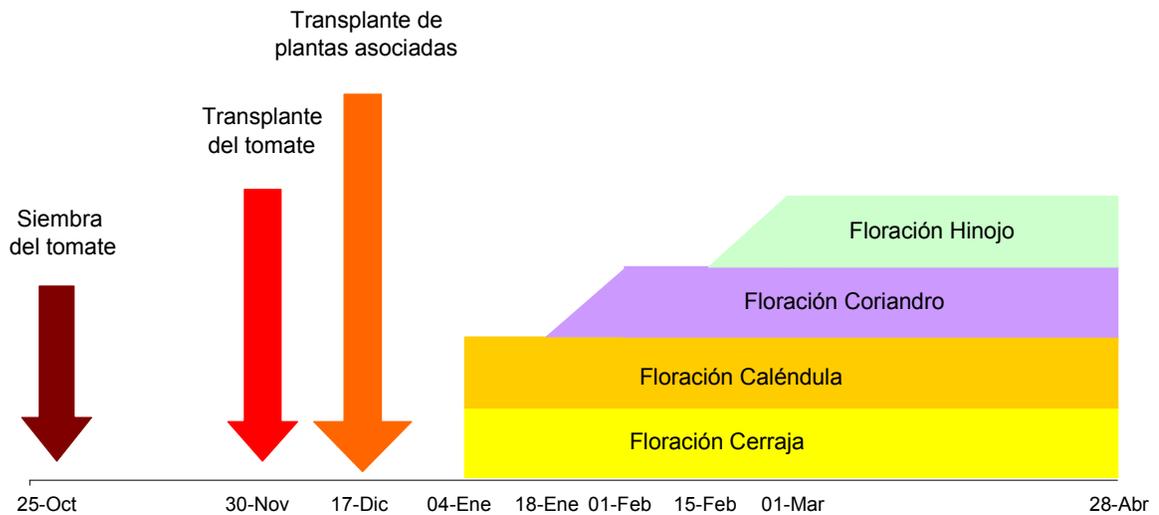


Fig. 3.4: Secuencia de floración de las plantas asociadas.

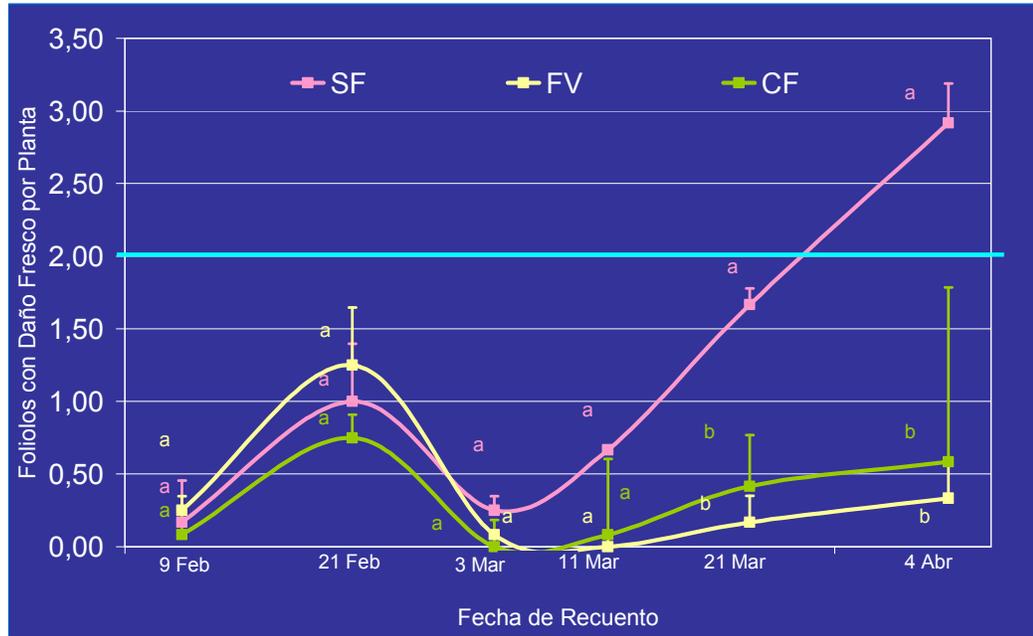


Fig. 3.5: Foliolos con daño fresco por planta de *T. absoluta* (\pm ES) a lo largo del ensayo. Letras diferentes en cada periodo indican diferencias estadísticamente significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$). La línea horizontal celeste representa el Nivel de Daño Económico = 2 folíolos con daño fresco por planta.

Fecha	Grados de Libertad	F	p	
09 - Feb	2, 32	0,2176	0,8056	ns
21 - Feb	2, 32	0,5245	0,5969	ns
03 - Mar	2, 32	2,0364	0,1471	ns
11 - Mar	2, 8	1,9781	0,2004	ns
21 - Mar	2, 32	3,6035	0,0388	*
04 - Abr	2, 32	4,2907	0,0223	*

Tabla 3.1. ANOVA para evaluar diferencias entre tratamientos en el número de folíolos con daño fresco (FDFr) por planta de *T. absoluta* para cada una de las seis fechas de recuento.

A fines de abril, luego de transcurrida casi una generación desde el último recuento (4 de abril), se realizó un muestreo de larvas, a razón de 20 minutos por repetición. Este fue el único en el que el número de larvas alcanzó para realizar un análisis estadístico del parasitismo. En el recuento inicial de larvas en laboratorio, no hubo diferencias

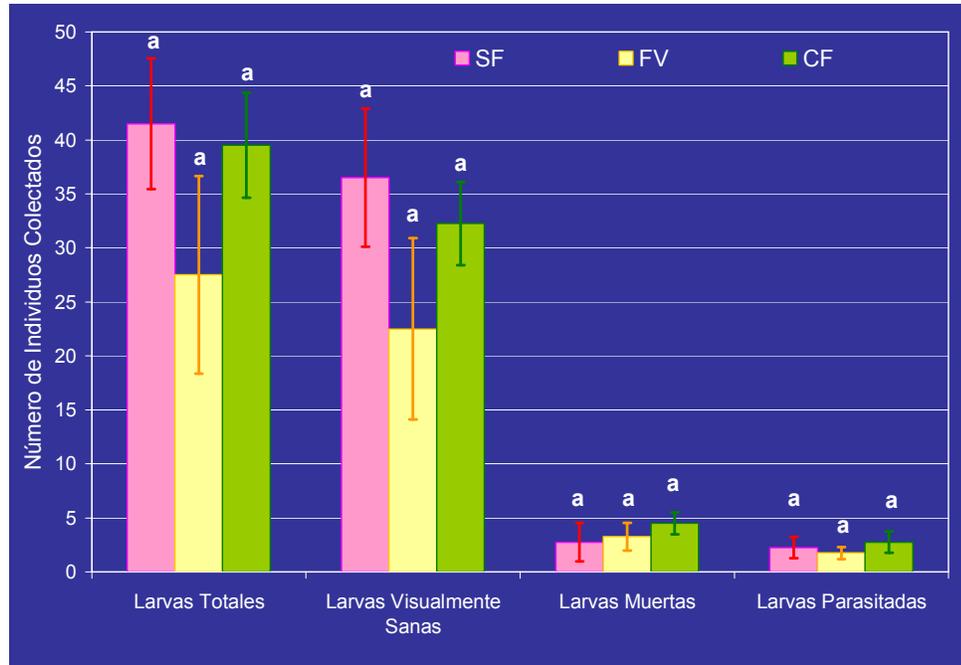


Fig. 3.6: Larvas de *T. absoluta* colectadas (\pm ES) en cada tratamiento en la fecha del último muestreo y estado al momento de su procesamiento en el laboratorio (28 de abril).

significativas entre tratamientos entre las larvas totales de *T. absoluta* (visualmente sanas + muertas + parasitadas) (ANOVA: $F= 1,56$; g.l.= 2, 8; $P=0,2675$), larvas visualmente sanas (al momento del recuento) (ANOVA: $F= 1,71$; g.l.= 2, 8; $P=0,2414$), larvas muertas (ANOVA: $F= 0,53$; g.l.= 2, 8; $P=0,6105$) y larvas parasitadas (ANOVA: $F= 0,40$; g.l.= 2, 8; $P=0,6851$) (Fig. 3.6).

La Fig. 3.7 muestra una tendencia en el segundo muestreo a un mayor porcentaje de parasitismo en parcelas con plantas asociadas (CF) y diferencias significativas entre los tratamientos en el tercer muestreo (ANOVA: $F= 4,75$; g.l.= 2, 8; $P=0,0438$), donde las parcelas CF tuvieron un mayor porcentaje de larvas parasitadas (test de Duncan: $p \leq 0,05$) que las parcelas sin plantas asociadas SF, mientras que el tratamiento FV no se diferenció significativamente de los otros dos tratamientos. Las larvas visualmente sanas de la Fig 3.6 resultaron estar parasitadas en una alta proporción.

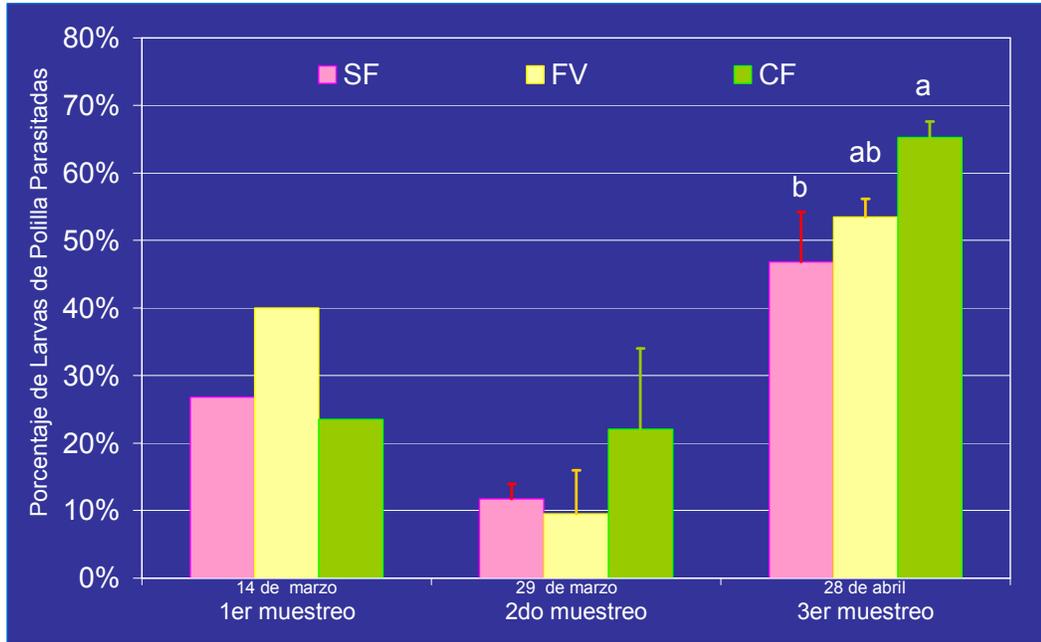


Fig. 3.7: Porcentaje de larvas de *T. absoluta* parasitadas. En el primer muestreo se presentan los resultados del porcentaje de parasitismo del total de larvas de las cuatro repeticiones. En el segundo muestreo se presentan solo los promedios (\pm ES). En el tercer muestreo, letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Los enemigos naturales de *T. absoluta*

Dineulophus phthorimeae (Hymenoptera: Eulophidae) fue el parasitoide más abundante en el primer muestreo: el 71,4% de los parasitoides emergidos pertenecieron a esta especie (Fig. 3.8). *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) fue aumentando en abundancia y fue el parasitoide más abundante en el tercer muestreo con más del 88% de los parasitoides adultos totales emergidos. El tercer parasitoide de larvas en importancia, fue *Bracon lucilae* (Hymenoptera: Braconidae) con una presencia de alrededor del 3 %.

En el material llevado a laboratorio también se encontraron pupas: 7,9% en el primer muestreo; 1,6% en el segundo y 11,5% en el tercero. En ellas se detectó parasitismo por *Conura sp.* (Hymenoptera: Chalcididae) en un 33% en el primero y 5% en el tercero.

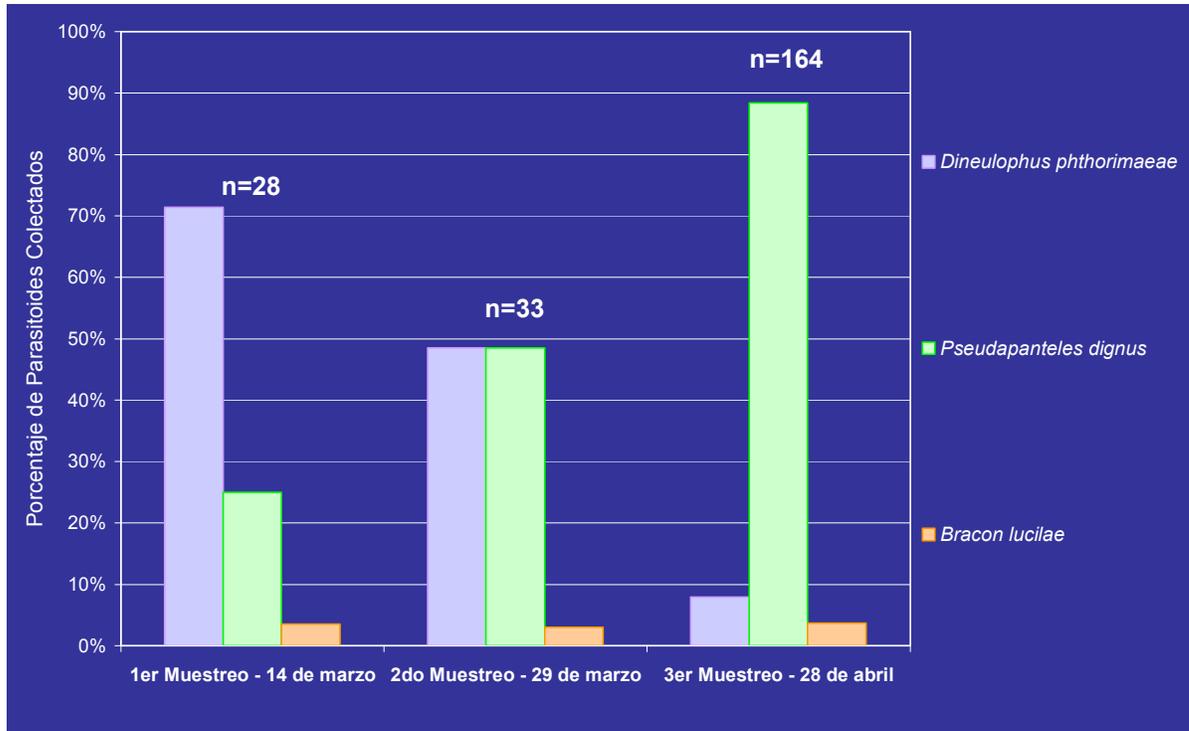


Fig. 3.8: Porcentaje de especies de parasitoides de larvas de *T. absoluta* en los tres muestreos de larvas. n = número de parasitoides totales emergidos en cada muestreo.

Capturas en trampas Malaise

Se encontró un total de 2328 individuos pertenecientes a más de 40 especies en los muestreos con trampas Malaise. De éstos, sólo 273 de los individuos y 11 de las especies fueron enemigos naturales de *T. absoluta*.

En los ANOVA de medidas repetidas, no hubo diferencias significativas entre tratamientos para el número de adultos de *T. absoluta* capturados por trampa (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda = 0,678; Rao’s R= 1,200; g.l. = 10, 56; P = 0,3111).

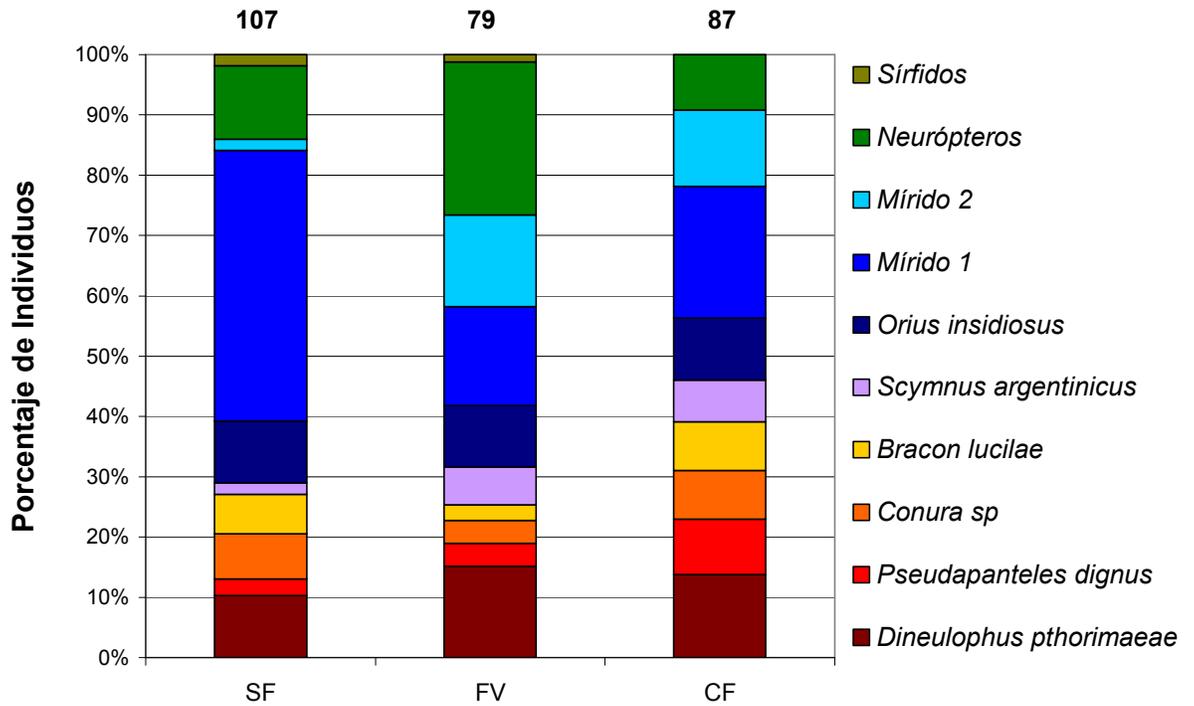


Fig. 3.9: Porcentaje de individuos de diferentes especies de enemigos naturales de *T. absoluta* encontrados en las trampas Malaise. En la gama rojo-naranja se encuentran los parasitoides; en azules: heterópteros y en verdes: neurópteros y dípteros sírfidos. Los números sobre las columnas indica el número total de individuos capturados.

Tampoco hubo diferencias significativas entre tratamientos para el número total de adultos de parasitoides de *T. absoluta* por trampa (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda = 0.847; Rao's R= 0,484; g.l. = 10, 56; P = 0,8936), ni para el número total de predadores generalistas (sin considerar las arañas) por trampa (ANOVA de medidas repetidas de los cuatro últimos periodos de cinco: Wilks Lambda = 0.738; Rao's R= 1,188; g.l. = 8, 58; P = 0,3220). La Fig. 3.9 resume las capturas de los enemigos naturales de *T. absoluta* en las trampas Malaise.

Estimación de la biodiversidad

La riqueza específica (S) varió entre 3 y 9 especies en todos los periodos en los tres tratamientos (Fig. 3.10 a). Aunque se pudo apreciar una tendencia a un aumento de la riqueza hacia los últimos muestreos en los tratamientos FV y CF, los valores de riqueza



Fig. 3.10a: Riqueza (total de 12 trampas) de especies (S) en cada tratamiento y en cada uno de los periodos de muestreo.

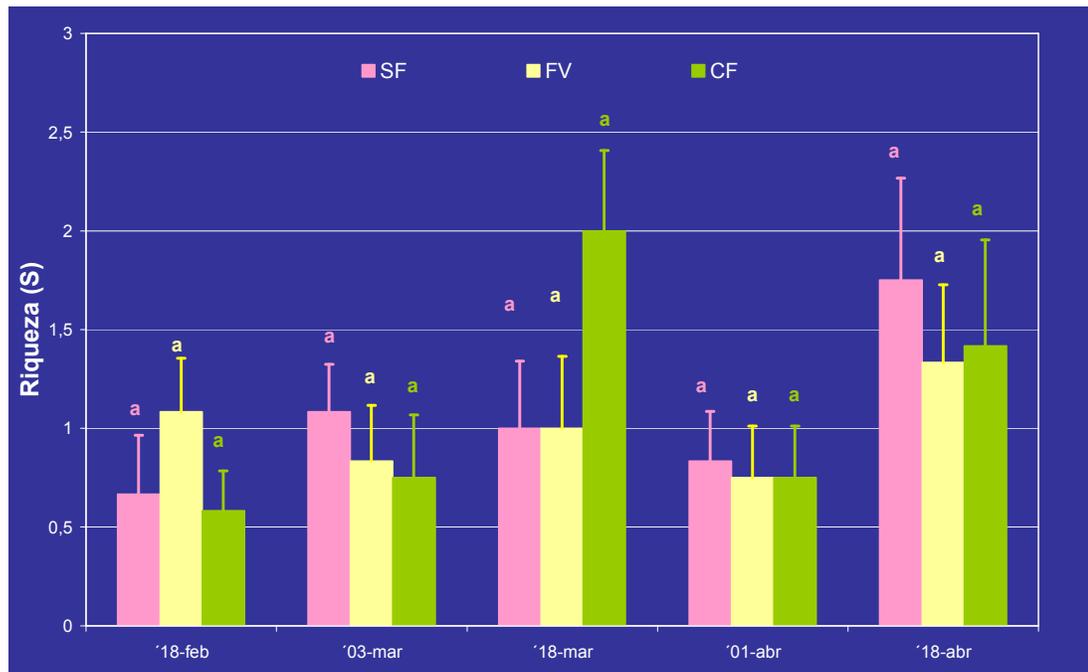


Fig. 3.10 b: Promedio de la riqueza de especies por trampa (S) ± ES en cada tratamiento y en cada una de los periodos de muestreo (± 7 días de la fecha). Letras iguales dentro de un misma periodo señalan que no hubo diferencias significativas entre tratamientos.

considerando el total de trampas de cada tratamiento promediando los periodos fueron muy similares entre sí. SF (media = 6,6 especies), FV (media = 6,6 especies) y CF (media = 6,8 especies). En un análisis estadístico donde se utilizó el número de especies halladas en las trampas Malaise, en todas los periodos, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda = 0,732; Rao's R= 0,944; g.l. = 10, 56; P = 0,5012) (Fig. 10 b).

A excepción del primer muestreo (18/02), donde la diversidad fue mayor en el tratamiento SF, se observa una tendencia a encontrar mayor diversidad (H') en los tratamientos FV y CF en las capturas de enemigos naturales en las trampas Malaise, aunque sólo en el cuarto muestreo (1/04), la diversidad de las parcelas SF fue estadísticamente menor (Fig. 3.11).

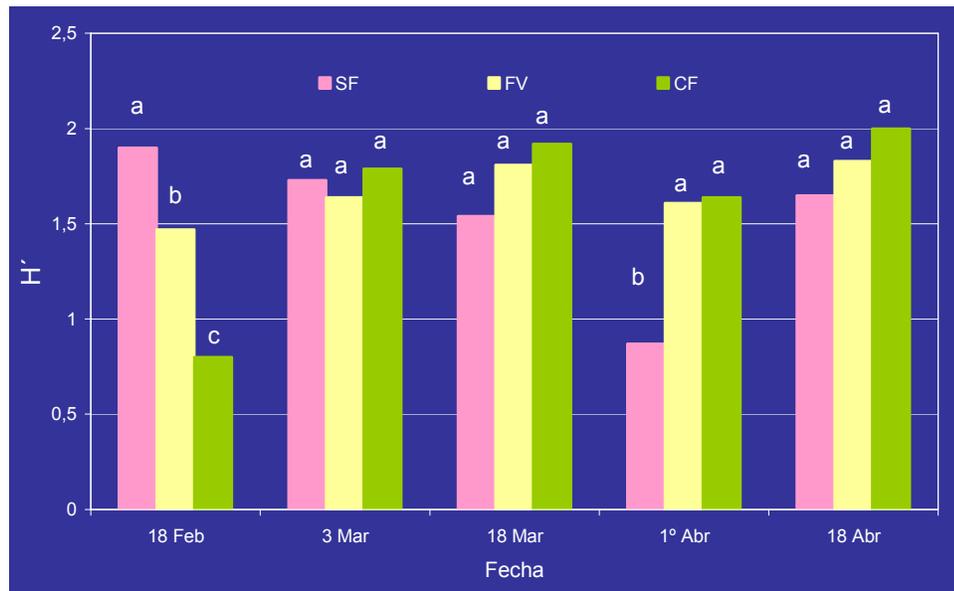


Fig. 3.11. Índice de diversidad de Shannon y Wiener para los 5 periodos (± 7 días de la fecha) de muestreo con las trampas Malaise. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) según t de student, realizado por pares de tratamientos.

3.3.2. El cultivo de pimiento

Floración de las plantas asociadas

Las plantas de cerraja y caléndula comenzaron a florecer el 22 de diciembre. A principios de enero, más del 50% de las plantas tenían flores y las mantuvieron hasta el final del ensayo. El coriandro comenzó a florecer a principios de enero y alcanzó plena floración hacia el 19 de enero, manteniendo las flores hasta el final del ensayo. Las plantas de hinojo fueron las últimas en florecer ya que las primeras flores se registraron a principios de febrero y hacia mediados de ese mes del 50% de las plantas había florecido; las flores se mantuvieron hasta el final del ensayo (Fig. 3.12).

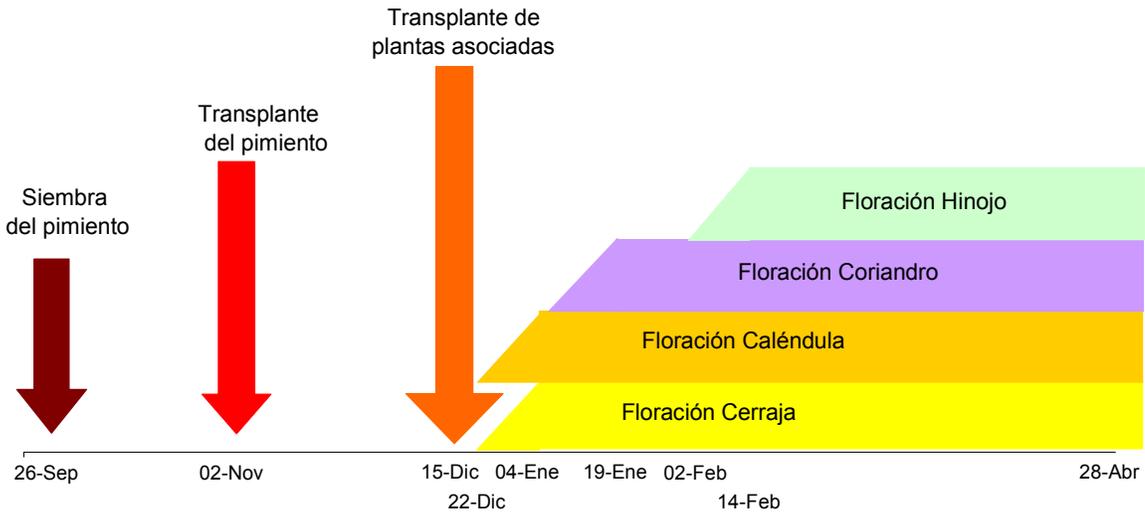


Fig. 3.12. Secuencia de floración de las plantas asociadas.

Los pulgones en el pimiento

Los recuentos de *M. persicae* realizados entre los meses de diciembre y marzo mostraron una distribución muy irregular reflejada en los altos valores de E.S. de los

promedios en cada recuento (Fig. 3.13). Es importante aclarar que, al estar el cultivo sometido a la infestación natural, solo se observó a lo largo del ensayo de este Capítulo la presencia de *Myzus persicae*. *Aphis gossypii* no fue detectado en los muestreos.

El análisis de la variable pulgones-día acumulados definió dos períodos a lo largo del ensayo. El primero se extendió entre los meses de diciembre y enero (Fig. 3.14) y corresponde a la etapa donde los valores del tratamiento SF fueron muy bajos y los del tratamiento FV aumentaron. En este período no existieron diferencias significativas (ANOVA: $F= 0,99$; g.l.= 2,8; $P=0,4130$) entre los tratamientos (Fig 3.15). El segundo período se extendió entre los meses de febrero y marzo (Fig. 3.14 a y b) y corresponde a una etapa donde los valores del tratamiento SF aumentaron y los del FV redujeron su aumento. En este período hubo una mayor abundancia de pulgones en las parcelas de los invernáculos sin plantas asociadas (SF) respecto a las parcelas CF y FV (ANOVA: $F= 5,70$; g.l.= 2,8; $P=0,0289$) (Fig. 3.15).

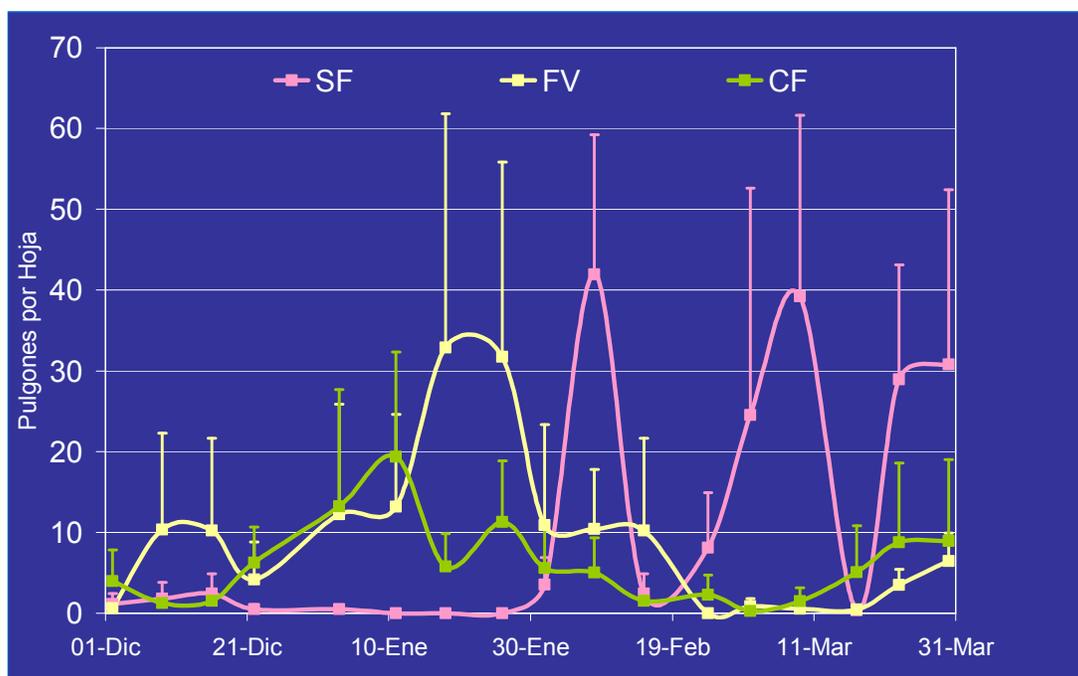


Fig. 3.13: Número medio (\pm ES) de pulgones (ninfas + adultos ápteros) por hoja para los tres tratamientos, a lo largo del ensayo.

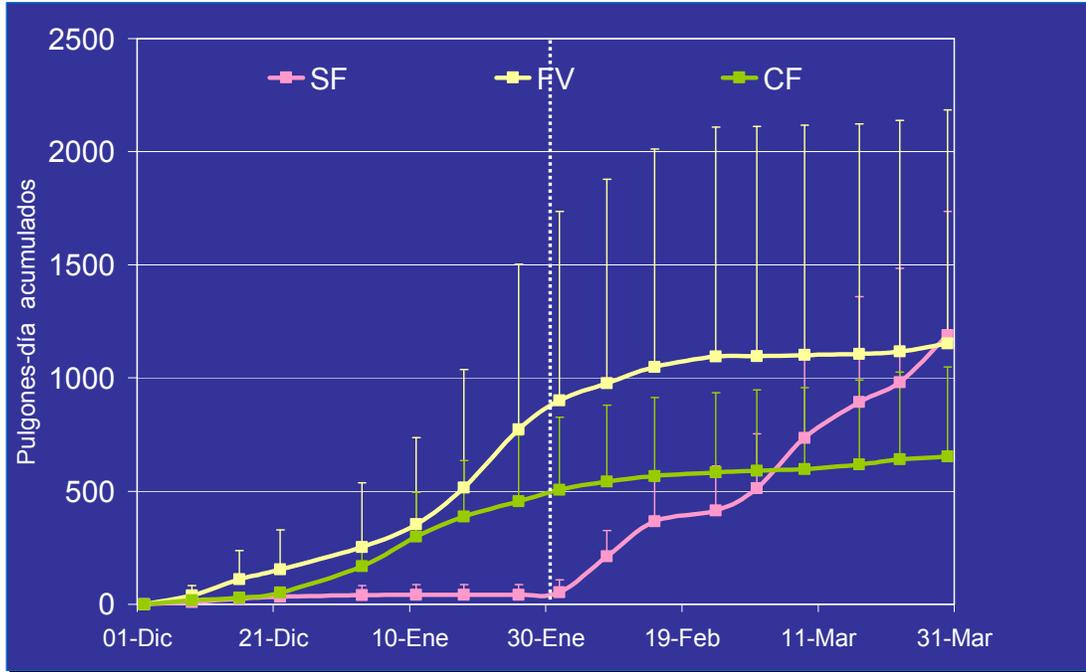


Fig. 3.14 a: Pulgones-día acumulados por hoja (\pm ES) en los distintos tratamientos, a lo largo del ensayo. La línea vertical define dos periodos.

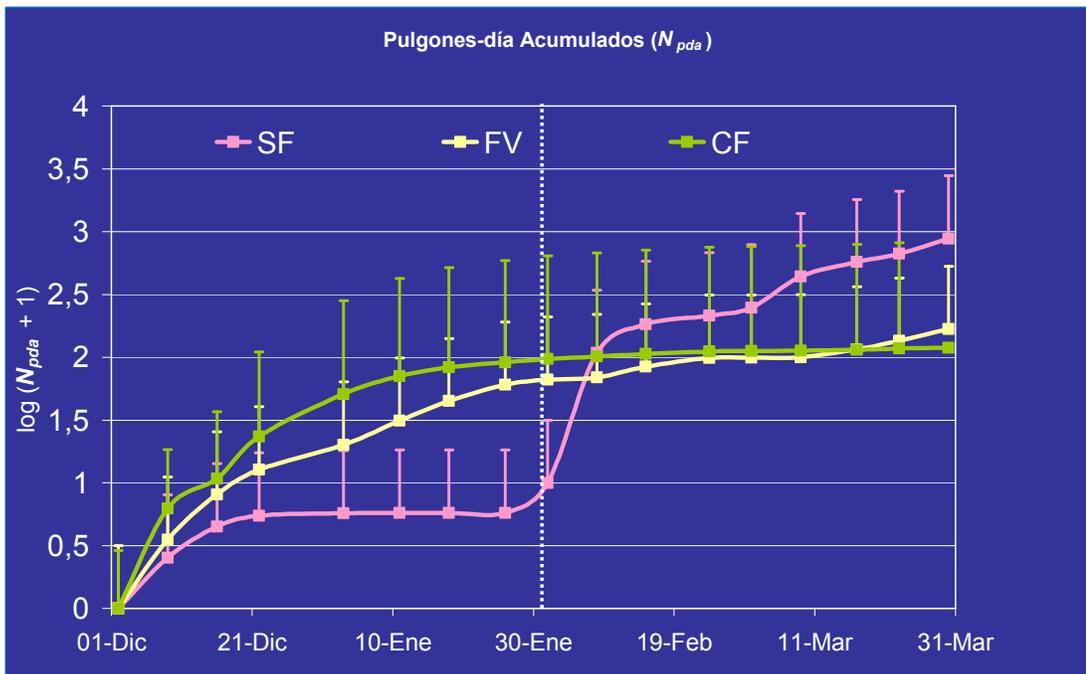


Fig. 3.14 b: Transformación logarítmica de los pulgones-día acumulados por hoja (\pm ES) en los distintos tratamientos, a lo largo del ensayo. La línea vertical define dos periodos.

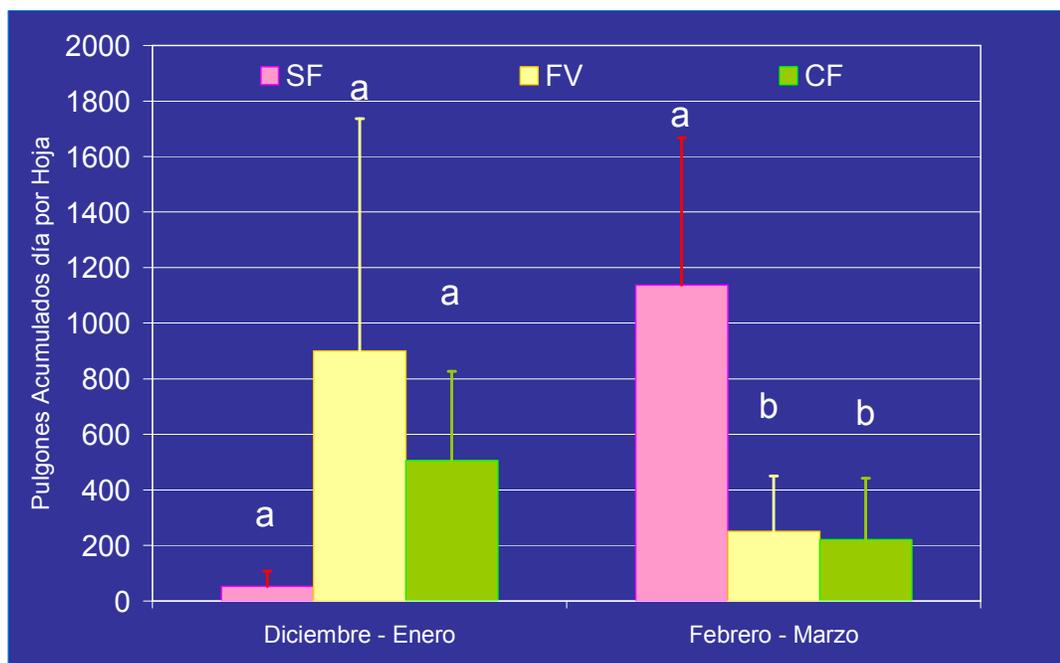


Fig. 3.15: Pulgones-día acumulados por hoja para los dos periodos (\pm ES). Letras diferentes en cada período indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

Los parasitoides de los pulgones

Se contaron un total de 363 momias de pulgones parasitados, durante los cuatro meses del ensayo. Las mismas pertenecieron a tres especies de parasitoides: las momias doradas, de *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae), fueron las más abundantes con el 80,44% del total; las momias negras de *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae) con el 16,53% y finalmente, las momias de *Praon volucre* (Hymenoptera: Braconidae), que se distinguen por formar un canasto con la pupa del parasitoide por debajo de la misma, con sólo el 3,03% del total.

Existieron diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$) para el porcentaje de pulgones parasitados (ANOVA: $F = 4,73$; g.l. = 2, 8; $P = 0,0440$). Las parcelas con plantas asociadas (CF) tuvieron un mayor porcentaje de pulgones parasitados ($p \leq 0,05$) que las parcelas sin plantas asociadas (SF y FV) según el test de Duncan (Fig. 3.16).

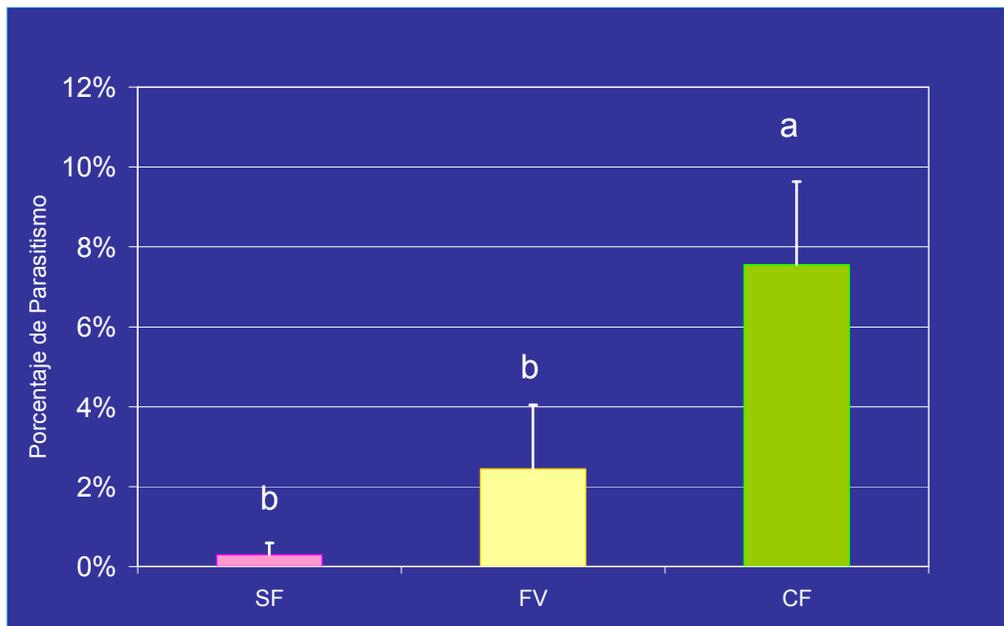


Fig. 3.16: Porcentaje de pulgones parasitados \pm ES (momias acumuladas-día / pulgones acumulados-día + momias acumuladas-día). Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

Capturas en trampas Malaise

Se encontró un total de 1492 individuos de más de 25 especies de enemigos naturales. De éstos, 1423 de los individuos y 20 de las especies fueron enemigos naturales de los pulgones.

Las trampas Malaise también fueron utilizadas para cuantificar la presencia de pulgones en los distintos tratamientos. Aunque se pudieron distinguir dos períodos (primeros dos muestreos y restantes cuatro muestreos) (Fig 3.17), coincidentes con los periodos de recuentos en hoja, hubo diferencias significativas entre los tratamientos para el total de pulgones capturados en cada trampa en los seis periodos (ANOVA: $F= 7,05$; g.l.= 2, 32; $P=0,0029$). El tratamiento SF tuvo el mayor número de pulgones totales ($p \leq 0,05$) que el tratamiento FV que a su vez fue significativamente superior ($p \leq 0,05$) al tratamiento CF ($p \leq 0,05$) del tratamiento SF (Fig. 3.18).

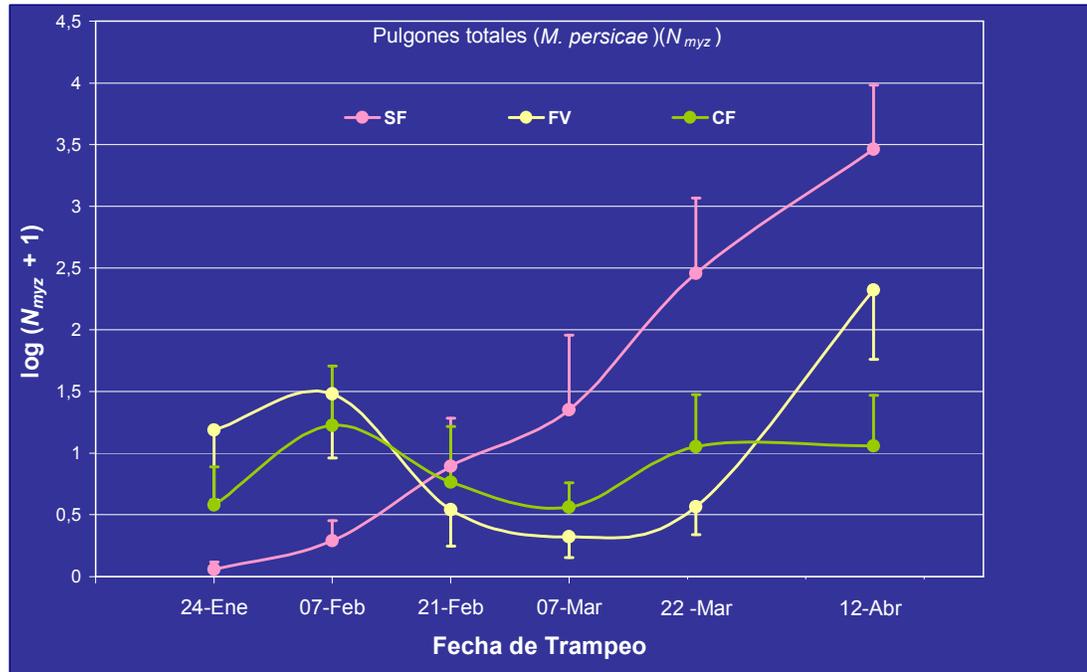


Fig. 3.17: Log. del número (+1) de pulgones totales ± ES capturados en las trampa Malaise, por tratamiento en los seis periodos (± 7 días de la fecha de trapeo).

Entre los enemigos naturales de los pulgones capturados en las trampas Malaise, los coleópteros de la fam. Coccinellidae fueron los mejor representados (70 al 90% de las especies) (Fig. 3.19). Las especies más importantes fueron: *Eriopis connexa* (entre 35% y 50%), *Scymnus argentinicus* (entre 35% y 42%) e *Hyperaspis festiva* (entre 10% y 15%). En segundo lugar se encontraron los heterópteros de las fam. Anthocoridae, Miridae y Geocoridae (6% al 27% de las especies) y por último dípteros de la Fam. Syrphidae y neurópteros (entre 1,5% y 3% de las especies). No se registraron capturas de himenópteros parasitoides de pulgones.

Se encontraron diferencias significativas en la suma de la caída en trampa del número de enemigos naturales de pulgones entre tratamientos para los primeros tres periodos (ANOVA: $F = 3,83$; g.l.= 2, 32; $P = 0,0322$) pero no para las últimas tres (ANOVA: $F = 0,87$; g.l.= 2, 32; $P = 0,4294$). En las tres primeras el número de enemigos naturales totales capturados en los tratamiento CF y FV fue significativamente superior ($p \leq 0,05$) al tratamiento FV que a su vez lo fue al tratamiento FV de acuerdo al Test de Duncan (Fig. 3.18).

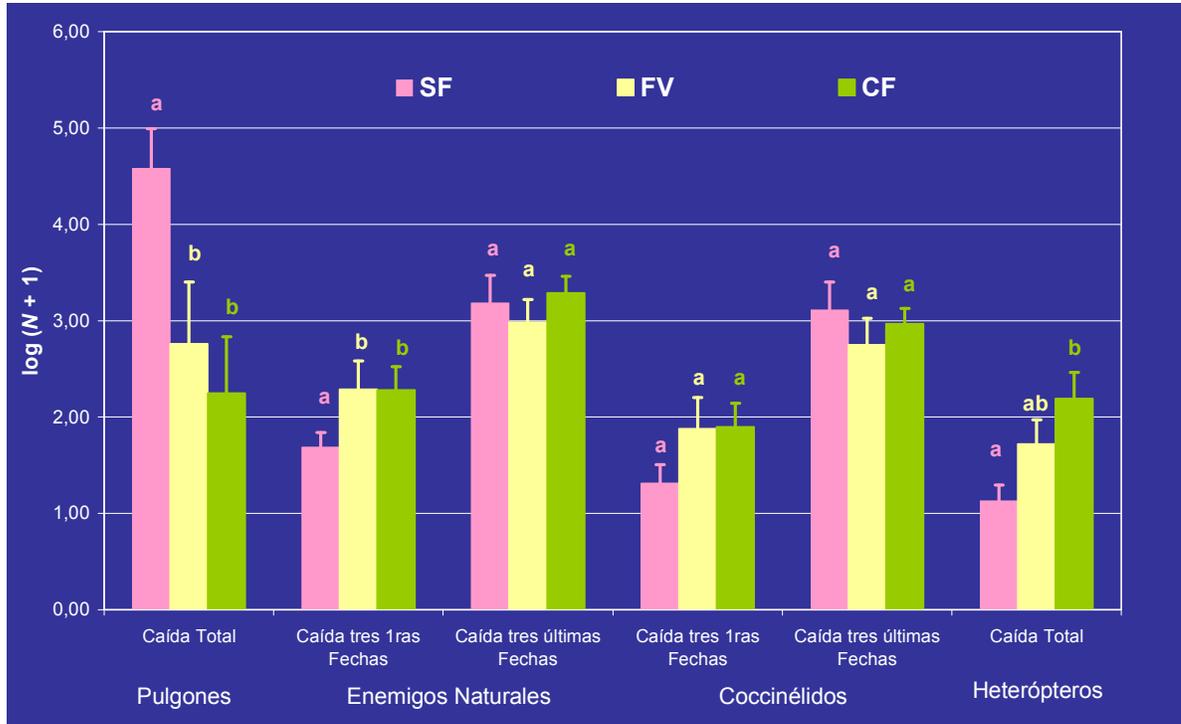


Fig. 3.18: Promedio de capturas totales ± ES en las trampas Malaise para los seis periodos (total) o en parciales de tres periodos (enemigos naturales y coccinélidos). Letras diferentes dentro de un mismo grupo de columnas indican diferencias significativas entre tratamientos, según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

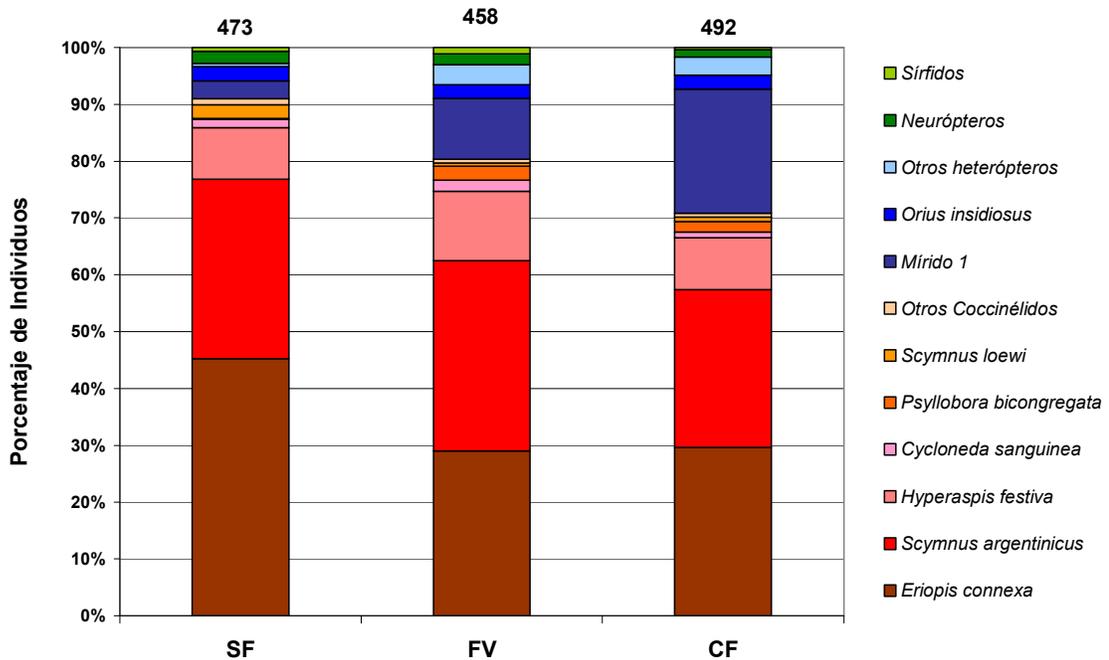


Fig. 3.19: Porcentaje de individuos de diversas especies de enemigos naturales encontrados en las trampas Malaise. En la gama rojo-naranja se encuentran los coccinélidos; en azules: heterópteros y en verdes: neurópteros y dípteros sírfidos. Los números sobre las columnas indica el número total de especímenes capturados.

En cuanto a los coleópteros Coccinellidae, no hubo diferencias significativas en el número de individuos totales entre tratamientos al considerar parcialmente la suma de capturas de los tres primeros (ANOVA: $F= 2,99$; g.l.= 2, 32; $P= 0,0647$) y los tres últimos periodos de muestreo (ANOVA: $F= 0,87$; g.l.= 2, 32; $P= 0,4294$). Sin embargo, teniendo en cuenta el nivel de significancia cercano al 5% y la similitud con las columnas de enemigos naturales totales, la tendencia indicó, al igual que los enemigos naturales totales una mayor captura de coccinélidos en los tratamientos FV y CF. Dicha tendencia puede observarse también en el gráfico periodo por periodo (Fig. 20).

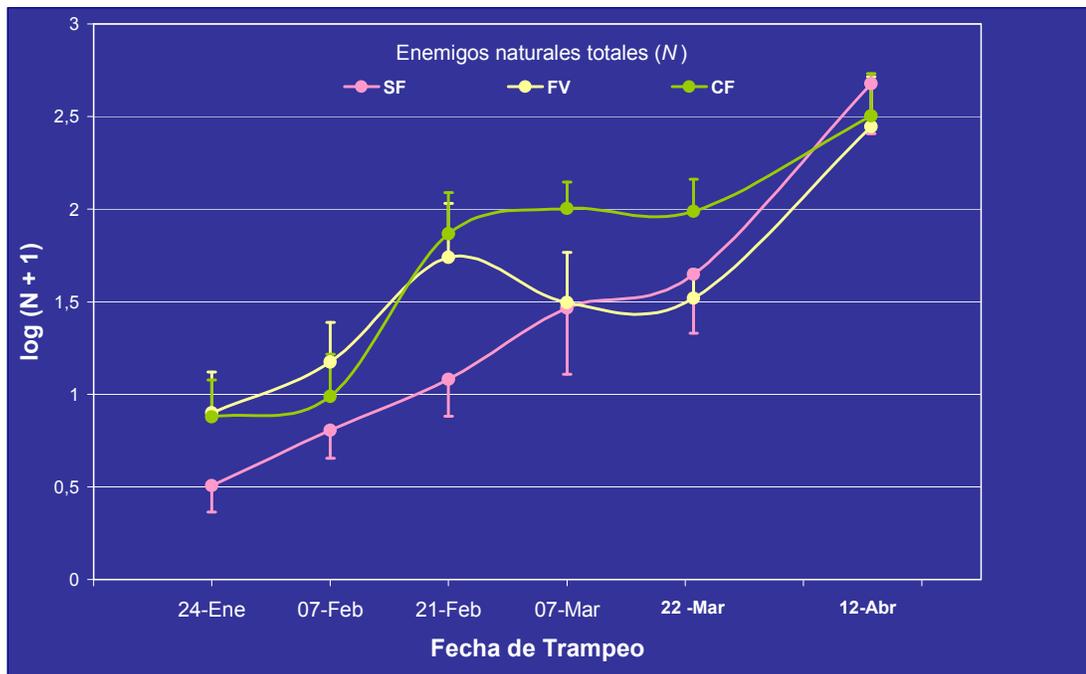


Fig. 3.20: Log. del número (+1) de enemigos naturales totales de pulgones \pm ES capturados por tratamiento en las trampa Malaise en los seis periodos (± 7 días de la fecha de trampeo).

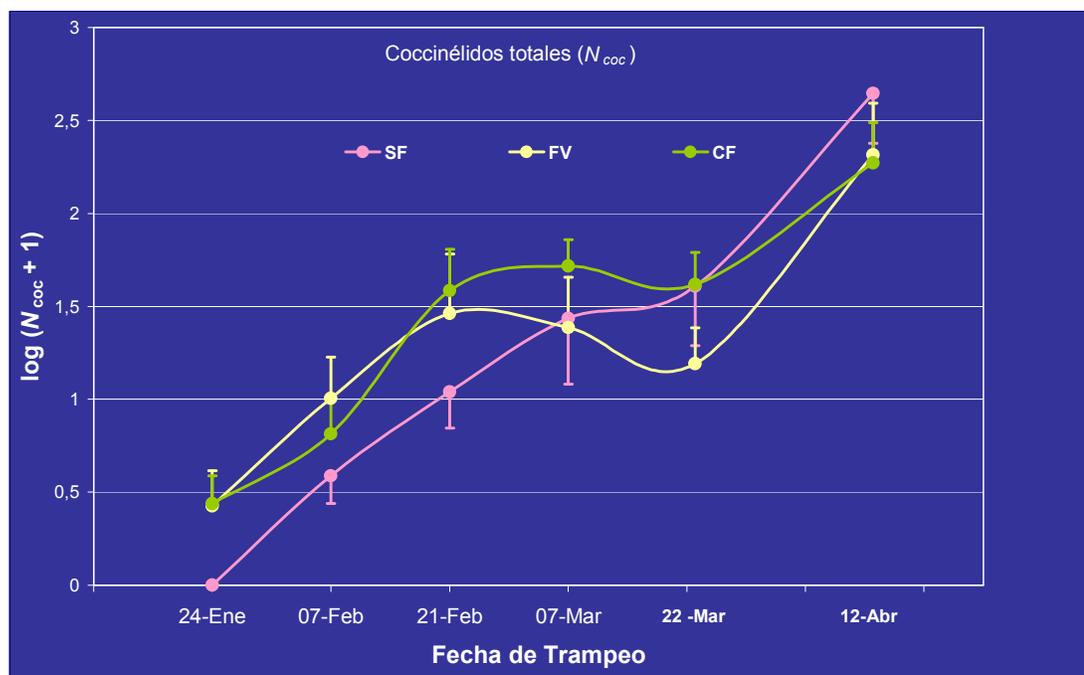


Fig. 3.21: Log. número (+1) de coccinélidos totales capturados por tratamiento \pm ES en las trampas Malaise en los seis periodos (\pm 7 días de la fecha de trampeo).

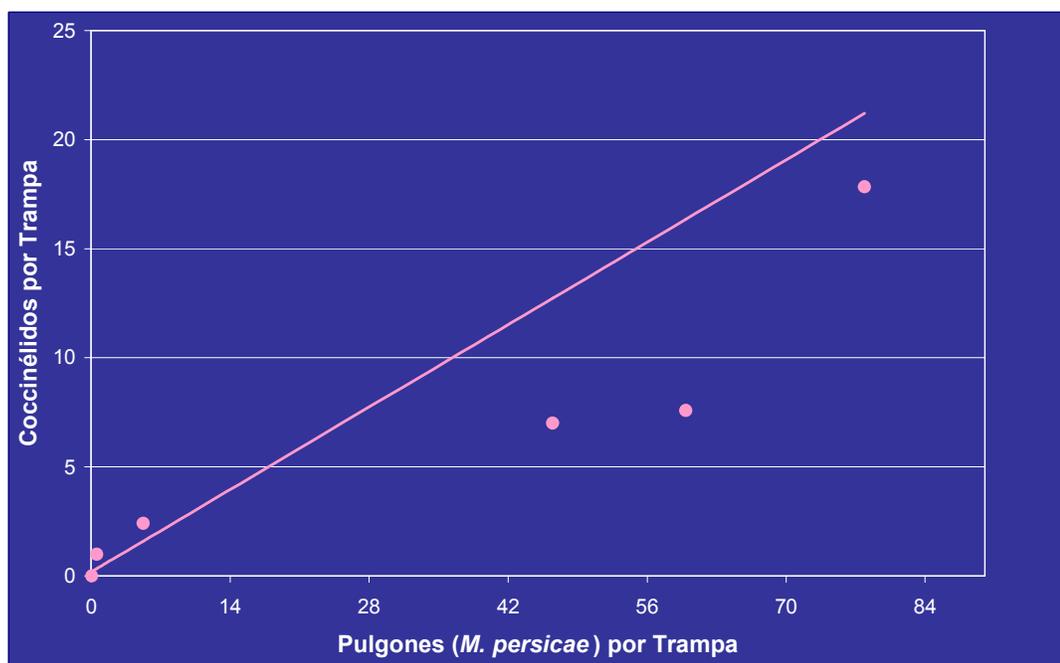


Fig. 3.22: Regresión del número promedio de coccinélidos sobre el número promedio de pulgones por trampa por tratamiento. **SF:** $y = 0,27 + 0,18x$; $R^2 = 0,87$; $F = 25,80$; $p = 0,0071$.

Se evidencia una dependencia del número de coccinelidos depredadores de todas las especies sobre la densidad de los pulgones presa (*M. persicae*) particularmente en el caso del tratamiento SF. Del análisis de regresión realizado se desprende los siguientes datos: $y = 0,27 + 0,18x$; $R^2 = 0,87$; $F = 25,80$; $p = 0,0071$ (Fig. 3.22). Sin embargo, esta relación fue débil en el tratamiento FV ($y = 2,73 + 0,17x$; $R^2 = 0,40$; $F = 2,67$; $p = 0,1776$) e inexistente en el tratamiento CF ($y = 4,98 - 0,02x$; $R^2 = 0,00$; $F = 0,00$; $p = 0,9641$).

Al analizar el número total de heteróteros predadores capturados en los seis periodos, se observó que hubo diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA $F = 5,95$; g.l. = 2, 32; $P = 0,0064$). El número de heteróteros capturados en el tratamiento CF fue superior ($p \leq 0,05$) al tratamiento SF, mientras que el tratamiento FV, en una posición intermedia no se diferenció significativamente ($p \leq 0,05$) de los otros restantes (Fig 3.18). Los valores de cada periodo siguió la misma tendencia que la captura total (Fig 3.23).

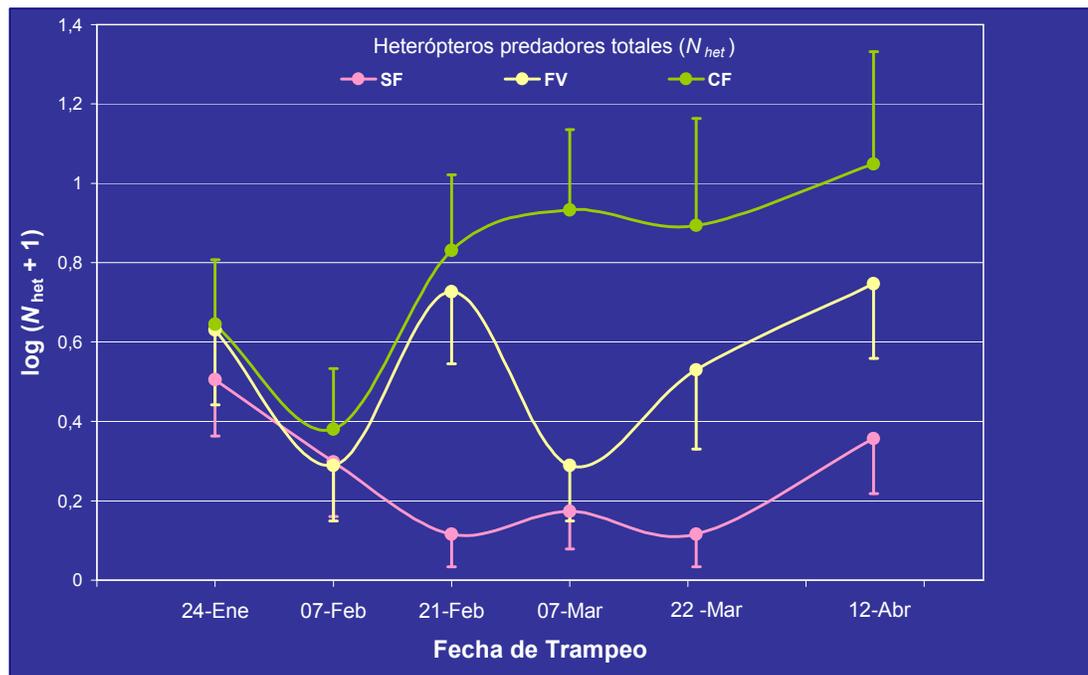


Fig. 3.23: Log. del número (+1) de heteróteros depredadores ± ES capturados en las trampas Malaise por tratamiento en los seis periodos (± 7 días de la fecha de trampeo).

Estimación de la biodiversidad

La riqueza específica (S) varió entre 5 y 12 especies en todos los tratamientos (Fig. 3.23a). Un análisis estadístico en el que se utilizaron todos los periodos de muestreo, mostró que hubo diferencias significativas en la riqueza específica por trampa entre tratamientos (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda = 0,361; Rao's R= 2,951; g.l. = 12, 54; P = 0,0032), no obstante se observó una menor riqueza específica en las trampas del tratamiento SF (media = 6,66 especies) comparado con las FV (media = 9,16 especies) y con las CF (media = 8,66 especies).

A excepción del segundo muestreo (7/02), donde la diversidad de enemigos naturales (H') fue mayor en el tratamiento SF, se observa una mayor diversidad en los tratamientos FV y CF y una menor diversidad en el tratamiento SF (Fig. 3.24).

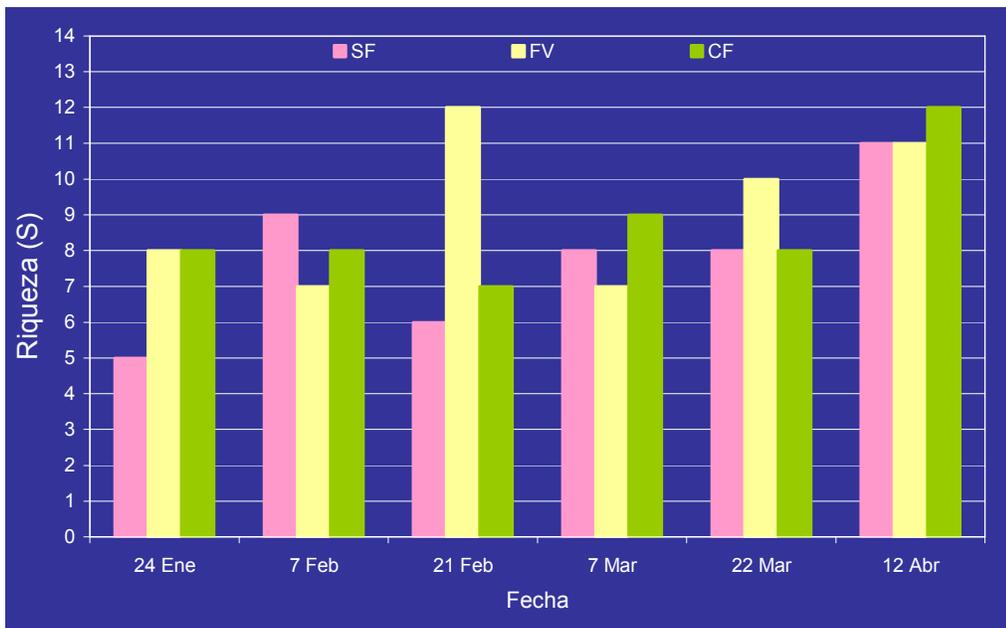


Fig. 3.23a. Riqueza (total de 12 trampas) de especies (S) en cada tratamiento y en cada uno de los periodos de muestreo (± 7 días de la fecha de trampeo).

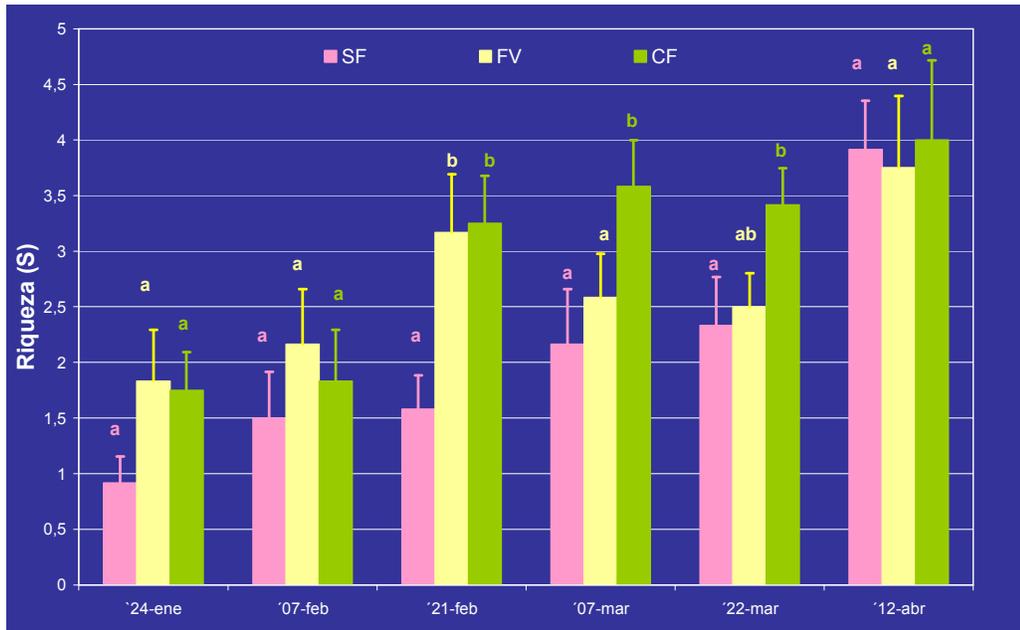


Fig. 3.23b. Promedio de la riqueza de especies por trampa (S) ± ES en cada tratamiento y en cada una de los periodos de muestreo en los seis periodos (± 7 días de la fecha de trampeo). Letras diferentes dentro de un mismo periodo indican diferencias significativas entre tratamientos, según el test de Duncan ($p \leq 0,05$).

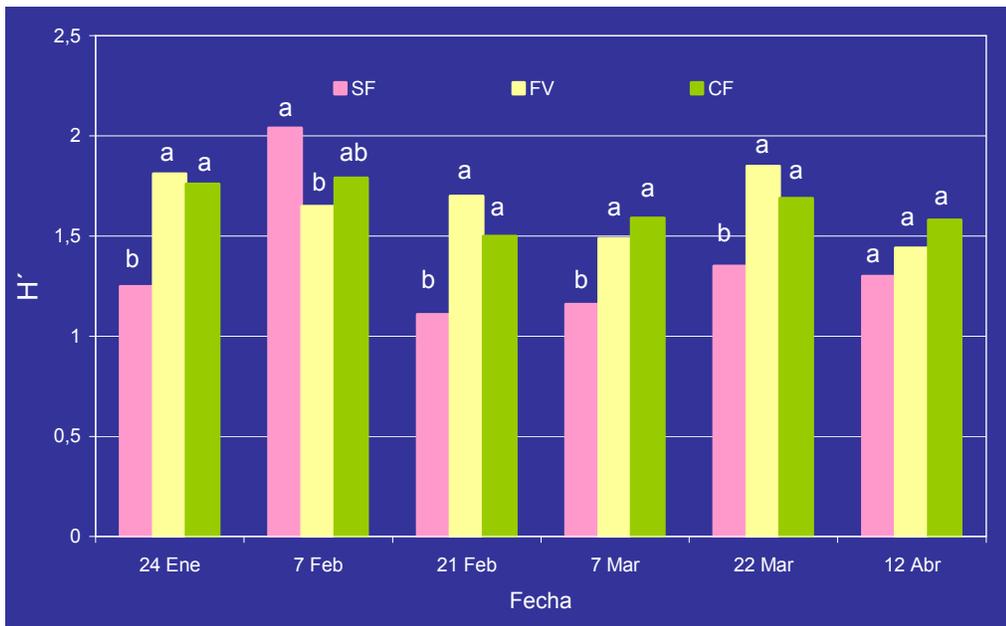


Fig. 3.24. Índice de diversidad de Shannon y Wiener para los 6 periodos de muestreo (± 7 días de la fecha de trampeo) con trampas Malaise. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) según t de student, realizado de pares de tratamientos.

3.4. DISCUSIÓN

Los cultivos hortícolas en general, se caracterizan por una baja diversidad y complejidad estructural (Cédola *et al.*, 2001). Esto se debe, entre otras cosas, a las condiciones de semiconfinamiento que pueden evitar la migración de algunos artrópodos, y a las permanentes remociones manuales de malezas o utilización de coberturas plásticas (*mulchs*) sobre los lomos del cultivo, que disminuyen la diversidad vegetal.

Por estas razones, los cultivos hortícolas bajo invernáculo se presentarían como ambientes desfavorables para realizar un control biológico por conservación (Landis y Menalled, 1998; van Lenteren y Manzaroli 1999). Sin embargo en trabajos previos ya se habían observado altos niveles de parasitismo en tomate (Polack y Brambilla, 2000), y de parasitismo y predación en pimiento (Saini *et al.*, 2001) bajo invernáculo, atribuibles a la existencia de un potencial de recursos biológicos (enemigos naturales) presentes en el agroecosistema. El ambiente que rodea a los cultivos bajo invernáculo posee una diversidad vegetal cultivada y espontánea tal que podría sostener una importante reserva de enemigos naturales. Este recurso poco explorado, podría ser aprovechado para prestar un importante servicio al agroecosistema hortícola si se lo manejara adecuadamente.

3.4.1. Interacciones en el cultivo de tomate

La abundancia de larvas de *T. absoluta* a lo largo de los muestreos fue relativamente baja, y esto pudo deberse a la ausencia de fuentes de inóculo en los alrededores del cultivo (i.e. rastrojos) y también a la ausencia de plaguicidas, lo que contribuyó a potenciar a los enemigos naturales presentes. Con una abundancia de la plaga relativamente baja, en el tratamiento SF se superó el umbral de daño establecido para la polilla del tomate, que es de dos folíolos con daño fresco por planta (Larraín, 1986; Bimboni, 1994; Polack, 1996), mientras que en los restantes tratamientos se mantuvieron por debajo de ese nivel.

A pesar del alto potencial reproductivo de *T. absoluta* en tomate (Pereyra y Sánchez, 2006), estos resultados sugieren que es posible mantener una población de esta plaga por debajo de los niveles que causen daño económico, sin necesidad de recurrir a la herramienta del control químico.

La estimación del porcentaje de parasitismo de *T. absoluta* hacia el final de la temporada indica que la presencia de flores es beneficiosa para el control biológico, ya que permitió alcanzar un nivel de más del 60% de larvas parasitadas. Este nivel de parasitismo en un contexto de baja abundancia de la plaga puede ser suficiente para evitar una medida de control químico, lo que implica un resultado positivo desde la perspectiva de aplicación del control biológico por conservación.

Los parasitoides encontrados, *P. dignus*, *D. phthorimaeae*, *B. lucilae* y *Conura sp.* han sido descritos en varios trabajos. Polack y Brambilla (2000) registraron niveles de parasitismo de *P. dignus* en *T. absoluta* superiores al 40% en tomate cherry bajo invernáculo y sugirieron que este parasitoide pudo ser el principal factor para mantener a la polilla por debajo del nivel de daño al final de la temporada del cultivo. Luna *et al.* (en prensa) encontraron una media del 30% de parasitismo de *T. absoluta* por *P. dignus* tanto en cultivos de tomate a campo como en invernáculo. Colomo *et al.* (2002), en muestreos realizados durante cuatro años en tomate a campo, en un área pedemontana de la provincia de Tucumán, Argentina, encontraron que *P. dignus* fue el principal parasitoide de la polilla, con una presencia del 53,39% de los parasitoides totales. Asimismo hallaron que *D. phthorimaeae* fue el segundo parasitoide en importancia. Al igual que en esta investigación, registraron parasitismo de *B. lucilae*, en menos del 5% de los parasitoides. Estos resultados corroboran, junto con los de este trabajo, la importancia de *P. dignus* y *D. phthorimaeae* como enemigos naturales de *T. absoluta*. El parasitoide del género *Conura* fue citado en Bella Vista, Corrientes, por su antiguo nombre *Spilochalcis*, y otro parasitote del mismo género fue citado por Marchiori *et al.* (2004) en Minas Gerais, Brasil, ambos casos sobre *T. absoluta*, en tomate.

Considerando que las plantas con flores proveen al tercer nivel trófico de alimento, refugio y huéspedes alternativos, se esperaba encontrar mayor abundancia de

parasitoides en las parcelas del tratamiento CF. Los resultados obtenidos en los muestreos con las trampas Malaise, mostraron que no hubo diferencias significativas entre tratamientos en la abundancia de parasitoides. Las trampas Malaise pueden haber resultado poco sensibles (Tooker y Hanks, 2000; Shrewsbury *et al.*, 2004) para detectar diferencias en la abundancia de parasitoides cuando los porcentajes de parasitismo oscilaron en un rango del 46 % (SF) al 65 % (CF) (Fig. 3.7). Sin embargo, el porcentaje de larvas parasitadas en las plantas, fue superior en el tratamiento CF. Es posible que la diferencia en los porcentajes de parasitismo observada, se deba más a la efectividad de los parasitoides, alcanzada gracias a los recursos provistos por el tratamiento CF, que a un mayor número de ellos en las parcelas CF. Las hembras de los parasitoides deben repartir su actividad en alimentarse y buscar huéspedes para oviponer. La cercanía y accesibilidad a una fuente de alimento (plantas asociadas) permite incrementar el tiempo dedicado a la búsqueda de huéspedes, pudiendo por lo tanto, aumentar el porcentaje de parasitismo (Takasu y Lewis, 1995), aunque la abundancia de parasitoides sea similar.

En el análisis de diversidad de enemigos naturales encontrados en el cultivo de tomate en trampas Malaise, se observó una riqueza de especies promedio muy similar entre tratamientos y una leve tendencia hacia una mayor diversidad en los sectores con flores, hacia el final del ensayo.

3.4.2. Interacciones en el cultivo de pimiento

La distribución inicial de pulgones en el pimiento fue muy heterogénea. El ataque se inició en la mitad posterior de uno de los invernáculos FV - CF. Ese sector se encontraba cerca de un cultivo de batata a campo y de un monte de durazneros. Ambos cultivos son hospederos de *M. persicae*, por lo que pudo haber habido un efecto de la cercanía a las fuentes de inóculo, sobre la manera en que *M. persicae* colonizó el cultivo. Narváez y Notz (1995), por ejemplo, encontraron una distribución agregada de las ninfas y los adultos ápteros de *M. persicae* en un cultivo de papa concentrándose más en las parcelas

de los bordes. A la cercanía a la fuente de inóculo se sumó la aleatoriedad propia de la colonización de los invernáculos.

En la segunda mitad del ensayo, en los meses de febrero y marzo, cuando la distribución de los pulgones se volvió más homogénea, hubo diferencias en el número de pulgones por hoja, y el tratamiento SF fue el de mayor abundancia. En esta etapa del ensayo, fue cuando se hizo apreciable la presencia de plantas con flores y por ende hubo un mayor porcentaje de parasitismo en estas parcelas. Las capturas de pulgones en las trampas Malaise siguieron el mismo patrón que en el cultivo.

Aphidius colemani fue el principal parasitoide de *M. persicae*. Esto coincide con los resultados de Kavallieratos *et al.* (2005) en Grecia sobre esta misma plaga en tabaco. Por otra parte *A. colemani* es criado y comercializado como eficaz controlador de *M. persicae* y *A. gossypii* (Vasquez *et al.*, 2004). Calvo y Belda (2004) introdujeron *A. colemani* a través de plantas reservorios (avena) y determinaron un porcentaje de parasitismo del 95% sobre *M. persicae* en pimiento bajo invernáculo.

El mayor número de enemigos naturales encontrados en las trampas Malaise en el tratamiento CF se explica por el mayor número de coccinélidos en los tres primeros muestreos y de heterópteros a lo largo de los seis muestreos. Dentro de los heterópteros, se destacó un Miridae (Mírido 1) que en el tratamiento CF representó casi el 22% de los individuos capturados (Fig 3.19). Los míridos son considerados omnívoros, aunque muchas especies operan a lo largo de un continuo entre la zoofagia y la fitofagia (Logarzo *et al.* 2005). Estos autores encontraron además, más míridos sobre asteráceas que sobre otras familias de plantas, lo que podría relacionarse con una mayor abundancia de míridos en las parcelas con cerraja y caléndula en el presente trabajo.

Los coccinélidos fueron el grupo más importante por su abundancia. Tienen además, una extraordinaria capacidad de consumo: Ro y Long (1998) estudiaron la dinámica de *M. persicae* en papa, donde identificaron tres tipos de predadores: generalistas (Nabidae, Anthocoridae y Lygaeidae), afidófagos (Chrysopidae y Hemerobidae) y voraces

(Coccinellidae). De acuerdo a estos autores, la capacidad de consumo de los predadores voraces es el doble de la de los afidófagos y ocho veces la de los generalistas.

Las parcelas de los tratamientos con mayor abundancia de coccinélidos en las trampas Malaise (SF) fueron las parcelas con una también mayor abundancia de pulgones. La abundancia de coccinélidos estuvo más relacionada a la densidad de la presa que a la ausencia de plantas asociadas en el tratamiento SF. A diferencia de los parasitoides adultos que deben dividir su actividad en buscar alimento en plantas y hallar huéspedes donde oviponer, los predadores se alimentan y dejan descendencia en sitios con altas densidades de presas.

La densidad de presas para los predadores y de huéspedes para los parasitoides, puede ser un estímulo tanto o más fuerte que el de plantas con flores, y por lo tanto enmascarar el efecto de atracción de éstas últimas. En tal sentido, Nichols *et al.* (2000) encontraron una mayor densidad de *Anagrus epos* (Hymenoptera: Mymaridae), parasitoide de la chicharrita occidental de la uva, *Erythroneura elegantula* (Homoptera: Cicadellidae) en el monocultivo de vid, donde había más densidades de chicharritas, que en el cultivo de vid con trigo sarraceno y girasol.

Las trampas Malaise no capturaron ninguno de los parasitoides de pulgones (*A. colemani*, *P. volucre* y *A. abdominalis*) registrados en los recuentos de momias en el cultivo. Los bajos porcentajes de parasitismo (entre menos del 0,5% y 8%) (Fig. 3.16) pudieron ser la causa para que no se detectaran parasitoides de pulgones en dichas trampas.

A pesar de no encontrar diferencias significativas en la riqueza específica promedio de predadores de pulgones entre tratamientos, se observó una tendencia hacia un mayor número de especies en las parcelas con flores. Se encontró además, una mayor diversidad en los tratamientos FV y CF que en el SF, en la mayoría de los muestreos.

3.4.3. Consideraciones generales

En la comunidad de enemigos naturales de los pulgones (en particular, *M. persicae*), en pimiento, se encontró una mayor riqueza específica que en la de la polilla en el cultivo de tomate. En el pimiento además, se notó más claramente un aumento de diversidad desde las parcelas sin flores, hacia las parcelas con flores vecinas o con flores asociadas al cultivo (SF < FV = CF). El tomate favorece poco la presencia de predadores ya que los tricomas de las hojas dificultan la locomoción (Cédola, 2001) y hasta pueden dañar el tegumento interno de los coccinélidos (Rott y Ponsonby, 2000). Los enemigos naturales presentes en el cultivo de tomate entonces, mostraron menor riqueza específica, sin una tendencia clara hacia una mayor diversidad en parcelas con flores.

Una tendencia general hacia una mayor equitatividad en las parcelas CF se muestra tanto en el tomate (Fig. 3.9) como en el pimiento (Fig. 3.19). En el tratamiento SF en tomate, los individuos de una especie de Miridae (mírido 2) representaron casi el 45% de los individuos de las trampas, mientras que en el tratamiento CF ninguna especie tuvo más del 22% de los individuos respecto del total. En el pimiento, *E. connexa* representó el 45% de los individuos del tratamiento SF, mientras que en el tratamiento CF, esta misma especie no alcanzó el 30%. El porcentaje del resto de los taxones excepto *E. connexa* y *S. argentificus* fue menor del 25%.

En general, los estudios del efecto del aumento de la diversidad vegetal sobre el control de plagas han dado resultados positivos. Gurr *et al.* (2000) (citado por Shrewsbury *et al.*, 2004) encontraron que en 17 de 19 estudios, los efectos del manejo del hábitat fueron beneficiosos sobre los enemigos naturales. Adicionalmente, de 22 estudios que examinaron el impacto del manejo del hábitat sobre los enemigos naturales y los herbívoros simultáneamente, 19 demostraron un efecto beneficioso sobre los enemigos naturales y 15 demostraron que ese aumento tuvo como resultado una reducción de los herbívoros. Langelotto y Denno (2004) en un meta-análisis sobre 43 estudios publicados, concluyeron que un aumento en la complejidad del hábitat, donde el incremento de la

diversidad vegetal fue un importante componente, resultó en un significativo aumento de los enemigos naturales.

Hacia el final de los ensayos, tanto la abundancia de *M. persicae* como la de *T. absoluta*, resultaron menores en el tratamiento de mayor diversidad vegetal, y si bien los resultados respecto de la abundancia de los enemigos naturales no fueron tan claros, se detectaron mayores niveles de parasitismo en la polilla y en pulgones en los ambientes de mayor diversidad. Del mismo modo, se registraron más predadores de *M. persicae* en ambientes de vegetación más diversa. Estos resultados se suman a otros antecedentes positivos (Polack y Brambilla, 2001; Saini *et al.*, 2001) y permiten señalar también que el control biológico por conservación puede ser tenido en cuenta como una estrategia de manejo exitosa en los cultivos bajo invernáculo, al menos para los sistemas agroecológicos hortícolas del noreste de la provincia de Buenos Aires.

Existen algunas cuestiones a tener en cuenta cuando se intenta practicar el control biológico por conservación, manejando el hábitat. Por ejemplo, el riesgo de aumentar las fuentes de colonización de las plagas (Landis *et al.*, 2000) o el riesgo de beneficiar a la plaga que se pretende controlar con la provisión de fuentes alternativas de alimento (Lavandero *et al.*, 2006). Se requieren trabajos de investigación adicionales que profundicen sobre el riesgo fitosanitario de asociar ciertas plantas con los cultivos, para minimizar la posibilidad de que aparezcan efectos no deseados cuando estas especies vegetales se seleccionen en estrategias de control.

Es importante destacar los altos niveles de enemigos naturales encontrados, aún en los tratamientos SF, tanto en tomate como en pimiento. Asumiendo que naturalmente un monocultivo es deficiente en estos recursos, la colonización de dichos organismos fue posible porque existió alrededor un ambiente favorable para sostener un reservorio de enemigos naturales para el control de las plagas. Futuros trabajos deberían abordar el estudio de estos ambientes para cuantificar y valorar estos recursos y diseñar estrategias para su manejo.

3.4.4. Conclusiones

Hacia el final de los ensayos, en presencia de una mayor diversidad vegetal, se encontraron: una menor abundancia de *M. persicae* y de *T. absoluta*, mayores niveles de parasitismo en la polilla y en pulgones, y más predadores de *M. persicae*.

Pseudapanteles dignus fue el enemigo natural más importante de *T. absoluta* en el área de estudio.

Eriopis connexa y *S. argentinicus* fueron los predadores más abundantes en pimiento y *A. colemani* el principal parasitoide de *M. persicae*, en el área de estudio.

En pimiento se encontró una mayor diversidad y una tendencia a una mayor riqueza específica de enemigos naturales en presencia de plantas con flores que en tomate.

Una mayor tasa de parasitismo y una mayor abundancia de predadores en cultivos asociados con plantas con flores podría favorecer el control de plagas por los enemigos naturales.

CAPÍTULO 4. INTEGRACIÓN DE EFECTOS: CULTIVOS BAJO ESTRÉS Y DIVERSIDAD VEGETAL.

4.1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones tritróficas que involucran a las plantas con sus mecanismos de resistencia, los insectos fitófagos y sus enemigos naturales, suelen ser muy complejas (van Emden, 1995; Agrawal, 2000). Los atributos químicos y morfológicos de una planta hospedera, al afectar al herbívoro, pueden tener efectos indirectos sobre los enemigos naturales, influyendo en su fisiología, comportamiento y desarrollo (Cortesero *et al.*, 2000). En ese sentido, la relación entre la resistencia de las plantas y el control biológico pueden ser: (1) positiva, si el parasitoide o el predador mejora su efectividad en presencia de una planta hospedera resistente a la plaga (Messina y Sorenson, 2001; Du *et al.*, 2004), (2) neutra, si el parasitoide o predador mantiene la misma efectividad (Farid *et al.*, 1998), o (3) negativa, si el parasitoide o predador reduce su desempeño (Sime, 2002; Hunter, 2003).

La hipótesis del “crecimiento lento – mortalidad alta” postula que cuando la calidad nutricional de una planta hospedera disminuye, prolongando el desarrollo de insectos herbívoros, aumenta la mortalidad infligida por predadores y parasitoides (Clancy y Price, 1987; Benrey y Denno, 1997; Cornelissen y Stiling, 2006). Sin embargo, esta alteración en el desarrollo de la presa o huésped también tiene el potencial de afectar negativamente a los enemigos naturales (Havill y Raffa, 2000), especialmente si los insectos fitófagos, sufren deficiencias nutricionales (van Emden, 1995; Thaler, 2002).

El objetivo de este capítulo fue estudiar las interacciones entre los tres niveles tróficos (cultivos + plantas asociadas, plagas y enemigos naturales), a través de un ensayo en el que se combinaron los efectos descritos en los Capítulos 2 y 3. Por un lado se trabajó con plantas sometidas al tratamiento de alta conductividad (CA), que reproduce un estrés de tipo salino. Por otro lado, se utilizaron plantas asociadas con flores, debido a la atracción que ejercen sobre ciertos enemigos naturales.

La elección del tratamiento de conductividad alta (CA) se debió a que en el Capítulo 2 se encontraron efectos más contundentes sobre los herbívoros (mayor peso pupal de hembras de *T. absoluta* y mayor número de ninfas de pulgones y adultos ápteros, por ejemplo) en plantas sometidas a este tratamiento que en aquellas con exceso de nitrógeno, tanto en tomate como en pimiento.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Los ensayos fueron realizados en un invernáculo con las mismas características que los del Capítulo 2 en el período otoño-invierno (transplante: 2/5/06, último recuento: 28/7/06), por ser una época más apropiada para el manejo de plantas de tomate y pimiento en maceta. Los plantines fueron sembrados en bandejas de poliestireno expandido con celdas de 90 ml con un sustrato comercial apropiado. Luego cada planta fue transplantada a una maceta de 10 litros de polietileno negro con un sustrato compuesto por 30% de perlita y 70% de tierra tamizada.

Se utilizaron las mismas macetas que en los ensayos descritos en el Capítulo 2 para el tratamiento CA y el testigo. Las macetas se distribuyeron en cuatro bloques de cinco filas cada uno con una distancia de 1,50 m entre ellas. Las 2 filas exteriores fueron utilizadas como borduras. Se adaptó el sistema de riego utilizado para los ensayos del Capítulo 2 reduciendo a dos los tanques en los cuales se prepararon las soluciones definidas para cada tratamiento. La solución de cada tanque era impulsada por una bomba individual hacia la red de riego que las distribuía en las respectivas parcelas y desembocaban finalmente en un gotero de estaca colocado en cada una de las macetas.

Cada tratamiento (CA y testigo) fue distribuido en dos tipos de parcelas: con y sin plantas asociadas (Fig. 4.1). En las parcelas con plantas asociadas y entre las dos filas de macetas de tomate y pimiento se colocaron cuatro macetas rectangulares de 12 cm de

profundidad. En cada una ellas se transplantó una planta de coriandro, una de hinojo, una de cerraja y una de caléndula. Se registró el estado de las plantas asociadas en cuanto a la presencia o ausencia de flores, si se encontraban abiertas o no, etc., una vez a la semana. El diseño de los ensayos fue de bloques completamente aleatorizados con 4 repeticiones por tratamiento (Fig. 4.1). En las dos filas laterales se distribuyeron los tratamientos del ensayo:

- Tratamiento equilibrado nutricionalmente (en términos de NPK) regado con agua con baja conductividad sin plantas asociadas (Testigo)
- Tratamiento equilibrado nutricionalmente (en términos de NPK) regado con agua con baja conductividad con plantas asociadas (Testigo F)
- Tratamiento equilibrado nutricionalmente regado con agua con alta conductividad por agregado adicional de NaCl sin plantas asociadas (CA)
- Tratamiento equilibrado nutricionalmente regado con agua con alta conductividad por agregado adicional de NaCl con plantas asociadas (CAF)

La fila de macetas centrales fue utilizada como bordura para aumentar la fuente de inóculo de *T. absoluta*, *A. gossypii* y *M. persicae* y fue regada alternadamente por los dos tratamientos (Fig. 4.1) para mantener un balance entre ambos. Cada repetición estaba formada por ocho macetas de tomate y ocho macetas de pimiento colocadas en dos filas de manera alternada de a pares. Las dos macetas de cada extremo fueron consideradas borduras. De las restantes se muestrearon alternadamente tres macetas, por lo tanto, cada tratamiento estuvo conformado por 24 plantas (4 repeticiones x 6 macetas). La Fig. 4.1 muestra el esquema general del ensayo.

La frecuencia de riego fue de tres veces por semana. Para la recarga de los tanques se utilizó un caudalímetro que permitió el agregado de volúmenes definidos para alcanzar la concentración de sales requeridas por cada tratamiento. El agua de riego utilizada fue de calidad media; clasificada como C2S2: Conductividad Eléctrica (CE) = 0.740 mS/cm, pH: 7.7; residuo seco: 520 mg.L⁻¹; cationes. Ca, Mg, K, Na: 0.63, 0.60, 0.25, 6.88 meq. L⁻¹ respectivamente y aniones: CO₃H⁻, Cl⁻ y SO₄⁼ 7.99, 0.24 y 0.65 meq.L⁻¹, respectivamente. RAS (relación adsorción de sodio): 9 (Ammar, 2000).

Composición y parámetros	Testigo	Conductividad Alta (CA)
Nitrato de Potasio	17,10 g	17,10 g
Nitrato de Amonio	8,20 g	8,20 g
Ac Fosfórico	37,25 cc	37,25 cc
Cloruro de sodio	-	50 g
pH	6,30	6,30
Conductividad eléctrica	1,17 mS/cm	2,11 mS/cm

Tabla 4.1: Composición química por hectolitro, pH y conductividad eléctrica de las soluciones de riego de los diferentes tratamientos.

Las muestras de suelo de las macetas fueron obtenidas con un sacabocado de bronce de 2 cm de diámetro y 10 cm de largo. Se realizó a partir de los 3 cm de profundidad. Con las muestras de 2 ó 3 macetas se realizaron muestras compuestas. Dichas muestras fueron secadas al aire y luego tamizadas con malla de 2 mm para medir conductividad y pH. La determinación de la conductividad eléctrica específica (CE) fue realizada por el método conductimétrico con solución relación suelo:agua de 1:2. El pH fue medido por potenciometría con electrodo de vidrio en una relación suelo:agua de 1:2,5. Al igual que en el Capítulo 2, estas mediciones tuvieron por objeto determinar posibles efectos diferenciales de los tratamientos sobre el sustrato de las macetas como un complemento para ayudar a interpretar los resultados.

La temperatura fue registrada con un termohigrógrafo de tambor colocado en un abrigo de madera en el centro del ensayo.

El ensayo consistió en muestrear semanalmente las plagas que infestaron naturalmente el invernáculo: *T. absoluta* en tomate y *M. persicae* y *A. gossypii* en pimiento. El monitoreo fue realizado de acuerdo a la metodología descrita en los Protocolos de Manejo integrado de Plagas y Enfermedades de Tomate y Pimiento (Mitidieri y Polack, 2005 a y b). Para polilla del tomate, se revisaron tres plantas de tomate

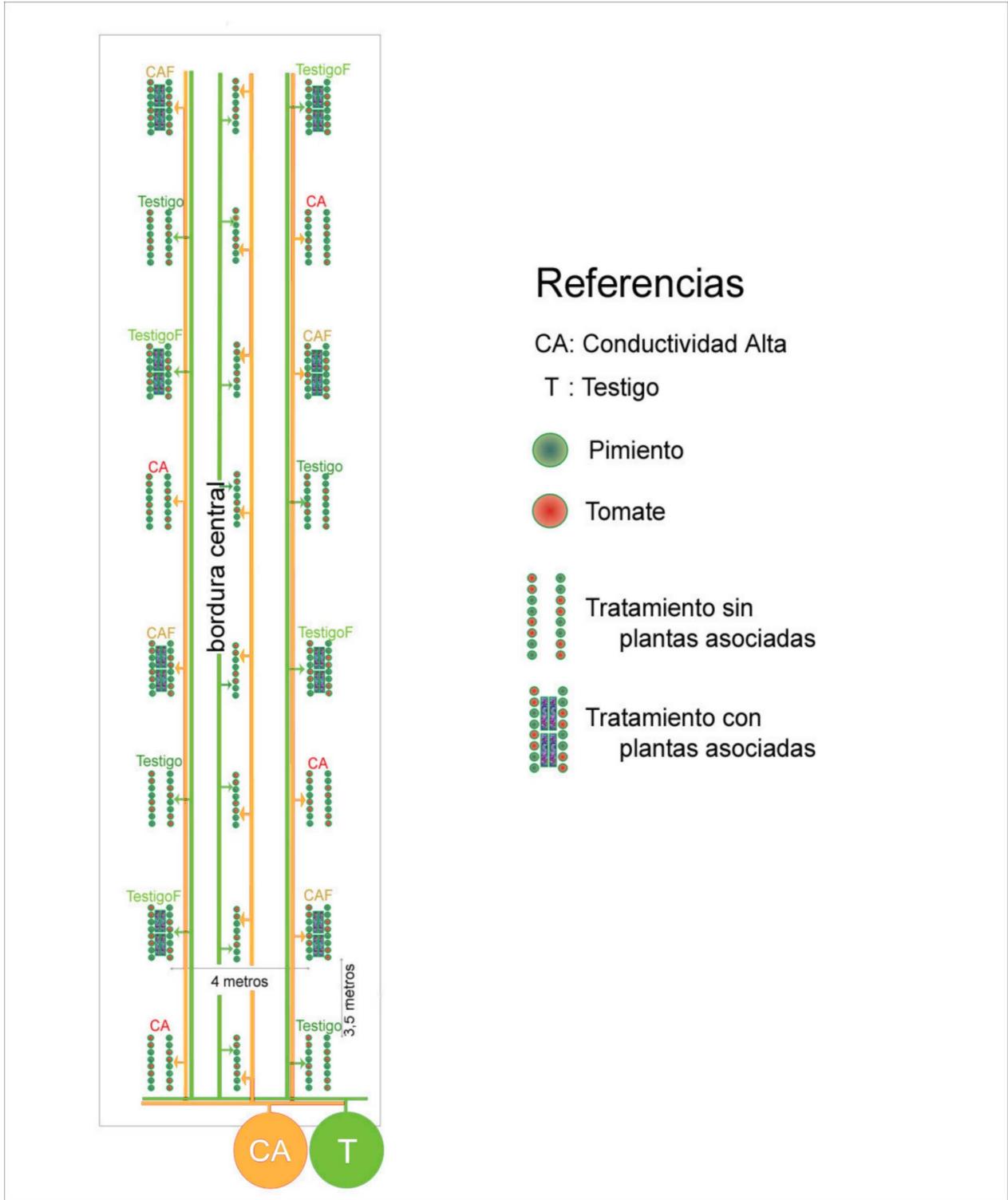


Fig. 4.1: Esquema general del ensayo. Se muestra la distribución de los tratamientos de conductividad alta (CA en naranja) y testigo (en verde claro) con (F) y sin plantas asociadas. La fila interior, regada alternadamente con las dos soluciones, es bordura.

por parcela o repetición. Se revisó la planta entera durante todo el ensayo. Se contó el número de folíolos con daño fresco (FDFr) es decir folíolos con galerías con larvas vivas. Para los pulgones en pimiento, se realizó el recuento de individuos (adultos ápteros y ninfas) en el envés de cuatro hojas tomadas al azar del estrato medio de la planta, en tres plantas de cada parcela o repetición.

Para estimar el porcentaje de parasitismo larval en *T. absoluta*, se colectaron al final del ensayo, todos los folíolos de tomate con daño fresco muestreados. Estos fueron llevados al laboratorio donde se procedió a su revisión y al recuento de larvas discriminándolas por estadio de desarrollo. En algunos casos se detectó parasitismo en forma directa cuando pudo ser observada la larva o la pupa del parasitoide. Luego, las muestras de un mismo sector fueron colocadas en un tubo de plástico cristal de 11 cm de diámetro y 11,5 cm de altura cubierto con voile. Para proveer alimento a las larvas se les colocaron folíolos de tomate con los peciólulos sumergidos en agua en un tubo de plástico cristal de 3,5 cm de diámetro y 5,5 cm de altura. Cada cuatro días se revisaron los frascos y se separaron las pupas de *T. absoluta* y los cocones de los parasitoides hallados, hasta que empuparon las últimas larvas. Luego se siguieron tanto pupas como cocones hasta la emergencia de adultos de *T. absoluta* y de las distintas especies de parasitoides. Este seguimiento se realizó durante 30 días, considerando los cocones y pupas remanentes como no viables.

En las mismas hojas de pimiento donde se realizó el recuento de pulgones, se registró también el número de momias, separándolas por especie de parasitoide, según el color y la forma.

Las variables fueron analizadas a través de ANOVA (Zar, 1999) de una vía (combinación riego–plantas acompañantes) o de dos vías (riego y plantas acompañantes) para detectar posibles diferencias entre tratamientos, previa transformación a logaritmo o raíz cuadrada y a arcoseno-raíz cuadrada para los porcentajes. En los casos en que se analizaron simultáneamente más de una fecha, se utilizó un ANOVA de medidas repetidas. Las medias fueron comparadas a través del Test de Duncan ($p \leq 0,05$). Para estudiar la relación entre el porcentaje de pulgones parasitados y el número de pulgones

por hoja en cada tratamiento, se realizaron análisis de regresión utilizando las 12 fechas de muestreo. Las diferencias entre las pendientes se compararon mediante los intervalos de confianza.

Antes de realizar el análisis de los datos, se revisaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad en forma gráfica y mediante tests estadísticos. Los supuestos de normalidad se evaluaron mediante la observación de gráficos de distribución de frecuencias y mediante el Test de Komogorov-Smirnov. Los supuestos de homocedasticidad se evaluaron mediante gráficos de dispersión de los datos para cada tratamiento y mediante el Test de Bartlett.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Aspectos comunes a los cultivos de tomate y de pimiento

Las plantas de cerraja, coriandro y caléndula estuvieron en flor desde el inicio del ensayo. Las plantas de coriandro mantuvieron flores abiertas hasta mediados de junio, mientras que las plantas de cerraja y caléndula permanecieron con flores hasta el final del ensayo. Las plantas de hinojo no florecieron en esa época del año.

La temperatura media a lo largo del ensayo fue de 21,0°C con una media mínima de 8,3°C y una media máxima de 33,7°C.

4.3.2. Interacciones en las plantas de tomate

Las macetas regadas con solución salina tuvieron una mayor conductividad eléctrica específica inicial que las regadas con la solución testigo (ANOVA: $F= 7,63$; g.l.= 1,19; $P=0,0124$) (Fig. 4.2). Las macetas regadas con la solución CA, ya habían sido regadas con la misma solución en los ensayos anteriores y por tal razón, al inicio del ensayo, tuvieron un pH superior a las de la solución testigo (ANOVA: $F= 33,03$; g.l.= 1,19; $P=0,0000$) (Fig. 4.2). Esto es debido al proceso de sodización ya explicado en la Discusión del Capítulo 2.

Al final del ensayo hubo diferencias significativas entre los cuatro tratamientos para la conductividad eléctrica específica (ANOVA: $F= 13,99$; g.l.= 3,25; $P=0,0000$) y el pH (ANOVA: $F= 16,95$; g.l.= 3,25; $P=0,0000$). Los tratamientos de alta conductividad, sin flores CA y con flores CAF, tuvieron una mayor conductividad eléctrica que los regados con la solución testigo según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Fig. 4.3). El pH siguió la misma tendencia: las macetas de los tratamientos con cloruro de sodio tuvieron un mayor pH que los tratamientos testigo (sin flores Testigo y con flores Testigo F) según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Fig. 4.4).

La polilla del tomate

El número de folíolos con daño fresco por planta aumentó desde el comienzo de los recuentos (10/05/06), hasta el 31/05/06 donde alcanzó un máximo en todos los tratamientos (Fig. 4.5). Estay (2000) menciona una duración del periodo larval de 20 días a 20°C. Coincidentemente con este dato (21°C de temperatura media), las primeras larvas empuparon hacia fines de mayo y el número de folíolos con daño fresco comenzó a disminuir hasta llegar a cero a fines de junio, cuando todas las larvas terminaron de pasar a pupa.

Entre fines de junio y principios de julio no se detectaron folíolos con daño fresco. A fines de julio, cuando se registró una media de alrededor de 20 folíolos con daño fresco por planta, las larvas fueron recolectadas y llevadas al laboratorio para evaluar el parasitismo.

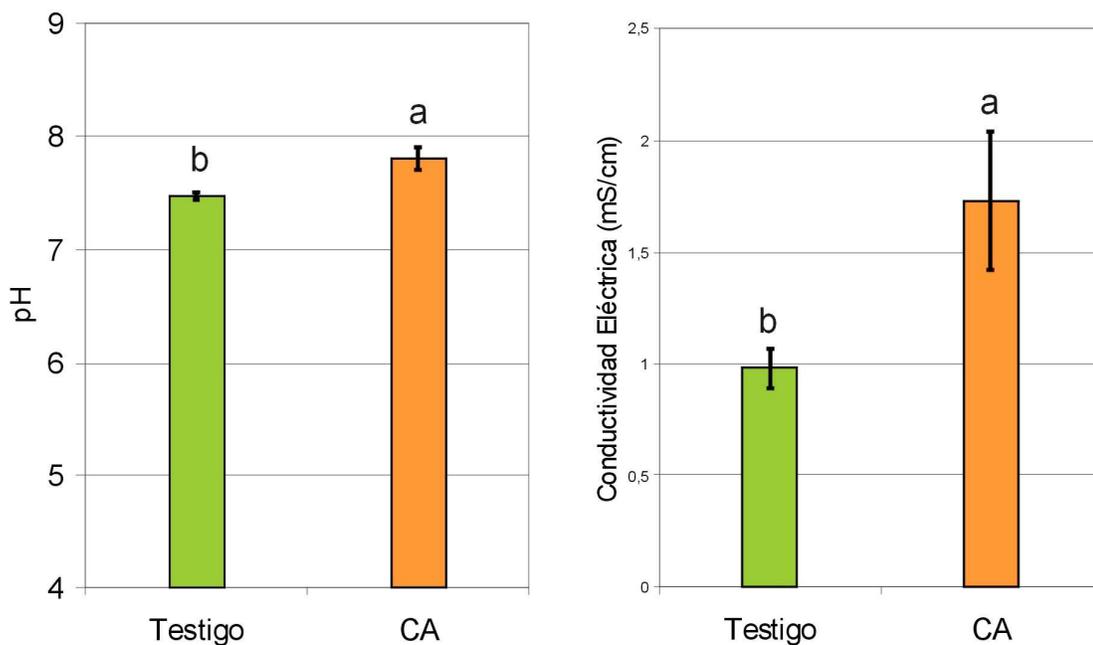


Fig. 4.2: pH \pm ES y Conductividad eléctrica \pm ES de las macetas de tomate de los tratamientos de conductividad alta (CA y CAF) y testigo (Testigo y TestigoF) al inicio del ensayo.

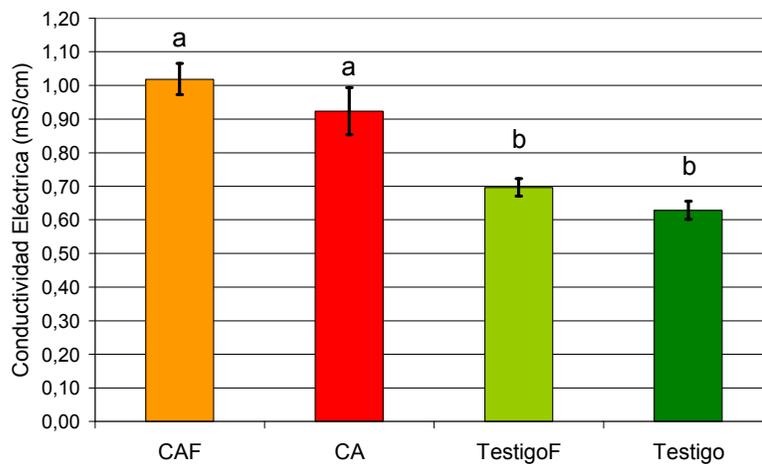


Fig. 4.3: Conductividad eléctrica \pm ES del sustrato de las macetas de tomate de los cuatro tratamientos al final del ensayo integrador. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

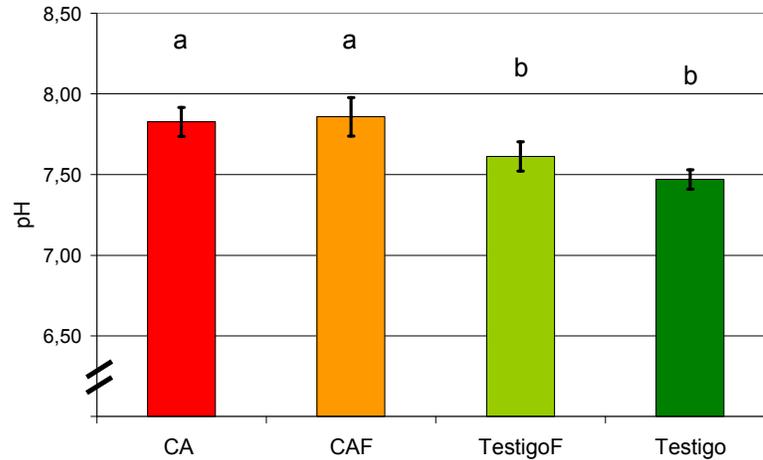


Fig. 4.4: pH \pm ES del sustrato de las macetas de tomate de los cuatro tratamientos al final del ensayo integrador. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p = 0,05$) según el test de Duncan.

Se encontraron diferencias significativas para el efecto de la solución de riego (CA vs testigo). El ANOVA de medidas repetidas para las fechas centrales (31 de mayo y 7 de junio) fue significativo para el factor fecha (Wilks Lambda= 0.834; Rao's R= 3,983; g.l. = 2, 40; $P = 0,0265$) (Fig 4.5). En cambio, no hubo diferencias significativas para el factor plantas acompañantes (con vs sin plantas acompañantes) en estas mismas fechas (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda = 0.994; Rao's R= 0,113 ; g.l. = 2, 40; $P = 0,8936$).

Parasitismo de la polilla del tomate

Se colectaron en promedio 220 larvas de *T. absoluta* por tratamiento, de las cuales un 25% eran del primer y segundo estadio, un 54% del tercer estadio, un 20% del cuarto estadio y un 1% de prepupas. No existieron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA: $F = 0,14$; g.l.= 3,12; $P = 0,9353$) en el porcentaje de parasitismo de las larvas colectadas.

El porcentaje de parasitismo promedio de los cuatro tratamientos fue del 74,5% (Fig 4.6). *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) fue el principal parasitoide de *T. absoluta*, con un 97,7% de adultos emergidos de los cocones. *Campoplex haywardi* (Hymenoptera: Ichneumonidae) estuvo presente con un 2,3% de los adultos emergidos. El

promedio de los cuatro tratamientos de parasitoides emergidos fue del 77,4%. No hubo diferencias significativas en este parámetro (ANOVA: $F= 0,10$; g.l.= 3,12; $P=0,9601$).

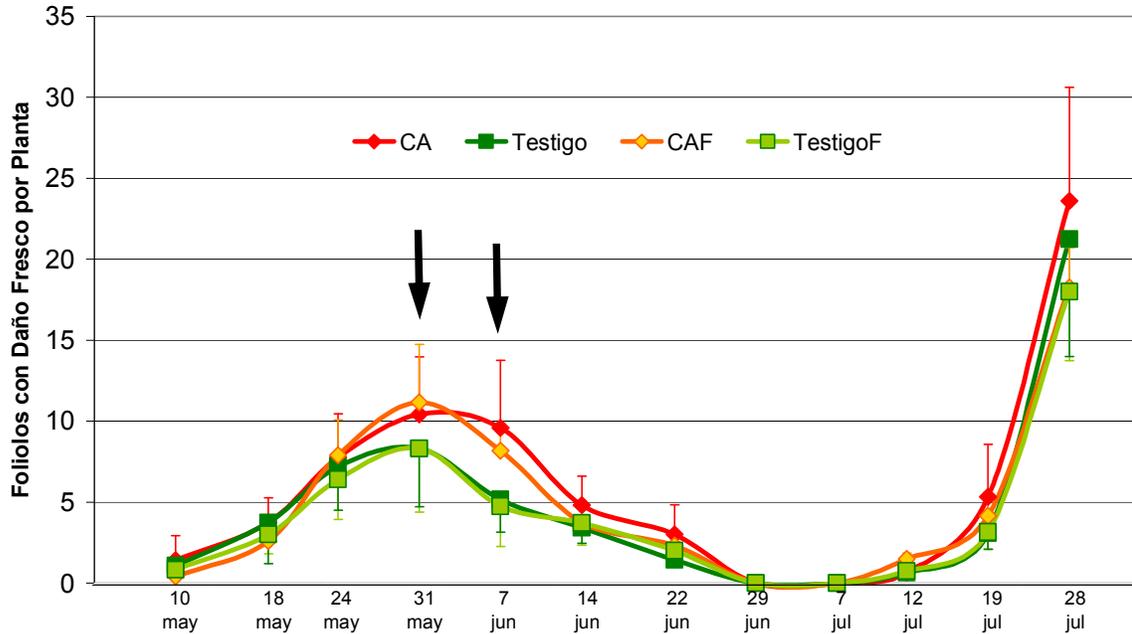


Figura 4.5: Promedio \pm ES de foliolos con daño fresco por planta de tomate a lo largo del ensayo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan para las siete primeras fechas de muestreos. Las dos flechas indican las fechas en las que se realizó el ANOVA de medidas repetidas.

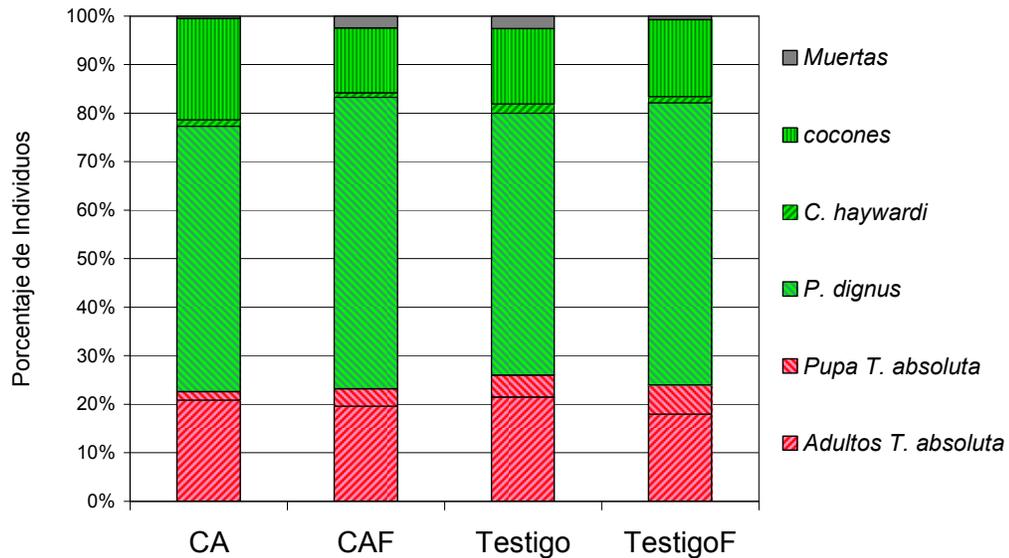


Fig. 4.6: Destino de las larvas de *T. absoluta* en laboratorio: Porcentaje de individuos por categorías y tratamientos. Pupas de *T. absoluta* son adultos no emergidos; Cocones son adultos de parasitoides no emergidos. Verde indica parasitismo y rojo indica individuos de *T. absoluta* no parasitados

4.3.3. Interacciones en las plantas de pimiento

Al igual que en el experimento realizado con las plantas de tomate, las macetas de pimiento regadas con la solución CA, ya habían sido regadas con esa solución en ensayos anteriores. Por tal razón, éstas tuvieron una mayor conductividad eléctrica (ANOVA: $F= 4,39$; g.l.= 1,19; $P=0,0497$) y un pH superior (ANOVA: $F= 72,10$; g.l.= 1,19; $P=0,0000$) que las testigo, al inicio del ensayo (Fig. 4.7). Este resultado sigue la tendencia observada a lo largo de los ensayos descritos en el Capítulo 2.

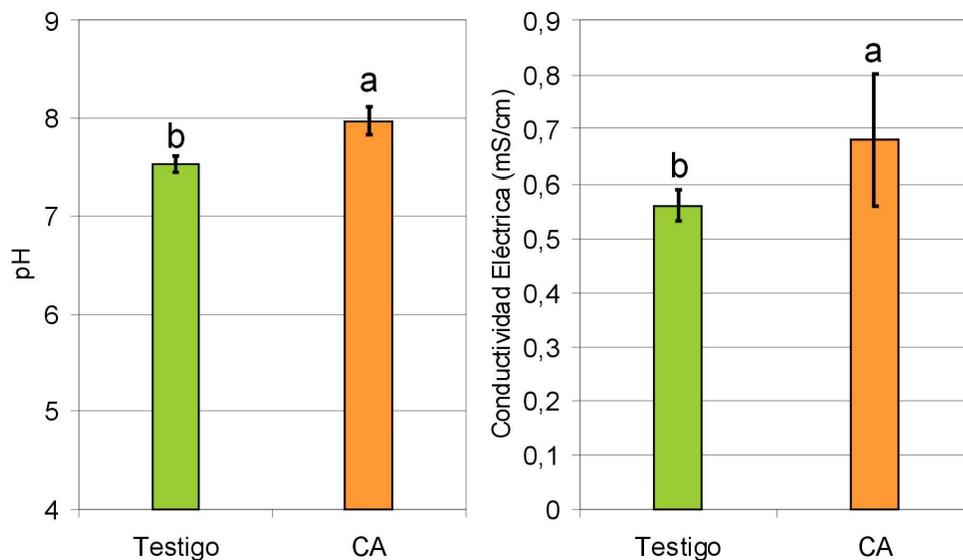


Fig. 4.7: pH \pm ES y Conductividad eléctrica \pm ES de las macetas de pimiento de los tratamientos de conductividad alta (CA y CAF) y testigo (Testigo y TestigoF) al inicio del ensayo integrador.

Al final del ensayo existieron diferencias significativas entre los cuatro tratamientos para la conductividad eléctrica específica (ANOVA: $F= 10,82$; g.l.= 1, 25; $P=0,0001$) y el pH (ANOVA: $F= 5,11$; g.l.= 1, 25; $P=0,0068$). Los tratamientos de alta conductividad sin flores (CA) y con flores (CAF) tuvieron una mayor conductividad eléctrica que los regados con la solución testigo según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Fig. 4.8). El pH siguió la misma

tendencia: los sustratos de las macetas de los tratamientos regados con la solución salina tuvieron un mayor pH que el testigo sin plantas acompañantes, mientras que el testigo con flores tuvo un valor intermedio, según el test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Fig. 4.9).

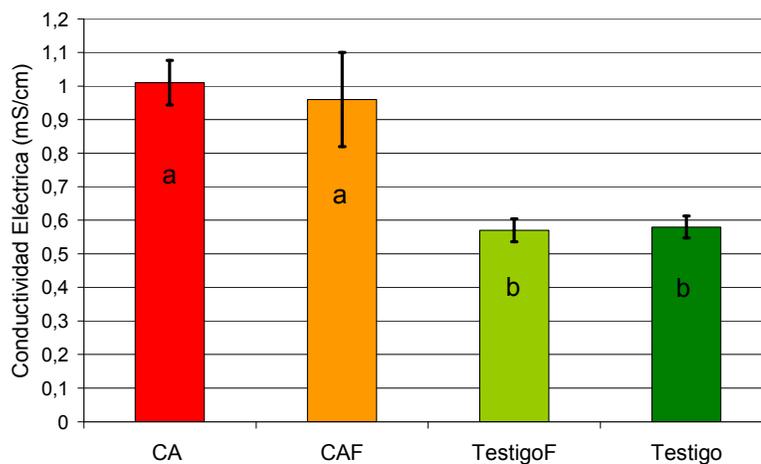


Fig. 4.8: Conductividad eléctrica \pm ES del sustrato de las macetas de pimienta de los cuatro tratamientos al final del ensayo integrador. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

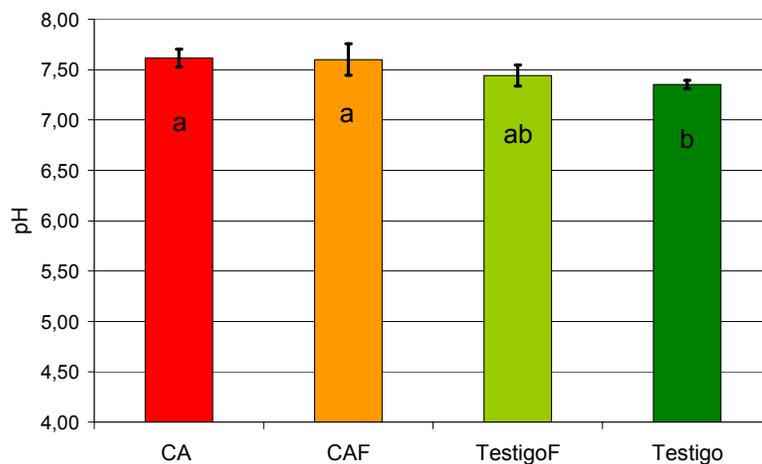


Fig. 4.9: pH \pm ES del sustrato de las macetas de pimienta de los cuatro tratamientos al final del ensayo integrador. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

Los pulgones

El número de pulgones totales (ninfas + adultos ápteros de *A. gossypii* y *M. persicae*) por hoja también marcó diferencias entre tratamientos, en particular para las primeras cinco fechas de muestreos (principios de mayo a principios de junio) (Fig. 4.10). En las plantas de pimiento del tratamiento CA, se encontró una mayor abundancia de pulgones, diferenciándose significativamente de los restantes tratamientos, a excepción de la segunda fecha donde sólo se diferenció de los tratamientos Testigo y Testigo F (ver tabla de la Fig. 4.10).

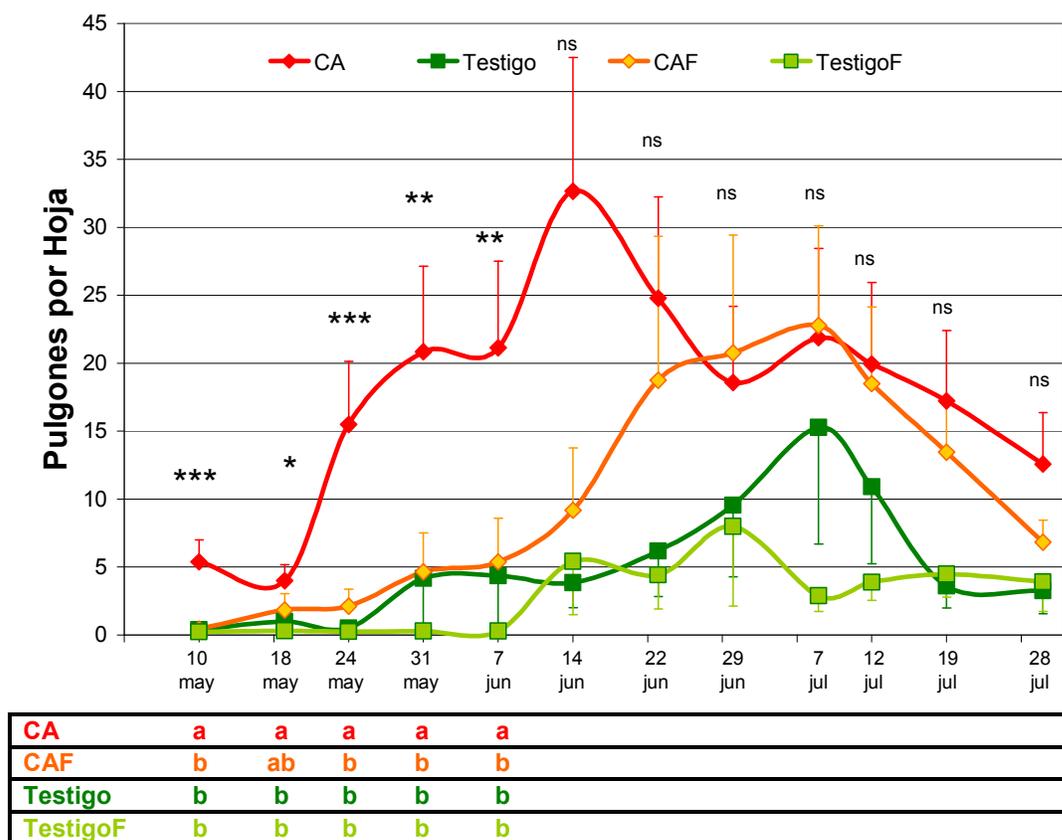
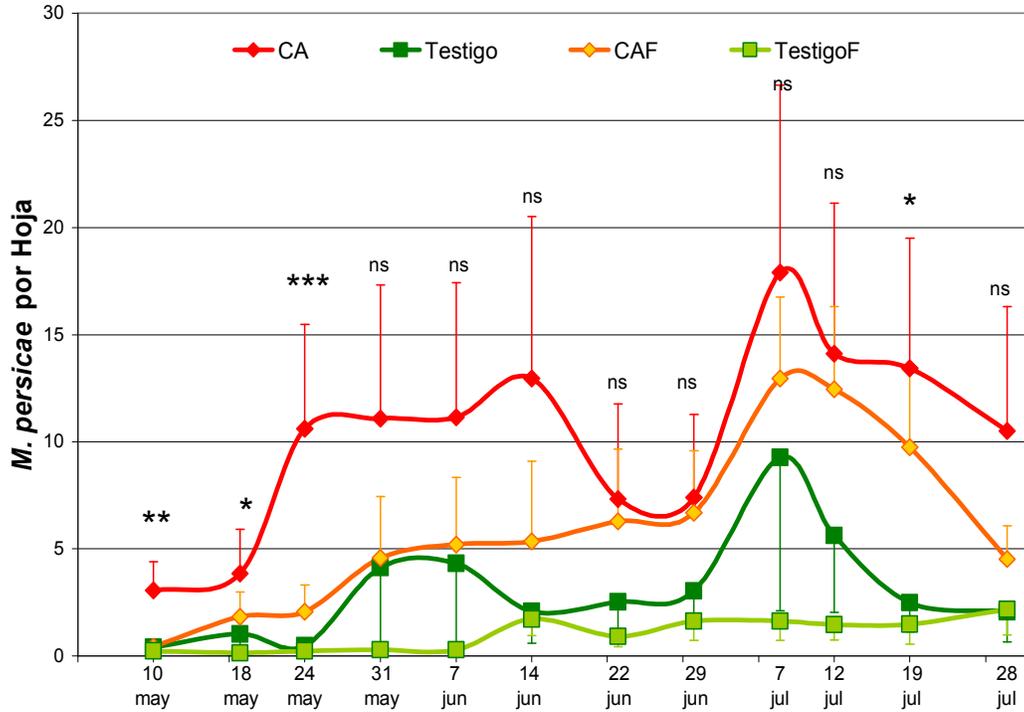


Fig. 4.10: Número medio ± ES de pulgones totales (*M persicae* + *A gossypii*) por hoja. Se señala sobre cada fecha, el resultado del ANOVA: ns: $p > 0,05$; *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$; ***: $p \leq 0,001$. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

Al analizar los resultados por especies de pulgones, se observó para *M. persicae*, diferencias entre los tratamientos en las tres primeras fechas (10, 18 y 24 de mayo) donde las plantas CA tuvieron una mayor abundancia de individuos de esta especie. En la

penúltima fecha (19 de julio) *M. persicae* fue más abundante en las plantas con alta conductividad sin flores (CA) y con flores (CAF) (Fig 4.11).



CA	a	a	a	a
CAF	b	b	b	a
Testigo	b	b	b	b
TestigoF	b	b	b	b

Fig. 4.11: Número medio \pm ES de individuos de *M. persicae* por hoja. Se señala sobre cada fecha el resultado del ANOVA: ns, diferencias no significativas ($p > 0,05$); *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$; ***: $p \leq 0,001$. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

En el caso de *A. gossypii*, sólo las plantas de pimiento CA en las fechas del 7 y 14 de junio tuvieron una abundancia de pulgones significativamente mayor que en el resto de los tratamientos (Fig. 4.12).

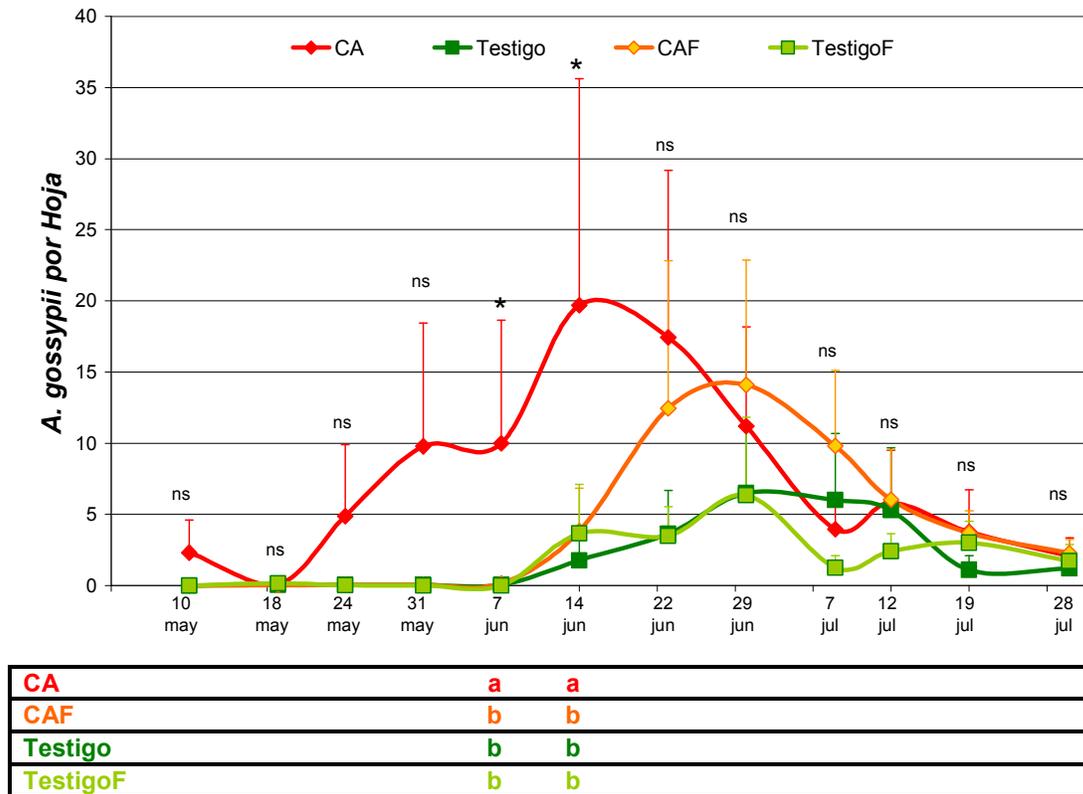


Fig. 4.12. Número medio \pm ES de individuos de *A. gossypii* por hoja. Se señala sobre cada fecha el resultado del ANOVA: ns, diferencias no significativas ($p > 0,05$); * $p \leq 0,05$. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

Al realizar un análisis con la totalidad de las fechas (12), se observaron diferencias significativas para el efecto de la solución de riego (CA vs testigo) (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda= 0.466; Rao's R= 2,863; g.l. = 12, 30; P= 0,0096). Sin embargo, no hubo efecto significativo para el factor plantas acompañantes (con vs sin plantas acompañantes) (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda= 0.641; Rao's R= 1,400; g.l.= 12, 30; P= 0,2200). Al repetir el análisis para las seis primeras fechas, se observaron tanto diferencias significativas para el factor solución de riego (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda = 0.615; Rao's R= 3,749 ; g.l. = 6, 36; P = 0,0053) como para el de plantas acompañantes (ANOVA de medidas repetidas: Wilks Lambda= 0.711; Rao's R= 2,438; g.l.= 6, 36; P= 0,0442). Dicho análisis reflejó un efecto de las plantas acompañantes en el primer tramo del ensayo.

En el caso de *M. Persicae*, tanto el análisis del total de las fechas como el de las seis primeras dieron resultados similares. Existió un efecto significativo de la solución de riego (ANOVA de medidas repetidas para todas las fechas: Wilks Lambda= 0.493; Rao's R= 2,571; g.l.= 12, 30; P= 0,0178 y para las seis primeras fechas: Wilks Lambda= 0.617; Rao's R= 3,723; g.l. = 6, 36; P= 0,0056). No se observó efecto significativo para el factor plantas acompañantes (ANOVA de medidas repetidas para las 12 fechas: Wilks Lambda= 0.656; Rao's R= 1,313; g.l.= 12, 30; P = 0,2623 y para las seis primeras fechas: Wilks Lambda= 0.747; Rao's R= 2,034; g.l.= 6, 36; P= 0,0863).

Inversamente, en el caso de *A. gossypii*, el factor que tuvo un efecto significativo fueron las plantas acompañantes (ANOVA de medidas repetidas para las 10 últimas fechas: Wilks Lambda= 0.488; Rao's R= 3,355; g.l.= 10, 32; P= 0,0044) y no hubo efecto de la solución de riego (Wilks Lambda= 0.754; Rao's R= 1,045; g.l.= 10, 32; P= 0,4304). Este resultado indicaría que *A. gossypii* fue la especie más afectada por la presencia de plantas acompañantes.

Parasitismo de los pulgones

Respecto del parasitismo de pulgones, se realizó un ANOVA de un factor (tratamientos: CA, CAF, Testigo y TestigoF) de medidas repetidas con las fechas cuyos datos cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Se observaron diferencias significativas entre los tratamientos (Wilks Lambda= 0.527; Rao's R= 1,786; g.l.= 15, 102; P= 0,0466). Las plantas del tratamiento CA albergaron un mayor número de pulgones parasitados respecto del tratamiento TestigoF en la 9na. fecha (7 de julio) de acuerdo al test de Duncan ($p \leq 0,05$) (Fig 4.13).

Cuando se analizó el porcentaje de parasitismo en función de la densidad de pulgones (número de pulgones totales / hoja) a través de regresiones, se observó que todas las pendientes eran positivas, es decir, que un aumento en el número de huéspedes fue acompañado de un aumento en la proporción de parasitismo. Sin embargo, el comportamiento de los parasitoides fue diferente según se tratara de tratamientos con CA o de testigos: para un mismo número de pulgones totales por hoja: el porcentaje de

parasitismo fue mayor en los testigos (Testigo y TestigoF) que en los tratamientos con conductividad alta (CA y CAF) (Fig. 4.14). Esto se evidencia en las pendientes de las rectas de regresión (Tabla 4.2), que fueron menores en los tratamientos con conductividad alta (CA y CAF), es decir: los intervalos de confianza de Testigo y Testigo F no se superponen con los de CA y CAF. Cabe aclarar que este análisis se realizó conjuntamente para ambos pulgones, sin discriminar por especie. En definitiva, el porcentaje de parasitismo fue inferior en los tratamientos regados con la solución CA respecto a los testigos, a pesar de que el mayor número de momias se encontró en el tratamiento CA. Esto se debe a que en el tratamiento CA había un mayor número de pulgones

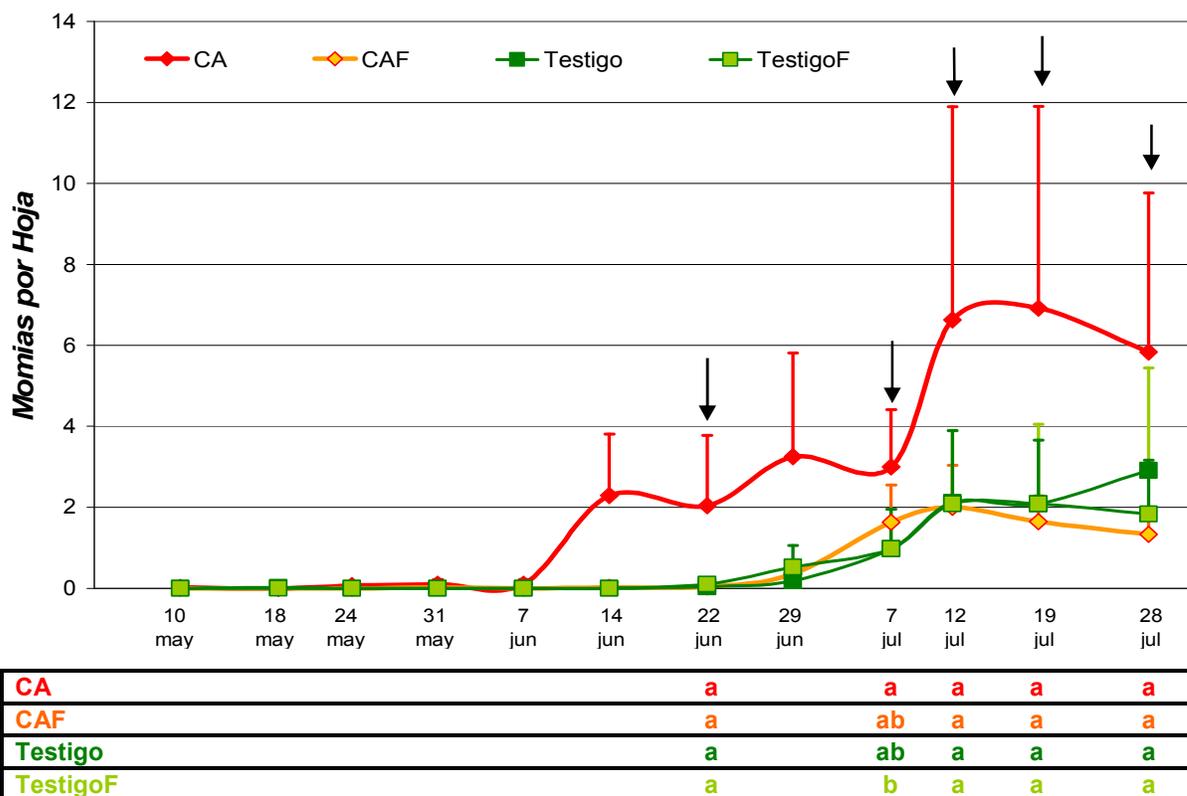


Fig. 4.13. Número medio \pm ES de momias (pulgones parasitados) por hoja. Se señala con una flecha las fechas que fueron analizadas a través de un ANOVA de medidas repetidas. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) según el test de Duncan.

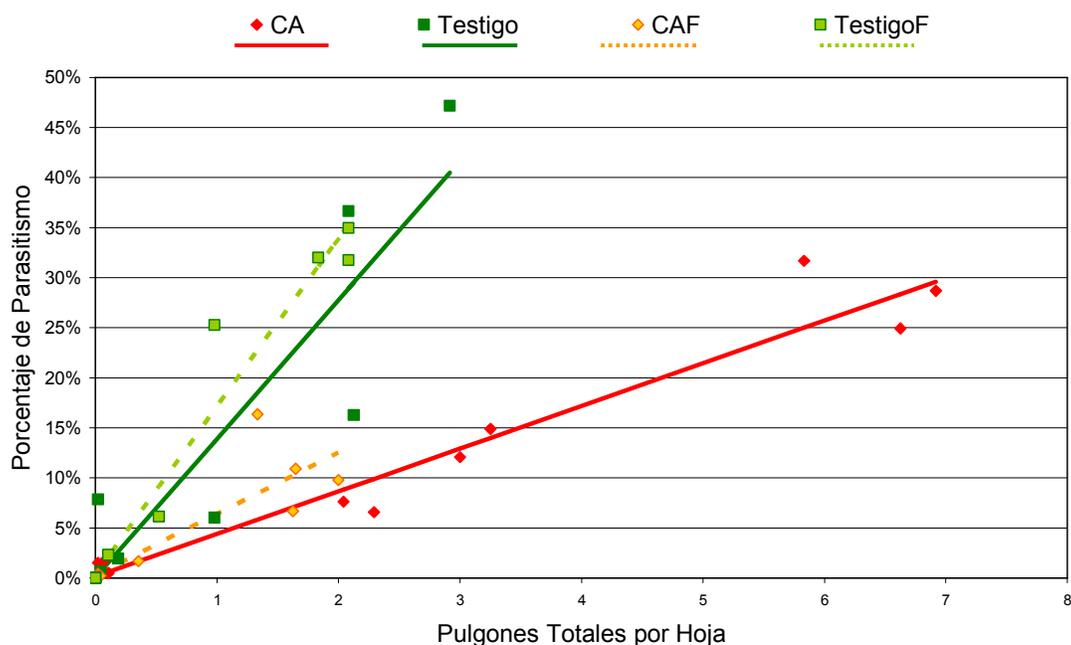


Figura 4.14: Porcentaje de pulgones parasitados en función de los pulgones totales (*M. persicae* + *A.gossypii*) por hoja por tratamiento y por fecha. Las líneas señalan las rectas de regresión de cada tratamiento.

	R ²	Ordenada al origen (a)			Coeficiente b				
		a	Inferior 95,0%	Superior 95,0%	P	b	Inferior 95,0%	Superior 95,0%	P
Testigo	0,8597	0,0007	-0,0481	0,0494	0,9762	0,1385	0,0991	0,1780	0,0000
TestigoF	0,9577	0,0041	-0,0208	0,0290	0,7213	0,1677	0,1440	0,1913	0,0000
CA	0,9503	0,0013	-0,0234	0,0260	0,9084	0,0426	0,0358	0,0495	0,0000
CAF	0,7594	0,0026	-0,0209	0,0261	0,8069	0,0612	0,0369	0,0855	0,0002

Tabla 4.2. Análisis de la regresión entre el porcentaje de parasitismo y el número de pulgones totales por hoja. El número de casos (n = 12) para cada tratamiento corresponde al total de fechas de muestreo.

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. Interacciones en las plantas de tomate

La polilla del tomate, *T. absoluta*, fue más afectada por el tratamiento de mayor conductividad sobre el tomate, que por la presencia de plantas asociadas. Esto se manifiesta en el número de folíolos con daño fresco por planta, que fue mayor en el tratamiento de conductividad alta (CA), que en el tratamiento CAF.

La hipótesis de la oviposición óptima predice que las preferencias de oviposición de los insectos fitófagos deberían correlacionarse con la calidad de la planta hospedera en términos de crecimiento y desarrollo de su descendencia (Thompson, 1988). Aunque la oviposición de *T. absoluta* no fue medida directamente, esta hipótesis permite entender por qué la abundancia de larvas fue mayor en plantas que se encontraban bajo estrés (CA) y que, por consiguiente eran más susceptibles, que en las plantas testigo. Una mayor preferencia del minador de hojas, *Liriomyza huidobrensis* para oviponer sobre tres potenciales plantas hospederas, estuvo correlacionada con su *performance* sobre las mismas (Videla *et al.*, 2006). Esta hipótesis es válida para distintas especies de plantas, pero también es útil para explicar la respuesta de un herbívoro frente a una misma planta bajo diferentes condiciones que modifiquen su calidad como alimento. Facknath y Lalljee (2005) encontraron que la oviposición y el desempeño de *Liriomyza trifolii* en plantas de papa bajo diferentes regímenes de fertilización estuvieron también correlacionados.

Al igual que en el Capítulo 3, *Pseudapanteles dignus* fue el parasitoide más importante de *T. absoluta*. Es un endoparasitoide koinobionte de larvas, que puede parasitar distintos estadios larvales. Cabe aclarar que en este trabajo de tesis se encontró por primera vez sobre *T. absoluta* en el área de estudio *Campoplex haywardi* citado en Argentina por Blanchard en 1945 con especímenes recolectados en Tucumán, Mendoza y la provincia de Buenos Aires, sobre la polilla de la papa, *Phthorimaea operculella* según Leong y Oatman (1968) y en Tucumán sobre *T. absoluta* (Colomo *et al.*, 2002).

Los porcentajes de parasitismo de *T. absoluta* no fueron diferentes entre tratamientos, es decir, las plantas asociadas no tuvieron un efecto significativo sobre el parasitismo como sí ocurrió en el Capítulo 3. Cabe destacar que en el ensayo anterior, las parcelas eran más grandes y los tratamientos con (CF) y sin flores asociadas (SF) estuvieron ubicados en distintos invernáculos. Los tratamientos con plantas acompañantes de este ensayo se asemejan más a las condiciones del tratamiento FV de los ensayos del Capítulo 3. Los parasitoides de este ensayo pueden haberse movido hacia las parcelas con plantas asociadas para obtener recursos para su alimentación, y luego haberse desplazado hacia las parcelas sin plantas asociadas en busca de larvas huéspedes de *T. absoluta*.

4.4.2. Interacciones en las plantas de pimiento

El número de pulgones sobre las plantas con alta conductividad (CA) creció rápidamente en la primera mitad del ensayo. En esa etapa se observaron las mayores diferencias entre tratamientos para pulgones totales (*A. gossypii* + *M. persicae*) y para *M. persicae*.

Si comparamos los tratamientos CA y CAF, se observa que la presencia de plantas asociadas, pudo haber causado un retraso en la aparición de los pulgones, y, por ende, haber generado diferencias significativas entre CA y CAF en la primera mitad del ensayo (Fig. 4.10). En el gráfico que muestra la abundancia de *A. gossypii* (Fig. 4.12) puede observarse un defasaje de 20 días entre las dos curvas (CA y CAF). Las plantas asociadas, por un posible efecto de interferencia química, pudieron haber retrasado el inicio del crecimiento de esta especie.

La presencia de plantas asociadas pudo actuar como un factor de interferencia para la búsqueda de la planta hospedera por parte de los pulgones, sobre todo para *A. gossypii*. Frank y Liburd (2005) encontraron que en plantas de zucchini crecidas sobre una cobertura viva de trigo sarraceno hubo menos pulgones y moscas blancas, tanto en hojas como en trampas, que en otros tratamientos, incluido suelo desnudo. Finch *et al.* (2003)

demonstraron en otro estudio sobre el rol de plantas acompañantes, que éstas interfieren en la oviposición de las moscas de la raíz, *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) y *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) sobre coliflor y cebolla respectivamente.

La ausencia de predadores pudo deberse a la época (otoño-invierno) del año en que se realizó este ensayo. Para mantener la temperatura elevada dentro del invernáculo, éste permaneció más tiempo con las ventanas laterales cerradas, lo cual redujo la posibilidad de ingreso de predadores.

El número de momias (pulgones parasitados) por hoja fue mayor en plantas CA que en los otros tratamientos (Fig. 4.13), debido a un mayor número de pulgones / hoja. Cuando se analizan los porcentajes de parasitismo, se observa que las pendientes de CA y CAF de las regresiones de la Fig. 4.14 no difieren estadísticamente e indican porcentajes de parasitismo similares para un mismo número de pulgones por hoja. Por otra parte, tampoco hubo diferencias entre los tratamientos Testigo y TestigoF. De este modo, podría inferirse que no hubo diferencias de parasitismo entre los tratamientos debido al efecto de las plantas asociadas. La posible explicación de estos resultados es similar a la planteada para el parasitismo de *T. absoluta*, es decir, el diseño espacial de este ensayo pudo haber permitido un mayor desplazamiento de los parasitoides entre zonas con y sin flores. Langhof *et al.* (2005) encontraron que el parasitoide *A. colemani* puede desplazarse al aire libre, 16 m en las primeras 24 horas de su liberación. Esa capacidad de desplazamiento le habría permitido moverse entre parcelas con y sin flores a la búsqueda de huéspedes y de recursos para alimentarse. El conocimiento sobre el desplazamiento de los parasitoides es un aspecto muy importante a la hora de definir futuras investigaciones sobre la forma más conveniente de distribuir plantas con flores asociadas en el cultivo. Se debe tener en cuenta que existe un alto costo en reemplazar parte del cultivo por plantas asociadas, por lo que éstas tendrían que ocupar la menor superficie posible que asegure la prestación de este servicio en un manejo agroecológico.

A pesar de que el número promedio de pulgones fue mayor en los tratamientos de CA y CAF (Fig. 4.13), los parasitoides parecen responder mejor a los niveles de densidad presentes en los tratamientos testigo (Fig. 4.14). A medida que aumenta el número de

pulgones también se incrementa la proporción de ataques; sin embargo, el tiempo que los parasitoides necesitan para atacar, consumir y volver a buscar otros huéspedes es fijo, y un aumento indefinido en el número de huéspedes no le permite a los parasitoides responder con más ataques. Si bien estos procesos se pueden relacionar la densodependencia, el tiempo de manipuleo y la respuesta funcional, propios de la dinámica de la interacción parasitoide – huésped en el marco de la teoría ecológica, debemos tener en cuenta que se trata en este caso de datos combinados de dos especies de pulgones. Es importante tener en cuenta que la densodependencia puede variar según la escala de análisis. Jarošík y Lapchin (2001) encontraron un efecto densodependiente directo del parasitismo de *A colemani* sobre *M persicae* a escala de planta e inverso a nivel de hoja de pimiento. El tipo de densodependencia podría estar afectado por las diferentes condiciones y factores presentes en cada experimento: el rango de abundancia del huésped, la condición de parasitismo (controlada versus natural), la especie huésped, la escala temporal, la escala espacial,, etc.

Prácticas de manejo tales como el riego excesivo, con el consiguiente aumento de la salinidad y la conductividad, pueden tener consecuencias negativas, no sólo por provocar cambios fisiológicos en las plantas que permitirían un mayor crecimiento poblacional de los pulgones, sino también por las consecuencias que este mayor crecimiento tendría sobre la efectividad del control biológico natural.

4.4.3. Consideraciones generales

Los resultados indican que el sistema pimiento-pulgones fue más sensible al efecto del tratamiento de alta conductividad (CA) que el sistema tomate-polilla del tomate. Entre las posibles causas se encuentran:

(1) Las respuestas de los insectos herbívoros a cambios en la calidad de la planta varían dentro y entre gremios, según el tipo de alimentación (Awmack y Leather, 2002; Huberty y Denno, 2004). Los áfidos son insectos picadores-suctores que se alimentan del jugo floemático. La composición de aminoácidos del floema es un factor que define la

calidad nutricional de la planta para los pulgones (Karley *et al.*, 2002; Voelckel *et al.*, 2004) y las condiciones de estrés hídrico provocan un aumento de la concentración de aminoácidos en la hoja (Hale *et al.*, 2003), en particular en el floema (Girousse *et al.*, 1996). Por lo tanto, los picadores-suctores son más sensibles a los cambios en la calidad del alimento generado por el estrés de tipo salino, que los folívoros masticadores como *T. absoluta*.

(2) La escala temporal utilizada, que para la polilla abarcó un periodo de dos generaciones, mientras que para los pulgones, con ciclos de vida más cortos, abarcó cerca de cuatro generaciones. Esto podría evidenciarse en un mayor crecimiento poblacional en los pulgones sobre plantas más susceptibles y por ende, nutricionalmente más adecuadas.

(3) Todos los estados de desarrollo de los pulgones tienen el mismo tipo de alimentación y por lo tanto el efecto del estrés sobre la calidad de la planta como alimento se manifiesta sobre el ciclo completo de estas plagas. En cambio, sobre *T. absoluta*, este efecto es solamente aparece en el periodo larval.

(4) Por su escasa movilidad, las sucesivas generaciones de pulgones permanecieron sobre la misma planta, con lo cual el efecto de los tratamientos CA se prolongó en el tiempo sobre la descendencia. Las hembras adultas de *T. absoluta*, en cambio, vuelan y se desplazan, pudieron dejar huevos en cualquier planta de tomate, independientemente del tratamiento de origen.

La discusión anterior sugiere que los pulgones podrían ser más sensibles a las modificaciones en la calidad de la planta hospedera como alimento. Esta mayor sensibilidad, se manifiesta como una mayor respuesta en el crecimiento poblacional. A partir de estos resultados sería interesante investigar la posibilidad de utilizar a los áfidos como una especie indicadora de las alteraciones fisiológicas que sufre el cultivo y que incrementen su susceptibilidad del mismo a estas plagas.

Las larvas de *T. absoluta* criadas sobre las plantas de tomate CA y CAF, tuvieron

porcentajes de parasitismo similares que aquellas alimentadas con plantas testigos con y sin flores. En pimiento, a densidades de pulgones similares, las plantas de los tratamientos testigos (Testigo y Testigo F) tuvieron un mayor porcentaje de parasitismo (Fig. 4.14), lo cual puede estar indicando una relación positiva entre la resistencia (o reducción de la susceptibilidad) del cultivo y el control biológico.

Según la hipótesis que explica el efecto cascada *bottom-up*, la susceptibilidad de la planta favorece al herbívoro y éste a su vez, resulta un alimento de mayor calidad para predadores y parasitoides (Hunter, 2003). A la inversa, una menor susceptibilidad o mayor resistencia de la planta, perjudica al herbívoro, que resulta en un alimento de menor calidad para sus enemigos naturales. Sin embargo, los resultados de esta investigación muestran tanto en tomate como en pimiento, que en las plantas testigo, sin alta conductividad o sea las más resistentes, el control biológico no se redujo. Se puede concluir entonces que ambos efectos, una menor susceptibilidad (mayor resistencia) de la planta y el control biológico pueden ser combinados con resultados al menos aditivos. Un ejemplo de compatibilidad entre resistencia de la planta y control biológico es dado por Du *et al.* (2004) quienes observaron que un cultivar de algodón con alto contenido de gossipol, tuvo un efecto de antibiosis sobre *A. gossypii*, pero a su vez, favoreció el crecimiento y desarrollo del coccinélido *Propylaea japonica* que se alimenta de estos pulgones. Estos pulgones tuvieron un contenido más alto de ácidos grasos que aquellos criados sobre el cultivar con bajo contenido en gossipol. Messina y Sorenson (2001) hallaron compatibilidad en el uso de una variedad de trigo resistente y larvas de crisopa sobre pulgones: el trigo resistente disminuyó la población de pulgones de manera tal que para una misma abundancia de predadores, se alcanzó una mayor reducción de la densidad de la plagas, que en trigos no resistentes.

En el caso de pimiento, los resultados de este capítulo siguen la misma tendencia que el ejemplo anterior: *A. colemani* pudo parasitar proporcionalmente más pulgones en las plantas Testigo (menos susceptibles que las CA), donde hubo una menor abundancia de pulgones.

En el Capítulo 2 se observó que el tratamiento CA, podría aumentar la calidad nutricional de las plantas. Las ninfas en el tratamiento CA alcanzaron más rápidamente el estado adulto que en otros tratamientos. En el testigo en cambio, donde no se evidenció un cambio en la calidad de las plantas, podría haber un desarrollo más lento de los individuos, lo cual podría conducir a un tiempo generacional más extenso; es decir: a igual supervivencia y fecundidad esto podría reflejarse en una tasa de crecimiento menor, y al cabo de un tiempo, en un menor número de individuos. La menor densidad de pulgones en el Testigo, podría relacionarse con lo anterior y el mayor parasitismo en los Testigos entonces, podría apoyar la hipótesis de “crecimiento lento – mortalidad alta”. De esta manera, se espera que aquellas prácticas de manejo que eviten aumentar la susceptibilidad del cultivo a las plagas (tratamiento Testigo), al ser responsables de un crecimiento más lento de los pulgones, permitirán que los enemigos naturales generen una mayor mortalidad de la plaga, afectando positivamente su control.

4.4.4. Conclusiones

Al combinar plantas de tomate CA con plantas asociadas con flores, el efecto de la salinidad sobre la abundancia de *T. absoluta*, fue mayor que el efecto de las plantas con flores.

Las plantas con flores no tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje de parasitismo de *T. absoluta*, debido, probablemente, a la cercanía entre las parcelas con y sin plantas asociadas.

El número de pulgones sobre las plantas de pimiento CA creció rápidamente en la primera mitad del ensayo.

Las plantas asociadas, quizás por un efecto de interferencia química, parecen haber retrasado el inicio del crecimiento de los pulgones en pimiento, especialmente de *A. gossypii*.

El número de momias / hoja fue mayor en plantas CA debido a un mayor número de pulgones / hoja presentes.

En el cultivo de pimiento se observó un mayor porcentaje de parasitismo en las parcelas testigo (sin conductividad alta), lo que evidencia que plantas sanas, que no están sometidas a un estrés salino, en presencia o no de flores asociadas, mantienen una densidad de pulgones tal que aumenta la proporción de parasitoides.

En pimiento, a densidades de pulgones similares, las plantas testigos (con y sin flores asociadas) tuvieron un mayor porcentaje de parasitismo, lo que indicaría una compatibilidad entre la resistencia del cultivo y el control biológico.

El sistema pimiento-pulgones es más sensible al efecto del tratamiento de alta conductividad (CA) que el sistema tomate-polilla del tomate.

Las prácticas de manejo que eviten aumentar la susceptibilidad del cultivo a las plagas (como son los testigos en este trabajo), al ser responsables de un crecimiento más lento de los pulgones, permitirían a los enemigos naturales producir una mayor mortalidad de las plagas.

La combinación del nivel trófico inferior (plantas testigo no sometidas a estrés + plantas con flores), con el nivel trófico superior (enemigos naturales), tuvo un efecto, por lo menos, aditivo.

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

5.1. DISCUSIÓN GENERAL

Según el enfoque original del Manejo Integrado de Plagas (MIP), los agroecosistemas deberían estar suficientemente diversificados como para favorecer el control natural, de modo tal que los plaguicidas sean usados solamente en situaciones de emergencia (Altieri *et al.*, 1997). Si bien el control biológico y la utilización de plantas hospederas resistentes, son considerados componentes claves del MIP, en la práctica, esta valoración ha sido muy poco tenida en cuenta (Thomas, 1999). La estrategia que ha prevalecido para el control de plagas en los últimos 50 años, ha sido el enfoque terapéutico, es decir el uso de agroquímicos tóxicos (Lewis *et al.*, 1997). Dentro de este contexto, el MIP se ha limitado a racionalizar el uso de plaguicidas, a través de la implementación de monitoreos (muestreos extensivos), el uso de umbrales de acción y el concepto de nivel de daño económico, y a manejar la resistencia de los insectos frente los insecticidas (Palumbo, 2001).

La Fig. 5.1 representa esquemáticamente el modelo actual de manejo de plagas (Naranjo, 2001). En la base del triángulo se encuentran las herramientas de diagnóstico y en la parte superior, las herramientas de control. Según este esquema, la racionalización en el uso de plaguicidas está dada por la detección oportuna del momento de aplicación de una medida de control, pero no contempla atacar las causas por las cuales las plagas están presentes. Si este modelo sumara además rotaciones de cultivo, se encuadraría en lo que Kogan (1998) llama "*Nivel I de integración*", o conjunto mínimo de tácticas necesarias para el Manejo Integrado de Plagas. El mayor problema del modelo planteado por Naranjo (2001) radica en que su aplicación se da en general, en agroecosistemas muy simplificados (monocultivos), donde las plantas carecen de defensas naturales y donde no se favorece la presencia espontánea de enemigos naturales. En este sentido, los cultivos hortícolas bajo invernáculo representan una situación extrema donde los factores que afectan positivamente el desarrollo

de las plagas están potenciados. Así, la abundancia de las plagas sobrepasa continuamente los niveles tolerables y se requieren entonces, permanentes intervenciones de control (Altieri *et al.*, 1997).



Fig 5.1. Componentes de un programa de MIP de acuerdo al modelo de manejo actual, según Naranjo (2001).

El modelo actual de manejo de plagas se ha caracterizado por una sustitución de insumos tóxicos y contaminantes por otros insumos de menor impacto ambiental como son los plaguicidas de síntesis selectivos, los insecticidas naturales (i.e. derivados del árbol del neem), los insecticidas microbiológicos (*Bacillus thuringiensis*), y el control biológico aumentativo por cría y liberación de enemigos naturales (Bimboni, 1994; Polack *et al.*, 2001). Sin embargo, con esta sustitución de insumos, no se cuestiona la esencia del modelo vigente del manejo de plagas.

El otro problema que es esencial en el marco de la Agroecología, es el contexto socioeconómico: la posibilidad de integrar a un mayor número de productores que no tienen los recursos y el capital necesario para acceder a estas técnicas de sustitución de insumos, muchas veces altamente costosas.

En España, principal productor de tomate bajo invernáculo de Europa, por ejemplo, el MIP se basa en el uso de enemigos naturales comerciales y de plaguicidas selectivos (Stansly *et al.*, 2004). Este país, está varios escalones por encima de la Argentina en la implementación del MIP, y en especial en cuanto al grado de adopción del control biológico (Kogan, 1998; Thomas, 1999). Por otra parte, la sustitución de insumos (químicos por biológicos) es una alternativa mucho más accesible para los productores europeos, con una agricultura subsidiada, que para los productores argentinos.

La resistencia de las plantas hospederas tiene un componente genético (Sharma *et al.*, 2000; Sarfraz *et al.*, 2005; Talekar *et al.*, 2005) y por lo tanto, puede incorporarse a un “paquete tecnológico”, a través de insumos claves como son las semillas mejoradas. El componente genético de la resistencia de los cultivos a las plagas ha sido muy estudiado, sobre todo, la relación entre las condiciones ambientales (suelo, agua, temperatura, etc.) y la susceptibilidad de las plantas (silvestres y cultivadas) a los herbívoros. Sin embargo, hay pocos trabajos que intenten vincular el aumento de resistencia o disminución de la susceptibilidad de los cultivos a las plagas, con las prácticas agrícolas comunes.

En relación a una de las hipótesis planteadas, se ha podido comprobar que hay ciertas prácticas de manejo habituales dentro de la producción hortícola en invernadero, como el riego y la fertilización, que el productor no percibe como negativas por no afectar los rendimientos, pero que sin embargo pueden modificar la susceptibilidad del cultivo a las plagas. Como consecuencia de esto, aumenta la frecuencia de aplicación de plaguicidas con el consiguiente incremento en los costos de producción. Además, esas aplicaciones comprometen en gran medida la salud de los operarios, producen una mayor mortalidad de

enemigos naturales y generan mayor contaminación en general. Si todos estos costos fueran internalizados y se les asignase un valor monetario, se reduciría el resultado de la ecuación económica de la actividad productiva. No es posible optimizar la función productiva de cada una de las prácticas de manejo si no se consideran todos los efectos colaterales (externalidades) que dichas prácticas producen. Sin este abordaje, el camino hacia una agricultura sustentable está altamente comprometido.

Los resultados de esta investigación plantean la necesidad de revisar la importancia de los diferentes componentes del MIP y de incorporar la relevancia de las prácticas de manejo de los cultivos bajo invernáculos. En estos cultivos, existe un importante grupo de variables que afectan la susceptibilidad de las plantas a las plagas (Fig. 5.2) y que podrían ser corregidas con medidas de manejo, práctica y económicamente viables (van Emden, 2002), a través del ajuste de la fertilización, de las enmiendas orgánicas y minerales, entre otras. A su vez, estas variables interactúan de manera compleja. En este trabajo se pudo apreciar cómo cambios en los niveles de nitrógeno y un aumento de la salinidad, afectó el pH. Por otra parte, el pH puede influir en la disponibilidad de nutrientes (Bandel *et al.*, 2002; Kelley y Boyhan, 2006) y por lo tanto, afectar la relación entre nutrientes. Esta complejidad requiere una profunda investigación para establecer un óptimo entre la producción y la resistencia del cultivo a las plagas y enfermedades.

Otro aspecto importante que surge de estos resultados, compatible además con la necesidad de revisar el actual enfoque del MIP, es el criterio con el cual se investigan las tecnologías de los cultivos bajo invernáculo. La forma clásica de evaluar por ejemplo, la dosis de un fertilizante, es realizar un ensayo factorial donde se comparan niveles crecientes de fertilizantes en relación a los componentes del rendimiento; en función de los rendimientos decrecientes, la dosis adecuada será aquella donde el costo marginal iguale al producto marginal (Bongiovanni, 2002). Pero si no se tienen en cuenta las consecuencias que puede tener la aplicación de esa dosis sobre las plagas y las enfermedades, el supuesto beneficio puede diluirse e incluso ser contraproducente, ya que generará un mayor costo de control. Es

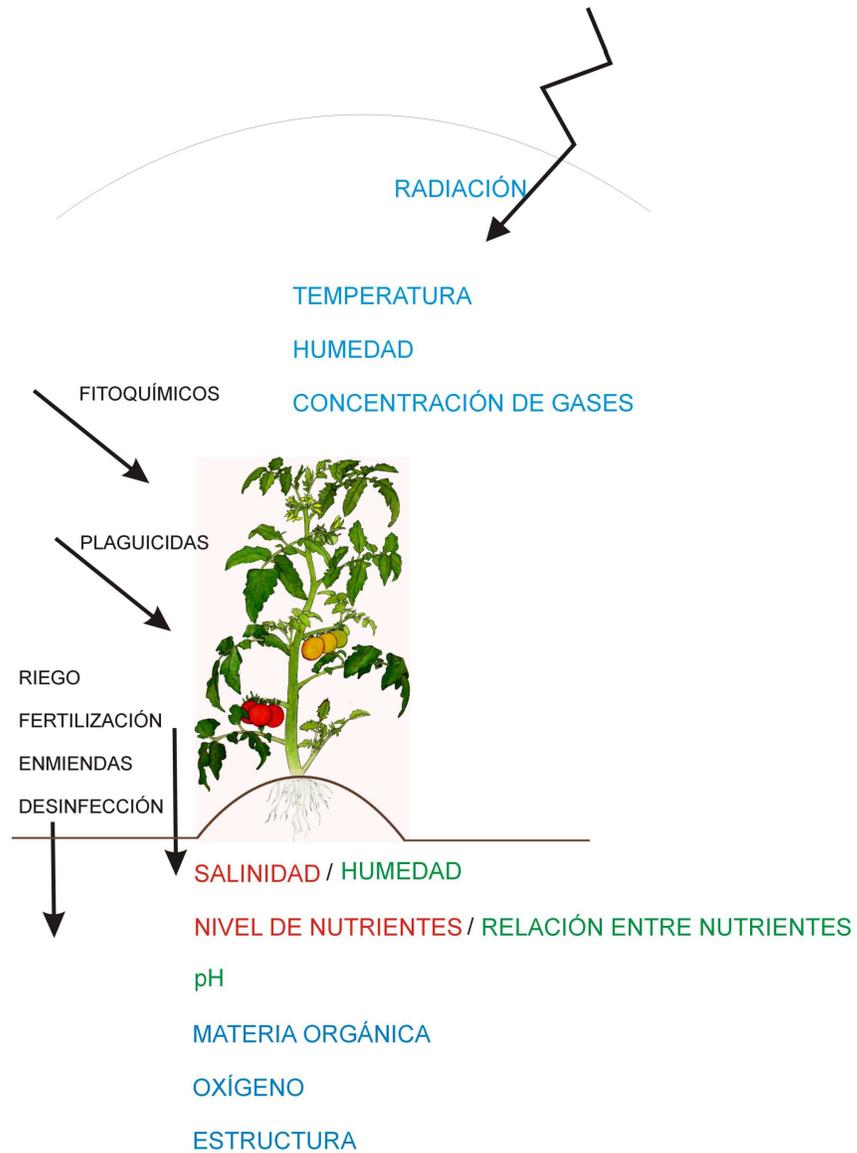


Fig 5.2: Principales factores abióticos y antrópicos (entre los que se destacan el riego y la fertilización) que influyen sobre el estado fisiológico del cultivo. Se destacan en rojo los factores que han sido directamente manipulados en esta investigación, y en verde, los que se relacionan directamente con los anteriores. Se indican en azul aquellos factores sobre los que existe una menor posibilidad de incidencia o que tienen menor velocidad de respuesta por efecto del manejo.

necesario entonces, replantear el modo de calcular los costos en la agricultura moderna, fundamentalmente detectar, evaluar e incorporar los costos ambientales y sociales. La consideración de esos costos puede modificar radicalmente la ecuación costo/beneficio original razonada desde una óptica meramente productivista o de maximización de la producción.

Los cultivos hortícolas del Cinturón Verde del Gran Buenos Aires constituyen agroecosistemas muy simplificados por su baja diversidad y complejidad estructural (Cédola *et al.*, 2001), y en los subsistemas de producción bajo invernáculo, esa simplificación es mucho más pronunciada porque es más acotada la variedad de cultivos que se realizan. Los productores subestiman el valor de las llamadas genéricamente malezas, y admiten que si les resultara gratuito, no dudarían en eliminarlas de todo el predio productivo (Vicente *et al.*, 2006). Las condiciones de producción de hortalizas bajo invernáculo son similares a la que señala Lenteren (2000) para las zonas cálidas de Europa. El control del clima en el interior del invernáculo está limitado a la apertura y cierre de las ventanas, y la ventilación permite una continua migración de los organismos, hacia adentro y hacia fuera. Estos invernáculos están sometidos a una mayor presión de plagas externas que los invernáculos aislados de los climas fríos, pero también, pueden ser colonizados por numerosos enemigos naturales que se encuentran afuera. Este intercambio con el exterior quedó en evidencia en los ensayos descritos en el Capítulo 3, donde incluso en los tratamientos sin flores asociadas (SF) se encontró parasitismo y una gran abundancia de predadores en las trampas Malaise.

La Fig. 5.3 sintetiza las interacciones tritróficas en ambos cultivos (tomate y pimiento), que a lo largo de esta investigación fueron evaluadas, observadas o inferidas. La relación trófica entre el cultivo y las plagas estuvo afectada por la susceptibilidad de las plantas generada por el tratamiento CA o dicho de otro modo, por una mayor resistencia del testigo (Capítulo 2). Una mayor diversidad vegetal, a través de la presencia de plantas asociadas, se evidenció en un aumento del parasitismo sobre *T. absoluta* hacia el final de los muestreos (Capítulo 3), y también en un efecto sobre los pulgones en pimiento, retrasando el ataque

(Capítulo 4). No hubo evidencias de efectos negativos del cultivo, de las plantas asociadas ni de las plagas hacia los enemigos naturales, ni tampoco un efecto positivo de las plantas asociadas sobre las plagas. Aunque deberá estudiarse con mayor profundidad la relación entre las plantas asociadas y potenciales plagas de los cultivos, puede decirse que, desde el punto de vista de la sanidad vegetal, el cultivo se beneficiaría con las plantas asociadas y los enemigos naturales, hecho que se relaciona con la Hipótesis 2.

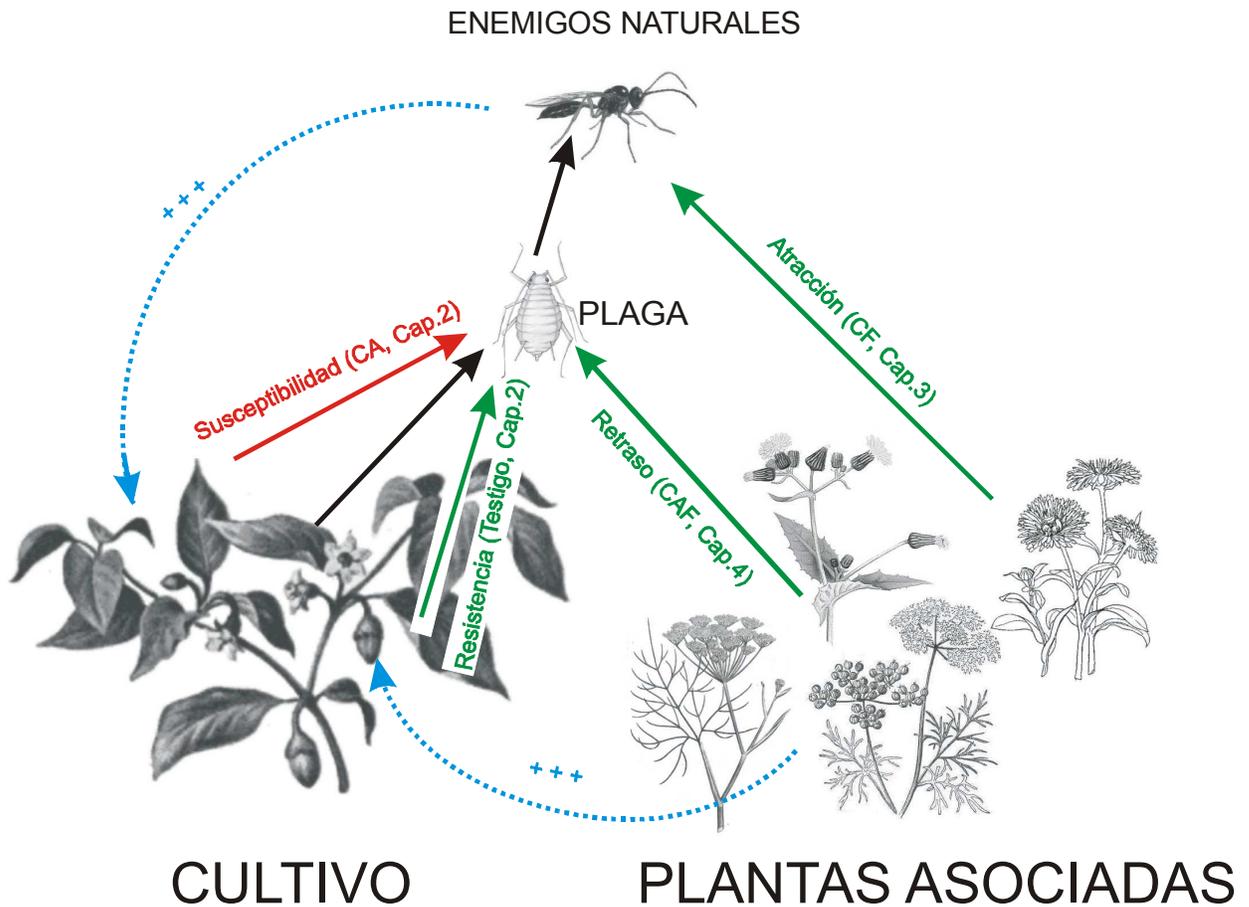


Fig 5.3: Esquema de las interacciones más destacadas en esta investigación, entre el cultivo de pimiento (válido también para tomate), las plantas asociadas, las plagas y los enemigos naturales. Las flechas negras indican relaciones tróficas. Las flechas restantes señalan hacia quien va dirigido el efecto. Entre paréntesis se señala el tratamiento y el capítulo donde se desarrolló cada interacción. En verde se destacan aquellas interacciones observadas en esta investigación con efectos positivos desde el punto de vista agronómico, y en rojo, una interacción con efecto negativo. En azul se señalan interacciones con efectos positivos para la protección del cultivo.

El control biológico por conservación tiene un interesante potencial para su futura implementación. En este sentido, las investigaciones deberían enfocarse en la manipulación del hábitat para proveer de recursos a los enemigos naturales claves identificados en esta investigación: *P. dignus* y *D. phthorimaeae* para la polilla del tomate, y *E. connexa*, *S. argentanicus* y *A. colemani* para las dos especies de pulgones.

Es importante profundizar los conocimientos sobre el hábitat que se pretende manipular para mejorar la efectividad de los enemigos naturales, concretamente: qué especies vegetales son claves para mantener o aumentar la riqueza y diversidad de parasitoides y predadores presentes. Existe un recurso poco explorado en el Cinturón Hortícola que es la diversidad vegetal dentro de las explotaciones y en las áreas naturales circundantes, poco perturbadas. Esta diversidad constituye un recurso que hace factible el control biológico por conservación en los cultivos bajo invernáculo por sostener una importante población de enemigos naturales a los que le brinda refugio, huéspedes y presas alternativas, y fuentes de alimentación. Es necesario dimensionar el valor real de este recurso y generar conciencia entre los productores y extensionistas sobre la importancia de su conservación.

Los ecólogos han debatido por años la importancia relativa de los factores que controlan a los herbívoros. Algunos afirmaban que eran los enemigos naturales quienes ejercían tal control (Hairston *et al.*, 1960) y otros (Murdoch, 1966; Crawley, 1983) asignaban ese rol a las plantas hospederas, considerando que no todas las plantas son adecuadas para un herbívoro y que existe una enorme variabilidad en el mundo vegetal.

Más recientemente, la discusión se ha instalado en el marco de las interacciones multitróficas, y se discute si son las fuerzas que operan desde arriba hacia abajo de la cadena trófica (*top-down*) o las que operan a la inversa (*bottom-up*) las que tienen mayor efecto sobre el resto de los niveles tróficos, tanto en la dinámica de las poblaciones, como en la estructura de las comunidades (Hunter y Price, 1992; Matson y Hunter, 1992). Walter y

Jones (2001), realizaron una síntesis sobre los trabajos que abordan el tema, y concluyeron en aceptar un enfoque pluralista, reconociendo la importancia de ambos tipos de fuerzas en determinar la abundancia de los insectos herbívoros.

En un trabajo pionero en esta temática, Hunter y Price (1992), plantearon como poco probable que las fuerzas *bottom-up* y *top-down* actuaran por separado en algún sistema. En función de esta idea propusieron un modelo donde cada nivel trófico afecta y es afectado por sus niveles tróficos vecinos y donde permanentemente se crean ciclos de retroalimentación. Una contribución importante en este modelo es la incorporación de la heterogeneidad, entendida como (1) diferencias entre especies dentro de un nivel trófico (cultivo y plantas asociadas y riqueza de enemigos naturales, por ejemplo) y (2) diferencias en las interacciones entre niveles tróficos, en ambientes cambiantes (por ejemplo, por condiciones de estrés que se acentúan en determinados momentos del año, verano y se atenúan en otros, invierno) .

Dentro de los agroecosistemas, el cultivo es el recurso dominante y su efecto sobre toda la cadena trófica es innegable, pero también existe una heterogeneidad en el primer nivel trófico dado por la presencia de otras plantas. Esa heterogeneidad puede influir sobre los herbívoros generando atracción, repelencia o confusión y de esta manera afectar su capacidad de colonización. Como ejemplo se puede mencionar el efecto en el atraso del ataque de pulgones que tuvieron las plantas asociadas en el Capítulo 4. Existen por otra parte, situaciones donde la dinámica de las poblaciones de herbívoros están condicionadas por el nivel trófico superior sin influencia de la heterogeneidad abiótica del primer nivel trófico. En el Capítulo 4, por ejemplo, no hubo diferencias en el porcentaje de parasitismo de *T. absoluta* entre los tratamientos con conductividad alta y los testigo, indicando que el efecto *top-down* de los enemigos naturales no tuvo relación con las alteraciones en la calidad del recurso. Sin embargo, la calidad del recurso si afectó el nivel de control de los pulgones por parte de *A. colemani* mostrando que en diferentes herbívoros los procesos *top-down* y *bottom-up* pueden actuar de manera distinta.

La Fig. 5.4., está basada en los enfoques de Naranjo (2001), Ellsworth y Martínez-Carrillo (2001) y en los resultados de esta investigación; representa la propuesta de un nuevo modelo de manejo de plagas y reafirma la necesidad de un cambio de enfoque. El modelo pone énfasis en las prácticas preventivas representadas en la base del triángulo. Estas fueron divididas en tres grupos: el primer grupo es el que se denomina “gestión de la resistencia” e involucra la tecnología y las prácticas que aumentan la antibiosis y la antixenosis del cultivo (de base genética) frente a las plagas. Pero es en este grupo donde debe incluirse el manejo de las prácticas habituales, tales como la incorporación de enmiendas (abonos orgánicos, encalado, etc.), riego y fertilización, de modo tal que no aumenten la susceptibilidad de las plantas a las plagas y no favorezcan, en consecuencia, la presencia de herbívoros. En el segundo grupo están ubicadas las medidas de saneamiento donde se incluyen todas las prácticas culturales tendientes a disminuir la colonización de las plagas (i. e. desinfección de estructuras, eliminación de rastrojos, etc.). El tercer grupo de medidas se denominó “gestión de la biodiversidad”. En este grupo están incluidas todas las prácticas de manipulación del hábitat que favorezcan la acción de enemigos naturales. Incluye también la reducción de especies vegetales con potencial efecto nocivo, por ser reservorios de plagas y virus.

Algunos productores y asesores técnicos, consideran imposible producir con niveles aceptables de rentabilidad, sin un alto grado de utilización de plaguicidas (Mitidieri *et al.*, 2003). La implementación de sistemas de manejo de plagas sobre la base de monitoreos, umbrales de intervención y plaguicidas selectivos, permitieron reducir sensiblemente el nivel y la frecuencia de aplicación de plaguicidas en cultivos de tomate y pimiento (Polack y Brambilla, 2000; Polack *et al.*, 2001; Polack *et al.*, 2003). Esta reducción cobra un importante significado si se tiene en cuenta que el costo de plaguicidas puede representar entre un 10% y 20% del costo total de producción de tomate y pimiento bajo invernáculo (Longo *et al.*, 2006). Por otro lado se debe considerar el beneficio adicional de obtener productos inocuos,

preservar la salud de los operarios y cuidar el medio ambiente en general, que conlleva la reducción del uso de plaguicidas.



Fig 5.4: Componentes de un programa MIP con énfasis en la prevención, para el desarrollo de sistemas de manejo de plagas sustentables. Basado en los esquemas propuestos por Naranjo (2001) y Ellworth (2001), y modificado de acuerdo a los resultados y discusión de esta investigación.

Se espera que al incorporar los conceptos de gestión de la resistencia y de la biodiversidad al manejo de plagas, se reduzca aún más la necesidad de uso de plaguicidas. El concepto de gestión tiene un significado más amplio que el de manejo: implica coordinar los recursos disponibles a través de la promoción de interacciones entre el entorno, las estructuras, los procesos y los productos que se desean obtener. Una de las claves de este enfoque, es poder compatibilizar ambos tipos de prácticas, combinar por ejemplo el uso de

plantas resistentes y el control biológico. En términos ecológicos, significaría encauzar fuerzas *top-down* y *bottom-up* para controlar a los herbívoros plaga.

Muchos de los grandes progresos de la Ecología como ciencia se deben a la existencia de los artrópodos plaga, y a la necesidad de entender cómo funcionan las especies que amenazan los cultivos. Las plagas han planteado grandes desafíos a partir de los cuales surgieron hipótesis y conceptos fundamentales de la teoría ecológica. La mayor motivación para estudiar las especies plaga desde una perspectiva ecológica radica en la necesidad de proteger los organismos presentes en los ecosistemas y la calidad del ambiente en general (Pereyra, 2000).

La teoría ecológica permite explicar el funcionamiento de la naturaleza. Los agroecosistemas, a pesar de su simplificación mantienen parte de la estructura y de las funciones de los sistemas naturales, por lo que la teoría también puede explicarnos los fenómenos que allí ocurren. La aparición de plagas es causada por una serie de alteraciones, generadas en su mayoría por el ser humano, que afectan directamente los patrones y procesos naturales de los individuos, las poblaciones, las comunidades, los ecosistemas y de unidades aun mayores como el paisaje. Con un mayor conocimiento de los procesos e interacciones que ocurren en el agroecosistema, los productores pueden trasladar a su favor el resultado de las prácticas agrícolas que desarrollan. En ese sentido es importante destacar el rol de los agricultores como los encargados de gestionar el agroecosistema de manera sustentable, conservando los recursos para las futuras generaciones.

Cuando la Ecología comenzó a aplicarse al manejo de plagas, bastaba con conocer la historia de vida, la fenología y algunos principios de la dinámica poblacional de la especie plaga en estudio. Ahora está claro que se necesitan conocer las interacciones multitróficas que ocurren en los agroecosistemas para comprender su funcionamiento y para poder manejarlos de manera sustentable: las interacciones planta-herbívoro dan las bases para el manejo de la resistencia de las plantas, y otro tanto ocurre con las interacciones predador-

presa y parasitoide–huésped respecto del control biológico. La transferencia de la teoría a la práctica requiere aún un ajuste considerable, pero es evidente que la teoría ecológica debe constituir la base del MIP para el desarrollo de una agricultura sustentable.

5.2. CONCLUSIONES

1. Existen ciertas prácticas en la producción hortícola posibles de ser modificadas a través del manejo que, sin provocar cambios visibles en el cultivo, alteran su susceptibilidad a las plagas.
2. La simulación de una situación común, como es la salinización de los suelos, modificó la susceptibilidad de los cultivos de tomate y pimiento a *T. absoluta* y *M. persicae* respectivamente. El aumento de la conductividad tuvo un efecto positivo en el peso pupal de *T. absoluta* en tomate y en la fecundidad de los áfidos en pimiento.
3. El aumento del nivel de nitrógeno afectó positivamente la supervivencia de larvas de la polilla del tomate y la fecundidad de los pulgones.
4. El efecto del estrés salino en los cultivos de tomate y pimiento sobre las plagas estudiadas fue más fuerte que el del aumento de la fertilización nitrogenada.
5. Hacia el final de los ensayos, en presencia de una mayor diversidad vegetal, se encontraron: una menor abundancia de *M. persicae* y de *T. absoluta*, mayores niveles de parasitismo en la polilla y en pulgones, y más predadores de *M. persicae*.
6. *Pseudapanteles dignus* fue el enemigo natural más importante de *T. absoluta* en el área de estudio.

7. *Eriopsis connexa* y *S. argentanicus* fueron los predadores más abundantes en pimiento y *A. colemani* el principal parasitoide de *M. persicae*, en el área de estudio.
8. En pimiento se encontró una mayor diversidad y una tendencia a una mayor riqueza específica de enemigos naturales en presencia de plantas con flores que en tomate.
9. Una mayor tasa de parasitismo y una mayor abundancia de predadores en cultivos asociados con plantas con flores podría favorecer el control de plagas por los enemigos naturales.
10. Al combinar plantas de tomate CA con plantas asociadas con flores, el efecto de la salinidad sobre la abundancia de *T. absoluta*, fue mayor que el efecto de las plantas con flores.
11. Las plantas con flores no tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje de parasitismo de *T. absoluta*, debido probablemente a la cercanía entre las parcelas con y sin plantas asociadas.
12. El número de pulgones sobre las plantas de pimiento CA creció rápidamente en la primera mitad del ensayo.
13. Las plantas asociadas, quizás por un efecto de interferencia química, parecen haber retrasado el inicio del crecimiento de los pulgones en pimiento, especialmente de *A. gossypii*.
14. El número de momias / hoja fue mayor en plantas CA debido a un mayor número de pulgones / hoja presentes.
15. En el cultivo de pimiento se observó un mayor porcentaje de parasitismo en las parcelas testigo (sin conductividad alta), lo que evidencia que plantas sanas que no están sometidas a un estrés salino, en presencia o no de flores asociadas, mantienen una densidad de pulgones tal que aumenta la proporción de parasitoides.

16. En pimiento, a densidades de pulgones similares, las plantas testigos (con y sin flores asociadas) tuvieron un mayor porcentaje de parasitismo, lo que indicaría una compatibilidad entre la resistencia del cultivo y el control biológico.
17. El sistema pimiento-pulgones es más sensible al efecto del tratamiento de alta conductividad (CA) que el sistema tomate-polilla del tomate.
18. Las prácticas de manejo que eviten aumentar la susceptibilidad del cultivo a las plagas (como son los testigos en este trabajo), al ser responsables de un crecimiento más lento de los pulgones, permitirían a los enemigos naturales producir una mayor mortalidad de las plagas.
19. Las prácticas habituales en los cultivos hortícolas bajo invernáculo, como el riego y la fertilización, deberían ser evaluadas no solo en función de los rendimientos, sino también en relación al estrés o vigor que provocan, y que pueden reflejarse en una mayor susceptibilidad o resistencia del cultivo a las plagas.
20. La combinación del nivel trófico inferior (plantas testigo no sometidas a estrés + plantas con flores), con el nivel trófico superior (enemigos naturales), tuvo un efecto por lo menos aditivo.

BIBLIOGRAFÍA

- Agrawal, AA 2000. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 3:329–335.
- Agrawal, AA 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomol. Exp. Appl.* 115 (1): 97–105
- Altieri, MA; Whitcomb, WH 1979. The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects. *Hort. Science* 14 (1) : 12-17
- Altieri, M. 1992. Biodiversidad, agroecología y manejo de plagas. Ed. CLADES, pp. 162.
- Altieri, MA.; Rosset, PM; Nicholls, CI 1997. Biological control and agricultural modernization: Towards resolution of some contradictions. *Agr Human Values* 14: 303–310.
- Altieri, MA. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosys. Environ.* 74: 19–31
- Altieri, MA. 2000. Multifunctional dimensions of ecologically-based agriculture in Latin America, *Int. J. Sustain. Dev. World Ecol.* 7(1): 62-75.
- Altieri, MA; Nicholls, CI 2003. Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil Tillage Res.* 72: 203-211.
- Amma, A 2000. Producción de tomate en sistema de cultivo sin suelo abierto y cerrado. INTA San Pedro http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/hor/aa_005.htm
- Araj, SA; Wratten, SD; Lister, AJ; Buckley, HL 2006. Floral nectar affects longevity of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* and its hyperparasitoid *Dendrocerus aphidum*. *N.Z. Plant Prot.* 59: 178-183
- Arancon, N.Q., Galvis, P.A., Edwards, C.A., 2005. Suppression of insect pest populations and damage to plants by vermicomposts. *Biores. Technol.* 96: 1137-1142
- Awmack, CS; Leather, SR 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 817-844.
- Baggen, LR; Gurr, GM 1998. The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biol. Control* 11: 9–17.

- Baggen, LR, Gurr, GM; Meats, A. (1999) Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Entomol. Exp. Appl.* 91: 155–161.
- Bajwa, WI; Kogan, M 2002. Compendium of IPM Definitions (CID) - What is IPM and how is it defined in the Worldwide Literature? IPPC Publication No. 998, Integrated Plant Protection Center (IPPC), Oregon State University, Corvallis, OR 97331, USA
- Balcaza, LF 1995. El pH y las plantas. *Boletín Hortícola* 7: 42-43.
- Balcaza, LF 1996. Fertirrigación en cultivos hortícolas. *Boletín Hortícola* 12: 7-10.
- Balcaza, LF 1999. Degradación de suelos de invernáculos. *Boletín Hortícola* 24: 15-22.
- Balcaza, LF 2006. Fertilización de pimiento bajo cubierta en la región platense. *Boletín Hortícola* 34: 13-18.
- Baldwin, IT; Halitschke, R; Kessler, A; Schittko, U 2001. Merging molecular and ecological approaches in plant-insect interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4: 351-358.
- Bandel, VA; James, B; Meisinger, J 2002. Basic principles of soil fertility II: Soil properties. College of Agriculture and Natural Resources, University of Maryland. Factsheet 640. <http://www.agnr.umd.edu/MCE/Publications/PDFs/FS640.pdf>
- Banks, JE; Stark, JD 2000. The interplay of agroecosystem diversity and pesticide use. *Pestic. Outlook* 11(2): 48-50.
- Barbosa P. 1998. Conservation Biological Control. San Diego, CA: Academic Press. 396 pp.
- Barbosa, P; Benrey, B 1998. Influence of Plants on Insect Parasitoids. In: Barbosa, P (ed.) *Conservation Biological Control*. Academic Press: 55-71.
- Barbosa, P; Wratten, SD 1998. Influence of plants on invertebrate predators: Implications to conservation biological control. En: *Conservation Biological Control* (ed. P Barbosa),. Academic Press, San Diego, USA: 83–100.
- Barrientos, ZR; Apablaza, HJ, Norero, SA; Estay, PP 1998. Temperatura base y constante térmica de desarrollo de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Ciencia e Investigación Agraria* 25: 133–137
- Beanland, L; Phelan, PL; Salminen, S 2003. Micronutrient interactions on soybean growth and the developmental performance of three insect herbivores. *Environ. Entomol.* 32:641–651.

Begum, M; Gurr, GM; Wratten, SD; Hedberg, PR; Nicol, HI 2006. Using selective food plants to maximize biological control of vineyard pests. *J. Appl. Ecol.* 43 (3): 547–554.

Beltrame, R; Salto, C 2000. *Ammi majus* y *Foeniculum vulgare* como hospedante de áfidos y sus enemigos naturales. *Revista Facultad Agronomía UBA* 20: 395 – 400.

Benrey, B; Denno, RF 1997. The slow growth-high mortality hypothesis: A test using the Cabbage Butterfly. *Ecology* 78: 987-999.

Benrey, B; Callejas, A ; Rios, L; Oyama,. K; Denno, RF 1998. The effects of domestication of Brassica and Phaseolus on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. *Biol. Control* 11: 130-140.

Berry, W. 2006 Symptoms of Deficiency In Essential Minerals. Topic 5.1. Plant Physiology, Fourth Edition by Lincoln Taiz and Eduardo Zeiger. <http://4e.plantphys.net/article.php?ch=5&id=289>

Bethke, J.A., Redak, RA; Schuch, UK 1998. Melon aphid performance on chrysanthemum as mediated by cultivar, and differential levels of fertilization and irrigation. *Entomol. Exp. Appl.* 88: 41-47.

Bianchi, FJJA; Van der Werf, W 2004. Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecol. Modell.* 171: 177-193.

Bimboni, HG 1994. Control de la “polilla del tomate”: *Scrobipalpus absoluta* en cultivo protegido (Ensayos I, II y III). *Rivista de Agricultura Subtropicale e Tropicale.* 88(3): 569 – 582.

BICONET 2006. The history of integrated pest management (IPM). <http://www.biconet.com/reference/IPMhistory.html>

Bjorkman, C., 2000 Interactive effects of host resistance and drought stress on the performance of a gall-making aphid living on Norway spruce, *Oecologia* 123: 223–231.

Black, CA 1965 .Chemical and Microbiological Properties. Ed. Methods of Soil Analysis Part 2 :. Agronomy N° 9. Amer. Soc. Agron. Madison, Wisconsin, USA.

Black, HIJ; Hornung, M; Bruneau, PMC; Gordon, JE; Hopkins, JJ; Weighell, AJ; Williams, DLI 2003. Soil Biodiversity Indicators for Agricultural Land: Nature Conservation Perspectives. OECD Expert Meeting on Soil Erosion and Soil Biodiversity Indicators. [http://webdomino1.oecd.org/comnet/agr/soil_ero_bio.nsf/viewHtml/index/\\$FILE/BlacketA111 June.PDF](http://webdomino1.oecd.org/comnet/agr/soil_ero_bio.nsf/viewHtml/index/$FILE/BlacketA111 June.PDF).

Blackman, RL; Eastop, VF 1984. Aphids on the World's Crops: An Identification and Information Guide. John Wiley and Sons: Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore. 466 pp.

Bongiovanni, R 2002. A Spatial Econometric Approach to the Economics of Site-Specific Nitrogen Management in Corn Production. Ph.D. Thesis, Agricultural Economics, Purdue Univ. 306 pp. Disponible en: <http://www.agriculturadeprecision.org/articulos/analecon.htm>

Bonsall, M.B; Eber, S 2001. The role of age-structure on the dynamics and persistence of insect herbivore-parasitoid interactions. *Oikos* 93: 59-58.

Borlaug, 1970. The Green Revolution, Peace, and Humanity. Conferencia en la entrega del Premio Nobel, 11 de diciembre de 1970.
http://nobelprize.org/nobel_prizes/peace/laureates/1970/borlaug-lecture.html

Botto, E; Ceriani, S; López, S; Saini, E.; Cedola, C; Segade, G; Viscarret, M 2000. Control biológico de plagas hortícolas en ambientes protegidos. La experiencia argentina hasta el presente. *R.I.A. INTA* 29: 83-98.

Boudsocq, M; Laurière, C 2005. Osmotic signaling in plants: multiple pathways mediated by emerging kinase families. *Plant Physiol.* 138 (3):1185-94

Brambilla, RJ; Polack, LA 2000. Utilización de mano de obra en el cultivo de tomate bajo invernáculo: determinación de periodos críticos y su implicancia en el manejo de plagas. ISBN: 987-98262-0-5. En XXIII Congreso Argentino de Horticultura. ASAHo. Mendoza, septiembre de 2000. N° 124. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/prv/ap_008re.htm

Bugg, RL; Pickett, CH 1998. Habitat management to enhance biological control: a concept and its applications. Pp. 1-23 en: Pickett, C. H. y R. L. Bugg [Eds.], Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests. University of California Press, Berkeley, CA.

Busch, J W; Phelan, PL. 1999. Mixture models of soybean growth and herbivore performance in response to nitrogen-sulfur-phosphorous nutrient interactions. *Ecol. Entomol.* 24:132-145.

Caceres, S 2000. La polilla del tomate: manejo químico-cultural. Estación Experimental Agropecuaria Bella Vista. Hoja de divulgación N° 15. 5pp.

Calvo, J; Belda, JE 2004 Control de *Aphis Gossypii* y *Myzus Persicae* mediante el empleo de plantas reservorio y *Aphidius colemani* en pimiento. *Agrícola Vergel*, 274: 512-521.

Campos, WG; Pereira, DBS; Schoederer, JH 2000. Comparison of the Efficiency of Flight-Interception Trap Models for Sampling Hymenoptera and Other Insects

An. Soc. Entomol. Brasil 29(3): 381-389.

Capinera, JL 2005a. Green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Insecta: Hemiptera:Aphididae).http://creatures.ifas.ufl.edu/veg/aphid/green_peach_aphid.htm

Capinera, JL 2005b. Melon aphid or cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover (Insecta: Hemiptera: Aphididae) http://creatures.ifas.ufl.edu/veg/aphid/melon_aphid.htm

Cardinale, B J; 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. *Ecol. Lett.* 6: 857-865.

Carpio, C; Ramírez, O; Armstrong, S 2001. Economics of the cotton boll weevil control In the Texas high plains. Reimpreso de *Proceedings of the Beltwide Cotton Conference*, National Cotton Council, Memphis TN, 1:256-262

Carson, R 1962. *Silent Spring*, 158-161, Houghton Mifflin New York, 355pp.

Ceballos, G 1941. Las tribus de los himenópteros de España. Instituto Español de Entomología, Madrid, 423 pp.

Cédola, C 2001. Estudio de la interacción entre tres niveles tróficos: "Efecto de los tricomas glandulares de *Lycopersicon esculentum* Miller en la interacción establecida entre arañuelas tetraníquidas y ácaros fitoseidos. Boletín electrónico de la Sociedad Entomológica Argentina 17: 21-23 www.sea.gov.ar/boletín/

Cedola, CV ; Sanchez, NE ; Liljestrom, GG 2001. Effect of tomato leaf hairiness on functional and numerical response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Exp. Appl. Acarol.* 25(10-11):819-31.

Chapman, HD; Pratt, PF 1979. *Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas*. Ed. Trillas, México, 195 pp.

Chau, A; Heinz, K M; Davies, F T Jr. 2005. Influences of fertilization on *Aphis gossypii* and insecticide usage. *J. Appl. Entomol.* 129: 89–97.

Clancy, KM; Price, PW 1987. Rapid Herbivore Growth Enhances Enemy Attack: Sublethal Plant Defenses Remain a Paradox. *Ecology*, 68(3): 733-737.

Coelho, MCF; França, FH 1987. Biología e quetotaxia da larva e descrição da pupa e adulto da traça do tomateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 22: 129- 135.

Coll, M; Guershon, M 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Ann. Rev. Entomol.* 47: 267-297.

Colley, MR; Luna, JM 2000. Relative attractiveness of potential beneficial insectary plants to aphidophagous hoverflies (Diptera; Syrphidae). *Environ. Entomol.* 29: 1054–1059.

Colomo, M.V; Berta, DC, Chocobar, MJ 2002. El complejo de himenópteros parasitoides que atacan a la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) en la Argentina. *Acta Zoológica Lilloana.* 46 (1):81-92.

Corbet, SA ; Bee, J ; Dasmahapatra, K *et al.* 2001. Native or exotic? Double or single? Evaluating plants for pollinator-friendly gardens. *Ann. Bot.* 87: 219–232.

Cornelissen, T; Stiling, P 2006. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis *Ecol. Entomol.* 31(1):32–40.

Cortesero, AM ; Stapel, JO ; Lewis, WJ 2000. Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biol. Control.* 17 : 35-49

Crawley, MJ. 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Studies in Ecology, vo. 10, Univ. California Press, Berkeley, Los angeles, 437 pp

Dale, D 1988. Plant-mediated effects of soil mineral stresses on insects. E. A. Heinrichs. Plant-stress-insect interactions. .J. Wiley & Son New York: 35-110.

Davis, J A; Radcliffe, EB; Ragsdale, DW 2006. Modeling effects of high and fluctuating temperatures on green peach aphid, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 35(6): 1461-1468

de Bruyn, L; Scheirs, J; Verhagen, R 2002. Nutrient stress, host plant quality, and herbivore performance of a leaf-mining fly on grass, *Oecologia* 130 : 594–599.

DeBach, P 1964. The scope of biological control. In: DeBach, P. ed. Biological control of insect pests and weeds. New York: Reinhold: 3-20.

Dent, DR 1995. Principles of integrated pest management, En: D. Dent (ed.) Integrated Pest Management. Chapman & Hall, London, 356 pp.

Douglas, A. E. 2006. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *J. Exp. Bot.* 57:747-754.

- Dreyer, DL, Jones, KC 1981. Feeding deterency of flavonoids and related phenolics towards *Schizaphis graminum* and *Myzus persicae*: aphid feeding deterrents in wheat. *Phytochemistry* 20: 2489-2493.
- Dreyer DL; Campbell, BC 1987. Chemical basis of host-plant resistance to aphids. *Plant Cell Environ.* 10:353–361.
- Du, L; Ge F; Zhu, S; Parajulee, MN. 2004. Effect of Cotton Cultivar on Development and Reproduction of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) and Its Predator *Propylaea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Econ. Entomol.* 97(4):1278–1283.
- Duelli, P; Obrist; MK; Schmatz, DR 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agric. Ecosys. Environ.* 74:33-64.
- Ecole, CC; M. C. Picanço, MC; Guedes, RN; Brommonschenkel, SH 2001. Effect of cropping season and possible compounds involved in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum* to *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lep., Gelechiidae). *J. Appl. Ent.* 125:193-200.
- Eliason, EA; Potter, DA. 2000. Budburst phenology, plant vigor, and host genotype effects on the leaf-galling generation of *Callirhytis cornigera* (Hymenoptera: Cynipidae) on pin oak. *Environ. Entomol.* 29: 1199-1207.
- Ellsworth, PC; Martinez-Carrillo, JL 2001. IPM for *Bemisia tabaci*: a case study from North America. En SE. Naranjo and PC Ellsworth eds. Special Issue: Challenges and Opportunities for Pest Management in *Bemisia tabaci* in the New Century. *Crop. Prot.* 20(9): 853-869.
- EPPO, European and Mediterranean Plant Protection Organization 2006. *Tuta absoluta*. Data sheets on quarantine pests.
www.eppo.org/QUARANTINE/insects/Tuta_absoluta/DSGNORAB.pdf
- Estay, P 2000. Polilla del Tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick). *Hoja Informativa* 9. INIA La Platina, 4pp.
- Facknath, S; Lalljee, B 2005. Effect of soil-applied complex fertiliser on an insect-host plant relationship: *Liriomyza trifolii* on *Solanum tuberosum*. *Entomol. Exp. Appl.* 115 (1): 67–77.
- Faria, ML; Fernandes, GW 2001. Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore *Ecol. Entomology*, 26(1): 37-45.
- Farid, A; Johnson, JB Shafii, B; Quisenberry, SS 1998. Tritrophic studies of Russian wheat aphid, a parasitoid, and resistant and susceptible wheat over three parasitoid generations. *Biol. Control* 12: 1-6.

FAO 1967. Report of the first session of the FAO Panel of Experts on Integrated Pest Control. Roma (Italia), Sept. 18-22, 19 pp.

FAO 2000. Global Network on Integrated Soil Management for Sustainable Use of Salt-affected Soils. <http://www.fao.org/AG/AGL/agll/spush/intro.htm>

Fenemore, PG 1977. Oviposition of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zell. (Lepidoptera: Gelechiidae) fecundity in relation to mated state, age, and pupal weight. *N. Zealand J. Zool.* 4:187–191.

Fernández Lozano, J; Nakama, M 2006. Boletín Electrónico de Tomate N°1. Corporación del Mercado Central de Buenos Aires, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 10pp. <http://www.mercadocentral.com.ar/site2006/publicaciones/pdf/boletin01.pdf>

Finch, S; Collier, RH 2000. Host-plant selection by insects – a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomol. Exp. App.* 96: 91-102.

Finch, S; Billiald, H; Collier, R.H. (2003). Companion planting - do aromatic plants disrupt host-plant finding by the cabbage root fly and the onion fly more effectively than non-aromatic plants? *Entomol. Exp. App.* 109: 183-195.

Foley, J. A. *et al.*, 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.

Francescangeli, N 1995. Manejo del clima del invernadero para cultivo de tomate. 5tas Jornadas sobre Cultivos Protegidos, Carpeta. La Plata, 23 y 24 de noviembre.

Francescangeli, N 1998. La humedad del aire del invernadero. EEA San Pedro, INTA. http://www.inta.gov.ar/Sanpedro/info/doc/hor/nf_002.htm

Frank, DL; Liburd, OE . 2005. Effects of living and synthetic mulch on the population dynamics of whiteflies and aphids, their associated natural enemies and insect-transmitted plant diseases in zucchini. *Environ Entomol.* 34: 857-865.

Frary, A; Doğanlar, S 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turk. J. Agric. For.* 27:59-69.

Fuchsberg, JR; Yong, TH; Losey, JE; Carter, ME; Hoffmann, MP 2007. Evaluation of corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis*; Homoptera: Aphididae) honeydew as a food source for the egg parasitoid *Trichogramma ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) *Biol. Control* 40: 230–236

Fuller, SJ; Chavigny, P; Lapchin, L; Vanlerberghe-Masutti, F 1999. Variation in clonal diversity in glasshouse infestations of the aphid, *Aphis gossypii* Glover in southern France. *Mol. Ecol.* 8 (11): 1867–1877.

García MF; Espul JC 1982. Bioecología de la polilla del tomate (*Scrobipalpula absoluta*) en Mendoza, República Argentina. *R.I.A. INTA* 17:135–146.

García, M; Mierez, L 2006. Inicio, expansión y características de la tecnología del invernáculo en el Cinturón Hortícola Platense. *Boletín Hortícola* 34: 4-10.

Gerowitt, B., Isselstein, J; Marggraf, R 2003. Rewards for ecological goods - requirements and perspectives for agricultural land use. *Agric. Ecosys. Environ.* 98: 541-547.

Giles, KL; Berberet, RC; Zarrabi, AA; Dillwith; JW 2002. Influence of Alfalfa Cultivar on Suitability of *Acyrtosiphon kondoi* Shinji for the Survival and Development of *Hippodamia convergens* Guerin-Meneville and *Coccinella septempunctata* L. *J. Econ. Entomol.* 95: 552-557.

Girousse, C; Bournoville, R; Bonnemain, JL 1996. Water deficit-induced changes in concentration in proline and some other amino acids in the phloem sap of alfalfa. *Plant Physiol* 111: 109–113.

Gliessman, SR 1998. Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture. Ann Arbor: Sleeping Bear Press: 200-250.

Gomide, EVA; Vilela, EF; Picanco, M 2001. Comparação de procedimentos de amostragem de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) em tomateiro estaqueado. *Neotrop. Entomol.* 30(4): 697-705.

Gonçalves-Alvim, SJ ; Santos, MCFV ; Fernandes, GW 2001. Pattern of leaf gall abundance on *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) along a pore water salinity gradient.. *Biotropica* 33:69-77.

González de Molina Navarro, M 1992. Agroecología: Bases Teóricas para una Historia Agraria Alternativa. *Agroecología Y Desarrollo Revista de CLADES Numero Especial 4 Diciembre 1992*. <http://www.clades.org/r4-3.htm>

Goranson, CE; Ho, CK; Pennings, SC 2004. Environmental gradients and herbivore feeding preferences in coastal salt marshes. *Oecologia.* 140: 591-600.

Grattan, SR; Grieve, CM 1999. Salinity – mineral nutrient relations in horticultural crops. *Scientia Horticulturae* 78: 127– 157.

Hagen, KS; Dadd, RH; Reese, J 1984. The food of insects. *En*: Huffaker; CB; Rabb, RL (eds.), *Ecological Entomology*. John Wiley & Sons, New York.: 79-112

Hagen, KS.1986. Ecosistema análisis: plant cultivars (HPR), entomophagous species and food supplements (pp: 151-197). *En*: Boethel, DJ y RD Eikenbary (eds.). *Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects*. pp. 224.

Hale, B. K; Bale, JS; Pritchard, J; Masters, GJ; Brown, VK 2003. Effects of host plant drought stress on the performance of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.): a mechanistic analysis. *Ecol. Entomol* 28: 666–677.

Hamilton, JG; Zangerl, AR; DeLucia, EH; Berenbaum, MR 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall . *Ecol. Lett.* 4 (1): 86–95.

Hairston NG; FE Smith y LB Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.

Hanafi, A; Radcliffe, EB; Ragsdale, DW 1989. Spread and control of potato leafroll virus in Minnesota. *J. Econ. Entomol* . 82(4): 1201-1206.

Hardin, MR; Benrey, B; Coll, M; Lamp, WO; Roderick, GK.; Barbosa, P 1995. Arthropod pest resurgence an overview of potential mechanisms. *Crop. Prot.* 14:3–18.

Havill, NP; Raffa, KF 2000. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions *Ecol. Entomol.* 25(2): 171–179.

Hecht, S 1999. La evolución del pensamiento agroecológico. *En*: Agroecología. Bases Científicas, Para Una Agricultura Sustentable, Altieri (ed.) pp.15-30. Nordan-Comunidad, Uruguay.

Heil, M 2000. Different strategies for studying ecological aspects of systemic acquired resistance (SAR). *J. Ecol.* 88 (4): 707–708.

Herrera, GE 1989 Análisis químico de suelos y de aguas. Primer Curso para Auxiliares de Laboratorio. Instituto de Evaluación de Tierras. C.I.R.N – INTA . Castelar.

Herms, DA 2002. Effects of Fertilization on Insect Resistance of Woody Ornamental Plants: Reassessing an Entrenched Paradigm. *Environ. Entomol.* 31 (6): 923–933.

Hickman, JM; Wratten, SD. 1996. Use of *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) as a pollen source to enhance hoverfly (Diptera: Syrphidae) populations in cereal fields. *J. Econ. Entomol.* 89: 832–840.

Hochmuth, GJ 2001. Fertilizer Management for Greenhouse Vegetables. Department of Horticultural Sciences. University of Florida. Factsheet HS787. <http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/CV/CV26500.pdf>

Hochmuth, GJ; Hochmuth, RC 2003. Keys to Successful Tomato and Cucumber Production in. Perlite Media. Department of Horticultural Sciences. University of Florida. Factsheet HS927. <http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/HS/HS16900.pdf>

Hoffmann, MP; Frodsham, AC 1993. Natural enemies of vegetable insect pests. A Cornell Cooperative Extension Publication, Ithaca, NY.

Hogervorst, PAM; Wäckers, FL; Romeis, J 2007. Effects of honeydew sugar composition on the longevity of *Aphidius ervi*. *Entomol. Exp. App.* 122 (3), 223–232.

Holtzer, TO; Archer, TL; Norman, JM 1988. Host plant suitability in relation to water stress. In *Plant Stress - Insect Interactions*, E.A. Heinrichs, Ed., Wiley Interscience, New York: 111-137.

Horn, DJ 1988. *Ecological Approach to pest management*. Elsevier Applied Science Publishers. pp. 285

Huberty, AF; Denno, RF 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85:1383–1398

Huberty, AF; Denno, RF 2005. Nutrient limitation and its consequences for performance and the homeostatic regulation of macronutrient composition in two phytophagous insects with divergent life-history strategies. Dissertation, Advisors: Denno, RF. Digital Repository at the University of Maryland University of Maryland (College Park, Md.) <http://hdl.handle.net/1903/2184>

Huberty, AF; Denno, RF 2006. Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two planthoppers with divergent life-history strategies. *Oecologia* 149:444–455.

Hughes, JB; Daily, GC; Ehrlich, PR 2000. Conservation of Insect Diversity: a Habitat Approach. *Conserv. Biol.* 14(6): 1788–1797.

Hull-Sanders, HM; Eubanks, MD. Plant defense theory provides insight into interactions involving inbred plants and insect herbivores. *Ecology* 86(4): 897–904.

Hunter, MD; Price, PW 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724 - 732.

Hunter, MD 2003. Effects of plant quality on the population ecology of parasitoids. *Agric. Forest Entomol.* 5(1): 1–8.

Hutcheson J; Jones D 1999. Spatial variability of insect communities in a homogenous system: Measuring biodiversity using Malaise trapped beetles in a *Pinus radiata* plantation in New Zealand. *Forest. Ecol. Manag.* 118(1): 93-105.

Inbar M; Doostdar, H; Mayer, RT 2001. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos* 94: 228–235.

INDEC (Instituto Nacional de Estadística y Censos), 2002. Censo Nacional Agropecuario. http://www.indec.mecon.gov.ar/agropecuario/cna_principal.asp

Jacob, HS; Evans, EW 2001. Influence of food deprivation on foraging decisions of the parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 605–611.

Jansson; J; Ekbohm, B 2002. The effect of different plant nutrient regimes on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* growing on petunia. *Entomol. Exp. App.* 104 (1), 109–116.

Jansson, J 2003. The influence of plant fertilisation regime on plant-aphid-parasitoid interactions. Doctoral diss. Dept. of Entomology, SLU. Acta Universitatis agriculturae Sueciae. Agraria vol. 415. <http://diss-epsilon.slu.se/archive/00000358/01/JJ0.pdf>

Jarošik, V; Lapchin, L. 2001 An experimental investigation of patterns of parasitism at three spatial scales in an aphid-parasitoid system (Hymenoptera: Aphidiidae). *Eur. J. Entomol.* 98: 295–299.

Jauset, AM; Sarasua, MJ; Avilla, J; Albajes, R 2000. Effect of nitrogen fertilization level applied to tomato on the greenhouse whitefly. *Crop Protect.* 19:255–261.

Jenser, G; Balász, K; Erdélyi, Cs; Haltrich, A.; Kozár, F; Markó, V; Rácz, V; Samu, R 1999. Changes in arthropod population composition in IPM apple orchards under continental climatic conditions in Hungary. *Agric. Ecol. Environ.* 73:141–154.

Jervis, MA; Kidd, NAC 1996. Insect Natural Enemies: Practical Approaches to Their Study and Evaluation. Chapman & Hall, London: 375-394.

Joern, A; Behmer, ST 1998. Impact of diet quality on demographic attributes in adult grasshoppers and the nitrogen limitation hypothesis. *Ecol. Entomol.* 23:174-184.

Joern, A; Mole S. The plant stress hypothesis and variable responses by blue grama grass (*Bouteloua gracilis*) to water, mineral nitrogen, and insect herbivory. *J. Chem. Ecol.* (9):2069-2090.

- Kaneshiro, LN; Johnson, MW 1996. Tritrophic Effects of Leaf Nitrogen on *Liriomyza trifolii* (Burgess) and an Associated Parasitoid *Chrysocharis oscinidis* (Ashmead) on Bean. *Biol. Control* 6(2):186-192.
- Karem, J; Woods, SA; Drummond, F; Stubbs, C 2006. Sampling native wasps along both vertical and horizontal gradients in the maine lowbush blueberry landscape. *Environ. Entomol.* 35(4) 1083–1093.
- Karimzadeh, J; Bonsall, MB; Wright, DJ 2004. Bottom-up and top-down effects in a tritrophic system: the population dynamics of *Plutella xylostella* (L.)-*Cotesia plutellae* (Kurdjumov) on different host plants. *Ecol. Entomol.* 29 (3): 285–293.
- Karley, AJ; Douglas, AE; Parker, WE 2002. Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. *J. Exp. Biol.* 205: 3009–3018.
- Katerji, N; van Hoorn, JW; Hamdy, A; Mastorilli, M 1998. Response of tomatoes, a crop of indeterminate growth, to soil salinity. *Agric. Water Manage.* 38: 59–68.
- Kavallieratos, NG; Athanassiou, CG; Tomanović, Z; Sciarretta, A; Trematerra, P; Žikić, V 2005. Seasonal occurrence, distribution and sampling indices for *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphidoidea) and its parasitoids (Hymenoptera: Braconidae:Aphidiinae) on tobacco. *Eur. J. Entomol.* 102: 459–468.
- Kean, J; Wratten, S; Tylanakis, J; Barlow, N 2003. The population consequences of natural enemy enhancement, and implications for conservation biological control. *Ecol. Lett.* 6: 604–612.
- Kelley, WT; Boyhan, G 2006. Commercial Tomato Production Handbook. Bulletin 1312/July, 2006. University of Georgia and Ft. Valley State University. <http://pubs.caes.uga.edu/caespubs/pubcd/B1312.htm>
- Kitching, RL; Bickel, D; Creagh, AC; Hurley, K; Symonds, C 2004. The biodiversity of diptera in old-world rainforest surveys: a comparative analysis. *J. Biogeogr.* 31: 1185–1200.
- Kogan, M; Ortman, EE 1978. Antixenosis—a new term proposed to replace Painter's 'nonpreference' modality of resistance. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 24:175–176.
- Kogan, M ed. 1986 Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice. New York: Wiley. 362 pp.
- Kogan, M 1998. Integrated Pest Management: Historical Perspectives and Contemporary Developments. *Ann. Rev. Entomol.* 43: 243-270.

Koricheva, J; Larsson, S; Haukioja, E 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta analysis. *Ann. Rev. Entomol.* 43:195-216.

Koricheva, J 2002. The carbon-nutrient balance hypothesis is dead; long live the carbon-nutrient balance hypothesis? *Oikos* 98: 537-539.

Körner, C 2003. Limitation and stress – always or never? *J. Veg. Sci.* 14:141–143.

Lam, HM; Coschigano, KT; Oliveira, IC; Melo-Oliveira, R; Coruzzi, GM 1996. The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47:569-593.

Landis, D; Menalled, F 1998. Ecological considerations in the conservation of effective parasitoid communities in agricultural systems. *En Conservation Biological Control*, P. Barbosa ed., Academic Press. San Diego, CA. : 101-121.

Landis D. A., S. D. Wratten, G. M. Gurr. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45:175–201.

Landis, DA; Menalled, FD; Costamagna, AC; Wilkinson, TK 2005. Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Science* 53(6): 902–908.

Langelotto, GA; Denno, RF 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1–10.

Langhof, M; Meyhöfer, R; Poehling, HM; Gathmann, A 2005. Measuring the field dispersal of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae). *Agric. Ecosys. Environ.* 107:137–143.

Lara, FM; Corbo, A; Figueira, LK *et al.* Potato genotypes resistance to the green peach aphid *Myzus persicae*. *Hortic. Bras.* 22(4): 775-779.

Larraín, P. 1986. Eficacia de insecticidas y frecuencia de aplicación basada en niveles poblacionales críticos de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick), en tomates. *Agric. Técn.* 46: 329-333.

Lavandero, B; Wratten, SD; Didham, RK 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: a double-edged sword? *Basic Appl. Ecol.* 7: 236-243.

Lee, JC; Heimpel, GE; Leibe, GL 2004. Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomol. Exp. App.* 111: 189–199.

Leimu, R; Koricheva, J 2006. A meta-analysis of trade-offs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112: 1-9.

Lerdau, M; Coley, PD 2002. Benefits of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oikos* 98: 533–535.

Leong, JKL; Oatman, ER 1968. The biology of *Campoplex haywardi* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a primary parasite of the potato tuberworm. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 61: 26-36.

Levitt, J. 1972. Responses of plants to environmental stress. Academic Press, 489-524.

Lewis, WJ; van Lenteren, JC; Phatak, SC; Tumlinson, JH 1997. A total system approach to sustainable pest management. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94:12243–12248.

Lewis, WJ; Stapel, JO; Cortesero, AM; Takasu, K 1998. Understanding how parasitoids balance food and host needs importance to biological control. *Biol. Control.* 11:175–183.

Lichtenthaler, HK 1998. The stress concept in plants: an introduction. *Ann N Y Acad Sci.* 30(851):187-198.

Lockeretz, W 1991. Multidisciplinary research and sustainable agriculture. *Biol. Agric. Hortic.* 8: 101-122.

Logarzo, G; Williams III, L; Carpintero, DL 2005. Plant bugs (Heteroptera: Miridae) Associated with Roadside Habitats in Argentina and Paraguay: Host Plant, Temporal, and Geographic Range Effects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 98(5): 694-702.

Longo, A; Ferratto, J; Scaglia, E 2006 .La Gestión De La Empresa Frutihortícola. En El Sector Frutihortícola Regional, Aspectos que Contribuyen a su Desarrollo
Publicación de la Secretaría de Extensión de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR.
ed. Ing. Agr. Jorge Ferratto. :17-44.

Louda, SM; Collinge, SK 1992. Plant resistance to insect herbivores: A field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73:153-169.

Luckman, WH; Metcalf, RL 1975. The pest management, En: Metcalf, RL; Luckman, WH (eds.), Introduction to insect pest management. New York, Willey & Sons: 3 - 35.

Luna, MG; Sánchez, NE; PC Pereyra (en prensa). Parasitism of *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae) by *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera, Braconidae) under Laboratory Conditions. *Environ. Entomol.*

MAA (Ministerio de Asuntos Agrarios). 2006. Censo Hortifloricola de la provincia de Buenos Aires 2005. La Plata : SAGPyA-Consejo Federal de Inversiones. 115 pp.

Maingay, HM; Bugg RL; Carlson, RW; Davidson, NA 1991. Predatory and parasitic wasps (Hymenoptera) feeding at flowers of sweet fennel (*Foeniculum vulgare* Miller var. dulce Battandier and Trabut, Apiaceae) and Spearmint (*Mentha sicata* L., Lamiaceae) in Massachusetts. *Biol. Agric. Horticulture*. 7: 1991. 363–383.

Malavolta, E; Ferreira de Moraes, M 2006. O nitrogênio na agricultura brasileira. Série Estudos & Documentos 70. CETEM. http://www.cetem.gov.br/publicacao/cetem_sed_70_p.pdf

Marchiori, CH; Silva, CG; Lobo, AP 2004. Parasitoids of *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) collected on tomato plants in Lavras, state of Minas Gerais, Brazil. *Braz. J. Biol.* 64(3A):551-552.

Matson, PA; Hunter, MD 1992. The relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. (Special feature introduction). *Ecology* 73(3):723.

Mattson, WJ 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen-content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119–161.

Mattson, WJ; Haack, RA 1987. The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. In: *Insect Outbreaks*. Barbosa, P., Schultz, J. C. (eds.) Academic Press, San Diego, California: 365-407.

Mello, OM; Silva-Filho MC 2002. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Braz J Plant Physiol* 14: 71-81.

Messina, FJ; Sorenson, SM 2001. Effectiveness of lacewing larvae in reducing Russian wheat aphid populations on susceptible and resistant wheat. *Biol. Control* 21: 19-26.

Michelbacher, AE 1945. The importance of ecology in insect control. *J. Econ. Entomol.* 38: 129-130.

Michereff Filho, M; Vilela, EF; Attygalle, AB; Meinwalad, J; Svatos, A; Jham, GN 2000. Field Trapping of Tomato Moth, *Tuta absoluta* with Pheromone Traps. *J. Chem. Ecol.* 26(4): 875-881.

Mitidieri, M; Biderbost, E; Castellano, P; Taleisnik, E 2001. High temperature effect on tomato predisposition to TSWV. *Acta Horticulturae* 559: 781-785.

- Mitidieri, M 2006. Prácticas de manejo que afectan la incidencia de virosis transmitidas por trips y moscas blancas en cultivos hortícolas bajo cubierta (3º parte). *Boletín Horticola* 24: 27-32.
- Moreno, CE 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Coedición: SEA, CYTED & ORCYT-UNESCO Montevideo. M&T SEA, vol. 1, 84 pp.
- Mulatu, B; Applebaum, SW; Coll M 2006. Effect of tomato leaf traits on the potato tuber moth and its principle larval parasitoid: A mechanism for enemy-free space. *Biol. Control* 37:321-236.
- Munns, M 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25:239–250.
- Murdoch, WW.1966. “Community structure, population control and competition”, a critique. *Am. Nat.* 100:219-226.
- Murphy, BC; Rosenheim, JA; Dowell, RV; Granett, J 1998. Habitat diversification tactic for improving biological control: parasitism of the western grape leafhopper. *Entomol. Exp. Appl.* 87: 225–235.
- Naranjo, SE 2001. Conservation and evaluation of natural enemies in IPM systems for *Bemisia tabaci*. *Crop Prot.* 20:835-852.
- Narváez, Z; Notz, A 1994. Abundancia del áfido verde del ajonjolí, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) en un cultivo de papa, *Solanum tuberosum* L., en Samán Mocho, Edo. Carabobo, Venezuela. *Bol. Entomol. Venez.* 9(1): 33-47.
- Narváez, Z; Notz, A 1995. Disposición espacial del áfido verde del ajonjolí, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae), en un cultivo de papa, *Solanum tuberosum* L., en Samán Mocho, Edo. Carabobo, Venezuela. *Bol. Entomol. Venez.* 10(1): 77-89.
- Nicholls, CI; Parrella, MP; Altieri, MA 2000. Reducing the abundance of leafhoppers and thrips in a northern California organic vineyard through maintenance of full season floral diversity with summer cover crops. *Agric. Forest Entomol.* 2 (2):107–113.
- Nicholls, CI; Altieri, MA 2002. Bases agroecológicas para el manejo de la biodiversidad en agroecosistemas: efectos sobre plagas y enfermedades. Division of Biological Control, University of California, Berkeley, California USA. http://www.agroeco.org/doc/Bases_agroecologicas.htm
- Neeson, R.; Koenig, T. 2005. The challenges of organic soybean production in the Riverina. *Organic News*. Volume 2 Issue3. http://www.dpi.nsw.gov.au/_data/assets/pdf_file/111717/org-news-vol-2-issue-3.pdf

Nieto-Caraveo, LM 1999. Agronomía y medio ambiente ¿Un siglo de revoluciones?, en: Revista Universitarios, Vol. VII, No. 5, Nov-Dic 1999, Editorial Universitaria Potosina, México. Disponible en: <http://ambiental.uaslp.mx/docs/LMNC-AU-9911-AgronSiglo.pdf>

Norgaard, RB ; Sikor, TO 1999. "Metodología y práctica de la agroecología". En: Altieri, M.A. *Agroecología, bases científicas para una agricultura sustentable*. Editorial Nordan-Comunidad: 31- 46.

Norris, R.; Kogan, M 2000. Interactions between weeds, arthropod pest and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Sc.* 48 (1): 94 – 158.

Otway, SJ; Hector, A; Lawton, JH; 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *J. Anim. Ecol.* 74: 234–240.

Painter, RH 1951. Insect resistance in crop plants. New York, NY, USA, The MacMillan. 520 pp.

Palumbo, JC; Horowitz, AR; Prabhaker, N 2001. Insecticidal control and resistance management for *Bemisia tabaci*. *Crop. Prot.* 20: 739–765.

Panizzi, AR ; Parra, RP 1991. Ecología nutricional e suas implicações no manejo de pragas. Manole: São Paulo. 359 pp.

Parodi, LL 1959. Enciclopedia Argentina de agricultura y ganadería. Editorial ACME S.A.C. (Argentina), 1028 pp.

Patriquin, DG; Baines, D; Abboud, A 1995. Diseases, pests and soil fertility. En *Soil Management in Sustainable Agriculture*, HF Cook, HF; Lee, HC eds, Wye College Press, Wye, England: 161-174.

Patt JM; Hamilton, GC; Lashomb, JH; 1997. Impact of strip-insectary intercropping with flowers on conservation biological control of the Colorado potato beetle. *Adv. Hort. Sci.* 11: 175–181.

Patt, JM; Wainright, SC; Hamilton, GC; Whittinghill, D; Bosley, K; Dietrick, J; Lashomb, JH 2003 Assimilation of carbon and nitrogen from pollen and nectar by a predaceous larva and its effects on growth and development. *Ecol. Entomol.* 28: 717–728.

Pereyra, PC; Sánchez, NE ; de Wysiecki, ML 1996. Efecto de la calidad del alimento en la tucura *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae). *Rev. Facultad de Agronomía (UNLP)* 101:169-178.

Pereyra, P 2000. Ecología de plagas : la importancia de la teoría ecológica en el manejo. En : Jornada de Capacitación Manejo Integrado de Plagas en Horticultura. EEA INTA San Pedro, 27/06/00. : 10-21.

Pereyra, P.C. 2002. Evidencia de la competencia intraespecífica en estadios larvales tempranos de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Ecología Austral* 12: 143-148.

Pereyra, PC; Sánchez, NE 2006. Effect of two solanaceous plants on developmental and population parameters of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotrop. Entomol.* 35(5): 671-676.

Phelan PL; Norris, KH; Mason, JF 1996. Soil management history and host preference by *Ostrinia nubilalis* evidence for plant mineral balance mediating insect-plant interactions. *Environ. Entomol.* 25:1329–1336.

Pimentel, D; Acguay, H; Biltonen, M; Rice, P; Silva, M; Nelson, J; Lipner, V; Giordano, S; Harowitz, A; D'Amore, M 1992. Environmental and economic cost of pesticide use. *Bioscience* 42 (10): 750-760.

Polack, LA. 1996. Control Químico de la Polilla del Tomate (*Scrobipalpuloides absoluta* Meyrick). Determinación del Momento Oportuno y Frecuencia para Realizar Tratamientos de Control. Curso de Capacitación. Producción de Hortalizas en Invernáculo. Módulo 3: Manejo de Enfermedades y Plagas. Estación Experimental Agropecuaria INTA San Pedro: 78-88.

Polack, LA 1997. La polilla del tomate en invernáculo. *Boletín Horticola* 14: 7-9.

Polack, LA; Brambilla, RJ 2000. Evaluación de un Sistema de Manejo Integrado de la Polilla del Tomate en un Cultivo de Tomate Cherry bajo Invernáculo. ISBN: 987-98262-0-5. En XXIII Congreso Argentino de Horticultura. ASAHo. Mendoza N° 207. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/prv/ap_007re.htm

Polack, LA; Mitidieri, M; Silvestre, C; Brambilla, J; Brambilla, V 2001. Manejo integrado de plagas y enfermedades de tomate Cherry: Experiencia en Establecimiento Comercial. En XXIV Congreso Argentino de Horticultura. ASAHO. San Salvador de Jujuy. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/prv/ap_009re.htm

Polack, LA; Benintende, GB 2002. Bioinsecticidas a base de *Bacillus thuringiensis* como alternativa para el control de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick). XXV Congreso Argentino de Horticultura. ASAHO. Virtual, Noviembre de 2002.

Polack, A; Saini, E; Sampedro, C 2002. Guía de monitoreo y reconocimiento de plagas y enemigos naturales de tomate y pimiento. EEA-INTA San Pedro, 52 p.

Polack , A; Mitidieri, M; Amma, A. 2003a. Camino hacia la producción integrada de tomate. *IDIA XXI* 4: 147-150.

Polack, L;, Mitidieri, M; Silvestre, C (ex aequo) 2003b. Producción de Tomate Diferenciado: Una experiencia de trabajo integrado. Concurso “Emprendedor Agropecuario”, Banco Francés. EEA San Pedro, INTA. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/prv/mm_011.htm

Polack, L;, Mitidieri, M (ex aequo) 2005a. Producción de tomate diferenciado. Protocolo preliminar de manejo integrado de plagas y enfermedades. EEA San Pedro, INTA. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/pdf/protocolo_manejo_de_plagas_tomate_2005.pdf

Polack, L;, Mitidieri, M (ex aequo) 2005b. Producción de pimiento diferenciado. Protocolo preliminar de manejo integrado de plagas y enfermedades. EEA San Pedro, INTA. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/pdf/protocolo_manejo_de_plagas_pimiento_2005.pdf

Polack, L;, Mitidieri, M (ex aequo) 2005c. Guía de monitoreo y reconocimiento de plagas. Enfermedades y enemigos naturales de tomate y pimiento. EEA San Pedro, INTA. http://www.inta.gov.ar/sanpedro/info/doc/2005/mm_0506.htm

Pretty, JN; Brett, C; Gee, D; Hine, RE; Mason, CF; Morison, JIL; Raven, H; Rayment, MD; van der Bijl, G 2000. An assessment of the total external cost of UK agriculture. *Agr. Syst.* 65: 113-136.

Price, PW; Bouton, CE; Gross, P; McPheron, BA; Thompson, JN; Weis, AE 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. rev. Ecol. Syst.* 11:41-65.

Price, PW 1991. The plant vigour hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62:244-251.

Prohuerta-INTA 2004. Iniciación a la huerta orgánica. Curso: “Iniciación a la huerta orgánica”. Prohuerta INTA EEA Salta 14 pp.

Quiroz, E., C; Larrain S, P; Sepulveda R; P 2005 . Abundancia estacional de insectos vectores de virosis en dos ecosistemas de pimiento (*Capsicum annum* L.) de la Región de Coquimbo, Chile. *Agric. Téc.* 65(1):3-19.

Raboudi, F; Ben Moussa, A; Makni, H; Marrakchi, M; Makni, M 2002. Serological detection of plant viruses in their aphid vectors and host plants in Tunisia. *EPPO Bull.* 32(3): 495–498.

Rasul, G; Thapa, GB 2004. Sustainability of ecological and conventional agricultural systems in Bangladesh: an assessment based on environmental, economic and social perspectives. *Agricult. Syst.* 79(3): 327-351.

- Rázuri, V; Vargas, E 1975. Biología e comportamiento de *Scrobipalpula absoluta* Meyrick (Lep., Gelechiidae) en tomatera. *Revista Peruana de Entomología* 18(1):84-89.
- Rebek, EJ; Sadof, CS; Hanks, LM 2005. Manipulating the abundance of natural enemies in ornamental landscapes with floral resource plants. *Biol. Control* 33: 203–216.
- Rhoades, DF 1979. Evolution of Plant Chemical Defense Against Herbivores. Chapter 1 en Rosenthal, GA y Janzen, DH (eds). *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, NY :4-54.
- Rhoades, DF 1983. Herbivore population dynamics and plant chemistry. Denno, RF; McClure, MS *Variable plants and herbivores in natural and managed systems* Academic NY: 155-204.
- Ro, TH; Long, GE 1998. Population dynamics pattern of green peach aphid and its predator complex in a potato system. *Korean J. Biol. Sci.* 2: 217-222.
- Rosenthal, GA; Janzen, DH 1979. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, NY 718 pp.
- Rott, AS; Ponsonby, DJ 2000. The effects of temperature, relative humidity and host plant on the behaviour of *Stethorus punctillum* as a predator of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *BioControl* 45: 155–164.
- Saini, E. D. 1985. Identificación práctica de “vaquitas” benéficas II. IMIZA Castelar. *INTA*. 19 pp.
- Saini, E; Polack, A 2000. Enemigos Naturales de los Trips sobre Flores de Malezas. *R.I.A. INTA* 29(1): 117-123.
- Saini, E; Alvarado, L. 2000. Insectos y ácaros perjudiciales al cultivo de tomate y sus enemigos naturales. Public. N° 1, IMYZA, INTA Castelar, 70 pp.
- Saini, E ; Polack, A; Alvarado, L 2001. Enemigos Naturales de *Myzus persicae* (Sulzer) y *Aphis gossypii* Glover (Homoptera - Aphididae) sobre pimiento en el cinturón hortícola de la provincia de Buenos Aires. *Phytoma España* 125: 28-36.
- Salazar, ER; Araya, JE 2001. Respuesta de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick), a insecticidas en Arica. *Agric. Téc.* 61: 429-435.
- Salto, CE, López, JA, Bertolaccini, I; Imwinkelried, JM 1993. Observaciones preliminares de las interacciones malezas- fitófagos-enemigos naturales en el área central de la provincia de Santa Fe. *Gaceta Agronómica* 12(71):21-30.

- Sarandon, SJ 2002. La agricultura como actividad transformadora del ambiente. El impacto de la Agricultura intensiva de la Revolución Verde. En S. Sarandón (ed). *Agroecología. El camino hacia una agricultura sustentable*. Ed. Científicas Americanas, La Plata.: 23-47.
- Sarfraz, M; Dossdall, LM; Keddie, BA 2006. Diamondback moth–host plant interactions: Implications for pest management. *Crop Prot.* 25: 625–639.
- Scheirs, J; de Bruyn, L 2005. Plant-mediated effects of drought stress on host preference and performance of a grass miner. *Oikos* 108: 371-385.
- Schlinger, EI; Douth, RL 1964. Systematics in relation to biological control. In: DeBach, P. ed. *Biological control of insect pests and weeds*. New York: Reinhold: 247–280.
- Schowalter, TD; Lightfoot, DC; Whitford, WG 1999. Diversity of arthropod responses to host-plant water stress in a desert ecosystem in Southern New Mexico. *The American Midland Naturalist*: 142(2): 281–290.
- Sharma, HC; Sharma, KK; Seetharama, N *et al.* 2000. Prospects for using transgenic resistance to insects in crop improvement. *Electron. J. Biotechnol.* 3(2):.21-22.
- Sime, K 2002. Chemical defence of *Battus philenor* larvae against attack by the parasitoid *Trogus pennator*. *Ecol. Entomol.* 27:337–345.
- Shrewsbury, PM; Lashomb, JH; Hamilton, GC; Zhang, J; Patt, J M; Casagrande, RA 2004. The influence of flowering plants on herbivore and natural enemy abundance in ornamental landscapes. *Intern. J. Ecol. Environ. Sci.* 30:23–33.
- Slansky, F; Rodriguez, J G (ed.) 1987. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*. Wiley and Sons, New York, 1016 pp.
- Slosser, JE; Parajulee, MN; Hendrix, DL; Henneberry, TJ; Pinchak, WE 2004. Cotton aphid (Homoptera: Aphididae) abundance in relation to cotton leaf sugars. *Environ. Entomol.* 33(3): 690–699.
- Smith, RF; Huffaker, CB 1973. Integrated control strategy in the United States and its practical implication. *Europ. Plant Prot. Org. Bull.* 3:31-49.
- Staley, JT; Mortimer, SR; Masters, GJ; Morecroft, MD; Brown, VK; Taylor, ME 2006. Drought stress differentially affects leaf-mining species. *Ecol. Entomol.* 31(5): 460–469.
- Stern, VM; Smith, RF; van den Bosch, R; Hagen, K.S 1959 The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. The Integrated Control concept. *Hilgardia* 29: 81-101.

Stansly, PA; Sanchez, PA; Rodriguez, JM; Canizares, F; Nieto, A; Lopez Leyva, MJ; Fajardo, M; Suarez, V; Urbaneja, A 2004. Prospects for biological control of *Bemisia tabaci* (Homoptera:Aleyrodidae) in greenhouse tomatoes of southern Spain. *Crop Prot.* 23(8): 701-712.

Swift, MJ; Anderson, JM 1994. Biodiversity and Ecosystem Function in Agricultural Systems. in Biodiversity and Ecosystem Function (eds Schulze, ED; Mooney, HA) 15-41 (Springer, Berlin, 1993).

Swift, MJ; Izac, A-MN; van Noordwijk, M 2004. "Biodiversity and ecosystem services. in agricultural landscapes - are we asking the right right questions? *Agric. Ecosys. Environ.* 104: 113-134.

Takasu, KE; Lewis, WJ 1995. Importance of adult food sources to host searching of the larval parasitoid *Microplitis croceipes*. *Biol. Control.* 5:25-30.

Talekar, NS; Opeña, RT; Hanson, P 2006. Helicoverpa armigera management: a review of AVRDC's research on host plant resistance in tomato. *Crop Prot.* 25: 461-467.

Taylor, GE Jr 1978. Plant and leaf resistance to gaseous air pollution stress. *New Phytol* 80: 523-534.

Taylor, JE; Hatcher, PE; Paul, ND 2004. Crosstalk between plant responses to pathogens and herbivores: a view from the outside in. *J. Exp. Bot.* 55: 159-168.

Teder, T; Tammaru, T 2002. Cascading effects of variation in plant vigour on the relative performance of insect herbivores and their parasitoids. *Ecol. Entomol.* 27: 94-104.

Teodorescu, I; Cogalniceanu, D 2005. Rapid assessment of species diversity changes after pesticide application in agricultural landscapes. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 4: 55-62.

Thaler, JS 2002. Effect of jasmonate-induced responses on the natural enemies of herbivores. *J. Anim. Ecol.* 71:141-150.

Thaler, JS; Fidantsef, AL; Bostock, RM 2002. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: Effects of concentration and timing of elicitors on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. *J. Chem. Ecol.* 28:1143-1171.

Thomas, MB 1999. Ecological approaches and development of 'truly integrated' pest management. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 96: 5944-5951.

Thompson JN 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exper. Appl.* 47:3-14.

- Tooker JF; Hanks, LM 2000. Flowering plant hosts of adult hymenopteran parasitoids of central Illinois. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93:580–588.
- Trumble, JT; Hare, JD; Musselman, RC; McCool, PM 1987. Ozone-induced changes in host plant suitability: Interactions of *Keiferia lycopersicella* and *Lycopersicon esculentum*. *J. Chem. Ecol.* 13: 203-218.
- Tscharntke, T; Klein, AM; Kruess, A; Steffan-Dewenter, I; Thies, C 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8: 857-874.
- Tylianakis, JM; Tscharntke, T ; Klein, AM 2006. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* 87:3047-3057.
- Umbanhowar, J; Hastings, A 2002. The impact of resource limitation and the phenology of parasitoid attack on the duration of insect herbivore outbreaks. *Theor Popul Biol.* 62(3):259-269.
- UNCED, 1992. Report of the United Nations Conference on Environment and Development. Rio de Janeiro, 3-14 June 1992. A/CONF.151/26 (Vol. I). <http://www.un.org/documents/ga/conf151/aconf15126-1annex1.htm>
- Valenzuela, HR 1994. The use of insectary plants as a reservoir for beneficials in vegetable agroecosystems. Hawai'i Cooperative Extension Service, *Vegetable Crops Update*. 4(5) 8 pp.
- van den Bosch, R. 1971. Biological control of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 45-66.
- van Emden, HF; Eastop, VF; Hughes, RD; Way, MJ 1969. The ecology of *Myzus persicae*. *Ann. Rev. Entomol.* 14:197-270.
- van Emden, HF 1995. Host plant – aphidophaga interaction. *Agric.Ecosys. Environ.* 52 : 3 – 14.
- van Emden, HF 2003. Conservation biological control: from theory to practice. En: *Proceedings of the International Symposium on Biological Control of Arthropods, Honolulu, Hawaii, 14-18 January 2002* (ed. VanDriesche, R.), USDA Forest Service, Morgantown, WV: 199-208.
- van Lenteren, JC; Manzaroli, G 1999. Evaluation and use of predators and parasitoids for biological control of pests in greenhouses. En *"Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops"*, Albajes, R; Gullino, ML ; van Lenteren, JC; Elad, Y (eds.). Kluwer Publishers, Dordrecht: 183-201.

van Lenteren, JC 2000. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Protection* 19(6): 375-384.

Vanclay, JK; 1998. Towards a more rigorous assessment of biodiversity. En Bachmann, P; Köhl, M; Päivinen, R (eds.) Assessment of biodiversity for improved forest planning,. Forestry Sciences Vol. 51. Dordrecht, the Netherlands, Kluwer Academic Publishers: 211-232.

Vasicek, A; La Rossa, F; Paglioni, A; Fostel Mondón, L 2003. Determinación del incremento poblacional de *Myzus persicae* (Sulz.), (Homoptera: Aphididae) sobre tres hospederos hortícolas de la familia Cruciferae en laboratorio. *Agric. Téc.* 63 (1): 10-14.

Vasquez, GM; Orr, DB; Baker, JR 2004. Quality assessment of selected commercially available whitefly and aphid biological control agents in the United States. *J. Econ. Entomol.* 97(3): 781–788.

Vicente, LA; Marasas, ME; Sarandón, SJ 2006. Valoracion de la agrobiodiversidad vegetal por productores hortícolas de La Plata (Argentina). Anales (CD-ROM) IV Congresso Brasileiro de Agroecologia, SESC, Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil, Nov 2006. N° 422, 4 pp.

Videla, M; Valladares, G; Salvo, A 2006. A tritrophic analysis of host preference and performance in a polyphagous leafminer. *Entomol. Exp. App.* 121(2): 105-114.

Villa-Castorena, M; Ulery, AL; Catalán-Valencia, EA; Remmenga, MD 2003. Salinity and nitrogen rate effects on the growth and yield of chile pepper plants. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 67: 1781-1789.

Vivan, LM; Torres, JB; Barros, R; Veiga, AFSL, Zanuncio, JC 2002. Comportamento de predação e conversão alimentar de *Podisus nigrispinus* sobre a traça-do-tomateiro. *Pesq. Agropec. Bras.* 37: 581-587.

Voelckel, C; Weisser, WW; Baldwin, IT 2004. An analysis of plant-aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Mol. Ecol.* 13: 3187–3195.

Vorburger, C 2004. Cold tolerance in obligate and cyclical parthenogens of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Ecol. Entomol.* 29 (4): 498–505.

Wäckers, FL; Fadamiro, HY 2005. The role of food supplements in biological control. International Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos, Switzerland: 12-16.

Walker M; Jones, TH 2001. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant–insect herbivore–natural enemy systems. *Oikos* 93:177–187.

Wang, J-J; Tsai, JH; Broschat, TK 2006. Effect of nitrogen fertilization of corn on the development, survivorship, fecundity and body weight of *Peregrinus maidis* (Hom., Delphacidae) *J. Appl. Entomol.* 130(1): 20–25.

Weiher, E 2004. Why should we constrain stress and limitation? Why conceptual terms deserve broad definition. *J. Veg. Sci.* 15:569–571.

White, JA; Andow, DA 2006. Habitat modification contributes to associational resistance between herbivores. *Oecologia* 48: 482-490.

White, TCR 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars with special reference to populations of *Seidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia* 16: 279-301.

Woodworth, CW 1908. The theory of the parasitic control of insect pests. *Science.* 28: 227-30.

Wratten, SD; Lavandero, BI; Tylianakis, J; Vattala, D; Cilgi, T; Sedcole, R 2003. Effects of flowers on parasitoid longevity and fecundity. *New Zealand Plant Protection Conference* 56: 239-245.

Yonggen, L; Baldwin, IT 2004. Nitrogen supply influences herbivore-induced direct and indirect defenses and transcriptional responses in *Nicotiana attenuata*. *Plant Physiol.* 135: 496-506.

Zagonel, J; Reghin, MY; Dalla Pria, M; Kunz, RP 2002. Avaliação de inseticidas no controle de *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera: Aphididae) na cultura da alface. *Horticultura Brasileira* 20(3): 514-515.

Zamani, AA; Talebi, AA; Fathipour, AA; Baniameri, V 2006. Effect of temperature on biology and population growth parameters of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on greenhouse cucumber. *J. Appl. Entomol.* 130(8): 453-460.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall (4th ed.), 663pp.