



Ecología del movimiento de artrópodos y el control biológico: desde el laboratorio hasta el paisaje

Hugo A. Álvarez^{1,2,*} , Gemma Clemente-Orta^{2,3,4}

(1) Departamento de Biogeografía y Cambio Global, CSIC–Museo Nacional de Ciencias Naturales, España.

(2) Departamento de Biología, Instituto de Investigación en Ciencias-Naturales y Humanidades, IINCINH, ONG.

(3) Departamento de Producción y Protección Vegetal, Centro Agrotecnio, Universidad de Lleida, España.

(4) Instituto de Ciencias Agrarias, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (ICA-CSIC), España.

* Autor de correspondencia: H. A. Álvarez [hugoalvarez01@gmail.com ; hugo.alvarez@mncn.csic.es]

> Recibido el 11 de noviembre de 2022 - Aceptado el 11 de marzo de 2023

Como citar: Álvarez, H.A., Clemente-Orta, G. 2023. Ecología del movimiento de artrópodos y el control biológico: desde el laboratorio hasta el paisaje. *Ecosistemas* 32(2): 2500. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2500>

Ecología del movimiento de artrópodos y el control biológico: desde el laboratorio hasta el paisaje

Resumen: Los artrópodos conforman una parte importante de la biodiversidad de los ecosistemas terrestres, teniendo un rol clave en las cadenas tróficas, proveyendo de uno de los servicios ecosistémicos más importantes para el ser humano que es el control biológico de plagas. Por tanto, para la ecología es necesario saber dónde están y hacia dónde se dispersan los enemigos naturales en los paisajes agrícolas para proporcionar un control biológico efectivo. La presente revisión bibliográfica tiene por objetivo ofrecer una perspectiva general de conceptos básicos y del estado del arte del estudio del movimiento de los artrópodos y su relación con el control biológico de plagas. Nuestros resultados sugieren que (i) el movimiento de los artrópodos que consumen o parasitan a otros artrópodos resulta crucial para buscar nuevos recursos y escapar de las perturbaciones a nivel espacial y temporal en los hábitats efímeros y/o perturbados pertenecientes a los paisajes agrícolas, moviéndose de manera direccional o bidireccional entre parches en el paisaje. (ii) Tanto el agroecosistema como los hábitats naturales y/o hábitats no agrícolas pueden proporcionar recursos para los enemigos naturales. (iii) Los estudios que relacionan el movimiento de artrópodos y el control biológico se pueden integrar en tres categorías: ensayos de laboratorio, ensayos en campo a nivel local (invernadero, semi-campo y campo abierto) y ensayos en campo a nivel hábitat. No obstante, no se encontraron artículos con metodologías a escala de paisaje. En los estudios encontrados las técnicas que se utilizan son: el (1) rastreo por videocámara y software (ensayos de laboratorio), (2) diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución), (3) observación y rastreo, (4) observación y rastreo en encierros (boxes), (5) marcaje y recaptura, (6) automarcaje y captura y (7) captura de marca (ensayos en campo a nivel local y ensayos en campo a nivel hábitat). Además, (iv) hacen falta más trabajos que utilicen metodologías de análisis espacial o ecología del paisaje en el estudio del movimiento de artrópodos y el control biológico. Finalmente, se recomienda que, dada la naturaleza altamente dinámica de los paisajes agrícolas, el movimiento de artrópodos debe integrar diferentes escalas espaciales, así como la heterogeneidad temporal, especificando los mecanismos de perturbación en cada sistema.

Palabras clave: agroecosistema; dispersión; ecología del paisaje; enemigos naturales; escalas del paisaje; hábitat natural; marcaje; paisaje

Movement ecology of arthropods and biological control: from the laboratory to the landscape

Abstract: Arthropods are an important part of the biodiversity of terrestrial ecosystems, having a key role in trophic chains, providing one of the most important ecosystem services for the human being that is the biological control of pests. Therefore, for ecology, it is necessary to know where natural enemies are and disperse within agricultural landscapes to provide an effective biological control. This bibliographic review aims to offer a general overview of basic concepts and the state of the art within the study of the arthropod movement and its relationship with the biological control of pests. Our results suggest that (i) the movement of arthropods that consume or parasitize other arthropods is crucial for seeking new resources and escaping spatial and temporal disturbances in ephemeral and/or disturbed habitats in agricultural landscapes, moving directionally or bidirectionally between patches in the landscape. (ii) Both the agroecosystem and natural habitats and/or non-agricultural habitats can provide resources for natural enemies. (iii) Studies that relate arthropod movement and biological control can be integrated into three categories: laboratory trials, field trials at the local level (greenhouse, semi-field, and open-field), and field trials at the habitat level. Moreover, we did not find papers of landscape scale methodologies. In all studies, the techniques used are: (1) tracking by video camera and software (laboratory tests), (2) difference in abundance (quantification of distribution), (3) observation and tracking, (4) observation and tracking in enclosures (boxes), (5) mark and recapture, (6) self-marking and capture and (7) mark capture (field trials at the local level and field trials at the habitat level). On the other hand, (iv) there is the need of works that uses spatial analysis methodologies or landscape ecology in the study of arthropod movement and biological control. Finally, it is recommended that given the highly dynamic nature of agricultural landscapes, arthropod movement should integrate different spatial scales, as well as temporal heterogeneity, specifying the disturbance mechanisms in each system.

Keywords: agroecosystem; dispersion; landscape; landscape ecology; landscape scales; marking; natural enemies; natural habitat

Introducción

Los artrópodos son una parte importante dentro de la biodiversidad de los ecosistemas terrestres y tienen un rol clave en las cadenas tróficas debido a los bastos números poblacionales que presentan, de modo que, los artrópodos proveen de muchos servicios ecosistémicos a la sociedad humana (Rush et al. 2010). Un servicio ecosistémico muy importante que está relacionado con la producción de alimentos es el control biológico de plagas (Bale et al. 2008; van Lenteren et al. 2018).

El control biológico se distingue de otras formas de control de plagas por actuar de una manera denso-dependiente, es decir, la población de enemigos naturales incrementa su número pudiendo así depredar o parasitar a una gran proporción de presas (plagas) cuando estas incrementan su población en un cultivo (DeBach 1964; DeBach y Rosen 1991). A la hora de llevar a cabo estudios en control biológico, el investigador debe identificar los factores que limitan la cantidad y/o efectividad de los enemigos naturales de plagas en los agroecosistemas. El crecimiento demográfico humano, la demanda global de alimentos y el incremento de la superficie cultivada son algunos de los factores que han llevado a la fragmentación de los hábitats naturales y que ha derivado en una pérdida de hábitats y biodiversidad que afecta directamente al control biológico (Cardinale et al. 2012). Por tanto, es necesario para el investigador saber dónde están y hacia dónde se dispersan los enemigos naturales en los paisajes agrícolas. Así, el estudio del movimiento de los enemigos naturales de plagas se hace fundamental para proporcionar un control biológico efectivo.

Dentro de la ecología, el estudio del movimiento de los animales es de suma importancia dado que nos permite comprender las dinámicas poblacionales, los patrones de dispersión, las preferencias por un huésped, así como diversas interacciones ecológicas (Hagler y Jackson 2001; Lavandero et al. 2004). A diferencia de los vertebrados, que gracias a su gran tamaño corporal es posible hacer un seguimiento de los patrones de movimiento a nivel individual y/o familiar, en los artrópodos el estudio del movimiento se debe abordar de una manera diferente y primordialmente indirecta. Así pues, la clave de un efectivo muestreo de dispersión de artrópodos es tener un método confiable de detección, ya sea para muestrear un hábitat natural o un cultivo (Lavandero et al. 2004; Hagler y Machtley 2016).

Generalmente, los artrópodos se rastrean en la naturaleza a través de muestreos cronológicos en diferentes puntos o transectos y/o etiquetándolo con una marca única que ayude a la posterior recolecta e identificación a lo largo del tiempo y el espacio (Hagler y Machtley 2016). Si bien se puede inferir indirectamente el movimiento de los artrópodos a partir de las diferencias en la abundancia a través del tiempo y el espacio o usar métodos de video-seguimiento (videotracking, Batsleer et al. 2020), lo más común para detectar movimiento es tener un método de marcaje. Por tanto, el investigador debe de tener acceso a técnicas efectivas de marcaje o detección que le permitan hacer una estimación de dicho movimiento.

Dado lo anterior, la presente revisión tiene por objetivo ofrecer una perspectiva general del estado del arte dentro de los programas de investigación del movimiento de artrópodos y su relación con el control biológico de plagas, abarcando trabajos publicados en la última década e incluyendo una perspectiva tanto espacial como metodológica.

El movimiento y los artrópodos

Una característica de todos los animales es presentar movilidad en alguna etapa de su ciclo biológico. Este movimiento está propiciado por funciones básicas como refugiarse, encontrar pareja, dispersarse o encontrar alimento. Los artrópodos han desarrollado una diversidad de dispositivos locomotores para moverse en el

agua, en la tierra y en el aire. Como tantos otros aspectos de la biología de los artrópodos, sus movimientos reflejan la extrema plasticidad evolutiva y las cualidades adaptativas asociadas con sus cuerpos segmentados y sus apéndices.

Muchos artrópodos terrestres excavan o perforan diversos sustratos (por ejemplo, hormigas, abejas, termitas, crustáceos), otros realizan movimientos aéreos a corto plazo que sirven como respuestas de escape (Brusca et al. 2003; Chapman 2009; Gullan y Cranston 2014). Sin embargo, la locomoción aérea ha sido dominada por los insectos pterigotos (alados), aunque la practican también ciertas arañas que flotan sobre hilos de seda (Brusca et al. 2003).

Los artrópodos que se mueven en contacto con la superficie del sustrato caminando, arrastrándose o corriendo se denominan reptantes y su locomoción es muy variable, tanto entre especies como entre individuos. Con la excepción de ciempiés y milpiés, la mayoría de los artrópodos son incapaces de realizar ondulaciones laterales del cuerpo, por lo tanto, no pueden amplificar la longitud de la zancada de sus apéndices mediante ondas corporales, así los artrópodos dependen casi por completo de la movilidad de sus grupos especializados de apéndices (Brusca et al. 2003; Chapman 2009; Gullan y Cranston 2014). La estructura de las patas es bastante compleja y variable. Todas las formas comunes de locomoción de los artrópodos, excepto el vuelo, se basan en los principios de articulación junto con la arquitectura especializada de cada apéndice, por tanto, los artrópodos dependen del exoesqueleto para el apoyo y mantenimiento de la forma del cuerpo (Fig. 1), donde los músculos están dispuestos como bandas cortas que se extienden de un segmento del cuerpo al siguiente (Chapman 2009). En contraste con la mayor parte del exoesqueleto, las articulaciones entre las extremidades están unidas por áreas de cutícula muy delgada y flexible y generalmente se articulan en un solo plano, donde dicho movimiento está limitado por la estructura de las partes duras de la cutícula que bordean la membrana articular, pudiendo sólo algunas articulaciones permitir el movimiento en más de un plano (como el caso de una articulación esférica) (Chapman 2009). En general, las extremidades de los artrópodos se mueven en secuencias que varían a diferentes velocidades de tal manera que normalmente se mantiene la estabilidad (Chapman 2009) (Fig. 1).

Por otro lado, entre los muchos avances notables de los insectos, el vuelo es quizás el más impresionante. Los insectos vuelan batiendo sus alas para crear vórtices, estos vórtices se deslizan de las alas con cada batido y se forman nuevos vórtices con cada movimiento alternativo, así cada ciclo de aleteo crea fuerzas dinámicas que fluctúan drásticamente trazando un patrón en forma de ocho (pudiendo girar en ciertos momentos cruciales) a partir del cual ganan sustentación (Chapman 2009). Mediante acciones de orientación de las alas, los insectos pueden cernirse en vuelo, volar hacia delante, hacia atrás y hacia los lados, realizar maniobras aéreas muy sofisticadas y aterrizar en cualquier posición (Brusca et al. 2003; Gullan y Cranston 2014). Los complejos movimientos del ala son posibles gracias a la flexibilidad del ala misma y por la acción de varios grupos de músculos diferentes que se extienden desde la base del ala hasta las paredes internas del segmento torácico sobre el que se apoya, así estos músculos de vuelo directo sirven para subir y bajar las alas y para inclinarse en diferentes ángulos (Chapman 2009).

¿Por qué se mueven?

Como ya se ha comentado anteriormente, los artrópodos deben moverse para refugiarse, encontrar pareja, dispersarse o encontrar alimento, es decir, para saciar sus necesidades o evadir algún peligro. Son los factores bióticos y abióticos en los ecosistemas, junto con los impulsos fisiológicos internos, los que producen la respuesta de un artrópodo a un evento en forma de movimiento. Ecológicamente, son los recursos en un hábitat, o la falta de ellos, los que motivan a un artrópodo a moverse.

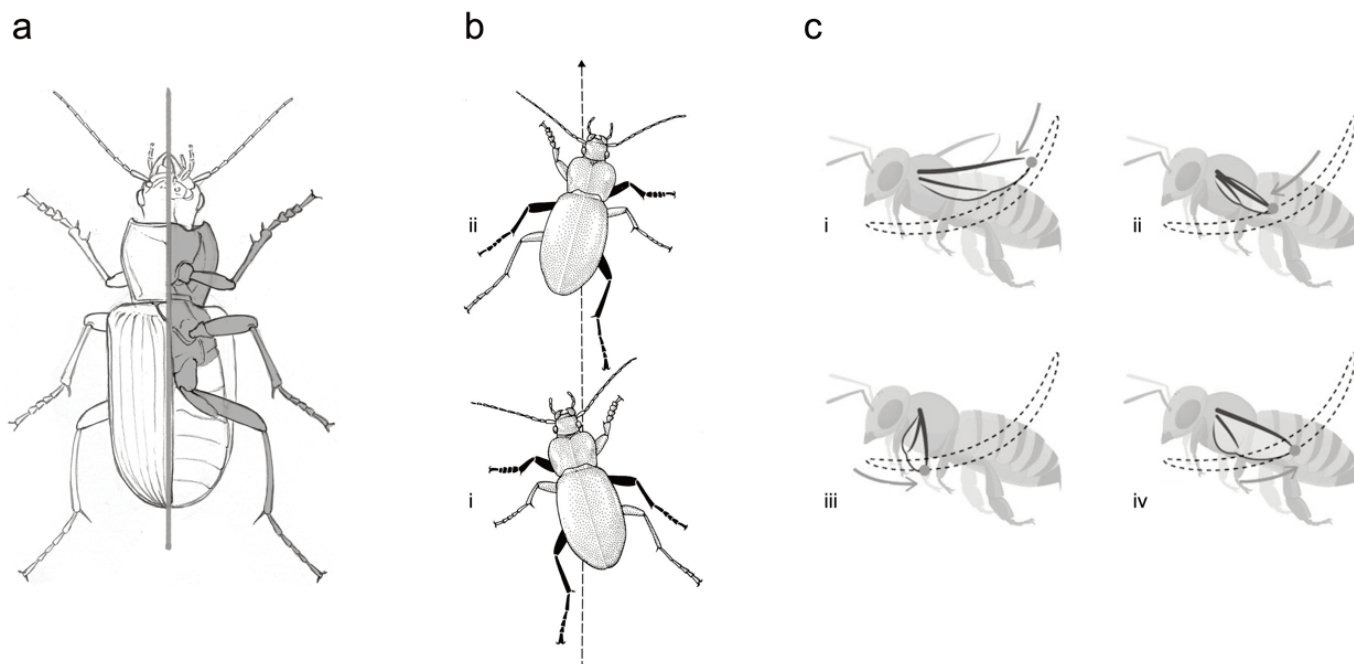


Figura 1. Cuerpo, extremidades y movimiento de un artrópodo terrestre (Insecta: Coleoptera: Carabidae) y un artrópodo volador (Insecta: Hymenoptera: Apidae). (a) Cuerpo y extremidades: vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha). Movimiento de (b) las extremidades: en negro señalan el contacto con el suelo; y (c) las alas: las flechas indican la dirección (modificado de Wigglesworth 1972; Laws 2014; Jernigan 2017).

Figure 1. Body, limbs, and movement of a terrestrial arthropod (Insecta: Coleoptera: Carabidae) and a flying arthropod (Insecta: Hymenoptera: Apidae). (a) Body and limbs: dorsal view (left) and ventral view (right). Movement of the (b) limbs: black indicate the contact with the ground; and (c) wings: the arrows indicate the movement direction (modified from Wigglesworth 1972; Laws 2014; Jernigan 2017).

Diversos autores sugieren que la respuesta de las especies a la forma y calidad del hábitat se puede entender desde un contexto de disponibilidad del recurso (Ries y Sisk 2004; Ries et al. 2004) y que a través de mecanismos como: (1) la distribución complementaria del recurso (Dunning et al. 1992; McCollin 1998; Fagan et al. 1999); (2) el desbordamiento ("spillover") (Shmida y Wilson 1985); y (3) los hábitats mejorados (Cadenasso et al. 1997) se puede predecir cómo los organismos se mueven, dispersan y/o concentran en diferentes tipos de hábitats (Álvarez et al. 2016; 2017; 2021b; 2022; Cotes et al. 2018; Clemente-Orta et al. 2020b).

Por ejemplo, para el caso del control biológico de plagas, esta disponibilidad complementaria de los recursos se traduciría en el desplazamiento de las especies: (1) entre hábitats no-cultivados, (2) desde el hábitat natural (como fuente de especies) hacia el cultivo, y (3) desde el cultivo (como fuente de especies generalistas) hacia el hábitat natural circundante (Tscharntke et al. 2007) (Fig. 2). Debido a esto, es posible que en muchos agroecosistemas se produzcan efectos de concentración (Root 1973) o de dilución de las poblaciones (Otway et al. 2005) y que las diferencias de abundancia de las especies se asocien a un determinado hábitat y/o recurso (Moreira et al. 2016; Álvarez et al. 2019a). Estos patrones de respuesta de las especies a dicho recurso permiten establecer un criterio de calidad en los paisajes agrícolas a través de la identificación y cuantificación de la diversidad de artrópodos presentes y su movimiento como un estimador de la resiliencia del sistema (Bengtsson et al. 2003; Loreau et al. 2003).

Inmigración y emigración

En los artrópodos los patrones de movimiento surgen de la interacción entre el contexto del paisaje y los rasgos funcionales de una especie con respecto a su movimiento (Englund y Hambäck 2007; Fahrig 2007). Dentro del estudio del movimiento, éste se puede dividir en tres fases (i) emigración (salida), (ii) movimiento entre parches e (iii) inmigración (llegada), cada una de las cuales puede estar motivada por diferentes factores (Bowler y Benton 2005). En la práctica, las fases del movimiento pueden ser difíciles de distinguir, sobre

todo en un cultivo; pero se pueden usar múltiples categorías para describir el comportamiento de cruce de hábitat de los enemigos naturales (Duelli et al. 1990) y los efectos indirectos del movimiento a través del tiempo (i) entre cultivos (por ejemplo, entre cultivos nuevos y viejos), (ii) desde los cultivos hacia los hábitats no agrícolas (Blitzer et al. 2012), así como (iii) identificar las fuentes de hábitats de depredadores en el paisaje (Bianchi et al. 2012) (Fig. 2).

En general, la inmigración implica la detección, la llegada y el asentamiento en un parche. La inmigración puede operar en pequeñas escalas temporales, por ejemplo, cuando un parche se explora rápidamente en busca de recursos después de que se abandona otro parche, pero también puede implicar un asentamiento a largo plazo durante varias generaciones. Es probable que el estado interno de los organismos sea uno de los factores importantes que influyen en la propensión a la inmigración. También se ha sugerido que la inmigración de los artrópodos hacia los cultivos desde los hábitats modifica los patrones espaciales de distribución de organismos, pero pocos estudios han cuantificado la frecuencia y la intensidad de estas inmigraciones. A menudo la inmigración se confunde con la reproducción local de las especies de enemigos naturales. Separar estos procesos puede ayudar a los investigadores a comprender mejor la contribución de la escala del paisaje (inmigración) y los procesos a escala local (reproducción) a la dinámica de la población, así como su implicación en el control biológico de plagas (Schellhorn et al. 2014).

Por otro lado, la emigración implica dejar un parche. En algunos casos, los depredadores emigran inmediata o forzosamente después de la eclosión debido a las condiciones bióticas (como la presencia o disponibilidad de comida), condiciones abióticas locales, al manejo del campo de cultivo, así como a diferentes presiones fisiológicas (por ejemplo, la respuesta a cambios en la intensidad de luz percibida que estimula el vuelo de *Chrysoperla carnea*, sin importar la cantidad de recurso presente en el hábitat, Duelli 1980). Mientras estén en movimiento, participarán en varios episodios de llegadas y salidas de los parches circundantes (Dingle y Drake 2007) y podrán aprender a reconocer presas o huéspedes durante su movimiento (Vet 2001).

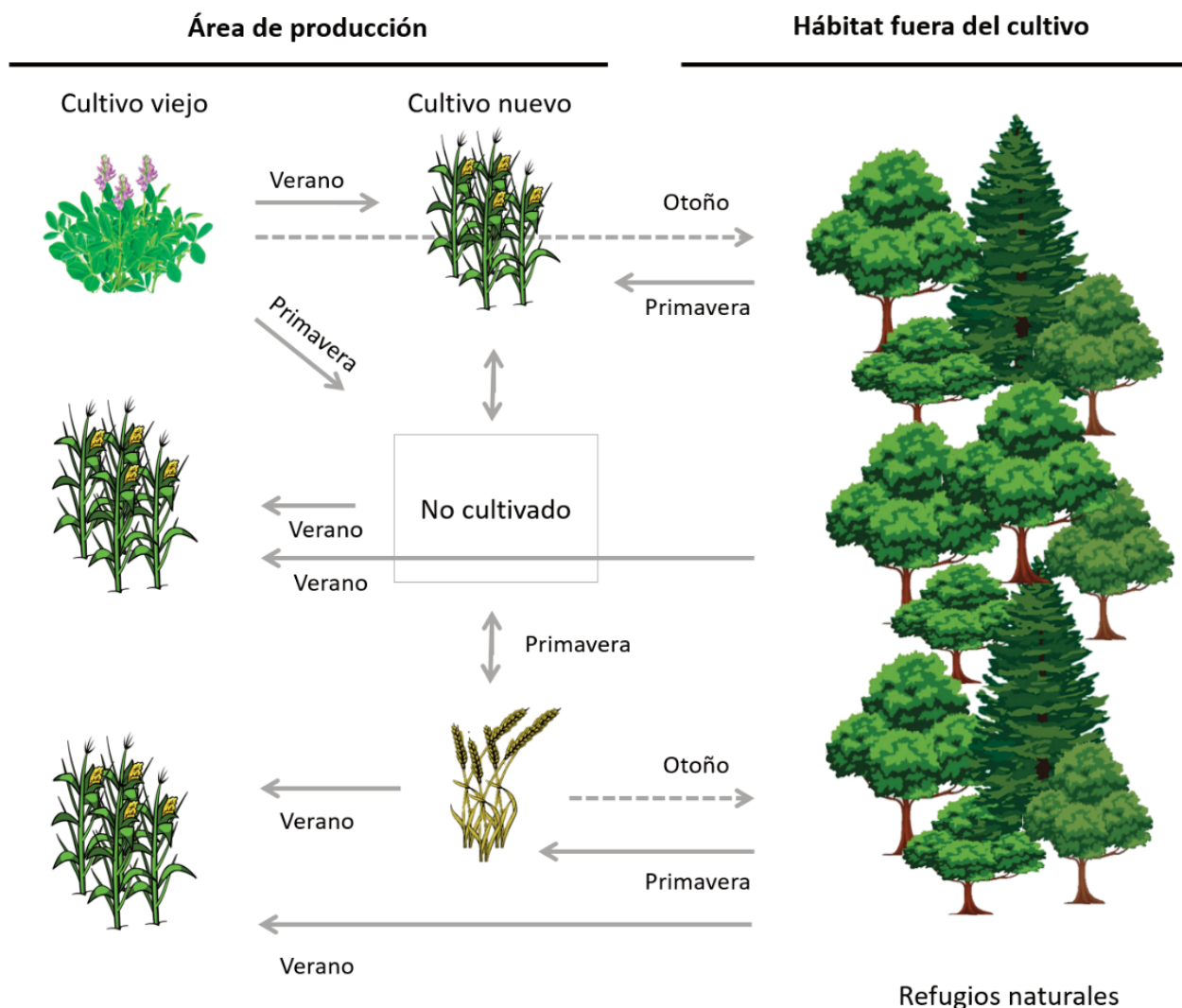


Figura 2. Movimiento de artrópodos entre parches en paisajes agrícolas. Se muestran los diferentes tipos de movimiento de los artrópodos dependiendo de la estructura y temporalidad de los cultivos y hábitats no agrícolas en un paisaje heterogéneo, así como las rutas (líneas sólidas) o posibles rutas (líneas punteadas) direccionales o bidireccionales del movimiento. Específicamente, se muestra que la recolonización cíclica entre hábitats y la persistencia del organismo dependerán de la cantidad de refugios (márgenes, cultivos contiguos) y deberá tener en cuenta la rotación de cultivos, de modo que las emigraciones de los campos a principios de otoño pueden proporcionar los inmigrantes para campos adyacentes en la primavera (modificado de Wissinger 1997; Massol y Petit 2012).

Figure 2. Movement of arthropods between patches within agricultural landscapes. The different types of movement of arthropods are shown depending on the structure and temporality of the crops and non-crop habitats in a heterogeneous landscape, as well as the directional or bidirectional routes (solid lines) or possible routes (dotted lines) of movement. Especially, it is showed the cyclic recolonization among habitats and the persistence of the organism will rely on the quantity of refugia (field margins, set aside fields) and will need to account for crop rotation such that emigrates from fields in the early autumn can provide the immigrants for adjacent fields in the spring (modified from Wissinger 1997; Massol and Petit 2012).

Procesos poblacionales y movimiento de artrópodos: nivel temporal

Tanto el cultivo como los hábitats no agrícolas pueden proporcionar recursos para los enemigos naturales, pero los hábitats agrícolas son muy variables según el cultivo, debido a las prácticas de manejo agrícola (Kennedy y Storer 2000; Clemente-Orta et al. 2022). Como consecuencia, los enemigos naturales que viven en los agroecosistemas son sujetos a frecuentes eventos de mortalidad (Opatovsky y Lubin 2012). Esto implica que existe una presión de selección sobre las especies lo que les permite hacer frente a las duras condiciones de las tierras cultivables. Así, las especies que podrían contribuir al control biológico podrían no estar presentes de forma continua en los cultivos (Fahrig 2007) y las especies que sí habitan los cultivos pueden mostrar una alta propensión a la emigración (Hirose et al. 1996).

Sólo en la última década se han explorado los efectos de los mecanismos de las perturbaciones periódicas y la naturaleza efímera de los agroecosistemas sobre la dinámica poblacional de los

enemigos naturales en los paisajes agrícolas (Vandermeer et al. 2010; Bianchi et al. 2013; Sabatier et al. 2013) así como la evolución de las estrategias de dispersión (Bocedi et al. 2012).

Debido a la naturaleza altamente dinámica de los paisajes agrícolas, Schellhorn et al. (2014) proponen que la categorización funcional de los paisajes debe integrar el espacio (Fahrig et al. 2011) y la heterogeneidad temporal del paisaje cuando se quiere mantener y apoyar a las poblaciones de enemigos naturales, pero sobre todo, especificar los mecanismos de perturbación en dichos paisajes. Dado que las perturbaciones pueden diferir en tipo, magnitud, frecuencia y temporalidad (Sabatier et al. 2013), la interacción entre el régimen de perturbación y la composición funcional del paisaje puede influir en las dinámicas de emigración e inmigración (aunque hay poca evidencia empírica al respecto). Además, no hay que olvidar que las perturbaciones mecánicas y químicas asociadas con el manejo del cultivo pueden causar mortalidad en las poblaciones de los enemigos naturales, en particular en aquellas especies que no pueden volar (Langhof et al. 2003), o emigrar a otros hábitats (Sivakoff et al. 2012).

Por otro lado, las aplicaciones de insecticidas pueden no solo alterar la funcionalidad del paisaje, sino que también pueden influir en la conectividad funcional del paisaje (Fahrig et al. 2011). Dependiendo del contexto del paisaje, el período de actividad del insecticida en el cultivo, y el momento y frecuencia de los eventos de inmigración, la recuperación de las poblaciones de enemigos naturales en el agroecosistema puede variar. Los agroecosistemas integrados en paisajes con una alta conectividad funcional y una alta proporción de hábitats naturales (de donde se originan y emigran los enemigos naturales) probablemente muestren la mayor resiliencia (Tschamtké et al. 2007; Álvarez et al. 2019b).

Marcaje de artrópodos

A lo largo de los años se han utilizado diferentes materiales para marcar artrópodos y evaluar así la dinámica poblacional, su capacidad de dispersión, comportamientos de alimentación y/o sus interacciones ecológicas. Por ejemplo, algunos materiales que se utilizan en este tipo de investigaciones pueden ser: pinturas, tintes, polvos de colores, etiquetas pintadas o adheribles, elementos raros que no se encuentran en el ecosistema, como pueden ser metales o isótopos que sean escasos en un ambiente concreto y/o algunos tipos de proteínas; en este sentido, la idoneidad de un marcador dependerá del tipo de estudio que se realice. En general, podemos separar el marcaje de artrópodos en tres grandes categorías: (1) marcaje y recaptura, (2) captura de marca, y (3) automarcaje y captura (Lavandero et al. 2004; Hagler y Machtley 2016). Para la investigación de marcaje y recaptura (“mark – release – recapture” o “mark – recapture” en inglés) el investigador típicamente marca los artrópodos colectivamente y los libera en el campo, para luego volver a ser capturados en varios intervalos espaciales y temporales utilizando diferentes dispositivos de recolección, como red de barrido, aspiradora, o trampa pegajosa, a continuación, los especímenes recapturados se examinan en busca de la marca específica (Lavandero et al. 2004; Hagler y Machtley 2016). Por ejemplo, la captura y marcaje de los especímenes se puede hacer en el campo, capturando y colocando la marca en el mismo momento y liberando los especímenes para así hacer un seguimiento de la población nativa pudiendo realizar la recaptura físicamente o por observación (por ejemplo, estudios con libélulas, Álvarez et al. 2013). Por otro lado, los artrópodos se pueden marcar colectivamente en el laboratorio y se liberan en un punto central en el campo para distinguir, a partir de la recaptura, los individuos liberados de los individuos nativos (Lavandero et al. 2004; Hagler y Machtley 2016). Para la segunda categoría, captura de marca, el investigador generalmente aplica el marcador directamente en el campo usando un equipo de rociado como, por ejemplo, un rociador de mochila o un rociador de barra y boquilla. En general, los marcadores de este tipo de investigación son económicos y fáciles de aplicar al hábitat del artrópodo. Así, al rociar el marcador directamente al hábitat el marcador por probabilidad caerá y se adherirá al exoesqueleto de muchos artrópodos, después se capturarán los especímenes del grupo de interés en busca del marcador (Lavandero et al. 2004; Hagler y Machtley 2016). Por último, para la tercera categoría, la investigación de automarcaje y captura, el investigador generalmente aplica un marcador a un cebo o a la entrada de un nido. De modo que, el artrópodo se auto-marca internamente devorando el cebo marcado o externamente “rozando” la marca cuando sale del nido. Después se capturan los especímenes de interés y se busca la marca específica (Lavandero et al. 2004; Hagler y Machtley 2016).

Metodologías y aproximaciones de estudio

Para proporcionar una imagen del estado del arte en el estudio del movimiento de artrópodos dentro de los programas de investigación de control biológico de plagas en la última década (2012 – 2022), se realizó una búsqueda dentro de la base de datos de la Web of Science (WoS), específicamente con el objetivo de encontrar artículos científicos que estudien a los enemigos naturales de

plagas en agroecosistemas integrando a la par metodologías de análisis de movimiento (y dispersión) a diferentes escalas de estudio. Para ello, en el buscador avanzado de la WoS se introdujeron como criterios de búsqueda: artrópodo, movimiento y control biológico (Arthropod AND Movement AND Biological Control). Se pidió específicamente buscar trabajos científicos (Article or Review article or Book chapter) publicados en idioma inglés que hayan sido publicados entre los años 1990 y 2022 (ALL database), dentro de los índices SCI-EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI-S, CPCI-SSH, BKCI-S, BKCI-SSH, ESCI, CCR-EXPANDED, IC, y en las categorías de refinamiento, ECOLOGÍA, ENTOMOLOGÍA, CIENCIAS AMBIENTALES, CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD, AGRICULTURA MULTIDISCIPLINARIA, CIENCIAS MULTIDISCIPLINARIAS, CIENCIAS DE LAS PLANTAS, AGRONOMÍA, SILVICULTURA, BIOLOGÍA, ESTUDIOS AMBIENTALES.

De esta búsqueda se obtuvieron 106 artículos que integraban alguno o varios de los criterios de búsqueda. Se separaron los artículos enfocados en enemigos naturales o comunidades de insectos, dentro de agroecosistemas, y que en sus metodologías se especificara (1) la integración de las categorías antes mencionadas y (2) como objetivo específico del trabajo, investigar el movimiento de artrópodos y el control biológico de plagas (lo que se vería reflejado en la descripción de metodologías de detección del movimiento en la sección de métodos), dentro del periodo 2012 - 2022. Como resultado obtuvimos 24 artículos con dichas características (Tabla 1).

Basados en la escala de trabajo en la que se pueden desarrollar las investigaciones de movimiento, dividimos cuatro categorías donde integrar cada uno de los posibles trabajos: (1) ensayos de laboratorio, (2) ensayos en campo a nivel local, (3) ensayos en campo a nivel hábitat y (4) ensayos en campo a escala de paisaje (uso de buffers y sistemas de información geográfica). No obstante, los 24 artículos sólo se pudieron integrar dentro de las primeras tres categorías. No se encontraron artículos que utilizaran metodologías de análisis espacial o ecología del paisaje (categoría cuatro).

En general, para los ensayos de laboratorio se encontró que la investigación se suele realizar en “arenas” (área de estudio). Para los ensayos en campo a nivel local se encontró que la investigación se realiza tanto en invernadero como en campo abierto y/o condiciones de semi-campo, en invernadero el enfoque es poner a prueba nuevas tecnologías de marcaje, pero en general enfoque es primordialmente el movimiento entre el cultivo y los márgenes o la vegetación planeada adyacente, así como entre cultivos. Y finalmente, en los ensayos en campo a nivel hábitat se encontró que la investigación se realiza en campo abierto.

Por otro lado, uno de los puntos más importantes dentro de la presente revisión es saber qué tipo de metodología de detección del movimiento o dispersión es utilizada en los diferentes tipos de estudio en la última década. Podemos destacar siete tipos de metodologías utilizadas en los diferentes estudios. En primer lugar, dentro de los ensayos en laboratorio se utiliza (A) el rastreo por video cámara y software. En segundo lugar, dentro de los ensayos en campo a nivel local y a nivel hábitat, se destacan el uso de (B) la diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución), (C) observación y rastreo, (D) observación y rastreo en encierros, (E) marcaje y recaptura, (F) automarcaje y captura y (G) captura de marca, siendo esta última la más utilizada (Tabla 1).

Ensayos en laboratorio

En nuestra búsqueda pudimos observar que los ensayos de laboratorio se caracterizan por poner a prueba el efecto de diferentes efectos agrícolas sobre el movimiento de los enemigos naturales, llevando a cabo metodologías bien establecidas, pero novedosas, de rastreo de movimiento con videgrabaciones. Por ejemplo, Freitas et al. (2017) llevaron a cabo una serie de ensayos para examinar la supervivencia y el comportamiento locomotor de la tijereta *Doru luteipes* el depredador más importante del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* en campos de maíz tratados con tres agroquímicos (azadiractina, clorantniliprol y novalurón). Estos encon-

Tabla 1. Resumen de las características y metodologías de seguimiento del movimiento para los 24 artículos estudiados, resultado de la búsqueda avanzada en la Web of Science para la década 2012 – 2022.

Table 1. Summary of the features and methodologies of movement detection for the 24 studied papers, result of the advanced search in the Web of Science for the decade 2012 – 2022.

Publicación	Escala de estudio	Área de estudio	Metodología de detección	(ID)	Modelo animal	Cultivo o vegetación
Collard et al. 2022	Ensayo en laboratorio	Arena en laboratorio	Rastreo por videocámara y software	A	<i>Euborellia caraibe</i>	Suelo (desnudo vs banana)
Schmidt-Jeffris et al. 2022	Ensayo en laboratorio	Arena en laboratorio	Rastreo por videocámara y software	A	Arañas	Frutales
Freitas et al. 2017	Ensayo en laboratorio	Arena en laboratorio	Rastreo por videocámara y software	A	<i>Doru lutiapes</i>	Maíz
Tian et al. 2020	Ensayo a nivel local	–	–	–	<i>Pyemotes zhonghuajia</i>	Maíz y sorgo
Saito et al. 2021	Ensayo a nivel local	Invernadero	Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución)	B	<i>Nesidiocoris tenius</i>	Tomate vs plantas banker
Nakano y Hinomoto 2021	Ensayo a nivel local	Invernadero	Automarraje y captura [Primers específicos de plantas y PCR]	F	<i>Nesidiocoris tenius</i>	Tomate vs plantas banker
Bueno et al. 2019	Ensayo a nivel local	Invernadero	Observación y rastreo en encierros [Box]	D	Miridos depredadores	Tomates
Agusti et al. 2020	Ensayo a nivel local	Invernadero	Captura de marca [marcador de <i>Artemia</i> y PCR]	G	<i>Macrolophus pygmaeus</i>	Tomate vs plantas banker
Claflin et al. 2015	Ensayo a nivel local	Invernadero	Observación y rastreo	C	<i>Rhopalosiphum padi</i> (+ <i>Hippodamia convergens</i>)	Patata vs avena
Batuecas et al. 2021	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Captura de marca [marcador de <i>Artemia</i> y PCR]	G	Depredadores (Coccinellidae, Anthoridae, Chrysipidae, Miridae)	Alfalfa vs frutal de melocotón
Yang et al. 2021	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Automarraje y captura [Primers específicos de plantas y PCR]	F	<i>Propylaea japonica</i>	Maíz vs bandas florales
Irvin et al. 2018	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Captura de marca [pintura en spray, caseína – albumina y ELISA] + Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución)	G + B	Parasitoides, arañas, antocóridos depredadores y thrips depredadores	Viñedos
Heimoana et al. 2017	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Captura de marca [pintura en spray]	G	<i>Hippodamia variegata</i> y <i>Micromus tasmaniae</i>	Brocoli, coliflor y col vs hábitats naturales
Lefebvre et al. 2017	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Captura de marca [Ovalbumina y ELISA]	G	Arañas de suelo, escarabajos de suelo, arañas de la copa e insectos de la copa (<i>Forficula auricularia</i> , <i>Chrysoperla</i> sp., <i>Philodromus</i> spp., <i>Cheiracanthium mildei</i> , y <i>Nebria brevicollis</i>)	Manzanos vs márgenes adyacentes
Bastola et al. 2016	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Captura de marca [clara de huevo + leche deshidratada y ELISA]	G	<i>Hippodamia convergens</i>	Alfalfa vs algodón
Madeira y Pons 2016	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Captura de marca [rubidio y espectrometría]	G	Escarabajos carabidos	Alfalfa vs maíz + márgenes
Evans et al. 2015	Ensayo a nivel local	Campo abierto	Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución) [transectos y encierros]	B	<i>Tetrastichus julis</i>	Trigo

Continuación de la Tabla 1. Resumen de las características y metodologías de seguimiento del movimiento para los 24 artículos estudiados, resultado de la búsqueda avanzada en la Web of Science para la década 2012 – 2022.

Continued from table 1. Summary of the features and methodologies of movement detection for the 24 studied papers, result of the advanced search in the Web of Science for the decade 2012 – 2022.

Publicación	Escala de estudio	Área de estudio	Metodología de detección	(ID)	Modelo animal	Cultivo o vegetación
Díaz et al. 2021	Ensayo a nivel local	Semi-campo (instalaciones experimentales)	Observación y rastreo en encierros [box]	D	<i>Harmonia axyridis</i> (larva de mariquita)	Patata
Hayashi et al. 2020	Ensayo a nivel local	Semi-campo (instalaciones experimentales)	Automaraje y captura [ADN de plantas y PCR] + Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución)	F + B	<i>Orius</i> spp.	Berenjena vs plantas banker
Samaranayake y Costamagna 2019	Ensayo a nivel local	Semi-campo (instalaciones experimentales)	Marcaje y recaptura [pintura de color] + Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución) [trampas Malaise]	E + B	<i>Coccinella septempunctata</i> + afidófagos	Soja + alfalfa vs márgenes y hábitats naturales
Allema et al. 2019	Ensayo a nivel local	Semi-campo (instalaciones experimentales)	Marcaje y recaptura [laca de uñas, OPI]	E	<i>Pterostichus melanarius</i>	Cebada + mostaza vs márgenes de pasto
Álvarez et al. 2019a	Ensayo a nivel hábitat	Campo abierto	Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución)	B	Familias de EN – gremios (depredadores, parasitoides y omnívoros)	Olivares vs cubierta vegetal + hábitats naturales
Mkenda et al. 2019	Ensayo a nivel hábitat	Campo abierto	Captura de marca [pintura en spray fluorescente]	G	Familias de EN	Alubias vs márgenes + elevación
Sorribas et al. 2016	Ensayo a nivel hábitat	Campo abierto	Diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución)	B	Neuroptera (<i>Chrysoperla carnea</i> , <i>Chrysopa septempunctata</i> , <i>Conwentzia psociformis</i> , <i>Semidalis aleyrodiformis</i> , <i>Coniopteryx</i> sp., <i>Micromus angulatus</i> , y <i>Wesmaelius subnebulosus</i>)	Frutales vs cubierta vegetal + hábitats naturales

traron una reducción significativa de la supervivencia de las ninfas de *D. luteipes* que estuvieron expuestas a residuos frescos de dos de los compuestos (clorantraniliprol y novaluron). Además, durante sus estudios de comportamiento, los adultos de *D. luteipes* pasaron más tiempo descansando (inactivos) y se movieron más lentamente inmediatamente después de la exposición a uno de los residuos (clorantraniliprol). Estos resultados sugieren que la exposición a compuestos químicos (específicamente el clorantraniliprol) puede dar lugar a una disminución del movimiento y una detención del comportamiento de las tijeretas. Por su parte, Schmidt-Jeffries et al. (2022) buscaron determinar los efectos de siete herbicidas comúnmente utilizados en huertos sobre tres especies de arañas *Pelegrina aeneola*, *Philodromus cespitum* y *Phanias watonus*. Estos individualizaron en viales a las arañas con residuos secos de herbicidas y **evaluaron** la mortalidad después de 1, 2 y 5 días. También evaluaron el impacto de los herbicidas sobre las tasas de consumo de presas y el movimiento de las arañas mediante el uso de un software de seguimiento de movimiento. Los efectos fueron variados entre los herbicidas utilizados, de modo que uno de ellos (el oxifluorfen) causó una mortalidad significativa en las arañas. Aunque *P. cespitum* mostró ser menos sensible al herbicida (oxifluorfen) en comparación con las otras dos especies de arañas sus resultados indican que la capacidad de movimiento y de desplazarse de las arañas pueden verse afectadas por los efectos subletales de los herbicidas.

Por otro lado, podemos ver la introducción de nuevos tipos de tecnologías de rastreo del movimiento a través del trabajo de Collard et al. (2022) que proponen el estudio del efecto de los tipos de suelo sobre el movimiento en los artrópodos que habitan en el suelo buscando alimento como un paso clave para gestionar su

distribución espacial y producir un control biológico exitoso. Ellos proponen un método para rastrear a la tijereta *Euborellia carai-bea* al moverse sobre dos tipos de suelo contrastados por la noche: suelo desnudo y suelo parcialmente cubierto con un estrato de residuos de plátano (este permite a los individuos esconderse periódicamente). El seguimiento de individuos dentro de estos tipos de suelo lo realizaron mediante el uso de luz infrarroja. Además, probaron diferentes procedimientos para cuantificar velocidades y sinuosidades. Su metodología da como resultado que las tijeretas exhiben movimientos significativamente más lentos en suelo con residuos de plátano que en suelo desnudo, lo que indica que las tijeretas pasaron mayor tiempo escondidas que caminando.

Ensayos en campo a nivel local

En los estudios realizados dentro de invernaderos, se ponen a prueba nuevas tecnologías de marcaje como en el caso de Agustí et al. (2020) que desarrollaron un método de marcado basado en la pulverización con una solución de *Artemia* spp. (Anostraca: Artemiidae), seguido de una detección por PCR de ADN de *Artemia* para monitorear la dispersión del Mirido *Macrolophus pygmaeus* desde plantas banker hasta las plantas de tomate. Estos aplican una solución de *Artemia* sobre las plantas banker donde se encuentra *M. pygmaeus* en el exterior del invernadero y detectan ADN de *Artemia* después de 6 días. También, en los estudios dentro de invernadero se pueden poner a prueba los procesos y manejos agrícolas, por ejemplo, a través de la modificación de las condiciones físicas y químicas en los cultivos y su efecto en el movimiento de los depredadores. Nakano y Hinomoto (2021) investigan el movimiento con la especie de mirido *Nesidiocoris tenuis* entre plantas de tomate y tres especies de plantas banker. Estos utilizan PCR

con primers específicos para detectar cada una de las plantas de estudio. Gracias a esto detectan que *N. tenuis* se alimenta, y por consiguiente se mueve, entre las especies de plantas cultivadas y desde las plantas banker. Los patrones de movimiento de *N. tenuis* entre especies de plantas mostraron variaciones en función de la especie de planta de la que se recolectaron (banker o tomate). A su vez, [Saito et al. \(2021\)](#) evaluaron bajo condiciones de invernadero las posibilidades que tiene un suplemento dietético artificial (quistes de *Artemia* con jarabe de maíz y miel) para aumentar la proliferación y propagación de *N. tenuis* en plantas de tomate. Los resultados mostraron que la población de *N. tenuis* suplementada con la dieta artificial podía establecerse, proliferar y dispersarse mejor entre las plantas de tomate en comparación con la población que solo estuvo en las plantas banker. A efectos del potencial del mírido como enemigo natural y su efecto en el control biológico, el número de huevos y ninfas de la plaga *Bemisia tabaci*, se redujo significativamente en el invernadero donde los míridos fueron suplementados con dieta artificial. Por último, como ejemplo de movimiento de vectores y su interacción con los depredadores bajo condiciones de invernadero, [Clafin et al. \(2015\)](#) evaluaron cómo la presencia de *Hippodamia convergens* y la distribución espacial de plantas hospederas y no hospederas de áfidos afectan al movimiento y la densidad de un áfido vector *Rhopalosiphum padi*. Sus resultados ilustran la importancia de la función de las especies de plantas (huésped o no huésped) y su distribución para el comportamiento del vector y la propagación de enfermedades. En general, el aumento del número de plantas no hospederas en interacción con la presencia del depredador incrementa la distancia y la frecuencia del movimiento de los áfidos, y este efecto se ve influido positivamente por la distribución espacial y la disposición de las diferentes especies de plantas.

En los estudios en semi-campo el enfoque es primordialmente el movimiento entre cultivos y/o entre el cultivo y los márgenes, utilizando técnicas como el rastreo cajas de aislamiento, automarqueo y captura, o marcaje y recaptura. Por ejemplo, [Allema et al. \(2019\)](#) estudian el efecto de las discontinuidades de las parcelas agrícolas en el comportamiento de dispersión y la redistribución resultante de un escarabajo carábido depredador *Pterostichus melanarius*. Utilizando la técnica de marcaje y recaptura, desarrollan modelos de difusión discretos de Fokker-Planck para describir la dispersión basada en la movilidad, siendo que los escarabajos se movieron preferentemente de las franjas de pastizal hacia el cultivo, aunque la mortalidad fue mayor en el cultivo. [Samaranayake y Costamagna \(2019\)](#) cuantificaron el movimiento de depredadores afidófagos entre la soja y cinco hábitats adyacentes, así, para probar la contribución de los depredadores de los hábitats vecinos a la supresión del áfido de la soja, realizaron manipulaciones experimentales en campos de soja y alfalfa adyacentes. Estos encontraron que la identidad de los hábitats adyacentes afectó al movimiento neto de los depredadores que se movían hacia la soja. Los experimentos de marcaje y recaptura mostraron una alta dispersión entre la soja y la alfalfa, con un movimiento neto hacia la alfalfa lo que favoreció a un control biológico efectivo suprimiendo la población de pulgones en la soja.

En los estudios en campo abierto se utiliza primordialmente como técnica de detección de movimiento la captura de marca (con diversos tipos de marcadores) y PCR o ELISA, posiblemente debido a que el esfuerzo de muestreo comienza a ser mucho más complejo a estas escalas. Por ejemplo, [Bastola et al. \(2016\)](#) caracterizaron el movimiento de *Hippodamia convergens* entre campos adyacente de algodón y alfalfa utilizando un método dual de marcado de proteínas para evaluar el movimiento entre cultivos de las mariquitas. A su vez, estos, afidófagos recolectados en el campo se analizaron mediante ELISA y mostraron que el movimiento fue mayormente bidireccional entre los cultivos adyacentes. Este movimiento bidireccional durante toda la temporada exhibido por las mariquitas fue significativamente mayor en la alfalfa que en el algodón siendo atraídas por la alfalfa cuando el algodón no estaba en flor y/o cuando la alfalfa ofrecía más oportunidades de presa. [Lefebvre et al. \(2017\)](#) analizaron los movimientos locales de depre-

dadores, desde setos hacia cultivos de manzanos. Los depredadores se marcaron indirectamente con "ovalhumin" y se detectó el marcador por medio de ELISA. Los movimientos de los depredadores del dosel y del suelo se analizaron mostrando que los insectos del dosel y las arañas de tierra tenían menos probabilidades de permanecer en los setos que las arañas del dosel y los escarabajos de tierra. Por otro lado, las arañas del dosel y los escarabajos de tierra tenían menos probabilidades de permanecer en el huerto que los insectos del dosel y las arañas de tierra. Sin embargo, *Forficula auricularia* exhibió una alta probabilidad de permanecer en el seto mientras que *Nebria brevicollis* exhibió una alta probabilidad de permanecer en el huerto. [Yang et al. \(2021\)](#) investigaron el movimiento de *Propylaea japonica* entre los bordes y los cultivos en rotación con maíz y trigo. Para esto plantaron diferentes especies de plantas en bandas florales, especialmente *Cnidium monnieri*. Utilizaron un análisis de contenido digestivo de *P. japonica* para detectar la presencia de *C. monnieri* y a partir de primers ADN específicos, e inferir movimiento. Estos encuentran que los bordes de los campos no solo sirven como un hábitat puente para conservar el depredador dominante *P. japonica* en los campos de trigo durante la cosecha, sino que también puede ayudar al depredador a emigrar a los campos de maíz adyacentes. Estos autores encontraron que la abundancia de los depredadores fue 7 veces mayor en las franjas florales que en franjas con vegetación natural durante el período poscosecha del trigo y antes de la emergencia del maíz. Además, la abundancia en los campos de maíz sembrados con franjas florales fue casi 2 veces mayor que en campos de maíz con franjas de vegetación natural. Así mismo, demostraron que el 77.56% de los depredadores que se movieron hasta los campos de maíz provenían de las bandas florales.

Ensayos en campo a nivel hábitat

Al igual que en los ensayos en campo a nivel local, en los ensayos a nivel hábitat se destaca como objetivo principal el detectar o analizar el movimiento de enemigos naturales, y a veces presas o su depredación, entre diferentes zonas de cultivo y/o entre las diferentes estructuras vegetales. Sin embargo, en este nivel se trata de detectar el movimiento entre diversos tipos de hábitats tomando las diferentes características de los hábitats vegetales que caracterizan el paisaje donde está inmerso el cultivo como gradientes de complejidad o perturbación, y comúnmente se hace a través del tiempo. El análisis del movimiento entonces se vuelve más complejo, por lo que las metodologías de detección del movimiento son en esencia la captura de marca y la descripción de la distribución por medio de las diferencias en abundancia. Por ejemplo, [Álvarez et al. \(2019a\)](#) evalúan los efectos que tienen diferentes plantas, tanto como especies individuales como en conjuntos de hábitats semi-naturales, sobre la abundancia y presencia de la comunidad de artrópodos en forma de gremios tróficos dentro de olivares orgánicos. Con esto demostraron la relación sinérgica entre la cobertura del suelo y la vegetación adyacente natural, que conjuntamente promueven una gran abundancia de algunos (pero no todos) artrópodos depredadores de *Prays oleae* y *Euphyllura olivina* dentro del olivar. Estos detectan el movimiento de los artrópodos analizando la interrelación entre la abundancia de los gremios tróficos y el tipo de vegetación en cada área de estudio para cada uno de los meses de estudio. Utilizan así, análisis de correspondencia para describir el movimiento de los artrópodos a través de la vegetación por medio de los efectos directos de la abundancia sobre la ordenación. Ellos obtienen que los gremios se desplazaron por los diferentes tipos de vegetación, es decir, (1) los depredadores se trasladaron de la cobertura del suelo a la vegetación adyacente de mayo a junio, con la posibilidad de trasladarse a los olivos cuando la cobertura del suelo se marchitó; (2) los omnívoros se trasladaron de la vegetación adyacente a la cubierta vegetal y los olivos en julio; y (3) los parasitoides se trasladaron de la cubierta vegetal a los olivos de mayo a junio cuando la cubierta vegetal se marchitó. En general sus resultados muestran que la vegetación adyacente actúa principalmente como un sumidero importante para los enemigos naturales cuando la cubierta vegetal se marchita y, por lo tanto, la cubierta vegetal y

la vegetación adyacente pueden servir como fuente de parasitoides y depredadores para la colonización y el control biológico en la copa de los olivos. Por otro lado, [Mkenda et al. \(2019\)](#) evaluaron la importancia de la vegetación de los márgenes para las poblaciones de enemigos naturales y el movimiento hacia el cultivo de frijol a través de un gradiente altitudinal. Estos evaluaron la abundancia de plagas y los enemigos naturales y las interacciones de los grupos de artrópodos. La vegetación del margen y su movimiento hacia el cultivo de frijol se monitorearon por medio de captura de marca, usando un tinte fluorescente. Utilizaron plantas centinela para evaluar los niveles de depredación y parasitismo. Obtuvieron un número mayor de enemigos naturales en el margen que dentro del cultivo para las zonas elevación media y baja, sin embargo, en la zona de elevación alta los enemigos naturales fueron más abundantes dentro del cultivo. Las plagas, por el contrario, fueron más abundantes dentro del cultivo que en los márgenes en todo el gradiente de elevación. El uso del tinte aplicado a la vegetación del margen demostró que los enemigos naturales se trasladaron al cultivo durante los días posteriores a la aplicación del tinte. La proporción de enemigos naturales marcados con tinte colectados dentro del cultivo muestran su origen en la vegetación del margen y sugieren altos niveles de flujo espacial. Las tasas de mortalidad de áfidos (medidas por la eliminación de presas y los niveles de parasitismo en las plantas centinela) no difirieron entre los bordes y el centro del campo en todo el gradiente de elevación.

Consideraciones finales: el uso de la escala de paisaje en la ecología del movimiento

Dado que nuestro estudio no encontró trabajos publicados que aborden directamente la detección del movimiento de artrópodos y su relación con el control biológico de plagas dentro de la última década, a continuación se detalla de manera general (i)

la problemática dentro de los estudios de paisaje y (ii) los procesos de movimiento a nivel paisajístico y su relación con el control biológico.

En la última década, el creciente desarrollo de nuevas herramientas de análisis de imagen como son los sistemas de información geográfica (SIG) y el desarrollo de paquetes de análisis de datos de libre acceso han ayudado a estudiar a los enemigos naturales en función de diferentes escalas en el paisaje asociando patrones de abundancia con distintos tipos de elementos en el paisaje como pueden ser cultivos o hábitats circundantes ([Prasifka et al. 2004](#); [Schmidt y Tschardt 2005](#); [Schweiger et al. 2005](#); [Bianchi et al. 2006](#); [Schmidt-Entling y Dobeli 2009](#)). Esta creciente bibliografía muestra, en líneas generales, que los artrópodos asociados a los agroecosistemas dependen de las funciones vitales que proporcionan los hábitats circundantes en cada uno de los parches que integran al paisaje y que están ligados íntimamente a la vegetación presente en cada hábitat, como por ejemplo a plantas que proporcionan néctar, refugio o presas ([Clemente-Orta y Álvarez 2019](#)) ([Fig. 3](#)). Sin embargo, las líneas de investigación que estudian los patrones de movimiento y distribución espacial de los artrópodos se ven obstaculizadas por la gran variedad de tipos de movimientos que presentan los artrópodos y por la escala de estudio para detectar estos movimientos, lo que puede resultar en una redistribución a diferentes escalas espaciales. Además, cuando trabajamos a grandes escalas espaciales hay que tener en cuenta que los procesos de emigración e inmigración asociados a los servicios ecosistémicos pueden confundirse con otro tipo de procesos poblacionales a escalas locales ([Schellhorn et al. 2014](#)). Todos estos factores hacen que sea necesario detallar mucho más la funcionalidad de los hábitats y los procesos de movimientos de las especies de artrópodos que están relacionadas con el control biológico de plagas y/o de enfermedades transmitidas por insectos vectores ([Clemente-Orta et al. 2020a; 2021](#)) a nivel del paisaje.

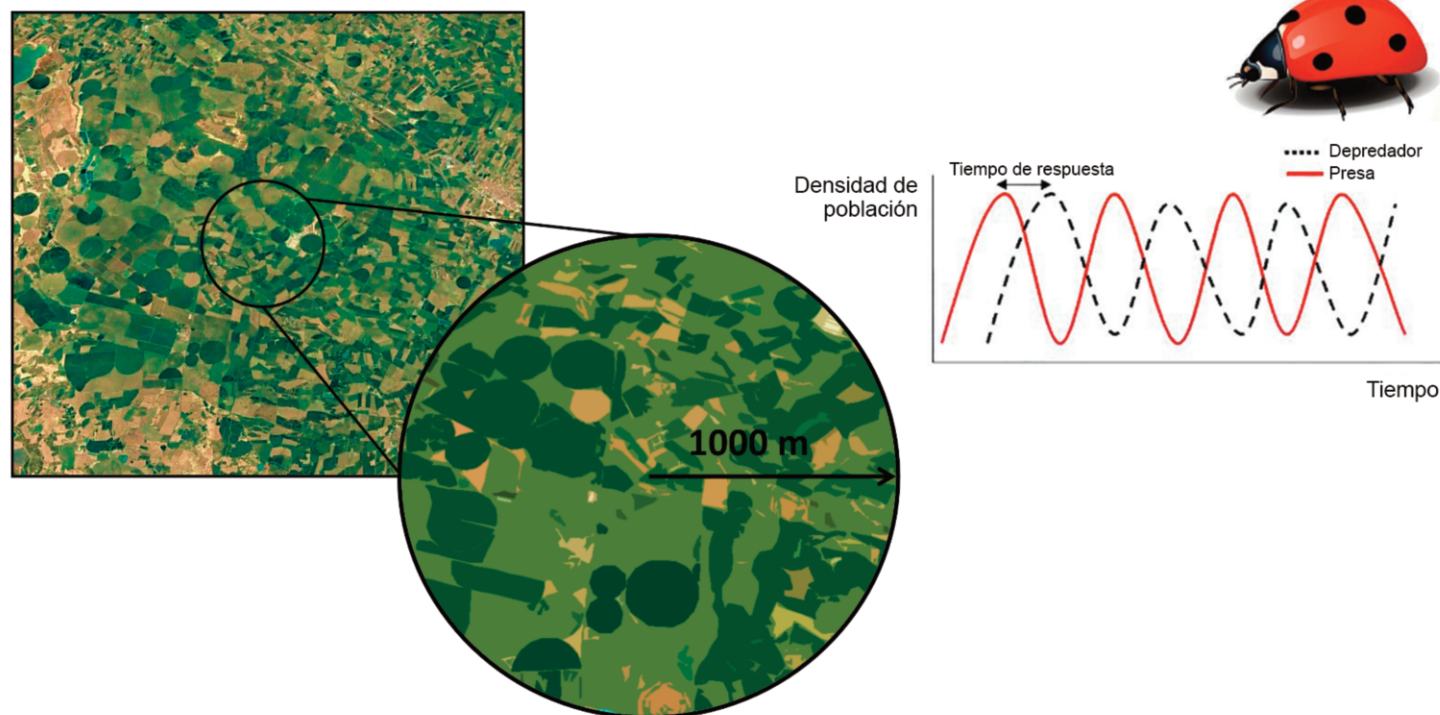


Figura 3. Artrópodos en el paisaje y su respuesta (interacción depredador-presa). La escala espacial en las poblaciones de depredadores (tercer nivel trófico) es amplia y puede experimentar muchos cambios, dependiendo del tamaño corporal y de la especialización de la especie.

Figure 3. Response of arthropods in the landscape (predator-prey interaction). The spatial scale in predator populations (third trophic level) is wide and can experience many changes, depending on the body size and specialization of the species.

Movimiento de artrópodos a nivel espacial

La enorme diferencia de los contextos paisajísticos y el número de especies que viven en estos da como resultado una variedad de patrones emergentes. Dunning et al. (1992) identificaron cuatro clases de procesos paisajísticos basados en la fisonomía y composición del paisaje: (1) “La complementación” del paisaje ocurre cuando las especies dependen de al menos dos recursos críticos no sustituibles que se encuentran en diferentes hábitats tipos. La distancia y la conectividad funcional entre estos tipos de hábitat pueden entonces influir en el tamaño de la población que está soportada por el paisaje. (2) “La suplementación” del paisaje implica la mejora de una población en un parche focal cuando hay parches con un recurso sustituible presente. (3) Las relaciones “fuente-sumidero” aparecen cuando los parches productivos sirven como fuente de emigrantes que se dispersan a parches menos productivos y las poblaciones en estos parches menos productivos no pueden persistir sin esta inmigración. (4) “Efecto de vecindad” se da cuando una población en un parche focal se ve fuertemente afectada por las características de un parche cercano en comparación con parches más lejanos. Aunque esta categorización de procesos es útil para identificar las relaciones entre hábitats a escala de paisaje, las categorías no son mutuamente excluyentes y múltiples procesos pueden aplicarse a una población en particular (Fig. 4). Por ejemplo, el establecimiento de plantas con flores que proporcionan recursos adyacentes a los cultivos puede afectar las poblaciones de artrópodos a través de la complementación del paisaje, las relaciones fuente-sumidero y/o los efectos de vecindad (Cotes et al. 2018; Álvarez et al. 2021a; 2021b; 2022).

Hay que destacar que las condiciones dinámicas en las que están inmersos los paisajes agrícolas pueden beneficiarse explí-

tamente de los efectos de una perturbación (Vandermeer et al. 2010). Por ejemplo, los cultivos perennes que albergan un tipo de presa constante y que puede ser una fuente de alimentación para los depredadores que se reproducen en este hábitat, podrían verse afectados por una perturbación, resultando en movimientos poblacionales hacia hábitats efímeros (como en el caso del olivar *Olea europaea*, Álvarez et al. 2019a; Álvarez 2021). O, por ejemplo, un pastizal de baja calidad que puede ser un sumidero para los depredadores, podría desencadenar una emigración ante una situación de perturbación, lo que llevaría a este pastizal a ser un sumidero de propagación (Vandermeer et al. 2010; Clemente-Orta et al. 2020b).

Además, los eventos de mortalidad y/o recolonización en un hábitat o un cultivo en un paisaje agrícola deben ser distinguidos explícitamente entre los cambios producidos por una población debido a procesos locales (nacimientos y muertes) o por procesos asociados con el movimiento (emigración e inmigración). Usando un enfoque basado en procesos, Thomas y Kunin (1999) describen la estructura espacial de las poblaciones al posicionar las unidades de población en un espacio demográfico bidimensional de acuerdo con la extensión a que la unidad de población está dominada por procesos de población a escala local (nacimiento y muerte) y por procesos de población asociados al movimiento. Este enfoque permite la caracterización visual de poblaciones estructuradas en diferentes tipos de hábitat que están vinculados a través de procesos de movimiento durante periodos críticos en la temporada de crecimiento, como la inmigración de depredadores en un cultivo recién plantado (Coombes y Sotherton 1986), la acumulación de poblaciones locales de depredadores en cultivos (Yoo y O’Neil 2009), y la recolonización de campos después de una perturbación (Thomas y Jepson 1997).

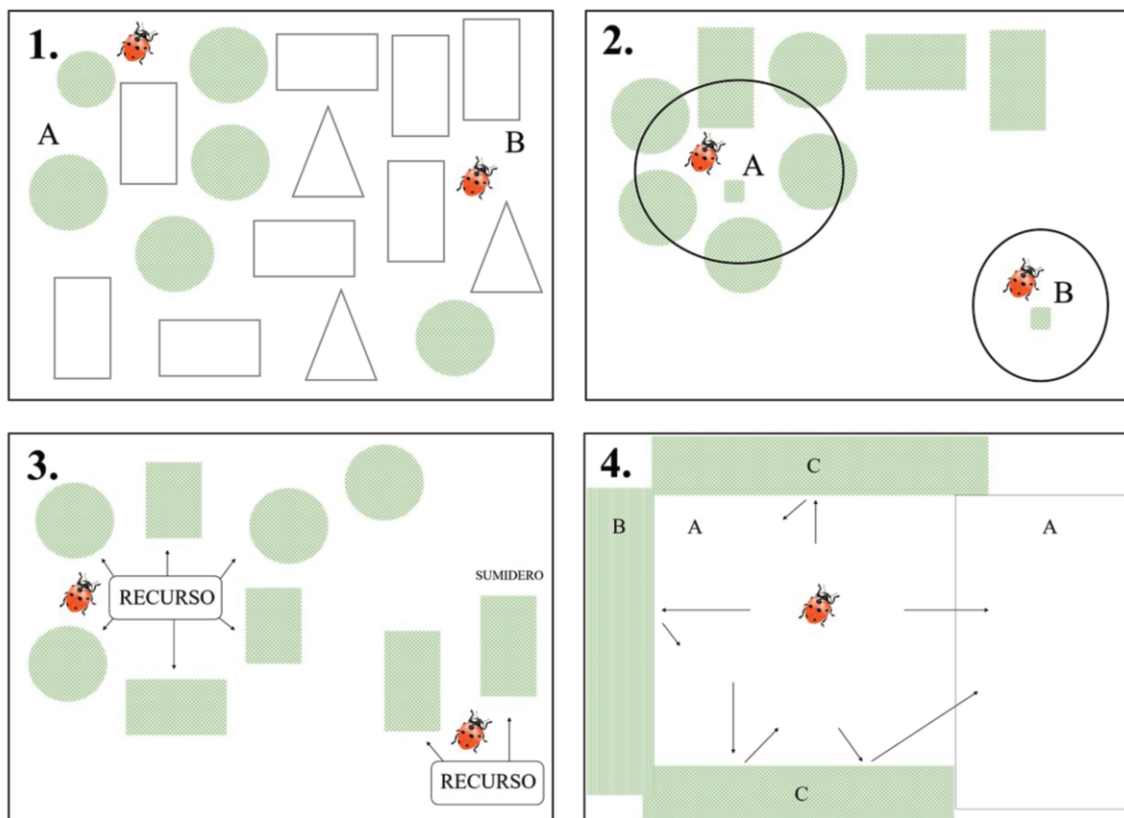


Figura 4. Procesos paisajísticos del movimiento basados en la configuración y composición del paisaje conforme a Dunning et al. (1992). (1) Complementación del paisaje, (2) suplementación del paisaje, (3) parches fuente (recurso) y sumidero, (4) efecto de vecindad (vecindario). Las letras indican diferentes áreas en el paisaje donde existen diversos tipos de parches (formas geométricas). Las flechas indican la dirección del movimiento desde los parches donde se encuentran los artrópodos hacia el posible destino (modificado de Dunning et al. 1992).

Figure 4. Movement – landscape processes based on landscape composition and configuration according to Dunning et al. (1992). (1) Landscape complementation, (2) landscape supplementation, (3) sources and sink – patches, (4) neighborhood effect. Letters show the different areas within the landscape where there are several types of patches (geometric forms). Arrows indicate the movement direction from the patches inhabited by arthropods to the possible destination (modified from Dunning et al. 1992).

Conclusiones

El estudio del movimiento de los enemigos naturales se hace fundamental cuando queremos proporcionar un control biológico efectivo dentro de los cultivos, ya que a menudo estas poblaciones deben persistir durante todo el año en el agroecosistema. Después de realizar una revisión específica sobre el estado del arte en materia de movimiento de artrópodos y su relación en el control biológico durante la última década, podemos concluir que:

1. Los artrópodos que consumen o parasitan a otros artrópodos en al menos un estadio de su desarrollo pueden proporcionar importantes servicios de control biológico. A cambio, estos enemigos naturales necesitan cumplir su ciclo de vida en una planta, que forma parte de un ecosistema, que a su vez lo integran ciertos tipos de hábitats efímeros y/o perturbados. En este tipo de ambientes, el movimiento resulta crucial para escapar de las perturbaciones y buscar nuevos recursos, a nivel espacial y temporal.
2. Tanto el agroecosistema como los hábitats naturales y/o hábitats no agrícolas pueden proporcionar recursos para los enemigos naturales, sin embargo, los agroecosistemas son intrínsecamente inestables debido a las prácticas de manejo. Como consecuencia, los enemigos naturales que viven en estos hábitats son sujetos a una variabilidad dependiente del cultivo y el tipo de manejo, lo que produce frecuentes eventos de mortalidad y a menudo tienen que hacer frente a estas situaciones con movimientos directos o bidireccionales entre parches en el paisaje.
3. Dada la naturaleza altamente dinámica de los paisajes agrícolas, el estudio de los agroecosistemas y el movimiento de artrópodos debe integrar diferentes escalas espaciales, así como la heterogeneidad temporal del paisaje, especificando los mecanismos de perturbación en cada sistema.
4. Dentro de la última década, los estudios que relacionan el movimiento de artrópodos y el control biológico se pueden integrar en tres categorías: ensayos de laboratorio, ensayos en campo a nivel local (invernadero, semi-campo, campo abierto) y ensayos en campo a nivel hábitat. En dichos estudios las técnicas que utilizan son: el (1) rastreo por videocámara y software (ensayos de laboratorio), (2) diferencia en abundancia (cuantificación de la distribución), (3) observación y rastreo, (4) observación y rastreo en encierros (boxes), (5) marcaje y recaptura, (6) automarcaje y captura y (7) captura de marca (ensayos en campo a nivel local y ensayos en campo a nivel hábitat).
5. La dificultad que conlleva realizar estudios que abarquen metodologías de paisaje y movimiento de artrópodos hace que la bibliografía aún sea nula. Sin embargo, aunque existen artículos que hablan de movimiento de artrópodos, no se ha encontrado una relación directa con el control biológico. En un futuro próximo los estudios que extrapolen las metodologías utilizadas en el movimiento de artrópodos (a nivel de laboratorio y en el campo) junto con los SIG y las nuevas herramientas de análisis de datos, ayudarán a ampliar el conocimiento sobre los movimientos poblacionales de los artrópodos en los paisajes agrícolas.

Contribución de los autores

Hugo Alejandro Álvarez y Gemma Clemente-Orta: Conceptualización, Metodología, Investigación, Redacción – borrador inicial, Redacción – revisión y edición.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los editores del monográfico por la invitación a participar en esta edición de la revista y a los revisores anónimos por sus comentarios para mejorar la versión final del artículo.

Referencias

- Agustí, N., Castañé, C., Fraile, I., Alomar, O. 2020. Development of a PCR-based method to monitor arthropod dispersal in agroecosystems: *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) from banker plants to tomato crops. *Insect science* 27: 1125-1134.
- Allema, B., Hemerik, L., Rossing, W.A., Groot, J.C., van Lenteren, J.C., van der Werf, W. 2019. Dispersal of a carabid beetle in farmland is driven by habitat-specific motility and preference at habitat interfaces. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 167: 741-754.
- Álvarez, H.A. 2021. Semi-natural habitats and natural enemies in olive orchards: abundance, function, trophic interactions, and global climate change. University of Granada, Granada, España.
- Álvarez, H.A., Serrano-Meneses, M.A., Reyes-Márquez, I., Jiménez-Cortés, J.G., Córdoba-Aguilar, A. 2013. Allometry of a sexual trait in relation to diet experience and alternative mating tactics in two rubyspot damselflies (Calopterygidae: *Hetaerina*). *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 521-533.
- Álvarez, H.A., Carrillo-Ruiz H., Morón M.A. 2016. Record of Scarabaeoidea larvae and adults associated with *Amaranthus hypochondriacus* L. and living fences. *Southwestern Entomologist* 41: 675-680.
- Álvarez, H.A., Carrillo-Ruiz, H., Jiménez-García, D., Morón M.A. 2017. Abundance of insect fauna associated with *Amaranthus hypochondriacus* L. crop, in relation to natural living fences. *Southwestern Entomologist* 42: 131-135.
- Álvarez, H. A., Morente, M., Oi, F. S., Rodríguez, E., Campos, M., Ruano, F. 2019a. Semi-natural habitat complexity affects abundance and movement of natural enemies in organic olive orchards. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 285: 106618.
- Álvarez, H.A., Morente, M., Campos, M., Ruano, F. 2019b. La madurez de las cubiertas vegetales aumenta la presencia de enemigos naturales y la resiliencia de la red trófica de la copa del olivo. *Ecosistemas* 28: 92-106.
- Álvarez, H.A., Jiménez-Muñoz, R., Morente, M., Campos, M., Ruano, F. 2021a. Ground cover presence in organic olive orchards affects the interaction of natural enemies against *Prays oleae*, promoting an effective egg predation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 315: 107441.
- Álvarez, H.A., Morente, M., Ruano, F. 2021b. Habitat complexity in organic olive orchards modulates the abundance of natural enemies but not the attraction to plant species. *BioRxiv* 2021.02.04.429588..
- Álvarez, H.A., Clemente-Orta, G., Carrillo-Ruiz, H., López-Olgún, J.F., Jiménez-García, D., Morón, M.A. 2022. Positive Edge Effects of Natural Habitats Produce Matching Response in Beetle Population and Plant Morphometry in Amaranth Crop. *Southwestern Entomologist* 47: 611-624.
- Bale, J.S., Van Lenteren, J.C., Bigler, F. 2008. Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1492), 761-776.
- Bastola, A., Parajulee, M.N., Porter, R.P., Shrestha, R.B., Chen, F.J., Carroll, S.C. 2016. Intercrop movement of convergent lady beetle, *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae), between adjacent cotton and alfalfa. *Insect science* 23: 145-156.
- Batsleer, F., Bonte, D., Dekeukeleire, D., Goossens, S., Poelmans, W., Van der Cruyssen, E., et al. 2020. The neglected impact of tracking devices on terrestrial arthropods. *Methods in Ecology and Evolution* 11(3), 350-361.
- Batuecas, I., Agustí, N., Castañé, C., Alomar, O. 2021. Molecular tracking of insect dispersal to verify arthropod predator movement from an alfalfa field to a peach orchard. *Biological Control* 158: 104506.
- Bengtsson, J., Anglestam, P., Elmquist, T., Emanuelsson, C.F., Ihse, M., Moberg, F., Nyström, M. 2003. Reserves, resilience, and dynamic landscapes. *Ambio* 32: 389-6.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1715-27.
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A., Cunningham, S.A. 2012. Habitat functionality for the ecosystem service of pest control: reproduction and feeding sites of pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* 15: 12-23.

- Bianchi, F.J.J.A., Ives, A.R., Schellhorn, N.A. 2013. Interactions between conventional and organic farming for biocontrol services across the landscape. *Ecological Applications* 23: 1531–43.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.M., Rand, T.A., Tscharntke, T. 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 146: 34–43.
- Bocedi, G., Heinonen, J., Travis, J.M.J. 2012. Uncertainty and the role of information acquisition in the evolution of context-dependent emigration. *American Naturalist* 179: 606–20.
- Bowler, D.E., Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80: 205–25.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., Haver, N.J. 2003. *Invertebrates. 3rd edition*, Sinauer Associates. Sunderland, MA, Estados Unidos.
- Bueno, V.H., Lins Jr, J.C., Silva, D.B., van Lenteren, J.C. 2019. Is predation of *Tuta absoluta* by three Neotropical mirid predators affected by tomato lines with different densities in glandular trichomes?. *Arthropod-Plant Interactions* 13: 41–48.
- Cadenasso, M.L., Traynor, M.M., Pickett, S.T.A. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 774–782.
- Cardinale, B., Duffy, J., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59.
- Chapman, R.F. 2009. *The Insects. Structure and Function. 4th edition*, Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Clafin, S.B., Thaler, J.S., Power, A.G. 2015. Predators, host abundance, and host spatial distribution affect the movement of wingless non-colonizing vector *Rhopalosiphum padi* (L.) and PVY prevalence in an oat/potato system. *Arthropod-Plant Interactions* 9: 301–309.
- Clemente-Orta, G., Álvarez, H.A. 2019. La influencia del paisaje agrícola en el control biológico desde una perspectiva espacial. *Ecosistemas* 28: 13–25.
- Clemente-Orta, G., Albajes, R., Achon, M.A. 2020a. Early planting, management of edges and non-crop habitats reduce potyvirus infection in maize. *Agronomy for Sustainable Development* 40: 1–12.
- Clemente-Orta, G., Madeira, F., Batuecas, I., Sossai, S., Juárez-Escario, A., Albajes, R. 2020b. Changes in landscape composition influence the abundance of insects on maize: The role of fruit orchards and alfalfa crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 291: 106805.
- Clemente-Orta, G., Albajes, R., Batuecas, I., Achon, M.A. 2021. Planting period is the main factor for controlling maize rough dwarf disease. *Scientific reports* 11: 1–12.
- Clemente-Orta, G., Álvarez, H.A., Madeira, F., Albajes, R. 2022. The Influence of Planting Periods on Herbivore and Natural Enemy Abundance on Yellow Sticky Traps in Bt Maize Fields. *Insects* 13: 388.
- Collard, B., Tixier, P., Carval, D., Lavigne, C., Delattre, T. 2022. Assessing the effect of complex ground types on ground-dwelling arthropod movements with video monitoring: Dealing with concealed movements under a layer of plant residues. *Ecology and evolution* 12 (7), ece3.9072.
- Coombes, D.S., Sotherton, N.W. 1986. The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology* 108: 461–74.
- Cotes, B., González, M., Benítez, E., De Mas, E., Clemente-Orta, G., Campos, M., Rodríguez, E. 2018. Spider communities and biological control in native habitats surrounding greenhouses. *Insects* 9: 33.
- DeBach, P. 1964. *Biological Control of Insects Pests and Weeds*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- DeBach, P., Rosen, D. 1991. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Díaz, M.J.Y., Rodríguez, M.A., Musleh, S., Silva, G., Lucas, E. 2021. Photo-selective nets (PSNs) affect predation by *Harmonia axyridis* on *Myzus persicae*. *Biological Control* 164: 104780.
- Dingle, H., Drake, V.A. 2007. What is migration? *BioScience* 57: 113–21.
- Duelli, P. 1980. Preovipository migration flights in the green lacewing, *Chrysopa carnea* (Planipennia, Chrysopidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 239–246.
- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I., Jakob, S. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193–207.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in landscapes. *Oikos* 65: 169–75.
- Englund, G., Hambäck, P.A. 2007. Scale dependence of immigration rates: models, metrics and data. *Journal of Animal Ecology* 76: 30–35.
- Evans, E.W., Bolshakova, V.L.J., Carlile, N.R. 2015. Parasitoid dispersal and colonization lag in disturbed habitats: biological control of cereal leaf beetle metapopulations. *Journal of Applied Entomology* 139: 529–538.
- Fagan, W.E., Cantrell, R.S., Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165–182.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21: 1003–15.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., et al. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14: 101–12.
- Freitas, C.D., Gontijo, L.M., Guedes, R.N.C., Chediak, M. 2017. Survival and locomotory behavior of earwigs after exposure to reduced-risk insecticides. *Journal of Economic Entomology* 110: 1576–1582.
- Gullan, P.J., Cranston, P.S. 2014. *The insects: an outline of entomology*. John Wiley & Sons.
- Hagler, J.R., Jackson, C.G. 2001. Methods for marking insects: Current techniques and future prospects. *Annual Review of Entomology* 46: 511–543.
- Hagler, J.R., Machtley, S.A. 2016. Administering and detecting protein marks on arthropods for dispersal research. *Journal of Visualized Experiments* 107: e53693.
- Hayashi, M., Abe, J., Owashi, Y., Miura, K. 2020. Estimation of movement from insectary plants to crop plants in *Orius* bugs (Heteroptera: Anthoridae) by molecular gut content analysis. *Applied Entomology and Zoology* 55: 361–365.
- Heimoana, V., Pilkington, L.J., Raman, A., Mitchell, A., Nicol, H.I., Johnson, A.C., Gurr, G.M. 2017. Integrating spatially explicit molecular and ecological methods to explore the significance of non-crop vegetation to predators of brassica pests. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 239: 12–19.
- Hirose, Y., Takasu, K., Takagi, M. 1996. Egg parasitoids of phytophagous bugs in soybean: mobile natural enemies as naturally occurring biological control agents of mobile pests. *Biological Control* 7: 84–94.
- Irvin, N.A., Hagler, J.R., Hoddle, M.S. 2018. Measuring natural enemy dispersal from cover crops in a California vineyard. *Biological Control* 126: 15–25.
- Jernigan, C.M. 2017. *How Do Bees Fly?*. ASU - Ask A Biologist [recurso en línea, Accedido 6 de febrero de 2023]. <https://askabiologist.asu.edu/how-do-bees-fly>
- Kennedy, G.G., Storer, N.P. 2000. Life systems of polyphagous arthropod pests in temporally unstable cropping systems. *Annual Review of Entomology* 45: 467–93.
- Langhof, M., Gathmann, A., Poehling, H.M., Meyhofer, R. 2003. Impact of insecticide drift on aphids and their parasitoids: residual toxicity, persistence and recolonisation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 94: 265–74.
- Lavandero, B.I., Wratten, S.E., Hagler, J.R., Jervis, M.A. 2004. The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal of Pest Management* 50: 147–151.
- Laws, J.M. 2014. *How to Draw Insects: Understanding and Drawing the Legs (part 2)*. Biologist [recurso en línea, Accedido 6 de febrero de 2023]. <https://johnmuirlaws.com/draw-insects-understanding-drawing-legs-part-2/>
- Lefebvre, M., Papaix, J., Mollot, G., Deschodt, P., Lavigne, C., Ricard, J.M., et al. 2017. Bayesian inferences of arthropod movements between hedgerows and orchards. *Basic and Applied Ecology* 21: 76–84.
- Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D. 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6: 673–679.
- Madeira, F., Pons, X. 2016. Rubidium marking reveals different patterns of movement in four ground beetle species (Col., Carabidae) between adjacent alfalfa and maize. *Agricultural and Forest Entomology* 18: 99–107.

- Massol, F., Petit, S. 2013. Interaction networks in agricultural landscape mosaics. In *Advances in ecological research. Academic Press* 49: 291-338.
- McCollin, D. 1998. Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography* 21: 247-260.
- Mkenda, P.A., Ndakidemi, P.A., Stevenson, P.C., Arnold, S.E., Belmain, S.R., Chidege, M., Gurr, G.M. 2019. Field margin vegetation in tropical African bean systems harbours diverse natural enemies for biological pest control in adjacent crops. *Sustainability* 11: 6399.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., Mooney, K.A. 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science* 14: 1-7.
- Nakano, R., Hinomoto, N. 2021. Tracking the movement of *Nesidiocoris tenuis* among banker plants and crops in a tomato greenhouse by DNA markers of host plants. *BioControl* 66: 659-671.
- Opatovsky, I., Lubin, Y. 2012. Coping with abrupt decline in habitat quality: effects of harvest on spider abundance and movement. *Acta Oecologica* 41: 14-19.
- Otway, S.J., Hector, A., Lawton, J.H. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal Animal Ecology* 74: 234-240.
- Prasifka, J.R., Heinz, K.M., Minzenmayer, R.R. 2004. Relationship of landscape, prey and agronomic variables to the abundance of generalist predators in cotton (*Gossypium hirsutum*) fields. *Landscape Ecology* 19: 709-17.
- Ries, L., Sisk, T.D. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917-2926.
- Ries, L., Fletcher, R.J.Jr., Battin, J., Sisk, T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 491-522.
- Root, R.B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J. 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: a review. En: Sparks D.L. (ed.), *Advances in agronomy*, pp. 219-259. Academic Press. Washington, D.C., Estados Unidos.
- Sabatier, R., Meyer, K., Wiegand, K., Clough, Y. 2013. Non-linear effects of pesticide application on biodiversity-driven ecosystem services and disservices in a cacao agroecosystem. *Basic and Applied Ecology* 2: 93-186.
- Saito, T., Takagi, M., Tezuka, T., Ogawara, T., Wari, D. 2021. Augmenting *Nesidiocoris tenuis* (*Nesidiocoris*) with a factitious diet of artemia cysts to control *Bemisia tabaci* (*Gennadius*) on tomato plants under greenhouse conditions. *Insects* 12: 265.
- Samaranayake, K.G.L.I., Costamagna, A.C. 2019. Adjacent habitat type affects the movement of predators suppressing soybean aphids. *Plos one* 14: e0218522.
- Schellhorn, N.A., Bianchi, F.J.J.A., Hsu, C.L. 2014. Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology* 59: 559-581.
- Schmidt-Entling, M.H., Dobeli, J. 2009. Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 133: 19-22.
- Schmidt, M.H., Tschamtkke, T. 2005. Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography* 32: 467-73.
- Schmidt-Jeffris, R.A., Moretti, E.A., Bergeron, P.E., Zilnik, G. 2022. Nontarget Impacts of Herbicides on Spiders in Orchards. *Journal of Economic Entomology* 115: 65-73.
- Schweiger, O., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., et al. 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42: 1129-39.
- Shmida, A., Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Sivakoff, F.S., Rosenheim, J.A., Hagler, J.R. 2012. Relative dispersal ability of a key agricultural pest and its predators in an annual agroecosystem. *Biological Control* 63: 296-303.
- Sorribas, J., González, S., Domínguez-Gento, A., Vercher, R. 2016. Abundance, movements and biodiversity of flying predatory insects in crop and non-crop agroecosystems. *Agronomy for Sustainable Development* 36: 1-9.
- Thomas, C.F.G., Jepson, P.C. 1997. Field-scale effects of farming practices on linyphiid spider populations in grass and cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84: 59-69.
- Thomas, C.D., Kunin, W.E. 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* 68: 647-57.
- Tian, T.A., Yu, L.C., Yu, X.F., Li, L.T., Sun, G.J., Zhang, H.Y., et al. 2020. Proper hunger increased the lethal efficiency of the ectoparasitic mite *Pyemotes zhonghuajia* (Trombidiformes: Pyemotidae). *Systematic and Applied Acarology* 25: 1661-1667.
- Tschamtkke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., et al. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.
- van Lenteren, J.C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W.J., Urbaneja, A. 2018. Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl* 63(1), 39-59.
- Vandermeer, J., Perfecto, I., Schellhorn, N. 2010. Propagating sinks, ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. *Landscape Ecology* 25: 509-18.
- Vet, L.E.M. 2001. Parasitoid searching efficiency links behaviour to population processes. *Applied Entomology and Zoology* 36: 399-408.
- Wigglesworth, V.B. 1972. *The Principles of Insect Physiology*, 7th edn. Chapman & Hall, Londres, Reino Unido.
- Wissinger, S.A. 1997. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* 10, 4-15.
- Yang, Q., Men, X., Zhao, W., Li, C., Zhang, Q., Cai, Z., et al. 2021. Flower strips as a bridge habitat facilitate the movement of predatory beetles from wheat to maize crops. *Pest Management Science* 77: 1839-1850.
- Yoo, H.J.S., O'Neil, R.J. 2009. Temporal relationships between the generalist predator, *Orius insidiosus*, and its two major prey in soybean. *Biological Control* 48: 168-80.