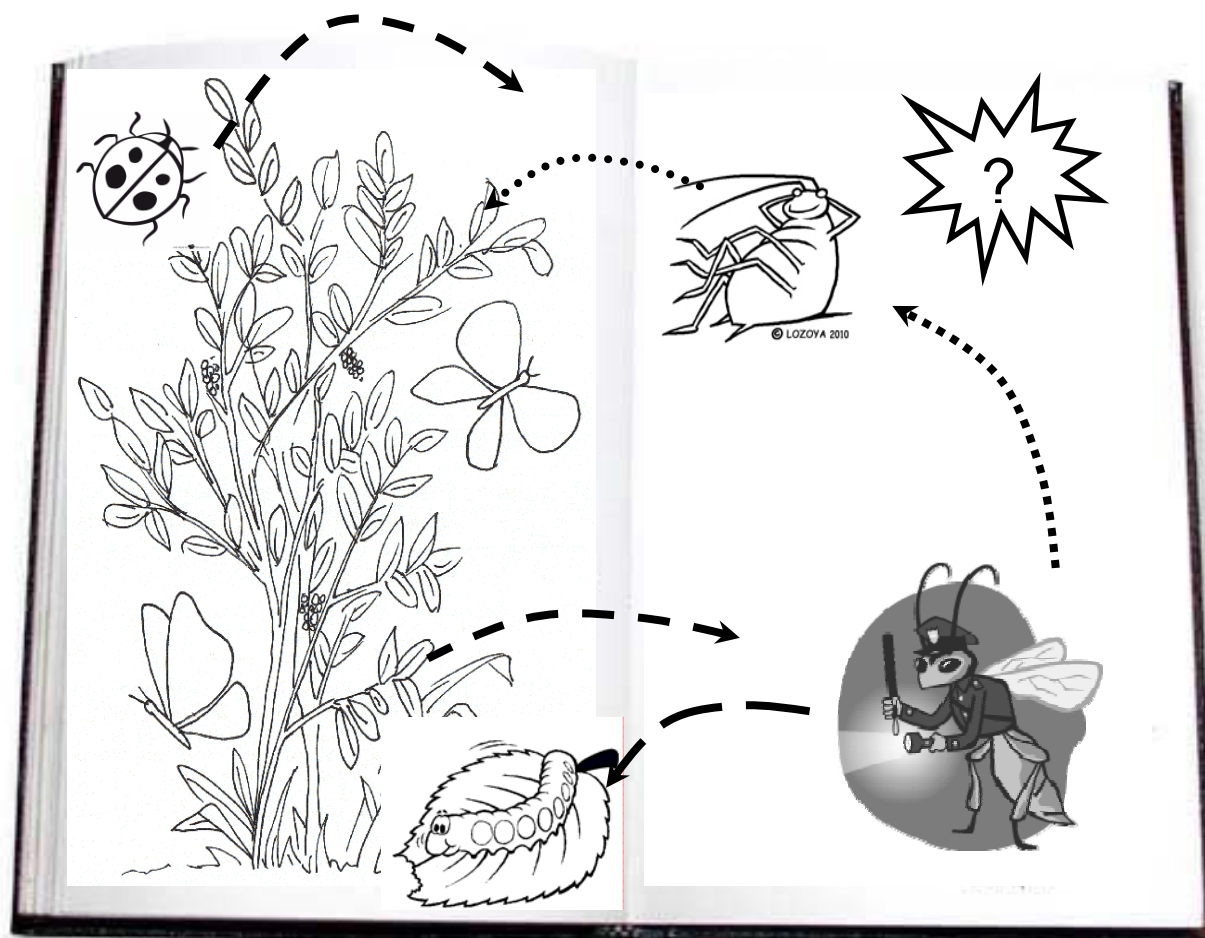


MASTER EN AGRICULTURA ECOLÓGICA 2010 – 2011
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

Proyecto:

“Interacciones multitróficas arriba y abajo del suelo mediadas por Brassica oleracea var. capitata y su relación con la regulación natural de plagas”



IGNACIO VILLEGAS SÁNCHEZ

A los agricultores de mañana

*“En el momento en el que crees en un
sueño, se convierte en un reto...”*



Dirección del proyecto

- *Adela González Megías*. Profesora Titular del Departamento de Biología Animal. Grupo de Investigación en Biología y Ecología Animal de Sistemas Terrestres. Universidad de Granada.
- *Andrés Porras Luque*. Técnico Asesor en Producción Ecológica. Instituto de Investigación y Formación Agraria y Pesquera (IFAPA) “Camino de Puchil” (Granada). Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.

Autor de las fotografías y figuras: Ignacio Villegas Sánchez

ÍNDICE

1. Introducción	2-4
2. Objetivos	4
3. Material y método	
3.1. Área de estudio y caracterización de la zona experimental	4-6
3.2. Consideraciones generales y manejo del cultivo	7-8
3.3. Diseño experimental	8-15
3.4. Análisis estadístico	15-18
4. Resultados	19-25
5. Discusión	25-30
6. Conclusiones	31
7. Bibliografía	32-35
8. Agradecimientos	36-37
Anexo 1: Inventario de artropofauna encontrada	
Anexo 2: Variables consideradas en el análisis estadístico	
Anexo 3: Fotografías de las especies de estudio en experimento B	
Anexo 4: Tablas, gráficas y figuras complementarias	

1. INTRODUCCIÓN

En la producción ecológica está limitado el uso de fitosanitarios para el control de las plagas y enfermedades a los permitidos en la normativa. Al margen de esto hay constatados muchos ejemplos en agricultura de aumento de poblaciones plagas tras la aplicación de insecticidas por diversos mecanismos como alteración de la fisiología de la planta o rotura del equilibrio en el ecosistema en el que se han alterado las redes tróficas (Dajoz, 2002). Esto es consecuencia de una reducción de la biodiversidad y se sabe que esta tiene un papel muy importante en los servicios que ofrecen los ecosistemas en cuanto a regulación natural de plagas y enfermedades, resiliencia frente a perturbaciones, etc. (Altieri, 1994; Hole et al., 2005). Según una hipótesis clásica en ecología que relaciona la estabilidad con la biodiversidad, el aumento de esta última conlleva un aumento en la riqueza de especies de niveles tróficos superiores. Se deduce de esto que de forma concatenada un aumento de la diversidad vegetal conlleva un aumento en las poblaciones de insectos fitófagos y consecuentemente de sus predadores y parásitos (Dajoz, 2002). Un estudio reciente ha señalado la importancia para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos del equilibrio entre especies, además de la riqueza en sí (Crowder et al., 2010).

Por tanto, una alternativa para el manejo sanitario de los cultivos en producción ecológica es esta biodiversidad. Pero para gestionarla y beneficiarse de sus efectos positivos es necesario un enfoque “holístico” del cultivo desde todos los ámbitos, integrándolo en un contexto ambiental más amplio y no quedándonos simplemente en una sustitución de insumos (Hole et al., 2005; Porcuna, 2011). La mayoría de los estudios especializados existentes se centran en un aspecto de una práctica agrícola concreta, de una enfermedad o plaga particular, o en los factores que han provocado esta pérdida de biodiversidad. Necesitamos conocer y comprender como funcionan esos sinergismos e interacciones entre organismos para poder potenciar los que más se adecuen a cada gestión particular (por ejemplo plantando especies que atraigan a fauna auxiliar concreta) (Porcuna, 2011).

La agrupación de especies en gremios o grupos funcionales se basa en la hipótesis de la redundancia que dice que la estabilidad y productividad aumentarían hasta un cierto valor de biodiversidad, a partir del cual se mantendría estable (Dajoz, 2002). Existen varias hipótesis que pueden explicar estas interacciones tróficas: “*top down*”: control por los depredadores, “*bottom-up*”: control por los recursos (Ahuja et al., 2010). La gran mayoría de estudios que se han llevado a cabo con cultivos y que han tenido un gran interés en el control biológico de plagas se basan en modelos clásicos predador – presa (2 niveles). Sin embargo, se han explorado menos otro tipo de interacciones mediadas por las plantas que son conocidas como indirectas. Dentro de estas hay un tipo muy interesante que son las interacciones medidas por un rasgo (TMII). Este tipo de interacciones implican efectos transmitidos de una especie a otra a través de una o varias intermedias conllevando cambios en el fenotipo de las especies interactuantes, y han sido subrayadas recientemente como determinante en la estructura ecológica de las comunidades. La alteración de rasgos de las plantas

inducidos por herbívoros constituye el mecanismo básico de las TMII (Ogushi, 2008).

Está ampliamente demostrada la capacidad de las plantas para sintetizar compuestos orgánicos que inciden de alguna manera sobre otros organismos a nivel químico modificando su comportamiento (Turlings et al., 1995; Heil, 2008). Un buen ejemplo de esto son sustancias liberadas por las plantas de forma inducida específicamente en respuesta al daño por herbivoría y que además de tener un efecto directo sobre el herbívoro disminuyendo su crecimiento tienen como fin atraer a los predadores de estos herbívoros (Ahuja et al., 2008; Poelman et al., 2009; Hilker & Meiners, 2010). Estos compuestos constituidos por metabolitos secundarios, son sintetizados de forma local y sistémica, difiriendo cuantitativa y cualitativamente entre plantas no atacadas y atacadas, y observándose en estas últimas un incremento en la atracción de enemigos naturales de los herbívoros, fundamentalmente parasitoides y predadores (Wackers & Bezemer, 2003; Heil, 2008). Además se ha comprobado en condiciones de laboratorio que el conjunto de compuestos volátiles presenta variación intraespecífica a nivel incluso de cultivar en plantas de interés agronómico (Poelman et al., 2009).

Recopilando, hasta aquí estamos considerando 3 niveles: planta, herbívoro y predadores, y es posible complejizar aún más el sistema si se tiene en cuenta la fauna edáfica. No solo en su papel directo en la nutrición vegetal sino a través de las interacciones con los herbívoros y predadores epigeos mediadas por la planta (Ogushi, 2008). Aunque se conocen sobradamente los efectos positivos de los organismos descomponedores sobre el crecimiento y éxito reproductivo de las plantas (Lavelle, 1988; Edwards & Bohlen, 1996; Eisenhauer et al., 2007;), y se han incluido en estudios de interacciones con 4 niveles: detritívoro – planta – herbívoro – predador, demostrándose efectos sobre la comunidad epigea por medio de interacciones indirectas (Wrust & Jones, 2003; Poveda et al., 2005), pocas veces estos estudios se han llevado a cabo en condiciones de campo (González – Megías & Müller, 2010; Johnson et al., 2011).

Profundizar en el conocimiento de las interacciones entre el subsistema edáfico y epigeo mediadas por las plantas abre un abanico de posibilidades para la gestión de las plagas de los cultivos (Heil, 2008; Ahuja et al., 2010). Esto tiene una enorme aplicación en sistemas de producción ecológica donde estos procesos no están inhibidos y se garantiza la estabilidad del agrosistema y el equilibrio entre especies (Birkhofer et al., 2008; Crowder et al., 2010).

Por tanto, nuestras hipótesis son:

- 1) Los descomponedores tienen un efecto positivo en las plantas, potenciando su crecimiento y producción de biomasa. Se espera que plantas con detritívoros añadidos tengan más biomasa aérea y mayor calidad (contenido en nitrógeno) debido a los beneficios potenciadores del reciclado de nutrientes y la degradación de la materia orgánica a formas más fácilmente atacables por la microflora.

- 2) Los descomponedores, a través de interacciones mediadas por la planta, afectan negativamente a la comunidad de herbívoros asociados. Es decir, que plantas con detritívoros tendrán menos abundancia de herbívoros epígeos (tanto mordedores como chupadores) y sufrirán menos daños.
- 3) Los descomponedores tienen un papel positivo en las interacciones herbívoros-predadores mediadas por la planta, aumentando la presencia de parasitoides y su tasa de parasitación de herbívoros hospedadores.

2. OBJETIVOS

El objetivo principal del proyecto es determinar la importancia o el papel de los detritívoros sobre la comunidad de artrópodos epigea asociada a la col repollo de hoja lisa *Brassica oleracea var. capitata* (Maroto, 1995; Farnham et al., 2008).

Objetivos parciales:

- 1) Comprobar el efecto de los detritívoros sobre la producción vegetal y el desarrollo de la planta, tomando como indicadores parámetros ecológicos a nivel de la morfología y química de la planta.
- 2) Determinar el efecto de los detritívoros sobre la fauna de herbívoros foliares asociados a la col, incluyendo diferentes gremios como mordedores (lepidópteros etc.), chupadores (áfidos etc.) y predadores. Se evaluará también el efecto sobre los daños foliares sufridos por mordedores.
- 3) Identificar el número de insectos depredadores que se alimenten sobre los herbívoros que atacan la planta objeto de estudio.
- 4) Explorar el efecto de los detritívoros sobre el control natural de herbívoros mediante la atracción de depredadores naturales (en este caso, parasitoides). Este objetivo se enfocará principalmente en la fauna de mordedores.

3. MATERIAL Y MÉTODO

3.1 Área de estudio y caracterización de la zona experimental

El ensayo se llevó a cabo en una finca dedicada al cultivo ecológico de frutales situada en el sureste peninsular, en la provincia de Granada. Concretamente en el municipio de Churriana de la Vega, muy cerca de la carretera GR-3303 y a unos 4 kilómetros aproximadamente de la capital. UTM: Huso 30, X: 43057,78 Y: 4112931,77.

Está englobada en una comarca agraria conocida como “La Vega de Granada”, que cuenta con una superficie total aproximada de 920,43 km² (INE, 2009). La finca tiene una orientación norte-sur y una superficie de 2.79 hectáreas de las cuales 2.6 están destinadas al cultivo de frutales de pepita y hueso desde 2007.

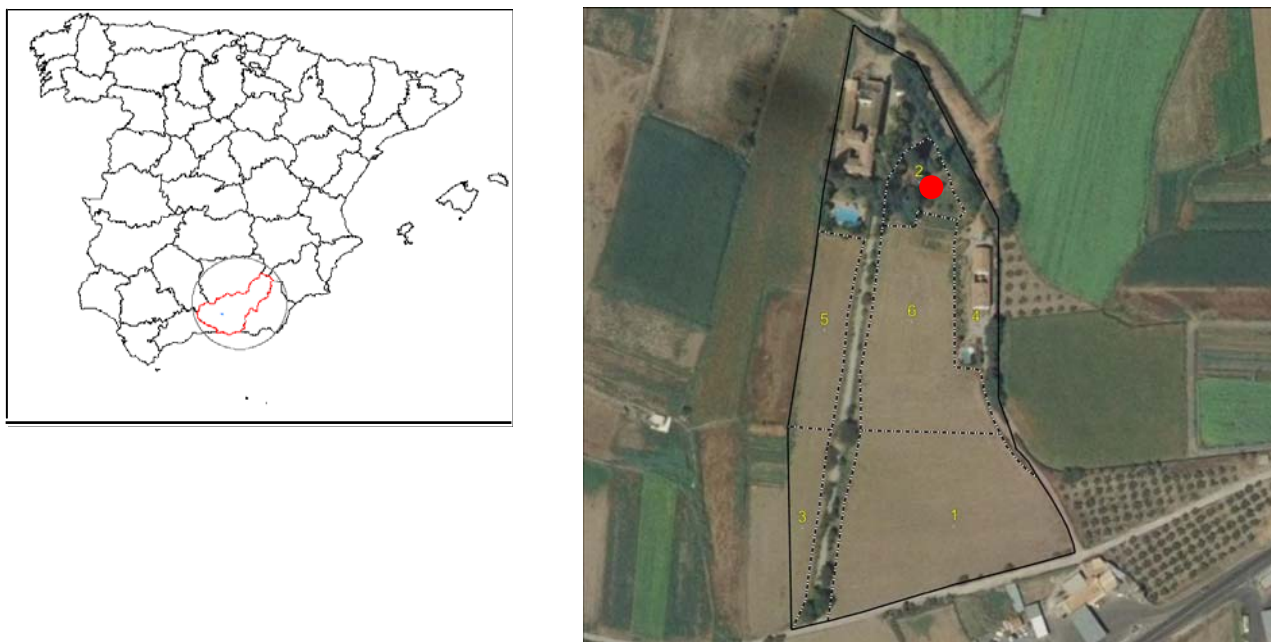


Figura 1. Situación general y localización de la zona experimental

La parcela está dividida en 6 recintos, de los cuales 4 son considerados tierras arables según datos del Sigpac (2011). En el recinto 2 (punto rojo) es donde se situaron los ensayos experimentales. Es una zona en barbecho rodeada de árboles y en la que solo se cultiva aproximadamente un 10 % de su superficie dedicada a un huerto familiar. Constituía un antiguo jardín en el que quedan presentes especies arbóreas de las que destacamos nogales, olivos, cipreses, nísperos, aligustres, laureles y castaños.

La zona está rodeada por setos naturales pluriespecíficos y cursos de agua permanente (acequias). La gran mayoría de la cubierta arvense espontánea se secó a principios de verano. No obstante y en respuesta a los riegos por inundación, durante el ensayo apareció una débil cubierta integrada por muy pocas especies dominantes (*Amaranthus sp.*, *Chenopodium sp.*, *Portulaca oleracea L.*, *Lamium sp.* y alguna gramínea). El huerto familiar era de pequeñas dimensiones (a penas 6 x 6 metros) y en él se cultivaba zanahoria y brócoli. En los alrededores se cultivaba en esas fechas tabaco y maíz de forma convencional.

La orientación de ambos experimentos es diferente, siendo el A norte-sur y el B este-oeste. La razón de esto fue adecuar la plantación al espacio existente entre árboles buscando un equilibrio entre que no estuvieran muy pegados a éstos ni demasiado próximos ambos ensayos entre sí (Figura 2).



Figura 2. Zona de estudio y ubicación de los ensayos.

De forma general, el clima de la zona es mediterráneo-continental con cierto matiz árido. Las temperaturas extremas y especialmente durante el invierno, el retraso de la primavera y el riesgo de heladas tardías caracterizan el clima local. Las precipitaciones de los últimos 10 años a penas han superado los 400 mm anuales en la zona. Sin embargo, el régimen es muy irregular y torrencial, presentando dos picos seguidos: uno de octubre a diciembre y otro de enero a marzo, es decir, toda la lluvia cae en 6 meses (Ver anexo 4 para más detalles). Existe déficit hídrico de junio a agosto, calculado según el promedio de las precipitaciones mensuales acumuladas en 10 años y los datos de evapotranspiración potencial según Trabuco & Zomer, 2009. Este coincide con altas temperaturas y humedad relativa que a penas llega al 60 % (régimen xérico). Durante el tiempo que duró el ensayo (desde principios de junio a principios de septiembre de 2011) las temperaturas promedios locales del verano oscilaron entre 32.9 ° C de máxima y 14.4 ° C de mínima, superándose los 35 ° C de máxima en un 28 % del tiempo que duró el ensayo. La media de las precipitaciones fue prácticamente cero (*Datos de Estación Agroclimática de IFAPA Centro Camino del Purchil, Granada*).

A pesar de todo, el agua para riego es abundante debida a la procedente del deshielo de Sierra Nevada y a la valiosa red de canalizaciones y acequias de origen árabe con que cuenta la comarca.

Los suelos de la zona a nivel regional se clasifican como fluvisoles calcáreos, caracterizados por ser suelos jóvenes formados por depósitos aluviales (Proyecto LUCDEME). A nivel de zona experimental (recinto 2) se hizo una caracterización del suelo en función de Método Herody, descrito por Scherer, J. P. (ver bibliografía). En resumen partimos de un suelo profundo, con contenido importante en caliza activa (> 5%), un ph de 7.9 y 7.7 en horizonte profundo y superficial respectivamente, color pardo, textura franco - limosa, estructura abierta y buenos niveles de materia orgánica .

3.2 Consideraciones generales y manejo del cultivo.

Las labores previas al trasplante fueron un pase de rotavator superficial para incorporar la flora arvense espontánea, que se dio en abril de 2011 y el correspondiente asurcado para preparar el riego a principios del verano. Al no cultivarse esa zona de la parcela, no se abona desde hace años y la materia orgánica que recibe está compuesta por restos finos de poda de los frutales, hojarasca y restos de la arboleda y cubierta arvense espontánea. Por ello y porque los niveles de materia orgánica eran semicuantitativamente elevados en el análisis de suelo en función de las observaciones efectuadas mediante el Método Herody, no se consideró necesario ningún abonado previo al experimento.

Se decidió trabajar con plántulas de *Brassica oleracea* var. *capitata* cultivar *Bronco* (Bejo S.A.) por ser de ciclo corto y emplearse como cultivo de verano al tener buena resistencia al espigado. Esta variedad tiene un ciclo aproximado de 80 días y llega a alcanzar un peso comecial del repollo de 2 kg. Se suele trasplantar a mediados de agosto y recolectar en noviembre. Es de consistencia muy dura y forma ovalada o chata (Candreita, 2008). Las plántulas se compraron en un semillero comercial, producidas de forma convencional.

El marco de plantación, que parece estar relacionado positivamente con el peso final de la planta (Maroto, 1995; Roselló, 2011), fué de 60 x 100 cm aproximadamente. Algo mayor que las recomendaciones para el cultivo a nivel comercial para evitar que al desarrollarse pueda haber solape de hojas e intercambio de fauna entre plantas.

El trasplante se hizo a primeros de junio de 2011, directamente en suelo y sobre caballón para facilitar el drenaje. Con la plántula dentro de una bolsa de malla mosquitera de fibra de vidrio y pvc de 1mm x 1.5 mm de luz de malla, cuyas dimensiones son 30 cm de diámetro x 50 cm de profundidad. La finalidad de este sistema es doble: asegurar la presencia de las lombrices añadidas durante todo el experimento y al mismo tiempo, evitar interacciones de otros invertebrados edáficos (Wrust & Jones, 2003; Poveda et al., 2005). Todas las plantas (tanto con lombrices como las control) se trasplantaron dentro de bolsas para descartar un posible efecto de ésta.



Figura 3. Bolsas de malla mosquitera

La tierra se tomó directamente de la zona revisándola cuidadosamente y retirando los artrópodos presentes. Se dejaron 5 cm aproximadamente de la bolsa de malla mosquitera sobresaliendo por encima de la superficie del suelo para limitar los movimientos horizontales de los organismos que intentasen entrar y a las lombrices salir.

Para determinar el número de lombrices a añadir a cada planta se hizo un muestreo preliminar antes de montar los experimentos mediante recolección manual directa o *hand sorting* en 10 cuadrados de 1 m² y 50 cm de profundidad

(Edwards & Bohlen, 1996). La densidad promedio resultante fueron menos de una lombriz por metro cuadrado (0.76). Esta bajísima densidad puede deberse probablemente a la estación, donde el agua retenida en el suelo en horizontes superficiales es muy escasa en ausencia de riego. En experimentos similares la literatura aporta algunas referencias: 2 individuos de *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) en macetas de máximo 25 centímetros de profundidad con compost (Wurst & Jones, 2003, Lohman et al., 2009) o suelo directamente (Poveda et al., 2005) y 4 lombrices por cada 15 plantas herbáceas en 13 kg de suelo tipo cambisol (Johnson et al., 2011). Finalmente, decidimos añadir 2 lombrices por cada planta teniendo en cuenta que en el espacio de 0.175 m³ que hay dentro de la bolsa y sin aportes orgánicos externos pudieran vivir durante los 3 meses que duró el ensayo. Esto supone una biomasa total en la superficie de cultivo de 1.20 g/m². Muy por debajo de lo que en experimentos en zonas tropicales han demostrado poder duplicar la producción vegetal (Dajoz, 2002).

En este caso, los ejemplares utilizados corresponden a dos especies consideradas anécicas *Allolobophora chlorotica* (Savigny) y *Allolobophora rosea* (Savigny) (Oligochaeta; Lumbricidae) y fueron colectados en los alrededores de la zona de estudio, junto a una acequia. La primera se considera común en ambientes semihumanizados aunque curiosamente con cierta preferencia por suelos ácidos. La segunda es neutrófila y es mas frecuente en los primeros centímetros de suelo (Talavera, 1987). Se utilizaron ejemplares adultos (con clitelo, que solo lo presentan a partir de su madurez sexual) aproximadamente con las mismas dimensiones (11.26 de longitud x 0.3 ± 0.1 cm de ancho y un peso fresco de 0.485 ± 0.0001 g. Media ± E de una muestra de 5 individuos).

Previo a añadir las lombrices y montar el experimento, se enterró una bolsa de malla sin planta en la misma zona con lombrices dentro y se dejó durante 2 semanas, tras las cuales se desenterró para comprobar que las lombrices seguían presentes y que el dispositivo experimental funcionaba.

El riego y la escarda son las labores mas frecuentes de este tipo de cultivos (Maroto, 1995). Todas las plantas se regaron 1 vez cada 8 días por inundación. De forma sistemática se escardaron aproximadamente 2-3 días después de cada riego para romper la costra superficial y favorecer la retención de agua en el suelo, al mismo tiempo que para controlar la población de adventicias. Debido a que el trabajo previo de acaballonado fue manual, al principios tuvimos problemas con la pendiente del terreno que originaba grandes diferencias en la acumulación de agua tras los riegos. Pero esto se solucionó enseguida colocando escalones trasversales entre caballones, quedando el agua retenida más homogéneamente.

3.3 Diseño experimental

Para llevar a cabo los objetivos propuestos se han realizado dos experimentos complementarios en el campo. Uno fundamentalmente descriptivo en el que se pretende estudiar el efecto general de los detritívoros sobre la artropofauna epígea asociada a la col y sobre el crecimiento y desarrollo vegetal. Y el otro, más concretamente va dirigido a conocer el efecto de los detritívoros sobre los parasitoides de una especie determinada de oruga de lepidóptero.

3.3.1 Experimento A

El objetivo es determinar el efecto de la presencia de los detritívoros sobre la planta y sobre la fauna asociada a ella. Para ello se realizó un experimento en el que se pusieron en el campo plantas con detritívoros (en este caso lombrices de tierra), y sin detritívoros. Se asignaron 20 plantas a cada tratamiento (40 plantas en total).

El esquema de plantación en campo fue el siguiente: “D” representa coles a las que se han añadido lombrices y “C” a las que no, siendo el tratamiento control. Se colocaron distribuidas al azar para evitar cualquier efecto debido a la distribución espacial, lo cual podría enmascarar los tratamientos.

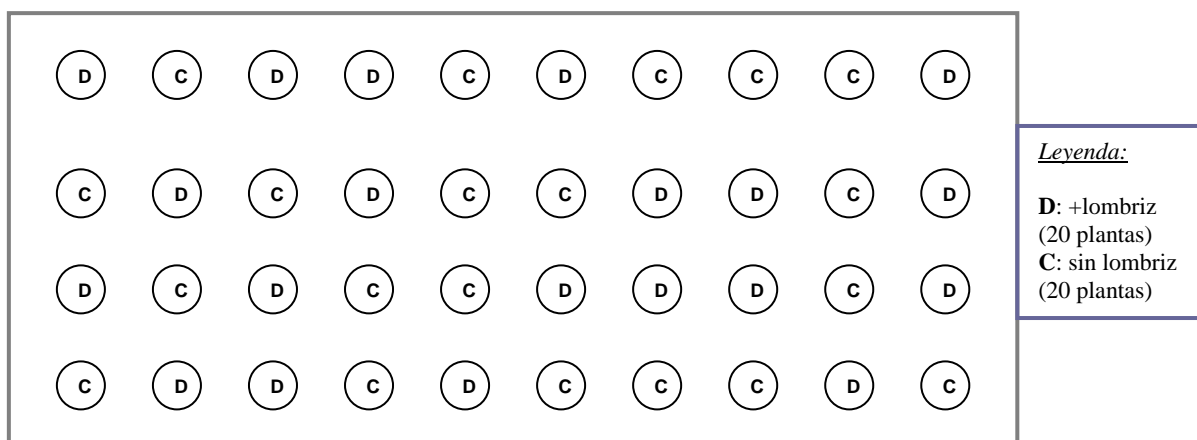


Figura 4. Esquema del diseño experimental y su distribución espacial.

La toma de datos en este experimento se detalla a continuación:

- **1.-** Cuantificación de la abundancia y riqueza específica.

Cada 5 días se cuantificó el número de artrópodos y huevos en algunos casos, asociados a cada planta e identificándolos a nivel de morfoespecie, en un total de 12 revisiones durante el transcurso del ensayo. Se colocaron 3 coles cercanas al bloque experimental, excluidas de éste, sin tratamiento asignado ni trasplantadas en bolsa de malla mosquitera. De estas plantas se fueron colectando artrópodos para hacer una colección de referencia, que junto a un inventario fotográfico constituyeron las herramientas para la identificación de la artropofauna encontrada.

Los ejemplares se clasificaron al máximo nivel taxonómico posible y además por gremios, distinguiendo: mordedores, chupadores, predadores, generalistas y especialistas (Inventario en Anexo 1).

Al final del experimento, a primeros de septiembre de 2011, se recolectaron las plantas enteras (no solo la parte aprovechable) y en laboratorio se cuantificaron las siguientes variables:

- **2.-** Como indicadores de producción vegetal y desarrollo de la planta se anotaron de cada una:
 - Biomasa total (g). Según la literatura la estima más adecuada de este parámetro en estudios ecológicos es mediante el peso seco, deshidratando la muestra para hacer constante las diferencias que pudieran deberse al grado de humedad individual (Southwood, 1978). Teniendo en cuenta que en la col tenemos una parte comestible no podemos desecar el material y por tanto nuestra variable a medir fue peso fresco total. Para intentar disminuir errores y estandarizar la medida lo más posible las plantas se pesaron en el mismo día justo después de cortarlas. Por otro lado, en estudios llevados a cabo con especies cultivadas reflejan este parámetro en peso por unidad de superficie cultivada porque se pretende hacer incapié en la producción vegetal a nivel de cultivo y no de planta (Morales et al., 2006). Por ello, se considera importante reflejar los resultados de biomasa en relación con la superficie cultivada y se procederá igual para el cálculo del rendimiento, pero considerando en este caso el peso de la fracción comestible.
 - Tamaño repollo a través de su diámetro (cm) y biomasa en peso fresco (g) como indicadores de productividad
 - Altura (cm), medida hasta el punto más alto.
 - Anchura (cm). En general, la forma del repollo es bastante circular por lo que solo se tomó como anchura la medida de un diámetro. En los casos en que esto no se cumplía, se tomaron dos medidas y su promedio se consideró el valor final.
 - Diámetro basal (mm) medido con un calibre digital a nivel del cuello de la raíz, justo debajo de donde la planta echó su primera hoja
 - Presencia de yemas secundarias de crecimiento.
 - Número total de hojas que no formaron repollo. Constituye un indicador de aprovechamiento en el sentido en que coles con menor número de hojas que no formaron repollo se consideran comercialmente mejores porque tienen mas parte comestible.

3.- Evaluación de la calidad de las coles en función del contenido en nitrógeno

El nitrógeno es muy importante para los seres vivos en general hasta el punto de suele existir una selección del alimento en función de su riqueza en este elemento. Esto es especialmente determinante en insectos fitófagos (Dajoz, 2002). Como indicador de calidad del alimento se midió el porcentaje de carbono y nitrógeno foliar, así como el balance entre C/N.

Para obtener las muestras para el análisis del contenido en carbono y nitrógeno foliar el procedimiento de trabajo fue el siguiente:

Se tomaron 3 trozos circulares con un peso fresco medio de 4.35 g, de 3 hojas diferentes por cada col, cortados empleando como molde una placa de petri de 5.5 cm de diámetro. El criterio a seguir fue cortar un cilindro de una hoja cercana al repollo, pero que no formase parte de él y un par de cilindros de hojas intermedias en la planta con orientaciones opuestas. Se hizo así para homogeneizar la muestra ya que el contenido en nutrientes en las plantas varía en función de parámetros como edad de la hoja, posición en la planta, actividad metabólica de los tejidos, etc. Se evitó a toda costa coger muestra de hojas con algún signo de herbivoría. Posteriormente se deshidrataron en una estufa durante 3 días a 45 ° C y a continuación se molieron en un molinillo hasta conseguir textura de polvo y una cantidad aproximada de cada muestra de 0.5 g. La determinación del contenido en carbono y nitrógeno se realizó mediante espectrometría de masas en un *Analizador Elemental THERMO SCIENTIFIC Modelo Flash 2000*.



Figura 5. Toma de muestras para análisis de C y N

- **4.- Evaluación de daños foliares.**

El daño provocado por insectos en las plantas puede evaluarse de diferentes maneras. Algunas de ellas se basan en la estima de la cantidad de planta consumida en función de la pérdida en peso seco o del área foliar destruida (Southwood, 1978). En este caso, como indicador de un posible efecto paliativo de los detritívoros sobre los daños foliares sufridos por herbívoros mordedores se consideraron las siguientes variables:

- Superficie foliar dañada (%)
- Número de hojas con algún signo de herbivoría
- Signos de daño en el repollo

Para estimar el porcentaje de área foliar dañada debida a herbivoría por mordedores se tomaron 2 hojas de cada planta, correspondiente a la 5ª y 8ª aproximadamente empezando a contar desde la base. Se dejaron un día a temperatura ambiente para que perdieran algo de turgencia y soportasen cierta manipulación sin romperse, la cual consistió en abrir cada hoja por el nervio central unos 8



Figura 6. Estima de superficies foliares mediante método gravimétrico

centímetros y rebajar éste en grosor sin perder sección.

Se hicieron fotografías de cada una (*Cámara LUMIX DMC-TZ6 de 12 Megapíxeles*) sobre fondo blanco y con un cristal encima de la hoja para reducir pliegues. Junto a cada foto se incluyó un par de cuadrados en papel de superficie conocida empíricamente para la posterior corrección de los valores calculados. Las fotografías se imprimieron en papel de gramaje 80 g/m² y en formato A3. Las hojas, huecos y cuadrados de referencia se recortaron y se pesaron por separado en una balanza de precisión *Modelo BOECO BBC 32 ± 0.0001 g*. El área foliar total y su porcentaje de superficie dañada se obtuvieron mediante una operación matemática sencilla conociendo el peso por superficie del papel (más detalles de este método gravimétrico en Castro-Díez, 2002)

3.3.2 Experimento B

Mediante este experimento pretendemos determinar el efecto de los detritívoros sobre la tasa de parasitismo que sufren las orugas añadidas experimentalmente de herbívoros mordedores (especies de piéridos, *Lepidoptera*) asociados a la col. Complementa al experimento anterior, porque al partir de un número de larvas conocido nos permitirá determinar la tasa de parasitismo en condiciones naturales. Si solo dependemos de las observaciones en campo sería muy difícil calcular este parámetro porque la predación natural probablemente enmascarase los casos de parasitación.

Se expone a continuación una breve descripción de las especies de estudio en este experimento (Detalles fotográficos en anexo 3):

Como especie herbívora se trabajó con el lepidóptero *Pieris rapae* (L.), que constituye una de las especies consideradas plagas de crucíferas a nivel mundial (Ver anexo 4) (Ahuja et al., 2010). Desde el punto de vista ecológico es una especialista de crucíferas, es decir, las orugas se alimentan casi exclusivamente en plantas nutricias de esta familia. A diferencia de su pariente cercana, *Pieris brassicae* (L.) las orugas no son gregarias, es decir, los huevos (3-4 por planta) son puestos individualmente y en la misma planta pueden encontrarse varias orugas de hembras o puestas diferentes. Son muy pasivas y no suelen separarse de su planta nutricia si tienen suficiente alimento (Gómez De Aizpúrua, 2004). Las orugas son de color verde durante todos sus estadios vitales.

Es una especie multivoltina, cuyos imagos están volando desde marzo a octubre ininterrumpidamente y pasan el invierno como crisálida. Existe dimorfismo sexual, diferenciándose ambos sexos por la coloración blanca lisa de los machos y la presencia de cuatro puntos negros en el dorso de las alas en las hembras. Se considera de distribución holártica (Gómez De Aizpúrua, 2004). No tiene mucha importancia económica en pérdidas en los cultivos, aunque puede llegar a ser considerable en estaciones con grandes tasas de infestación de mariposas (Ahuja et al., 2010).

Funciona bien en cautividad, no siendo muy difícil conseguir huevos ni la supervivencia de las orugas en el laboratorio.

Las larvas de *Pieris rapae* pueden ser parasitadas por varias especies de dípteros e himenópteros. Según Richards, 1940 estos pueden ser entre otras: *Cotesia* sp. (= *Apanteles* sp.) (Hymenoptera; Braconidae), *Hyposoter* sp. (Hymenoptera; Ichneumonidae) y *Phryxe* sp. (Diptera; Tachinidae) (Ver anexo 3).

El parasitoide más abundante de esta especie según autores encontrado tanto en crucíferas silvestres como cultivadas suele ser *Cotesia rubecula* (L.) (Richards, 1940; Brodeur et al., 1978;). El adulto es de vida libre y las larvas son endoparásitas casi exclusivamente de orugas de esta especie de mariposa. Suele poner 1 huevo en la oruga hospedadora, a diferencia de su especie homóloga *Cotesia glomerata* (L.) que parasita fundamentalmente a orugas de *Pieris brassicae* (L.) y que es gregaria y puede poner hasta 20 huevos. Entonces ambos parasitoides pueden parasitar a orugas ambas especies de mariposas, pero cada una selecciona preferentemente a una hospedadora diferente. Por tanto, en ambos casos se trata de parasitismo tipo primario (1:1).

Hyposoter sp. es parasitoide de orugas de diferentes especies de lepidópteros y no es tan especialista como *Cotesia* sp.. Es de tipo primario y no forma coccon, sino que a través de cambios químicos en la oruga induce a esta a que se transforme en la propia pupa del parasitoide.

Phryxe sp. es un parasitoide generalista también de orugas de lepidópteros.

La base conceptual de este experimento se asienta en el hecho demostrado de que los detritívoros afectan positivamente a los parasitoides a través de interacciones indirectas mediadas por la planta (Ohgushi, 2008; González Megías & Müller, 2010; Hilker & Meiners, 2010). Esto parece estar fundamentado en que los detritívoros inducirían cambios a nivel químico en la planta que modificaría a su vez la atraktividad de los parasitoides, según explican estos autores.

Los compuestos implicados en estas interacciones en crucíferas parecen estar incluidos en un grupo de metabolitos secundarios casi exclusivos de esta familia conocidos como *glucosinolatos* (Halkier & Gershenzon, 2006; Ahuja et al., 2010). Forman parte de un sistema de defensa conocido como glucosinolato – myrosinasa implicado en la defensa contra herbívoros y patógenos. Se encuentran en todos los tejidos de la planta, pero difieren tanto cuantitativa como cualitativamente en función del estado ontogenético, del órgano y a nivel intraespecífico incluso de la variedad (Ludwig-Müller et al, 1997). La activación de los glucosinolatos y la hidrólisis en compuestos de acción tóxica (Isotiocianato) constituye un mecanismo inducido en respuesta al ataque (Halkier & Gershenzon, 2006). Pero además de intervenir en la defensa de la planta, también se liberan en forma de compuestos volátiles y cuya función principal es la atracción de parasitoides específicos del herbívoro hospedador (Hopkins et al., 2009; Ahuja et al., 2010) (ver anexo 4). Se ha encontrado relación positiva en *Brassica oleracea* entre atraktividad de *Cotesia* sp. y cantidad de metil – salicilato liberado. El mecanismo se explica mediante una respuesta electroquímica inducida en la antena del insecto debida a este compuesto (Poelman et al., 2009)

Para llevar a cabo el ensayo se plantaron 15 coles en el campo dentro de bolsas mosquiteras como en el experimento A. Se añadieron lombrices a 15 de ellas elegidas al azar y el resto se mantuvo como tratamiento control (30 plantas en total). Se les colocó un sistema de exclusión individual para evitar tener herbivoría previa a la presencia de las larvas de herbívoro a añadir y no partir de diferencias teóricas en los niveles de glucosinolatos de cada planta (Figura 7).

Para la obtención de las orugas se capturaron mariposas en la zona de estudio y se mantuvieron en un mariposario hasta que pusieron huevos suficientes sobre hojas de col de la misma variedad empleada en el experimento, que teníamos en macetas. Tras la eclosión se introdujeron en incubadora y aguardaron 2-3 días a 23 ° C y 60 % HR hasta que se llevaron al campo.



Figura 7. Sistema anti herbivoría previa

Aproximadamente a las 2 semanas de haber plantado las coles, una vez superada la fase de trasplante y reposición de marras y añadidas las lombrices, se retiró el sistema de exclusión de herbivoría espontánea y se comenzaron a añadir las orugas. Se añadieron en tandas de 3 orugas por cada col todas de una vez (90 larvas en total cada vez que poníamos) hasta tener un mínimo de 3 orugas recuperadas por planta (pusimos un total de 279). Como la depredación natural fue muy elevada inicialmente y la tasa de recuperación era bajísima (en torno al 10 %), fundamentalmente debido a arañas y avispa, tras la primera semana se colocó un sistema de protección constituido por una malla plástica de 0.5 cm de luz (Figura 8). El objetivo fué evitar la pérdida excesiva de larvas por depredación y permitir a la vez la entrada de parasitoides. Tras la primera revisión tras instalar el sistema encontramos parasitoides dentro y algún cocoon de parasitoide ya formado incluso en las coles, apoyando esto nuestra pretensión de excluir solo a predadores.



Figura 8. Sistema anti predación natural

Las orugas se pusieron en el experimento con un tamaño aproximado de 3-5 mm de longitud. Este tamaño suele corresponder al primer y segundo instar, lo cual se tuvo muy en cuenta porque existe una relación directa entre el tamaño, etapa de desarrollo de la oruga y la posibilidad de ser parasitada (Mattiacci & Dicke, 1995; Harvey et al., 1999). Esto no se sabe muy bien a que se debe, pero indirectamente una aproximación podría ser que la combinación de compuestos orgánicos volátiles emitidos por la planta parece variar en respuesta a daños por diferentes instar de una misma especie de herbívoro (Heil, 2008).

Al cabo de 6 días tras ponerlas en el campo se recuperaron y se mantuvieron de nuevo en incubadoras en el laboratorio a 23 °C y 60 % HR hasta la salida de los parasitoides o la pupación de los individuos, para determinar la tasa de parasitismo sufrida por las orugas en cada tratamiento. Las pupas se conservaron en el mariposario y a medida que iban emergiendo los adultos se fueron liberando en el campo. Los parasitoides adultos también se liberaron, tras conservar algunos ejemplares para su identificación.

En cuanto a la toma de datos en este experimento es preciso resaltar algunas consideraciones particulares:

El experimento duró prácticamente un mes y medio. Como se ha comentado antes siempre se añadían las orugas de 3 en 3 a todas las plantas de forma que nunca se pusieran más orugas en un tratamiento que en otro. Sin embargo, se iban recuperando secuencialmente de forma que el número de orugas recuperadas por planta no es el mismo (mínimo 1 y máximo 4). Por ello, además de anotar si la oruga era parasitada o no, también anotamos el número total de orugas recuperadas de cada planta para tenerlo en cuenta en los análisis estadísticos y estandarizar de alguna manera el ensayo.

3.4 Análisis estadísticos

3.4.1 Marco general

En los análisis se emplearon modelos lineales (ANOVA) para aquellas variables cuya distribución cumplía normalidad y homocedasticidad, y Modelos Lineales Generalizados (GLM) para aquellas cuya distribución presentaban otras funciones de probabilidad como Poisson (ej.: Número total de huevos por planta, Número de artrópodos chupadores por planta) y binomial (ej.: Tasa de parasitación de orugas). La diferencia entre ambos radica en la forma matemática en que se resuelven, los modelos lineales por el método de mínimos cuadrados y los GLM mediante máxima verosimilitud (Quinn & Keough, 2002). La utilidad de los GLM es que pueden considerar en su formulación matemática estas funciones sin que la distribución ocasione errores en el análisis (Cayuela, 2009). En general, para todas aquellas variables cuyos residuos de la distribución no cumplían normalidad se transformaron mediante función logarítmica (ej.: nº hojas totales, nº hojas con herbivoría) y arcseno (ej.: C/N, % de superficie foliar dañada, daños en repollo, presencia de yemas de crecimiento secundario). Ver anexo 2 para más detalles sobre las variables consideradas y los ajustes empleados. El nivel de significación para todos los análisis fue de $p \leq 0.05$.

En la representación gráfica de los resultados correspondientes a todos los apartados se indica para cada variable la media aritmética \pm error estándar (SE). Este estimador nos parece más apropiado que la desviación estándar porque el primero no es una medida de variabilidad de los datos de la distribución como la desviación, sino que mide el ajuste de la media muestral con respecto a la media poblacional. Es decir, es una medida del error de la estimación.

3.4.2 Efectos sobre la producción y crecimiento vegetal (experimento A)

De todas las variables relacionadas con el crecimiento de la planta, el parámetro más realista para medir productividad de entre todas las consideradas (altura, anchura, diámetro basal, etc.) es la biomasa de la parte comestible, del repollo, porque refleja el la productividad del cultivo. En el análisis se han excluido 5 plantas cuya biomasa del repollo fue inferior a 100 gramos. El motivo de esto es evitar problemas estadísticos de aumento de dispersión en los datos porque se escapan del rango de la distribución y el tamaño muestral es pequeño (seguramente con mayor N esto no sería necesario). Además desde el punto de vista comercial no tienen sentido repollos de 10, 29 o 50 gramos. Por tanto, el número total de plantas que se incluyeron en el análisis fue 34 (1 planta se murió a las 3 semanas de experimento). Este criterio se respetó también para el resto de variables analizadas en este apartado: morfológicas, de calidad y daños foliares.

3.4.3 Efectos sobre la comunidad de artrópodos (experimento A)

En el análisis del efecto sobre la comunidad de artrópodos se consideraron todos los casos sin excluir. Las plantas con biomasa del repollo inferior a 100 g están comprendidas en ambos tratamientos, es decir, los valores pequeños no se dieron solamente en plantas con detritívoros o control. Por otra parte, la abundancia de artrópodos depende de multitud de factores y no tiene porque depender exclusivamente de esta variable.

Para ver el efecto del tratamiento en la comunidad de artrópodos asociados a la col, se estudió por un lado la abundancia y por otro la riqueza específica. La abundancia desde dos enfoques diferentes: en términos relativos por cada revisión realizada (12 en total) y en términos absolutos como número total de individuos registrados en todo el experimento en cada planta. La variable considerada para analizar la riqueza fue el número total de especies y/o morfoespecies diferentes encontradas en cada planta.

1.- Para determinar el **número de individuos promedio por revisión** en cada planta, el análisis se efectuó desde dos aproximaciones diferentes:

1A.- Por especie individualmente, en el caso de las especies y/o morfoespecies más representativas de cada gremio (ver anexo 1 para más detalles). Se analizó el número promedio de individuos por revisión de:

Orugas de <i>Pieris rapae</i> (L.)	}	Mordedores
Orugas de <i>Noctuidae</i> – morfoespecie <i>Plusia sp.</i>		
Orugas de <i>Plutella xylostella</i> (L.)		
<i>Aleyrodes proletella</i> (L.)	}	Succionadores
<i>Brevicorinne brassicae</i> (L.)		
<i>Myzus persicae</i> (Sulzer)		
<i>Eurydema oleraceum</i> (L.)		
Larvas de syrphidae morfoespecie 1	}	Predadores
Larvas de syrphidae morfoespecie 2		
Larvas de <i>Aphidoletes sp.</i>		
<i>Scymnus sp.</i> (Kugelann)		
Arañas en general		
Adultos de <i>Cotesia sp.</i> (Cameron)	}	Parasitoides
Adultos de <i>Aphidius sp.</i> (Nees)		

1B- Agrupando por gremio. Como sumatorio del número promedio de individuos de cada especie en las 12 revisiones. Aquí se consideraron en el análisis además de las especies enumeradas anteriormente, aquellas que han estado menos representadas durante todo el experimento ponderándolas cada una por el número de revisiones totales (porque no todas las especies han aparecido en todas las revisiones). Por tanto, se incluyeron en cada gremio para este análisis en total:

- Mordedores (caracoles, orugas de lepidópteros, ortópteros y coleópteros),
- Chupadores (áfidos, cicadélidos, ísidos, chinches fitófagas y mosca blanca)
- Predadores (larvas de sírfidos y coccinélidos, larvas de crisopa, larvas de cecidiómidos y chinches predadoras)
- Parasitoides (adultos de *Cotesia sp.*, *Hyposoter sp.*, *Phryxe sp.* y *Aphidius sp.*). Aunque esta última categoría entraría dentro de los predadores en sentido estricto, se analizó de forma independiente por su particularidades biológicas.

2.- Número de individuos totales de cada gremio por cada planta.

Para este análisis consideramos por separado los datos correspondientes a estadios de huevo por un lado y adultos y larvas por otro.

2A- El valor de la abundancia de adultos y larvas se obtuvo sumando todos los individuos presentes en cada planta durante todo el experimento y corrigiendo

con los datos de cada revisión anterior, pero solo para el caso de especies no móviles (e.j.: pulgones, larvas de sírfidos y coccinélidos, orugas de lepidópteros). En el caso de orugas, el criterio a seguir para considerar repetición o no fue el tamaño, registrado de forma semicuantitativa en cada revisión. Para aquellas especies donde se registró el número de pupas, aunque esta variable no se analizó, el valor se empleó para corregir también el número total de individuos (ej.: larvas de syrphidae y *Plutella xylostella*).

Este análisis absoluto se restringió a aquellas especies en las que tenemos suficiente información de campo y la total seguridad de poder discriminar registros sin sobreestimar los valores (ej.: arañas no).

2B- Se analizó el número total de huevos por planta solo para *Pieris rapae*, *Chrysoperla carnea* y hemípteros en general. No se incluyeron en los análisis por escasa representación, huevos de *Pieris brassicae* y de una morfoespecie de crisópido o hemeróbido. El número total de huevos/planta es la suma de todas las revisiones restando los huevos repetidos en cada revisión anterior.

En el caso de crisopa y según la literatura, la larva emerge en 3 días (Biobest) y las revisiones se hicieron cada 5 por lo cual todo huevo detectado sería nuevo, pero como la emergencia está influida por multitud de variables se decide mantener el criterio conservador.

En el caso particular de *Pieris rapae*, el criterio principal fue el color del huevo y es que este va cambiando de blanco a amarillento conforme va madurando. Es decir, que un huevo blanco nuevo puede suceder a uno amarillento, pero no al revés porque no habría manera de discriminar si ese huevo amarillento procede del blanco de la revisión anterior o simplemente es nuevo y no fue detectado. De manera que a igualdad de color se adoptó el mismo criterio conservador que para crisopa.

3.4.4 Efectos sobre la tasa de parasitación (experimento B)

En el caso las variables consideradas fueron: por un lado la presencia o ausencia de al menos 1 oruga parasitada en cada planta (1 = parasitada, 0 = no parasitada), que mostró una distribución binomial y se analizó mediante GLM. Y por otro, la tasa de parasitación medida como porcentaje de orugas parasitadas de las que se recuperaron en cada planta, que se analizó con modelos lineales. En ambos casos, el número de orugas recuperadas en cada planta fue diferente por lo que esta variable se incluyó en ambos análisis para indicar el número de orugas iniciales por planta y corregir el resultado.

4. Resultados

Experimento A

1.- En relación a la productividad y crecimiento vegetal

1.1 Parámetros morfológicos

El tratamiento tuvo un efecto significativo sobre la biomasa del repollo, de manera que este fue mayor en presencia de detritívoros. O dicho de otra forma, las coles a las que se añadieron lombrices tuvieron un repollo más grande que las coles del tratamiento control. La diferencia de peso fue sustancial, estando los valores promedio en 900 gramos aproximadamente para el tratamiento control y algo más de 1300 en las coles con detritívoros.

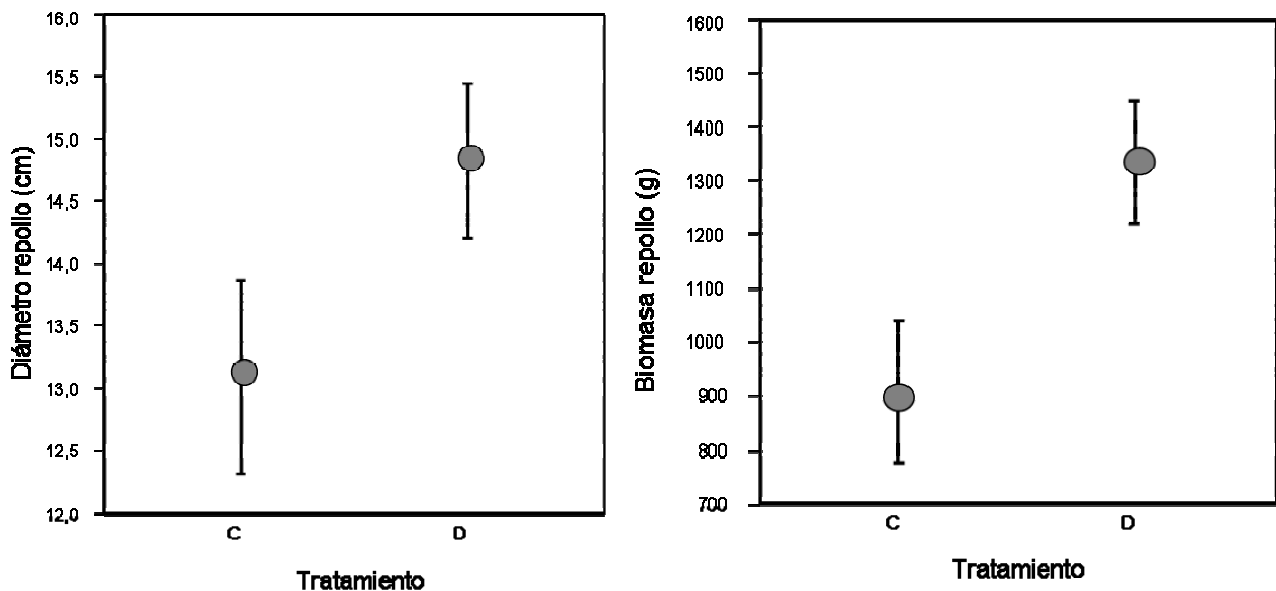


Figura 9. Efecto del tratamiento en el tamaño del repollo cuantificado mediante su diámetro y biomasa. Se representa la media \pm SE.

Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos para el diámetro del repollo, oscilando el valor medio para ambos tratamientos entre 13 y 14.8 centímetros (Figura 9).

Tabla 1. Resultados de los análisis mediante modelos lineales y GLM del efecto sobre la producción vegetal y el desarrollo de la planta

Desarrollo vegetal	F	Df	P
Altura	1.9876	1, 32	0.1682
Anchura	2.5616	1, 32	0.1193
Diámetro basal	0.5118	1, 32	0.4795
Diámetro repollo	2.6449	1, 32	0.1137

Desarrollo vegetal	F	Df	P
Biomasa total (g)	3.5424	1, 32	0.0689
Biomasa repollo (g)	5.8545	1, 32	0.0214
Nº hojas totales no repollo	4.7642	1, 32	0.0365
	χ^2	Df	P
Yemas secundarias	1.1799	1, 32	0.2774
Calidad	F	Df	P
C/N	0.2444	1, 32	0.6244
Daños	F	Df	P
Superficie foliar dañada (%)	1.8342	1, 32	0.1851
Nº hojas con herbivoría	0.3666	1, 32	0.5492
	χ^2	Df	P
Daños en repollo	1.1286	1, 32	0.2881

Se puede apreciar que tanto la biomasa total como la biomasa del repollo siguieron la misma tendencia. Es decir, de forma general observando los datos podemos decir que una planta con un peso de repollo más grande también tuvo un peso total mayor. Sin embargo, el resultado no fue tan claro y estadísticamente el efecto fue solo marginalmente significativo (Figura 10). Esto quiere decir que con el actual tamaño muestral no existen diferencias significativas entre tratamientos para este parámetro. Quizás si se aumentara el número de observaciones podría detectarse un efecto.

Ya que en este caso la superficie cultivada es conocida partiendo del marco de plantación, es interesante calcular el rendimiento del cultivo para cada tratamiento. Partiendo de una superficie total de cultivo de 16.2 m² y como justo la mitad de plantas corresponden a un tratamiento y la mitad a otro, tenemos una superficie aproximada de cultivo por tratamiento de 8.1 m². La biomasa total desarrollada por el cultivo durante el periodo de estudio en relación a la superficie cultivada fue de 5.93 kg/m² para el tratamiento con lombrices y 5.06 kg/m² para el control. El rendimiento total fue de 2.83 kg/ m² para el tratamiento con lombrices y 1.94 kg/m² para el control. Es interesante apreciar que una mínima diferencia en la biomasa total no tiene porque significar mínimas diferencias también en el rendimiento.

El tratamiento también resultó tener un efecto significativo sobre el número total de hojas que no formaron repollo, de manera que plantas con detritívoros tuvieron menos hojas que las plantas control (Figura 10). La diferencia promedio entre ambos fue de 38 hojas para el tratamiento control y de 30 para detritívoros. Podemos decir en función de este resultado y en relación con lo comentado anteriormente, que plantas control produjeron menor biomasa comercialmente aprovechable.

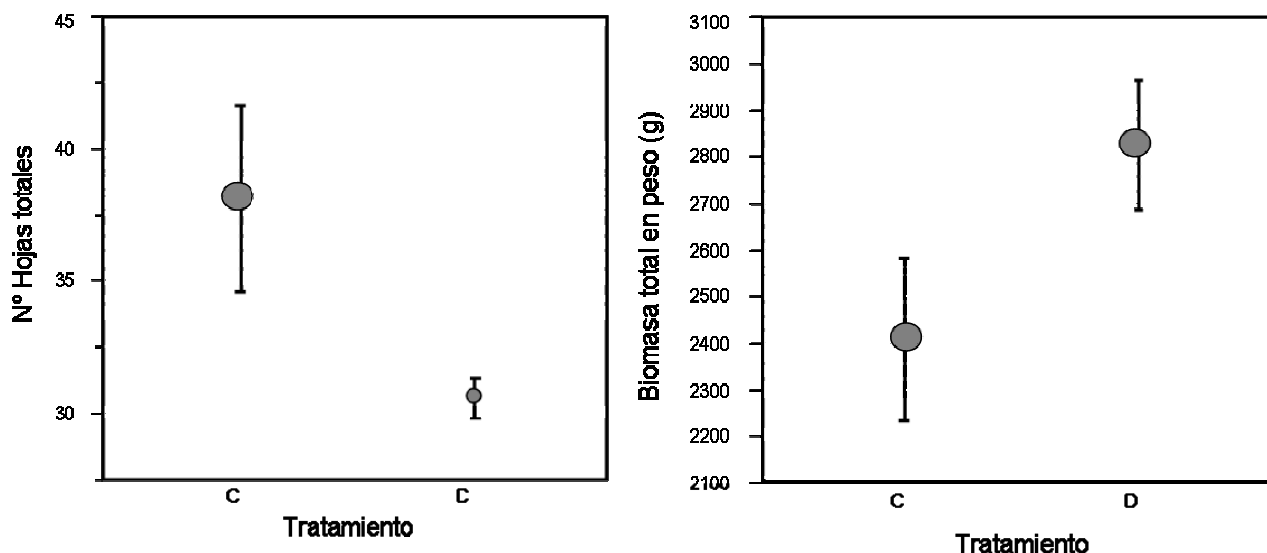


Figura 10. Efecto del tratamiento sobre la biomasa total en peso y el número de hojas totales que no formaron repollo. Se indica la media \pm SE.

Para el resto de variables morfológicas no se detectaron efectos estadísticamente significativos del tratamiento (Tabla 1). Tan solo destacar que al margen de diferencias entre tratamientos, el diámetro basal se mantuvo bastante constante y podría no ser un buen indicador de crecimiento.

1.2.- Parámetros relacionados con la calidad de las plantas.

Los porcentajes de carbono, nitrógeno y la relación entre ambos (C/N) no mostraron diferencias significativas entre tratamientos, por lo cual la presencia de detritívoros no influyó en la calidad de las coles.

1.3.- Parámetros relacionados con los daños foliares sufridos por herbívoros mordedores

No se detectaron diferencias significativas en el número de hojas con herbivoría, el porcentaje de superficie foliar dañada por mordedores (orugas, escarabajos y caracoles fundamentalmente) y la presencia de daños en el repollo entre tratamientos. Es decir, que coles con detritívoros no sufrieron menos daños por mordedores.

2.- Efectos sobre la comunidad de artrópodos

Se muestran los resultados tanto a nivel de especies más representativas como por gremios, incluyendo en términos absolutos el número total de individuos y huevos.

Los parasitoides encontrados corresponden a 3 especies diferentes. Dos de ellas son *Cotesia sp.* y fueron mayoritarias en el número de orugas parasitadas, y una tercera es *Hyposoter sp.* Según la literatura las dos especies mas abundantes deberían ser *Cotesia rubecula*,

que es prácticamente especialista de *Pieris rapae* y *Cotesia glomerata* que prefiere a *Pieris brassicae* aunque puede parasitar a la primera también (Brodeur et al., 1998; Harvey et al., 1999).

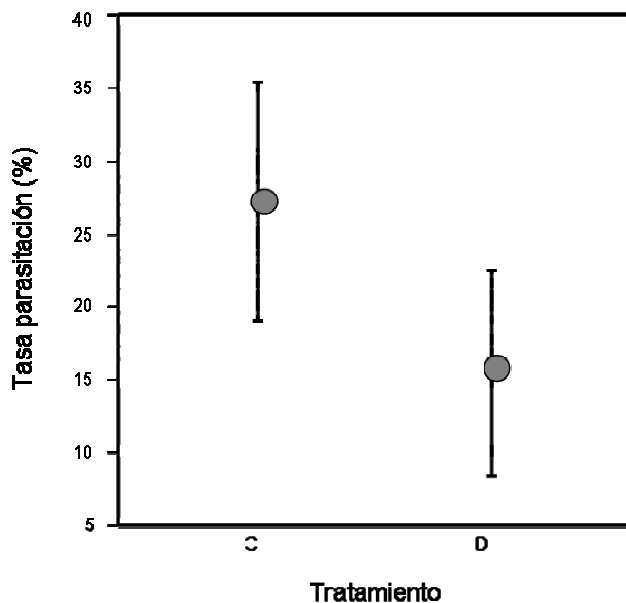


Figura 13. Tasa de parasitación (%) de orugas de *Pieris rapae*. Se indica la media \pm SE.

5. DISCUSIÓN

5.1 Efectos relacionados con la productividad y crecimiento vegetal

Están muy documentados los efectos de las lombrices sobre el suelo, como mejoradores de la estructura y estabilidad de los agregados, de la circulación del agua y aireación, de la fertilidad. Estos organismos son considerados “ingenieros del ecosistema”, desempeñando un gran papel sobre el reciclado de la materia y los ciclos de los nutrientes, y un importante efecto positivo generalmente sobre las plantas (Lavelle, 1988; Edwards & Bohlen, 1996; Scheu, 2003). Por tanto puede parecer nada sorprendente en principio encontrar en nuestros resultados que se confirma este efecto potenciador del crecimiento resultando en un mayor peso del repollo y por tanto mayor rendimiento. El hecho de haber encontrado diferencias significativas sin haber hecho ningún aporte orgánico a las lombrices, como hacen en algunos estudios en forma de compost u otro medio enriquecido, parece indicar además de un efecto del tratamiento un buen nivel de materia orgánica de partida en el suelo.

Sin embargo, en otros estudios de interacciones con lombrices y plantas no se apreciaron efectos sobre el crecimiento de la planta y es que hay que tener en cuenta la variabilidad que existe en el comportamiento excavador, enterrador e incorporador de materia orgánica entre especies anécicas (Eisenhauer et al., 2007). La mayoría de estudios de interacciones llevados a cabo con lombrices han empleado a la especie *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) considerada endógena, en

Experimento A

Tanto en el caso de la aproximación relativa como media de cada especie o morfoespecie por revisión, como en el número total de individuos por planta, el tratamiento no tuvo ningún efecto significativo sobre la abundancia de artrópodos

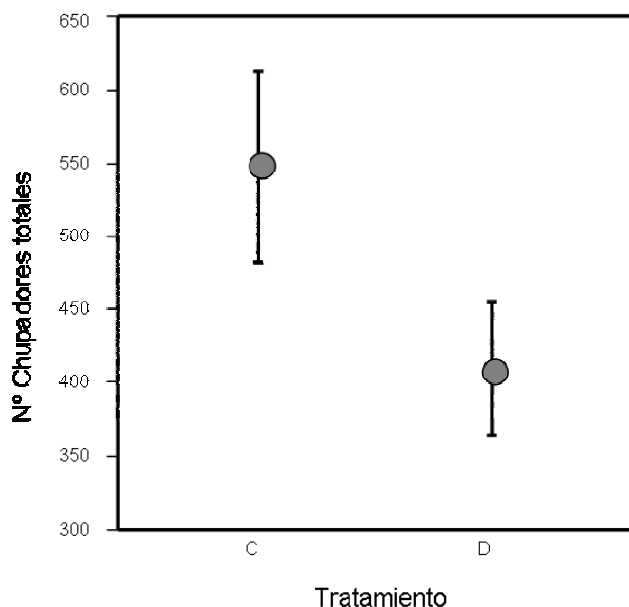


Figura 11. Efecto del tratamiento sobre el n° de chupadores totales. Se indica la media \pm SE.

en general. No se detectaron diferencias incluso entre generalistas y especialistas.

Tan solo el número de chupadores si se vio afectado de forma marginalmente significativa por el tratamiento, siendo éstos más abundantes en las plantas control (Tabla 2). Este resultado estuvo determinado fundamentalmente por la abundancia del pulgón especialista de las crucíferas, *Brevicoryne brassicae* (L.), que estuvo presente en todas las plantas de forma continuada y en gran número, aunque no se encontró efecto sobre esta especie en términos relativos.

Tabla 2. Resultados de los análisis mediante modelos lineales y GLM del efecto sobre la comunidad de artrópodos asociada a las plantas.

MEDIA SP./REVISIÓN	F	Df	P
Especies más representativas			
Aleyrodes protellea (L.)	0.0001	1, 37	0.9943
Brevicoryne brassicae (L.)	0.4237	1, 37	0.5191
Myzus Persicae (Sulzer)	0.2169	1, 15	0.6481
Eurydema sp. (R.)	0.0910	1, 10	0.7691
Scymnus sp. (Kugelann)	0.1346	1, 14	0.7192
Syrphidae morfoespecie 2	0.0025	1, 21	0.9608
Syrphidae morfoespecie 1	0.0693	1, 35	0.7939
Arañas	1.7768	1, 31	0.1923
Aphidoletes sp.	0.5446	1, 15	0.4719
Cotesia sp. (Cameron)	0.5625	1, 18	0.4629
Aphidius sp. (Ness)	0.2262	1, 32	0.6376
Pieris rapae (L.)	0.0001	1, 33	0.9904
Plutella xylostella (L.)	0.0069	1, 30	0.9345
Noctuidae (Latreille)	0.0323	1, 31	0.8586

GREMIOS			
<i>Nº individuos/revisión</i>	<i>F</i>	<i>Df</i>	<i>P</i>
Mordedores	0.0027	1, 37	0.9586
Chupadores	0.4349	1, 37	0.5137
Predadores	0.1013	1, 37	0.7520
Parsitoides	0.3189	1, 37	0.5757
<i>Nº individuos totales/planta</i>	<i>F</i>	<i>Df</i>	<i>P</i>
Mordedores	0.1528	1, 37	0.7971
Chupadores	3.0371	1, 37	0.0897
Parasitoides	0.3698	1, 37	0.5468
Predadores	<i>χ²</i>	<i>Df</i>	<i>P</i>
	0.3397	1, 37	0.5600
<i>Nº total huevos/planta</i>	<i>χ²</i>	<i>Df</i>	<i>P</i>
<i>Pieris rapae</i> (L.)	4.2376	1, 37	0.0395
<i>Chrysoperla carnea</i> (Stephens)	9.7834	1, 37	0.0018
Hemiptera	4.5564	1, 37	0.0328
<i>Riqueza total / planta</i>	<i>F</i>	<i>Df</i>	<i>P</i>
	0.6513	1, 37	0.2268

En cambio hubo un efecto significativo de los detritívoros sobre el número de huevos totales de *Pieris rapae*, *Chrysoperla carnea* y hemípteros (Figura 12). En este último caso no podemos sacar ninguna conclusión mas allá de decir que el número total de huevos fue dos veces mayor en el tratamiento control, debido a que no conseguimos identificar la especie responsable y no podemos discriminar entre chinches fitófagas o predadoras.

Mientras que los casos de puesta de *Pieris brassicae* fueron muy pocos y no nos permitieron analizar los datos, para *Pieris rapae* se encontró que el número total de huevos fue mayor en el tratamiento control. Por el contrario, la distribución de la ovoposición de la crisopa siguió la dirección contraria, siendo mayor el número total de huevos registrados en el tratamiento con detritívoros (4 veces más comparando valores promedio).

La riqueza total de especies, medida como el número total de especies o morfoespecies registradas en cada col tampoco mostró ningún efecto significativo según el tratamiento (Tabla 2).

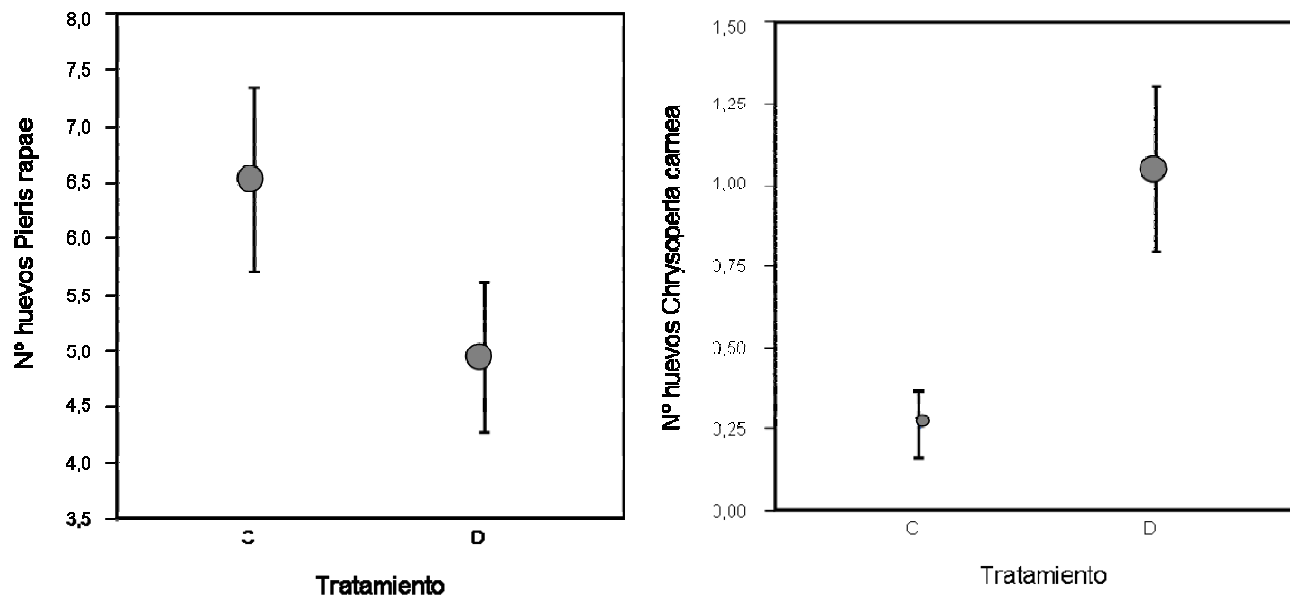


Figura 12. Efectos del tratamiento sobre el número de huevos de mariposa de la col y crisopa. Se indica la media \pm SE.

Experimento B

No se observaron diferencias significativas del tratamiento sobre la parasitación de orugas de *Pieris rapae* ni sobre el número de plantas con al menos una oruga parasitada (Tabla 3). El número total de plantas de las que recogimos alguna oruga que luego resultó estar parasitada fue 12 de las 29 (el 41%) y el número total de orugas parasitadas en el experimento fue de 16 (24 %)

Tabla 3. Resultados de los análisis del efecto sobre los parasitoides de *Pieris rapae* (L.)

Efecto sobre los parasitoides	χ^2	Df	P
Presencia orugas parasitadas/planta	1.3718	1, 26	0.2415
	<i>F</i>	<i>Df</i>	<i>P</i>
Tasa de parasitación (%)	1.5299	1, 29	0.2268

A pesar de la ausencia de efectos significativos es interesante resaltar que mientras que el número plantas con al menos una oruga parasitada fue prácticamente el mismo para cada tratamiento, en términos absolutos la tasa de parasitación media fue del 15 % para el tratamiento con lombrices y del 27 % para el contrario.

espacios experimentales con dimensiones máximas de 25 x 15 cm, lo que puede condicionar el comportamiento natural de la especie. En algunos casos en estas condiciones se observa solo un incremento en la biomasa radicular (Wrust & Jones 2003) o incluso ningún efecto como en el estudio de Lohman et al., 2009, de interacciones con nemátodos en el que a pesar de no detectarse efecto significativo, la presencia de lombrices evitó pérdidas en biomasa de la planta debida a la infección por los nemátodos, sugiriendo un efecto beneficioso compensador. En la misma línea Johnson et al., 2011, añade que el efecto de las lombrices sobre la biomasa depende de otros factores como el sistema radicular de la planta, su especie botánica y las condiciones ambientales. Incluso del manejo agrícola, pudiendo haber una ausencia de efecto debido a una saturación en la demanda de nutrientes de la planta por exceso de fertilización (Scheu, 2003).

El efecto del tratamiento sobre la biomasa total fue solo marginalmente significativo, lo cual refleja una tendencia en la misma dirección que el peso del repollo. Aunque existen casos en los que no tienen porque estar correlacionados biomasa del cultivo y su rendimiento. Crowder et al., 2010 sugieren un incremento del rendimiento de patata debidos a la comunidad equilibrada de enemigos naturales sin haber encontrado un efecto significativo en la biomasa. En el caso de las coles, la falta de un resultado claro pero no contradictorio con efecto de las lombrices sobre la biomasa del repollo (rendimiento), podría deberse probablemente a un bajo tamaño muestral.

El número de hojas totales tuvo un efecto significativo del tratamiento y una respuesta inversa al peso del repollo. Esto podría deberse a que la mejora de las condiciones edáficas provocadas por la actividad de las lombrices motivó una mayor inversión de recursos de la planta en la estructura de reserva de la fase de crecimiento, el repollo.

La presencia de detritívoros no afectó a la calidad de la planta a través de la concentración de nitrógeno foliar. A pesar de la relación directa encontrada por algunos autores para *Brassica oleracea* var. *capitata* entre el peso del repollo y la concentración de nitrógeno foliar (Maroto, 1995) y contrario a los resultados de algunos autores donde la presencia de lombrices aumentó este parámetro tanto en raíces como en brotes (Wrust & Jones, 2003; Lohman et al., 2009). Newington et al., 2004 en un estudio sobre los efectos de las lombrices sobre el desarrollo de insectos masticadores de hoja encontró también concentraciones mayores de nitrato edáfico y nitrógeno foliar en crucíferas silvestres, aunque curiosamente esto no estuvo asociado a un incremento en la biomasa. Esto podría deberse, según explica este autor, a que el nitrógeno no fue limitante en su sistema de estudio. Lo cual podría cumplirse también en nuestro ensayo si consideramos varios factores como la ausencia de cultivos hace tiempo en la zona experimental y el aporte continuado de nutrientes procedente de cubierta herbácea incorporada, hojarasca de árboles adyacentes y restos de la poda de los frutales de la finca. Aunque tampoco se puede llegar a una conclusión clara porque en suelos como este, con un alto contenido en caliza activa uno de los principales elementos que sufre bloqueos es el nitrógeno (Scherer, 2011).

El diámetro de la planta a sido empleado para evaluar crecimiento vegetal en casos de asociaciones de cultivos de crucíferas donde resultó ser menor por la competencia en función del momento de siembra entre ambas especies (Kloen & Altieri, 1990). En nuestro caso y teniendo en cuenta que el marco de plantación es mucho mayor y a que se evitó prácticamente la competencia con la comunidad de adventicias, quizás no tenga mucho sentido medir este parámetro en futuros experimentos.

De las variables consideradas en el ensayo como indicadoras de daños por masticadores quizás la más representativa sea el porcentaje de área foliar dañada, la cual no presentó diferencias entre tratamientos. Castro-Díez, 2002 señala que para la caracterización morfológica de un individuo la muestra debe ser representativa de este y en nuestro caso probablemente no lo fue (se tomaron 2 hojas por planta, cuando el número medio de hojas fue de 32). En un estudio con brócoli donde se midió área foliar fotosintéticamente activa como variable de crecimiento, la muestra consistió en algunos individuos completos escogidos al azar del resto del cultivo, en lugar de alguna hoja de todas las plantas que constituían el ensayo (Kloen & Altieri, 1990). Por otra parte, la pérdida de humedad de las hojas una vez recolectadas puede ser importante y alterar valores de variables como área, espesor y volumen (Castro-Díez, 2002). En nuestro caso, el hecho de dejarlas un día a temperatura ambiente entre la recolección y la toma de la fotografía, pudo quizás influir según esto a pesar de que el protocolo de trabajo fue el mismo para todas las hojas con el fin de estandarizar las medidas.

Otros autores han evaluado las pérdidas de rendimiento en coles mediante la disminución de peso del repollo por herbivoría de orugas de *Pieris rapae* (L.) añadidas experimentalmente (Southwood, 1978).

5.2 Efectos sobre la comunidad de artrópodos

Se conoce que los organismos del suelo afectan al desarrollo de los organismos epígeos a través de interacciones indirectas mediadas por las plantas (Ohgushi, 2008) y esto se ha comprobado experimentalmente en campo (González – Megías & Müller). Se asume que los descomponedores al favorecer el crecimiento y desarrollo de las plantas también potencian sus defensas de forma general. Se ha demostrado que las respuestas sistémicas de las plantas (ej.: niveles de glucosinolatos en hojas) se pueden alterar también por los descomponedores (Lombrices), modificando la idea de que la inducción de respuestas en las plantas incluyendo rasgos defensivos se restringe exclusivamente a herbívoros (Newington et al., 2004; Lohman et al., 2009).

En nuestro caso hubo un efecto significativo del tratamiento sobre *Pieris rapae* y *Chrysoperla carnea*, a nivel de ovoposición. Los chupadores totales mostraron solo una tendencia mediante un efecto marginalmente significativo. Esto apoya la hipótesis inicial del efecto negativo de los descomponedores sobre los herbívoros (Lohman et al., 2009) y positivo sobre los predadores (González – Megías & Müller, 2010). Estos efectos pueden ser debidos a cambios en las concentraciones de glucosinolatos a través de la nutrición de la planta. Pero la acción de estos compuestos sobre los herbívoros varía considerablemente en

función de si son especialistas o generalistas. Los especialistas han desarrollado mecanismos para tolerarlos y evitar hasta un cierto umbral los daños fisiológicos que les ocasionan (Halkier & Gershenzon, 2006; Hopkins et al., 2009). Por tanto, esto se interpreta como una estrategia para evitar la competencia por los recursos. Un ejemplo de esto es el áfido *Brevicorine brassicae* (L.) que es especialista de crucíferas y que incluso es capaz de acumular glucosinolatos en sus tejidos y utilizarlos como defensas químicas contra sus predadores (Ahuja et al., 2010). En relación con esto, quizás se podría explicar la mayor abundancia de huevos de crisopa en presencia de lombrices, como un mecanismo de evasión de dicha toxicidad, ya que fue el herbívoro chupador más abundante en nuestro experimento. En algunos estudios, los descomponedores han potenciado las poblaciones de áfidos al aumentar la disponibilidad de compuestos nitrogenados vía floema (Wrust & Jones, 2003; Poveda et al., 2005) y a los herbívoros mordedores a través de un aumento en la calidad de la hoja (Newington et al., 2004). Por tanto, podemos estar ante un doble papel de los descomponedores, atrayendo predadores y parasitoides por medio de interacciones indirectas, y favoreciendo a las poblaciones de herbívoros en algunos casos. Lo cual va a depender del umbral de tolerancia de cada especie a los niveles de glucosinolatos presentes en la planta y del grado de estimulación de las defensas de la planta por parte de los detritívoros. En nuestro caso y a pesar de ser especialista, *Pieris rapae* seleccionó preferentemente aquellas plantas sin detritívoros (y con menores niveles asumidos de glucosinolatos). El mecanismo detoxificador en esta especie consisten en redireccionar la hidrólisis de los glucosinolatos hacia compuestos menos tóxicos y que pueden ser excretados (Hopkins et al., 2009), no pudiendo acumularlos en los tejidos como en el caso de *Brevicorine brassicae* y utilizarlos en la defensa contra sus predadores.

En cualquier caso, el desarrollo de sistemas de defensa y los mecanismos para eludirlos forman parte de una “carrera de armamento” constante entre presas y predadores (Dajoz, 2002). La especialización en alimentación de plantas productoras de glucosinolatos conlleva sus riesgos teniendo en cuenta los conocidos efectos negativos en el crecimiento y desarrollo de algunos de sus derivados como el isotiocianato. Ahuja et al., 2010 compara las propiedades fumigantes del este compuesto con las del famoso biocida conocido como metal-sódico. Se puede extraer de esto que al herbívoro los costes en detoxificación pueden debilitarle en sus defensas frente a sus predadores y patógenos (Courtney, 1981). Por tanto, esto unido al efecto atractor de predadores por parte de los detritívoros podría explicar la preferencia de los herbívoros en nuestro sistema por plantas control a pesar de su especialización.

5.3 Efectos sobre la tasa de parasitación de *Pieris rapae* (L.)

Se esperaba obtener un efecto positivo de los detritívoros sobre la tasa de parasitación de orugas de *Pieris rapae* y no se obtuvieron diferencias significativas entre tratamientos. Aunque los glucosinolatos constituyen un mecanismo de defensa de las crucíferas contra herbívoros y patógenos, también actúan favoreciendo la ovoposición y alimentación de herbívoros especialistas como es el caso de *Pieris rapae* (Halkier & Gershenzon, 2006; Hopkins et al., 2009). Tanto la capacidad de las crucíferas para atraer parasitoides a través de la liberación de

glucosinolatos volátiles (Ahuja et al., 2010) como el efecto positivo de los descomponedores en dicha atracción aumentando la tasa de parasitación en crucíferas silvestres en condiciones de campo (González – Megías & Müller, 2010), se han constatado en diversos estudios.

De todas las orugas añadidas experimentalmente la tasa de recuperación fue algo inferior al 25 %. Esta elevada predación podría deberse a la disminución de la abundancia de presas por la limitación de flora espontánea en verano. De total de orugas recuperadas en nuestro experimento 11 se murieron en el laboratorio, no pudiendo esclarecer si estaban parasitada o no a no ser que se diseccionaran (Richards, 1940), que no fue el caso. Según Dajoz, 2002 la presión de parasitación se reduce en orugas añadidas experimentalmente cuando los herbívoros naturales son mas abundantes, lo que indica que la tasas de parasitación en campo fluctúa mucho. En relación con esta afirmación y asumiendo que la presión en nuestro caso fue alta por la escasez de herbívoros, el factor limitante no ha sido tanto el porcentaje de orugas totales parasitadas (24 %) sino la gran pérdida por predación. Esto cobra más sentido bajo dos supuestos:

1) Si tenemos en cuenta que añadimos las orugas en gran volumen (tandas de 90) y que la tasa de parasitación parece estar correlacionada con la densidad de orugas (Richards, 1940).

2) Que según este mismo autor la tasa de parasitación es diferente en función del entorno experimental, siendo mayor en condiciones de monocultivo de coles y esto podría explicarse por la menor disponibilidad de plantas hospedadoras para larvas de *Pieris* sp., centrándose en el cultivo y facilitando la localización a los parasitoides.

De todas formas nuestra tasa de parasitación es baja en relación a otros estudios en laboratorio con las mismas especies, donde *Cotesia* sp. parasitó en torno al 40 % de orugas de *Pieris* sp. (Brodeur et al., 1998). Tras colocar el sistema anti – predación el número de larvas recuperadas aumentó considerablemente, pero a pesar de encontrar en las plantas adultos de parasitoides y sus pupas no podemos descartar la posible influencia del sistema en el comportamiento natural de búsqueda del hospedador de los parasitoides. Podría sugerirse también que la abundancia de parasitoides en general para las fechas en que transcurrió el ensayo no era elevada. La dinámica poblacional de *Cotesia* sp. sigue la de sus especies hospedadoras (Richards, 1940). Aunque *Pieris rapae* es una especie multivoltina, con generaciones sucesivas des octubre a marzo su pico de abundancia suele coincidir con la floración primaveral. Se deduce de esto que si la población de mariposas no fue muy abundante la población de parasitoides tampoco.

La ausencia de diferencias en la tasa de parasitación se podría abordar desde el punto de vista de que factores pueden estar influyendo en la eficacia de la señal. No parece probable que se trate de una pérdida de eficacia de los volátiles sobre el parasitoide porque esta muy documentado que la interacción en este sentido es especie – específica. Es decir a priori, cada herbívoro induce una señal específica en una especie de planta determinada que atrae a una especie parasitoide específica de ese herbívoro (Mattiacci & Dicke, 1995; Heil, 2008; Ahuja et al., 2010; Hilkers & Meiners, 2010). Estos mismos autores argumentan esta altísima especificidad en que la respuesta de la planta al daño por herbivoría podría ser una combinación entre el daño físico y el tipo y cantidad de inductor

liberado durante la alimentación. Es decir, habría una interacción química también entre planta y herbívoro. En concreto, se conoce una sustancia presente en el regurgitado de orugas de *Pieris sp.*, conocida como β - glucosidasa, que está implicada en la liberación de compuestos volátiles atrayentes de parasitoides y predadores (Hilkers & Meiners, 2010). Sin embargo, otros autores sugieren que la eficacia de esta especificidad puede verse limitada cuando varias especies de herbívoros se alimentan de la misma planta en el mismo momento (Turlings et al., 1995). En este sentido Hopkins et al., 2009 en un ensayo en campo encontraron que *Plutella xylostella* (L.) seleccionó para alimentarse plantas en las que se había alimentado *Pieris rapae* antes que plantas no dañadas. Esto se puede interpretar como un mecanismo de evasión de su parasitoide específico aludiendo al descenso en la eficacia de búsqueda de éste debido a la mezcla de compuestos volátiles. Otros autores contradicen este hecho argumentando que el tiempo de búsqueda de hospedador de *Cotesia plutellae* fue mayor en plantas infestadas por *Plutella xylostella* que en plantas infestadas por orugas no hospedadoras (*Pieris rapae*) (Ahuja et al., 2010).

A esto podría sumarse un retraso en la liberación de glucosinolatos volátiles relacionado con la etapa de desarrollo de la oruga. Esto podría contradecir en principio el hecho de que *Cotesia sp.* tiene menos probabilidades de éxito parasitando a orugas de más edad (5º instar) (Mattiacci & Dicke, 1995), pero también se sabe que los compuestos volátiles varían en respuesta al daño por diferentes instar de una misma especie de herbívoro (Heil, 2008). Se ha constatado que la liberación de compuestos volátiles no solo se da en respuesta a la herbivoría sino también a la ovoposición e incluso al roce del herbívoro caminando por la superficie de la hoja (Ver anexo 4). Esa detección tan fina del estímulo por parte de la planta y su respuesta temprana se ha interpretado como una preparación defensiva para un ataque posterior (Hilker & Meiners, 2010). Un interesante estudio sugirió que el incremento en hoja de una sustancia con efectos perjudiciales para el crecimiento y supervivencia (ácido γ - aminobutírico) podría depender del instar o peso de la oruga, no induciéndose su síntesis en los instar más jóvenes (peso muy bajo) (Bown et al., 2002). Como en nuestro caso añadimos orugas con diferentes etapas de desarrollo (máximo de tercer instar) quizás esto añadiera un factor de variabilidad en la respuesta atrayente.

Hay que tener en cuenta también que la comunidad de artrópodos presente y las condiciones abióticas pueden inducir ruido en la liberación de volátiles entre plantas (Heil, 2008; Poelman et al., 2009). A lo que habría que añadir la posibilidad de inducción de compuestos volátiles en plantas no dañadas como consecuencia de la liberación de éstos en plantas vecinas que han sufrido herbivoría (Heil, 2008; Hilker & Meiners, 2010) y la concentración a la que suelen ser liberadas que supera con creces la de una feromona de comunicación en un insecto (Turlings et al., 1995). Por ello, en nuestro caso el marco de plantación fue superior al recomendado para el cultivo. De todas formas no existe mucha información sobre el alcance o difusión de los compuestos volátiles en condiciones de campo ni sobre su relación entre nivel de liberación y la intensidad de daño.

6. CONCLUSIONES

- 1) La presencia de detritívoros en plantas de *Brassica oleracea* var. *capitata* cv. *Bronco* tuvo un efecto significativo en la biomasa del repollo y en el número de hojas que no forman repollo, mostrando por tanto un mayor rendimiento del cultivo y una producción de mayor fracción comercialmente aprovechable.
- 2) Los detritívoros, en nuestro sistema de estudio mostraron un efecto significativo sobre la ovoposición de herbívoros mordedores y predadores, y marginalmente significativo sobre chupadores. Afectando negativamente a los herbívoros y positivamente a los predadores. Esto apoya el hecho constatado en otros sistemas de que los organismos descomponedores pueden afectar a la comunidad de artrópodos epígeos a través de interacciones indirectas mediadas por las plantas.
- 3) La dinámica poblacional de los parasitoides de *Pieris rapae* y sus interacciones con los hospedadores en *Brassica oleracea* var. *capitata* cv. *Bronco* resultó ser independiente de la presencia de detritívoros. La escasez de referencias al respecto radica en la complejidad y dificultad de abordar este tipo de estudios en condiciones naturales de campo.

7. BIBLIOGRAFÍA

- AHUJA, I; ROHLOFF, J. & BONES, A. M. (2010). *Defence mechanisms of Brassicaceae: implications for plant-insect interactions and potential for integrated pest management. A review*. Agronomy Sustainable Development. 30, 311–348.
- ALTIERI, M. (1994). *Bases agroecológicas para una producción agrícola sustentable*. Agricultura Técnica 54 (4): 371-386
- BIRKHOFFER, K.; BEZEMER, T.M.; BLOEM, J.; BONKOWSKI, M.; CHRISTENSEN, S.; DUBOIS, D.; EKLUND, F.; FLIEßBACH, A.; GUNST, L.; HEDLUND, K.; MÄDER, P.; MIKOLA, J.; ROBIN, C.; SETÄLÄ, H.; TATIN-FROUX, F.; VAN DER PUTTEN & SCHEU, S. (2008). *Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity*. Soil Biology and Biochemistry, 40: 2297–2308.
- BOWN, a. W.; HALL, D. E. & MacGREGOR, K. B. (2002). *Insect footsteps on leaves stimulate the accumulation of 4-aminobutyrate and can be visualized through increased chlorophyll fluorescence and superoxide production*. Plant Physiology, Vol. 129, pp. 1430–1434.
- BRODEUR, J.; GEERVLIET, J.B.F. & VET, L.E.M. (1998). *Effects of Pieris host species on life history parameters in a solitary specialist and gregarious generalist parasitoid (Cotesia species)*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 86, 145–152.
- CANDREITA (2008). *Ensayo cultivos de invierno, campaña 2007-2008*. Instituto Técnico y de Gestión Agrícola. Gobierno de Navarra
- CASTRO DÍEZ, P (2002). *Factores que limitan el crecimiento de leñosas mediterráneas. Respuestas de las plantas, de órgano a comunidad*. Pp. 47-85 en: CHARCO, J. (editor) *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA – Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- CAYUELA, L. (2009). *Modelos lineales generalizados. Curso de análisis de datos en R*. EcoLab, Centro Andaluz de Medio Ambiente - Universidad de Granada. Junta de Andalucía.
- COURTNEY, S. P. (1981). *Coevolution of Pierid Butterflies and their Cruciferous Foodplants III. Anthocharis cardamines (L.) Survival, development and oviposition on different hostplants*. Oecologia , 51: 91-96.
- CROWDER, D. W.; NOTHFIELD, T. D.; STRAND, M. R. & SNYDER, E. (2010). *Organic agriculture promotes evenness and natural pest control*. Nature, 466: 109-113.
- DAJOZ, R. (2002). *Tratado de Ecología*. Mundi-Prensa
- EDWARDS, C. A. & BOHLEN, P. J. (1995). *Biology and ecology of earthworms*. Chapman and Hall, New York, 426 pp.

- EISENHAUER, N.; MARHAN, S. & SCHEU, S. (2008). *Assessment of anecic behavior in selected earthworm species. Effects on wheat seed burial, seedling establishment, wheat growth and litter incorporation*. Applied Soil Ecology, 38: 79–82.
- *Estación Agroclimática de Instituto de Investigación y Formación Agraria y Pesquera (IFAPA) “Camino de Purchil”, Granada*. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía. <http://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/ria/servlet/FrontController>
- FARNHAM, M.W.; DAVIS, E.H. & MORGAN, J.T. (2008). *Neglected landraces of collard (Brassica oleracea L. var. viridis) from the Carolinas (USA)*. Genet. Resources Crop Evolution, 55:797–801.
- GÓMEZ DE AIZPÚRUA, C. (2004). *Orugas y Mariposas de Europa II*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente.
- GONZÁLEZ MEGÍAS, A. & MÜLLER, C. (2010). *Root herbivores and detritivores shape above-ground multitrophic assemblage through plant-mediated effects*. Journal of Animal Ecology, 79: 923–931.
- HALKIER, B. A. & GERSHENZON, J. (2006). *Biology and biochemistry of glucosinolates*. Annual Review Plant Biology, 57:303–33
- HARVEY, J.A.; JERVIS, M.A.; GOLDS, R.; JIANG, N. & VET, L.E.M. (1999). *Development of the parasitoid, Cotesia rubecula (Hymenoptera: Braconidae) in Pieris rapae and Pieris brassicae (Lepidoptera: Pieridae): evidence for host regulation*. Journal of Insect Physiology, 45, 173–182.
- HEIL, M. (2008). *Indirect defence via tritrophic Interactions*. New Phytologist, 178, 41–61.
- HILKER, M. & MEINERS, T. (2010). *How do plants “notice” attack by herbivorous arthropods?*. Biological Reviews, 85: 267–280.
- HOLE, D.G.; PERKINS, A.J.; WILSON, J.D; ALEXANDER, I.H.; GRICE, P.V. & EVANS, A.D. (2005). *Does organic farming benefit biodiversity?*. Biological Conservation, 122, 113–130.
- HOPKINS, R. J.; VAN DAM, N. M. & VAN LOON, J. J. A. (2009). *Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions*. Annual Review of Entomologist, 54: 57–83.
- JOHNSON, S.N.; STALEY, J.T.; McLeod, F.A.L. & HARTLEY, S.E. (2011). *Plant-mediated effects of soil invertebrates and summer drought on above-ground multitrophic interactions*. Journal of Ecology, 99, 57–65.

KLOEN, H. & ALTIERI, M. A. (1990). *Effect of mustard (Brassica h/rta) as a non-crop plant on competition and insect pests in broccoli (Brassica oleracea)*. Crop Protection, 9: 90-96.

- LAVELLE, P. (1988). *Earthworm activities and the soil system*. Biology and Fertility Soils, 6: 237-251.

- LOHMANN, M.; SCHEU, S. & MÜLLER, C. (2009). *Decomposers and root feeders interactively affect plant defence in Sinapis alba*. Oecologia, 160:289–298.

- LUDWIG-MÜLLER, J.; SCHUBERT, B.; PIEPER, K.; IHMIG, S. & HILGENBERG, W. (1997). *Glucosinolate content in susceptible and resistant chinese cabbage varieties during development of clubroot disease*. Phytochemistry, 44 (3): 407-414.

- MAROTO, J.V. (1995). *Horticultura Herbácea Especial*. Ed. Mundi Prens.

- MATTIACCI, L. & DICKE, M. (1995). *The Parasitoid Cotesia glomerata (Hymenoptera: Braconidae) Discriminates Between First and Fifth Larval Instars of Its Host Pieris brassicae, on the Basis of Contact Cues from Frass, Silk, and Herbivore-Damaged Leaf Tissue*. Journal of Insect Behavior, 8 (4): 485-498.

- MORALES, E. J.; ESCALANTE, J. A.; TIJERINA, L.; VOLKE, V & SOSA, E. (2006). *Biomasa, rendimiento, eficiencia en el uso del agua y de radiación solar en el agrosistema girasol – frejol*. Terra Latinoamericana, 24 (1): 55-64. Universidad Autónoma Chapingo, México.

- NEWINGSTON, J. E.; SETALA, H.; BEZEMER, T. M. & JONES, T. H. (2004). *Potential effects of earthworms on leaf-chewer performance*. Functional Ecology, 18: 746–751.

- OHGUSHI, T. (2008). *Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 128: 217–229.

- POELMAN, E.H.; GALIART, R.J.F.H.; RAAIJMAKERS, C.E.; VAN LOON, J.J.A. & VAN DAM, N.M. (2008). *Performance of specialist and generalist herbivores feeding on cabbage cultivars is not explained by glucosinolate profiles*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 127, 218–228.

- POVEDA, K.; DEWENTER, S.; SCHEU, S. & TSCHARNTKE, T. (2005). *Effects of decomposer and herbivores on plant performance and above-ground plant insecto interactions*. Oikos, 108: 503– 610.

- Proyecto LUCDEME (1995). Ministerio de Medio Ambiente, Rural y Marino.

- QUINN, G & KEOUGH, M. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, pp. 537.

- RICHARDS, O. W. (1940). *The biology of the small white butterfly (Pieris rapae), with special reference to the factors controlling its abundance*. Journal of Animal Ecology, 9 (2): 243-288.
- ROSELLÓ I ORTA, J. (2011). *Observaciones agronómicas de cultivos hortícolas*. Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias. Estación Experimental Agraria de Carcaixent. Generalitat Valenciana.
- SCHERER, J. P. (2011). *Reconocimiento de suelos. Método Herody*. IREO, Chauvigny.
- SCHEU, S. (2003). *Effects of earthworm on plant growth: patterns and perspectivas*. Pedobiologia, 47, 846–856.
- SERRANO GALLEGO, R. (2003). *Introducción al análisis de datos experimentales. Tratamiento de datos en bioensayos*. Publicaciones Universitat Jaume I.
- TALAVERA J.A. (1987). *Lombrices de tierra presentes en la laurisilva de Tenerife (Islas Canarias)*. Miscelánea. Zoológica, 11: 93-103.
- TRABUCCO, A. and ZOMER, R. J. (2009). *“Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database”*. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.csi.cgiar.org>
- TURLINGS, T. C. J.; LOUGHRIN, J. H.; MCCALL, P.J.; ROSE, U. S. R.; LEWIS, W. J. & TUMLINSON, J. H. (1995). *How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps*. Proceeding of the National Academy of Sciences of USA, 92: 4169-4174.
- WÄCKERS, F.L. & BEZEMER. T. M. (2003). *Root herbivory induces an above-ground indirect defence*. Ecology Letters, 6: 9–12.
- WURST, S. & JONES, T.H. (2003). *Indirect effects of earthworms (Aporrectodea caliginosa) on above-ground tritrophic interaction*. Pedobiologia, 47: 91–97.

8. AGRADECIMIENTOS

A modo de metáfora, si esto fuera una casa..., sus dos principales pilares serían Concha y Adela. Cada una en una planta: Concha, mil gracias por dejarme “hacer toda la parte práctica del master” incluido este proyecto en tu casa, por los ánimos, el apoyo y por compartir esos ratos de sabiduría sobre los riegos tradicionales y la agricultura de la Vega. Adela: gracias por creer en la idea desde el principio y en mí, por el derroche de ilusión y de esfuerzo que has puesto en esto, por preocuparte por mí y por respetar y acompañarme en mi ritmo de aprendizaje. He aprendido mucho contigo, no se me olvidará nunca.

Cuatro paredes han sido fundamentales también para que la casa se fuera levantando poco a poco: Nieves, Raquel, Andrés y Rosita. Gracias por el tiempo dedicado y por estar siempre ahí. Reconocimientos especiales para Nieves por llenar de colores y música las habitaciones cuando se cerraban las ventanas. Eres el muro donde me he apoyado para descansar y replantearme el reto una y otra vez. Gracias Andresillo, por contribuir en esos momentos de desesperación cargados de muchas faenas en la casa y por empujar siempre para que la pared no se desmoronara. Amigo, hemos experimentado el placer de subir juntos las escaleras.

Agradecimientos también para esos ladrillos que han contribuido a llenar huecos en las paredes y ha hacer mas fuerte el edificio. M^a Dolores Trigo Aza por su identificación de las lombrices y su disposición a ayudar desde el primer contacto, Felipe de Lombricor S.L. por su asesoramiento desinteresado, su curiosidad y su interés en el proyecto. Y Manuel Baena por echarme una mano con las chinches y compartir detalles taxonómicos, se aprende más cuando detrás de un “nombre” hay mas cosas.

Gracias a Oscar, mi vecino por echar un vistazo a las macetas los días que me ausenté. Y a Sara, la vecina por su servicio 24 horas de “*información y asesoramiento estadístico para novatos*”. A mis otros vecinos Marta, Luís y Guillem por prestarme abrigo y víveres cuando todavía las noches eran frías en esta casa.

A Pablo, el informático por darme línea en la casa en los momentos de necesidad de comunicación y por sus aportaciones con el software. Agradecimientos a Matías y Jose Luís también por ayudarme con los electrodomésticos aún desde lejos. Con lo difícil que es explicar un manual de instrucciones por teléfono o mail, pues lo conseguimos...

A Carlos Zamorano, el cartero, por su interés y curiosidad con esto de la investigación. Gracias por venir a darle una vuelta a la casa de vez en cuando a ver como van los trabajos. Ese seguimiento ayuda a no dejar las cosas para después.

A mis amigos arquitectos. Indra, por sus comentarios sobre los planos preliminares cuando la casa aún estaba solo en la cabeza y en unos cuantos papeles. Y Ari, por la revisión crítica y tan en serio. ¡Eres una profesional!, de verdad gracias por la atención que pusiste en esta casa desde el primer día que te hablé del proyecto.

Gracias también a ese pequeño ratoncillo que hay en la casa y que siempre está pendiente de lo que estas haciendo sin entender mucho, y cuya asombrosa curiosidad te sorprende a menudo. Al pequeño Jorge del Cortijo, sin saberlo me has motivado mucho para construir esta casa.

Como los azulejos de una cocina, que están siempre aunque se cambien los muebles, aunque se manchen, aunque vayan perdiendo color con los años, y que comparten los días con uno esté de buen o mal humor... Gracias Mamá por la paciencia.

Con todos los detalles que tiene construirse una casa seguro que se me olvida algun@. Os pido me disculpéis y os agradezco profundamente a todos los implicados de una forma u otra en este trabajo. De corazón gracias, os recordaré siempre.

Anexo 1. Inventario de la artropofauna encontrada

Morfoespecie	Nombre Científico	Clasificación	Medio de vida	Gremio
Áfido negro alado	<i>Aphis fabae (Scopoli)</i>	Or. Hemiptera, Aphididae	Generalista	Chupadores
Áfido tigre	?	Or. Hemiptera, Aphididae	?	Chupadores
Arañas	?	Cl. Arachnida	Generalista	Predadores
Avispa	?	Or. Hymenoptera. Eumenidae	Generalista	Predadores
Caracol	<i>Theba sp., Cernuella sp., Xerosecta sp.?</i>	Cl. Gasteropoda.	Generalista	Masticadores
Cicadelido	?	Or. Hemiptera. Cicadellidae	Generalista	Chupadores
Coccinelido alforjas	<i>Scymnus sp. (Kugelann)</i>	Or. Coleoptera. Coccinellidae	Generalista	Predadores
Cotesia	<i>Cotesia sp. (Cameron)</i>	Or. Hymenoptera. Braconidae	Especialistas de Pieridae.	Parasitoides
Curculionido naranja	<i>Lixus sp.?</i>	Or. Coleoptera. Curculionidae	Generalista	Masticadores
Chinche mírida	<i>Deraeocoris serenus</i>	Or. Hemiptera. Anthocoridae	Generalista	Predadores
Chinche redúvida marrón	<i>Nabis sp.</i>	Or. Hemiptera. Nabidae	Generalista	Predadores
Chinche rojinegra	<i>Eurydema ornata (L.)</i>	Or. Hemiptera. Pentatomidae	Generalista	Chupadores
Chinche amarilla-negra	<i>Eurydema oleraceum (L.)</i>	Or. Hemiptera. Pentatomidae	Generalista	Chupadores
Chinche verde	<i>Nezara viridula (L.)</i>	Or. Hemiptera. Pentatomidae	Generalista	Chupadores
Díptero parasitoide	<i>Phryxe sp. (Robineau-Desvoidy)?</i>	Or. Diptera. Tachinidae	Generalista	Parasitoides
Rosquilla verde	<i>Spodoptera exigua (Hübner)</i>	Or. Lepidoptera. Noctuidae	Generalista	Masticadores
Filotreta	<i>Phyllotreta cruciferae (Goeze)</i>	Or. Coleoptera. Chrysomelidae	Especialista de brasicáceas.	Masticadores
Grillo	?	Or. Orthoptera. Gryllidae	Generalista	Masticadores
Huevos crisopa amarillos	?	Or. Neuroptera. Chrysopidae o Hemerobiidae	Generalista	Predadores
Hyposoter	<i>Hyposoter sp. (Förster)</i>	Or. Hymenoptera. Ichneumonidae	Generalista orugas lepidópteros	Parasitoides
Ísido verde		Or. Hemiptera. Issidae	Generalista	Chupadores
Larva Crisopa	<i>Chrysoperla carnea (Stephens)</i>	Or. Neuroptera. Chrysopidae	Generalista	Predadores
Huevos crisopa (muchos juntos)	<i>Chrysoperla pallens (Rambur)</i>	Or. Neuroptera. Chrysopidae	Generalista	Predadores

Larva Geométrido	<i>Plusia sp., Trichoplusia sp., Autographa sp.?</i>	Or. Lepidoptera. Noctuidae	Generalista	Masticadores
Larva preda pulgones babosa	<i>Syrphidae morfo 2</i>	Or. Diptera. Syrphidae	Especialista pulgones	Predadores
Larva preda pulgones naranja	<i>Aphidoletes sp.</i>	Or. Diptera. Cecidiomyiidae	Generalista	Predadores
Larva sírfida	<i>Syrphida morfo 1</i>	Or. Diptera. Syrphidae	Especialista pulgones	Predadores
Larva sirfida blanca	= <i>Scymnus sp. (Kugelann)</i>	Or. Coleoptera. Coccinellidae	Generalistas	Predadores
Mírido verde antenas rosas	<i>Dicranocephalus sp. (Hahn)</i>	Or. Hemiptera. Stenocephalidae	Generalistas	Chupadores
Mosca blanca de la col	<i>Aleyrodes proletella (L.)</i>	Or. Hemiptera, Aleyrodidae	Especialista brasicáceas	Chupadores
Parasitoide Pteromalus	<i>Aphidius sp. (Nees)</i>	Or. Hymenoptera. Braconidae	Generalista	Parasitoides de pulgones
Pieris brassicae	<i>Pieris brassicae (L.)</i>	Or. Lepidoptera. Pieridae	Especialista de brasicáceas.	Masticadores
Pieris rapae	<i>Pieris rapae (L.)</i>	Or. Lepidoptera. Pieridae	Especialista de brasicáceas.	Masticadores
Plutella	<i>Plutella xylostella (L.)</i>	Or. Lepidoptera. Plutelliade	Especialista brasicáceas	Masticadores
Pulgón lanudo	<i>Brevicoryne brassicae (L.)</i>	Or. Hemiptera, Aphididae	Especialista brasicáceas	Chupadores
Pulgón verde	<i>Myzus persicae (Sulzer)</i>	Or. Hemiptera, Aphididae	Generalista	Chupadores
Saltamontes	?	Or. Ortoptera. Acrididae	Generalistas	Masticadores
Salticido	?	Cl. Arachnida. Salticidae	Generalistas	Predadores
Tomícido	?	Cl. Arachnidae. Tomicidae	Generalistas	Predadores

Referencias consultadas:

- Red de Alerta e Información Fitosanitaria (RAIF). Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía. <http://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/raif/>
- Fauna Ibérica. CSIC – MNCN. Ministerio de Ciencia e Innovación. <http://iberfauna.mncn.csic.es/index.aspx>
- Biobest – Sustainable Crop Management. Fichas técnicas. <http://www.biobest.be/home/3>
- TÉLLEZ NAVARRO, M^aM.; CANO BANDERAS, M.; TAPIA PÉREZ, G.; CABELLO GARCÍA, T. y LARA ACEDO, L. (2007). *Guía ilustrada de plagas y enemigos naturales en cultivos hortícolas en invernadero*. Junta de Andalucía.
- Encyclopedie des ravageurs européens (HYPPZ). Institut National de la Recherche Agronomique (INRA). France. <http://www.inra.fr/hyppz/species.htm>
- Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias (IVIA). Generalitat Valenciana. <http://gipcitricos.ivia.es/>
- RUÍZ RUÍZ, A.; CÁRCABA POZO, A.; PORRAS CREVILLEN, A.L. y ARRÉBOLA BURGOS, J.R. (2001). *Guía y manual de identificación de caracoles terrestres de Andalucía*. Edita fundación Gypaetus, Junta de Andalucía.
- BARRIENTOS, J. A. (2005). *Curso práctico de entomología*. Ed. Universidad Autónoma de Barcelona, CIBIO y Asociación Española de Entomología.

Anexo 2. Variables contempladas en los análisis estadísticos

<i>Variable considerada</i>	<i>Experimento</i>	<i>Objetivo relacionado</i>	<i>Transformación</i>	<i>Ajuste empleado</i>
<i>Desarrollo vegetal</i>	A	1A.- Efectos sobre la producción vegetal mediante indicadores de desarrollo de la planta		Modelo lineal
Altura			Log 10	
Anchura			No	
Diámetro basal			No	
Diámetro repollo			Log 10	
Biomasa total			No	
Biomasa repollo			No	
Aprovechamiento (%)			Arcsen	
Nº hojas totales no repollo			Log 10	
Yemas secundarias			No	GLM - Binomial
<i>Calidad</i> C/N	A	1B.- Efectos sobre la calidad nutritiva del producto	No	Modelo lineal
<i>Daños</i>	A	2.- Efecto de los detritívoros sobre los daños debidos a mordedores		Modelo lineal
Superficie foliar dañada (%)			Arcsen	
Nº hojas con herbivoría			Log 10	GLM - Binomial
Daños en el repollo			No	
<i>Media de sp. representativas por revisión</i>	A	2.- Efecto de los detritívoros sobre la fauna de herbívoros foliares. 3.- Identificar nº artrópodos predadores que se alimentan de los herbívoros que atacan a la col.		Modelo lineal
Aleyrodes protellea (L.)			No	
Brevicorinne brassicae (L.)			Log 10	
Myzus Persicae (Sulzer)			Log 10	
Eurydema sp.			Log 10	
Scymnus sp. (Kugelann)			Log 10	
Syrphidae morfoespecie 2			Log 10	
Syrphidae morfoespecie 1			Log 10	
Arañas			Log 10	
Aphidoletes sp.			Log 10	
Cotesia sp. (Cameron)			Log 10	
Aphidius sp. (Ness)			No	
Pieris rapae (L.)			Log 10	
Plutella xylostella (L.)			Log 10	
Noctuidae (Latreille)			Log 10	
				Modelo lineal
<i>Nº individuos/revisión</i>				
Mordedores			No	
Chupadores			Log 10	
Predadores			Log 10	
Parsitoides			No	

<i>Nº individuos totales</i>				
Mordedores			No	Modelo lineal
Chupadores			No	
Parasitoides			No	
Predadores			No	GLM - Poisson
<i>Nº total huevos</i>				
Pieris rapae (L.)			No	GLM - Poisson
Chrysoperla carnea (Stephens)			No	
Hemiptera			No	
<i>Riqueza total</i>			No	Modelo lineal
<i>Efecto sobre los parasitoides</i>	B	4.-Explorar el efecto de los detritívoros sobre el control natural de herbívoros por medio de la atracción de parasitoides.		
Tasa de parasitación (%)			No	Modelo lineal
Presencia orugas parasitadas por planta			No	GLM - Binomial

Anexo 3. Fotografías

(Autor: Ignacio Villegas Sánchez, En caso contrario indicado en pié de foto. El tamaño reflejado es totalmente aproximado)

Pieris rapae (L.), “mariposa blanca de la col”

Imago



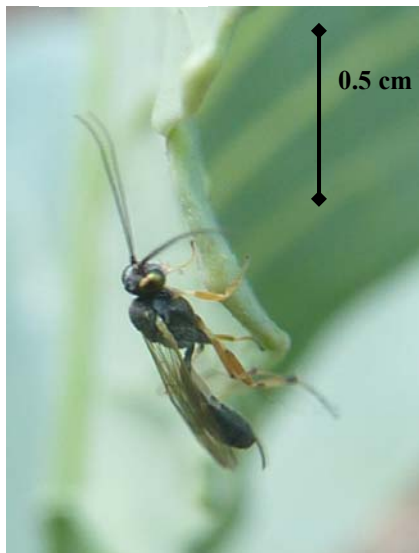
Fuente: <http://www.ukbutterflies.co.uk>

Oruga

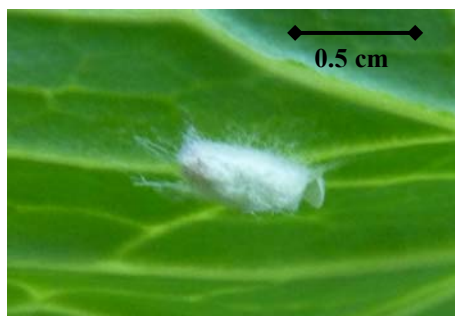


Cotesia sp. (Cameron)

Adulto



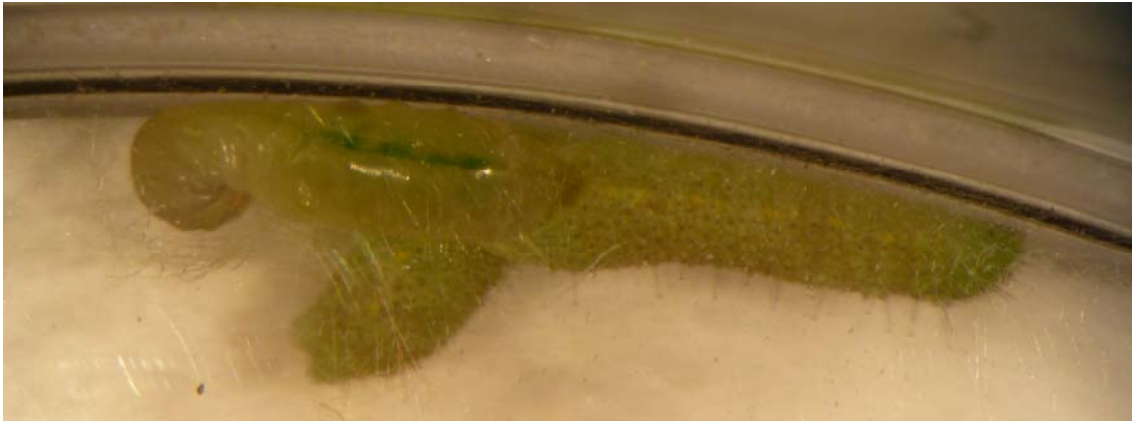
Coccon



Buscando hospedador



Larva de *Cotesia* sp. emergiendo de una oruga de *Pieris rapae* y empezando a tejer el cocoon



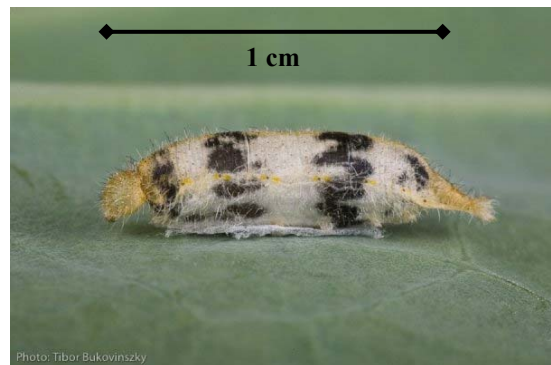
Hyposoter sp.

Adulto



Fuente:
http://www.ual.es/personal/tcabello/Par_Ich.htm

Pupa



Fuente: <http://www.bugsinthepicture.com/>

Phryxe sp. (Robineau-Desvoidy)

Adulto



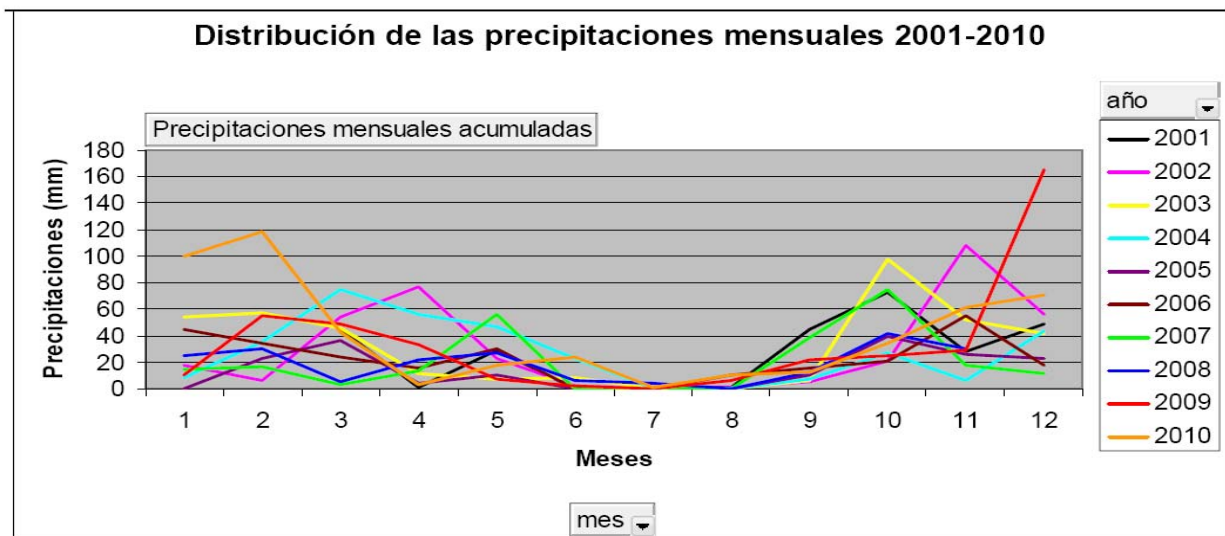
Fuente: <http://www.naturespot.co.uk/>

Pupa



Fuente: <http://tachinidae.org.uk/site>

Anexo 4. Tablas, gráficos y figuras complementarias



Fuente: Elaboración propia a partir de datos de la Estación Agroclimática de IFAPA Camino de Purchil, Grandada. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía

Parámetro	Meses											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Precipitaciones	277	377	379	237	255	65	6	30	175	453	411	479
ETP	37	49	-----	104	138	176	205	181	125	80	46	34
Déficit hídrico	240	328	-----	133	117	-111	-199	-151	50	373	365	445

Cálculo del déficit hídrico local. Los valores de precipitaciones corresponden al promedio mensual acumulado de 2001 a 2010 según datos de la Estación Agroclimática de IFAPA Camino de Purchil, Grandada. El cálculo de la ETP se hizo en base a Trabuco & Zomer, 2009.

Table III. The diversity of plant volatiles and signalling compounds in Brassicaceae plants (Rohloff and Bones, 2005).

Compound group	Plant volatiles	Plant organ	Function
Green leaf volatiles	C ₆ -alcohols, aldehydes and acetates	Green plant parts	Plant-plant signalling, predator attraction, antimicrobial activity
Plant hormones	Jasmonic acid and salicylic acid derivatives, ethylene	Whole plant	Plant-plant signalling, induction of plant defences
Terpenes	Mono- and sesquiterpenes	Flowers, leaves, roots	Flower pollinator attraction, attraction of predators, antimicrobial activity
Aromatics	Benzyl and phenylethyl-derivatives	Mainly flowers	Flower pollinator attraction, antimicrobial activity
Glucosinolate-derived volatiles	Isothiocyanates, thiocyanates, oxazolidine thiones, nitriles, epithionitriles	All plant parts containing myrosinase and glucosinolates	Plant defence, herbivore attraction
Sulphur-containing compounds	Sulphides, elemental sulphur	Probably whole plant	Plant defence

Fuente: Ahuja et al., 2010

Table II. List of some important insect pests that attack Brassicaceae plants worldwide.

Common names	Scientific names	Host plants
Leptoptera		
1 Diamondback moth/Cabbage moth (Specialist)	<i>Plutella xylostella</i> L.	Broccoli, Brussels sprouts, cabbage, cauliflower, kale, mustard, turnip
2 Cabbage looper (Generalist)	<i>Trichoplusia ni</i> Hübner	Broccoli, cabbage, cauliflower, kale, collards, mustard, rutabaga, turnip
3 Cabbage moth (Generalist)	<i>Mamestra brassicae</i> L.	Cabbage, mustard, turnip,
4 Bartha armyworm (Generalist)	<i>Mamestra configurata</i> Walker	Canola, rapeseed, mustard
5 Small white butterfly/Imported cabbage worm/Cabbage butterfly (Specialist)	<i>Pieris rapae</i> L.	Broccoli, Brussels sprouts, cabbage, cauliflower, kale, kohlrabi
6 Large white butterfly (Specialist)	<i>Pieris brassicae</i> L.	Kale, cabbage, turnip, black mustard, Ethiopian mustard, swede
7 Green-veined white (Specialist)	<i>Pieris napi</i> L.	Cabbage, Brussels sprouts, turnip, swede, mustard, oilseed rape
Hymenoptera		
8 Cabbage sawfly/Turnip sawfly (Specialist)	<i>Athalia rosae</i> L.	Mustard, turnip, oilseed rape, cabbage
Diptera		
9 Cabbage maggot/Cabbage root fly/Cabbage fly (Specialist)	<i>Delia radicum</i> syn. <i>brassicae</i> L.	Broccoli, Brussels sprouts, cabbage, kale, swede
10 Turnip root fly (Specialist)	<i>Delia floralis</i> Fallen	Turnip
11 Brassica/Pod midge (Specialist)	<i>Dasineura brassicae</i> Winnertz	Oilseed rape
Coleoptera		
Flea beetles/pollin beetles		
Crucifer flea beetle (Specialist)	<i>Phyllotreta</i> , <i>Psylliodes</i> and <i>Meligethes</i> spp.	Broccoli, Brussels sprouts, cabbage, cauliflower, kale, collards, turnip, mustard, oilseed rape
Striped flea beetle (Specialist)	<i>Phyllotreta cruciferae</i> Goeze	Broccoli, Brussels sprouts, cabbage, cauliflower, kale, collards, canola, turnip, mustard, oilseed rape
Cabbage stem flea beetle (Specialist)	<i>Phyllotreta striolata</i> F.	Cabbage, mustard, turnip, oilseed rape
Pollen beetles	<i>Psylliodes chrysocephala</i> L.	Turnip, swede, mustard, oilseed rape
13 Weevils	<i>Meligethes</i> spp.	Oilseed rape, cabbage
Rape stem weevil (Specialist)	<i>Ceutorhynchus</i> spp.	Cabbage, turnip, oilseed rape
Cabbage seed weevil (Specialist)	<i>C. napi</i> Gyll.	Turnip, mustard, cabbage, brown mustard, canola, cabbage, broccoli
Cabbage seedpod weevil (Specialist)	<i>C. aximinis</i> Paykull	Oilseed rape, cabbage, cauliflower, turnip
Cabbage stem weevil (Specialist)	<i>C. obscurus</i> Marsham	
	<i>C. pallidicornis</i> Marsham	
Homoptera		
Aphids		
Cabbage aphid/Mealy cabbage aphid (Specialist)	<i>Brevicoryne brassicae</i> L.	Cabbage, mustard, turnip, oilseed rape, broccoli, Brussels sprouts
Mustard aphid (Specialist)	<i>Lipaphis erysimi</i> Kaltenbach	Mustard
Turnip aphid (Specialist)	<i>Hyalophsis erysimi</i> Kaltenbach	Turnip
Green peach aphid (Generalist)	<i>Myzus persicae</i> Sulzer	Broccoli, Brussels sprouts, cabbage, cauliflower, turnip

Table 1. Summary of factors known to elicit defensive plant responses to different phases of attack by herbivorous arthropods

Elicitor	Plant responses	References
<i>Touch</i>		
Pressure	Stretching of ion channels in the plasma membrane with subsequent rapid cytosolic change in Ca^{++} signature	Legu�� <i>et al.</i> (1997); Nakagawa <i>et al.</i> (2007); Haswell <i>et al.</i> (2008)
Scratches on leaves inflicted by herbivore tarsi	Increase of leaf GABA concentrations	Bown <i>et al.</i> (2002); Hall <i>et al.</i> (2004)
Secretions released from insect tarsi	Unknown	Beutel & Gorb (2001); Gorb (2007); Bullock <i>et al.</i> (2008)
<i>Oviposition</i>		
Bruchins released by bruchid females	Direct defence: growth of neoplasms; change of transcription of several genes	Doss <i>et al.</i> (1995); Doss <i>et al.</i> (2000); Doss (2005)
Benzyl cyanide released with <i>Pieris</i> eggs	Indirect defence: change in leaf surface which prompts egg parasitoids to intensify search for host eggs; change of transcription of numerous genes	Fatouros (2005); Fatouros <i>et al.</i> (2005, 2008); Little <i>et al.</i> (2007)
Proteinaceous secretion on eggs (= oviduct secretion) released with eggs of sawflies and leaf beetles	Indirect defence: change in plant volatiles; the oviposition-induced plant volatiles attract egg parasitoids; reduction of photosynthetic activity; change of transcription of terpene synthases	Meiners & Hilker (2000); Hilker <i>et al.</i> (2002a, 2005); Schroeder <i>et al.</i> (2005); Koepke <i>et al.</i> (2008)
<i>Feeding</i>		
Fatty acid - amino acid conjugates (FACs) from regurgitant of mainly lepidopteran larvae	Indirect defence: change in plant volatiles; the feeding- induced plant volatiles attract larval parasitoids	Reviewed by: Par�� <i>et al.</i> (2005); Tumlinson & Lait (2005); Felton (2008); Mithoefer & Boland (2008); Tumlinson & Engelberth (2008)
	Direct defence	e.g. Roda <i>et al.</i> (2004)
	Membrane depolarisation, Ca^{++} influx, cascade of further responses including biosynthesis of jasmonic acid <i>via</i> octadecanoid pathway, change of transcription of genes involved in biosynthesis of phytohormones and defensive compounds	Reviewed by: Schaller & Weiler (2002); Arimura <i>et al.</i> (2005); Kant & Baldwin (2007); Maffei <i>et al.</i> (2007a, b); Wasternack (2007); Heil & Ton (2008); Schaller (2008)
Caeliferins from grasshopper regurgitant	Indirect defence: change in plant volatiles	Alborn <i>et al.</i> (2007)
Inceptins isolated from lepidopteran larval regurgitant	Indirect defence: triggers increase of defence-related phytohormones and volatile release	Schmelz <i>et al.</i> (2006, 2007)
β -glucosidase from regurgitant of <i>Pieris brassicae</i> larvae	Indirect defence: change in plant volatiles attracting carnivores	Mattiacci <i>et al.</i> (1995)

Fuente: Hilkers & Meiners, 2006