



Control natural factores abióticos

Marisol Giraldo Jaramillo*

*Investigador Científico I, Disciplina de Entomología, Centro Nacional de Investigaciones de Café
<https://orcid.org/0000-0003-0473-9403>

Como citar:

Giraldo-Jaramillo, M. (2020). Control natural factores abióticos. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 18-35). Genicafé.
https://doi.org/10.38141/10791/0001_2



El control biológico natural según Huffaker & Messenger (1964) y Douth & De Bach (1964), se refiere al mantenimiento de la densidad poblacional de un organismo dentro de ciertos límites por un período de tiempo, debido a la acción de factores bióticos y abióticos, llamado coloquialmente “el balance de la naturaleza”.

Los cambios climáticos siempre se han presentado en la evolución del planeta; se tiene evidencia que, durante los 20 mil años posteriores a la última glaciación, la temperatura de la Tierra se elevó alrededor de 8°C, presentándose alteraciones en la vegetación y en la composición faunística de los ecosistemas alrededor del mundo, lo cual se constató por el examen de registros polínicos (Begon et al., 2007).

En los ecosistemas, las interacciones tri-tróficas: plantas - insecto herbívoro - enemigo natural (depredadores, parasitoides y patógenos), resultan de un largo proceso de co-evolución específico para un determinado ambiente en condiciones relativamente estables de clima (Hance et al., 2007). Estas interacciones tri-tróficas son afectadas por los cambios climáticos de diferentes maneras, por ejemplo, las alteraciones en la temperatura influyen en la biología de cada especie que compone la interacción, provocando una desestabilización en sus dinámicas poblacionales, que puede conducir a la extinción de una parte del sistema (Van der Putten et al., 2004). Un parasitismo exitoso depende de la capacidad de un adulto parasitoide de localizar a su hospedante y de la habilidad de su descendencia para evadir o superar su respuesta inmune. Alteraciones ambientales pueden modificar esta relación entre el parasitoide y su hospedante (Hance et al., 2007).

Como ejemplo de la influencia del medio ambiente, las condiciones necesarias para la obtención de un sistema estable en el control natural hospedante-parasitoide, requiere que la duración del desarrollo del parasitoide sea de 0,5 a 1,5 veces la de su hospedante y que el tiempo del estado inmaduro de ambos (hospedante y sus parasitoides) sea

más largo que la del adulto (Godfray, 1994); una alteración en estas relaciones debida a cambios en el medio ambiente afectará la dinámica (Hance et al., 2007). Además, debe tenerse en cuenta el efecto de estas variaciones abióticas sobre las plantas, ya que pueden modificar la sincronía con los insectos (Tylianakis et al., 2008).

El clima cafetero

Los cultivos comerciales de café en el mundo están localizados entre los 20° de latitud Norte y 26° de latitud Sur. La temperatura óptima para el café arábica *Coffea arabica* está entre 18 y 22°C, las temperaturas medias inferiores a 12°C y superiores a 24°C son inadecuadas para su crecimiento y productividad y sus requerimientos hídricos oscilan entre 755 mm a 1.520 mm por año (Jaramillo & Ramírez, 2013).

La región cafetera colombiana está localizada entre 1 y 11° de latitud Norte y con zonas de altitud entre los 1.000 y 2.000 metros sobre el nivel del mar, las cuales presentan características de relieve que generan interacciones entre la topografía y los elementos meteorológicos y, por ende, presentan diferenciaciones locales de clima. En términos generales, la caficultura colombiana se ubica en un rango de temperatura de 17 a 23°C (Chaves & Jaramillo, 1998). El gradiente latitudinal no afecta significativamente la temperatura, debido a que por cada 1.000 km de arco latitudinal hay un 1°C de diferencia, caso diferente a lo presentado con la altitud, donde por cada 100 metros de elevación la temperatura disminuye 0,61°C (Jaramillo, 2018). Este último factor es el responsable que en Colombia se presente diversidad climática, siendo importante resaltar que los tipos de cordones montañosos en función de la orientación y la altitud, generan patrones climáticos diferentes por regiones (Jaramillo & Ramírez, 2013).

Colombia esta influenciada por los eventos de calentamiento y enfriamiento del océano Pacífico ecuatorial conocidos como El Niño y La Niña. En la región Andina colombiana,

El Niño genera disminución de la lluvia en promedio de 20%, aumento en las horas de brillo solar e incremento en la temperatura del aire (IDEAM, 2005; Poveda et al., 2000). Por el contrario, el evento La Niña, presenta excesos de lluvia con incrementos entre 20% a 40% con relación a la media histórica (IDEAM, 2005), descenso en el brillo solar entre 4,2% a 16,3% y reducción en la temperatura. Por ejemplo, en cafetales localizados en una altitud de 1.200 m la temperatura media sería de 22,63°C para un evento El Niño y de 21,42°C en La Niña (Jaramillo & Ramírez, 2013). En cuanto al tercer evento, la fase Neutra, la temperatura se encuentra dentro de la media histórica registrada.

En el presente capítulo se abordarán los posibles efectos de los factores climáticos sobre el desarrollo y aptitud biológica de los artrópodos, con énfasis en organismos presentes en los cafetales.

Los factores abióticos y los insectos

Los insectos son influenciados por la variación de los factores climáticos debido a que sus funciones básicas de desarrollo, locomoción, comportamiento y alimentación, están ligadas a estos, especialmente a la temperatura, la cual ocasiona impactos en su aptitud biológica (Inward et al., 2012; Romo & Tylianakis, 2013).

Los análisis de los efectos climáticos en las poblaciones de insectos plagas y sus enemigos naturales son fundamentales para los programas de gestión del riesgo en el sector productivo cafetero, ya que suministran información que permite tanto el fortalecimiento de las plataformas de información al productor y al Servicio de Extensión, como la generación de alertas tempranas que orientan sobre toma de decisión del cultivo, incluido el control de plagas. La previsión de la distribución potencial de las plagas representa un instrumento importante para determinar los efectos de la variación climática en los agro-ecosistemas.

Potencialmente, los cambios climáticos pueden afectar varios aspectos de la biología



y ecología de los artrópodos; por consiguiente, estas posibles respuestas incluyen variaciones en los patrones fenológicos, alteraciones en la selección del hábitat y expansión geográfica del área de ocurrencia de los insectos (Hughes, 2000; Menéndez, 2007). Es importante resaltar que el desarrollo de una plaga con relación a un factor no es suficiente para obtener la previsión de su ocurrencia, dado que se excluyen otras interacciones como son los enemigos naturales, los simbioses de insectos, la planta y el suelo.

Temperatura

En general, las condiciones térmicas en las regiones cafeteras de Colombia son poco variables, por estar localizadas en la zona tropical. Las diferencias más importantes están dadas en función de la altitud (Jaramillo, 2018). En condiciones climáticas como El Niño y La Niña, se pueden generar diferencias térmicas de hasta 1,21°C con relación a las medias históricas, lo que afecta la dinámica de las plagas y sus enemigos naturales en el cultivo del café.

Las temperaturas medias del aire aptas para el cultivo de café *C. arabica*, se encuentran entre 18 y 22°C, mientras que, para el café robusta, *C. canephora*, se encuentran entre 22° y 26°C. Cuando las temperaturas son superiores a 23°C y ocurre un período seco en la época de floración de *C. arabica*, esto ocasiona aborto floral y formación de flores “estrella”, lo cual conlleva una disminución de la producción. Las temperaturas medias inferiores a 18°C, en cambio promueven el crecimiento vegetativo (exuberancia de la planta), inhibición de la diferenciación floral y, como consecuencia, baja productividad (Jaramillo, 2018).

Así como el cultivo del café es influenciado por la temperatura, los insectos son organismos de tipo ectotérmicos, es decir, regulan su temperatura interna a partir de la temperatura ambiental. Por ello, la fisiología y aptitud biológica de los insectos está influenciada por el microclima que experimentan durante su desarrollo, siendo sensibles a los cambios térmicos. De acuerdo con Angilletta Jr. (2009), los insectos pueden exhibir plasticidad en

las respuestas fisiológicas a los cambios de temperatura, lo que se traduce en alteraciones en las tasas vitales como reproducción, locomoción y alimentación, determinando así la dinámica de la población.

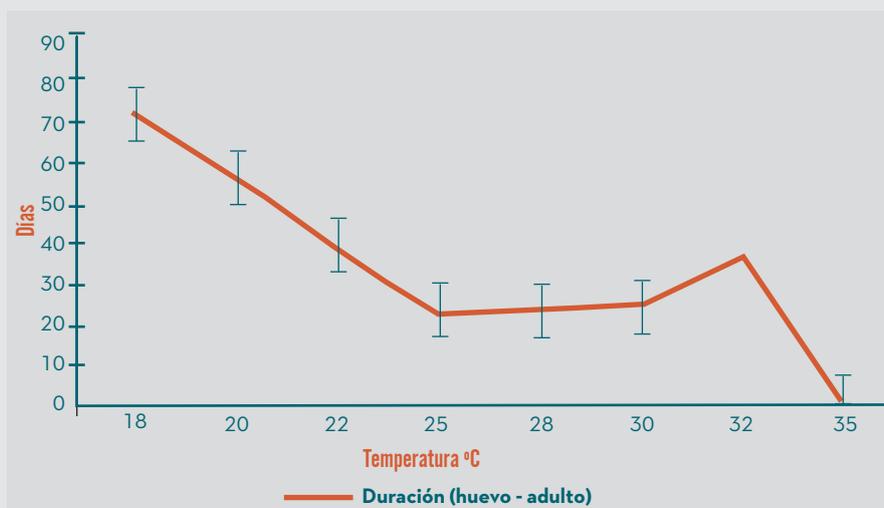
La principal plaga del café a nivel mundial es la broca *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae), debido a los daños que ocasiona representados en pérdida de producción, calidad y peso en la almendra de café (Benavides et al., 2013). Diversos trabajos han sido desarrollados para determinar el ciclo de vida de *H. hampei* en diversas condiciones térmicas, concluyendo que el desarrollo de los estados inmaduros y la sobrevivencia de los adultos dependen principalmente de la temperatura y la disponibilidad de alimento (Figura 3). Los resultados revelan que este insecto puede acortar la duración de su ciclo por cada grado de incremento, pero a partir de una temperatura de 30°C, se ha observado una disminución en las tasas de sobrevivencia, fecundidad y un incremento en la duración del ciclo (Giraldo-Jaramillo et al., 2018).

Los incrementos térmicos observados durante un fenómeno de El Niño explican el aumento de las infestaciones de la plaga en el campo como resultado de una mayor velocidad de desarrollo y mayor número de generaciones de broca cuando se compara con una época Neutra o un evento La Niña. Es de esperar que los enemigos naturales de esta plaga también incrementen sus poblaciones con el aumento de la temperatura. Esta situación fue observada en Colombia, ya que en función de la temperatura en los diferentes eventos climáticos, los porcentajes de infestación de broca pueden incrementarse hasta un 60% durante un año El Niño, entre rangos altitudinales de 1.280 y 1.700 m (Figura 4) (Constantino, 2010).

Para hacer frente a la problemática de la broca del café en Colombia, entre los años 1989-1990, se introdujeron de África dos especies de avispas ectoparasitoides: *Cephalonomia stephanoderis* Betrem conocida como avispa de Costa de Marfil y *Prorops nasuta* Waterson,

Figura 3.

Duración media del ciclo de *Hypothenemus hampei* (Huevo-adulto) (\pm DE) en ocho temperaturas constantes en dieta artificial. HR 65% \pm 10% RH y 24 horas de escotofase. Fuente: Giraldo-Jaramillo et al. (2018).



avispa de Uganda (Hymenoptera: Bethyridae) (Bustillo et al., 1998); posteriormente, en el año 1995, se incluyó la especie endoparásitoide *Phymasticus coffea* La Salle (Hymenoptera: Eulophidae), avispa de Togo (Baker, 1999), para hacer parte del programa de manejo integrado de broca del café (MIB).

Entre los años de 1991 a 2000, fueron realizadas liberaciones de 1.845 millones *C. stephanoderis* y 516 millones de *P. nasuta*, en 17 departamentos cafeteros (ICA, 1999; Cenicafé, 2004); después de 16 años, Maldonado & Benavides (2008) determinaron el establecimiento de estos parasitoides, encontrando que *P. nasuta* fue registrada en el 65% de las fincas muestreadas, en un rango altitudinal de 1.150 a 1.840 m, mostrando que esta avispa presentó una capacidad de adaptación a las condiciones del ecosistema cafetero colombiano, y que en la actualidad está ejerciendo control natural en las poblaciones de broca del café. La especie *P. coffea* fue liberada con buenos resultados de parasitismo, pero después de ocho años de su liberación no fueron encontrados individuos en el campo (Cenicafé, 2006).

Diferentes autores han encontrado que la temperatura influye en el desarrollo de estos parasitoides (Benassi, 2007; Infante, Barrera et al., 1992). En el caso de *P. nasuta* las mayores

tasas de sobrevivencia se presentan entre 17 y 23°C, mientras que para *C. stephanoderis* estas se dan entre 25 y 29°C. Debido a que la caficultura colombiana se encuentra distribuida entre 17-23°C (Chaves y Jaramillo, 1998), la información del componente térmico puede explicar el motivo por el cual la especie *P. nasuta* mostró mayor adaptación a las condiciones colombianas, a pesar de que fue liberado solo un tercio del total de individuos con relación a *C. stephanoderis*.

Otra plaga de importancia en la caficultura es *Leucoptera coffeella* (Guérin-Mèneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae), el minador de las hojas del café, en este insecto el desarrollo desde huevo hasta adulto está influenciado por la variedad de café, las condiciones de temperatura, humedad relativa y precipitación (Gallo et al., 2002; Giraldo, 2016; Parra, 1985; Pereira et al., 2007).

Giraldo-Jaramillo (2016) encontró que la temperatura afecta la fecundidad de *L. coffeella* y que el insecto tiene su mejor aptitud biológica en la franja térmica de 25 a 28°C, por presentar allí menor duración del ciclo biológico, mayor sobrevivencia y número medio de huevos por hembra. En lugares donde se presentan temperaturas inferiores a 20°C y superiores a 30°C, los insectos se ven afectados de manera negativa.

Las temperaturas más elevadas también pueden permitir un aumento en el número de generaciones por año en especies multivoltinas (como broca y minador del café). Ziter et al. (2012) encontraron que 13 plagas de importancia en Estados Unidos presentaron incrementos en el número de generaciones al año, al verse expuestas a temperaturas más elevadas.

Así como las variaciones en la temperatura afectan los insectos plaga, estas también pueden impactar la eficacia de los enemigos naturales, debido al efecto directo que tiene sobre la sobrevivencia, desarrollo, reproducción y dispersión. Temperaturas extremas pueden reducir la sobrevivencia y la fecundidad de los insectos, lo cual puede impactar de forma negativa a los enemigos naturales (Hance et al., 2007). El éxito de los enemigos naturales con las variaciones de temperatura dependerá de la resistencia relativa a las temperaturas extremas (Thomson et al., 2010) y de las adaptaciones biológicas que generen para sobrevivir. Ejemplos de ello se han presentado en la familia de insectos parasitoides Braconidae, en la que la especie *Trioxys utilis* (Hymenoptera: Braconidae) muestra una adaptación en sus capullos, tornándose blancos durante condiciones de tiempo cálido y castaño oscuro durante condiciones frías (Hance et al., 2007), permitiendo que estos parasitoides aumenten sus posibilidades de sobrevivencia.

Humedad relativa

El agua atmosférica se presenta en sus tres estados naturales: sólido, líquido y gaseoso. Este último estado es llamado humedad y puede expresarse en diferentes formas. Una de las más empleadas es la humedad relativa, teniendo un papel significativo en la producción de café a través de los efectos en el potencial hídrico y la evapotranspiración (Jaramillo, 2018). Este factor a su vez, juega un papel importante en la aptitud biológica de los insectos, debido a que condiciones de baja o alta humedad relativa pueden ser perjudiciales para la reproducción y el desarrollo de algunas especies (Bale et al., 2002; Hughes, 2000;

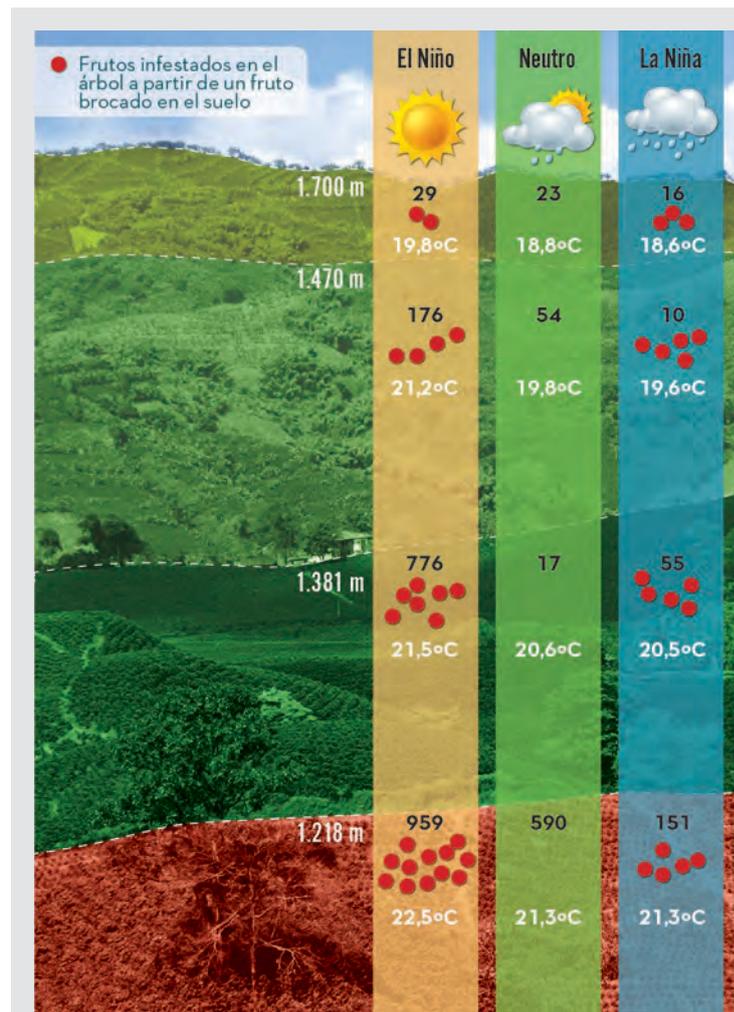


Figura 4.

Dinámica de la broca del café *Hypothenemus hampei* en función de eventos climáticos El Niño y La Niña en cuatro altitudes para Colombia. Fuente: Constantino (2010).

Parra, 1985). Las humedades relativas bajas pueden generar muerte por pérdida de agua en los insectos, mientras que, en ambientes con humedades elevadas, proliferan los agentes contaminantes tipo microorganismos.

Además, Baker et al. (1994) encontraron que la humedad relativa del aire juega un papel importante en la sobrevivencia de los adultos y estados inmaduros de la broca del café, debido a que con humedades inferiores al 50% se aumenta la mortalidad y disminuye la emergencia de las hembras, mientras que

con humedades altas estas abandonan los frutos. Giraldo-Jaramillo (2018) encontró que la duración de los estados inmaduros de la broca no era afectada por la humedad relativa, pero que humedades inferiores a 30% o superiores a 90% impactaban negativamente la sobrevivencia de estos.

Diversos trabajos han sido desarrollados para conocer el impacto de sistemas de producción de café al sol y a la sombra, ya que la presencia de árboles en los cultivos de café afecta variables abióticas como la temperatura y la humedad relativa. De acuerdo con Beer et al. (1998) y Jaramillo (2018), cultivos con sombra pueden disminuir la temperatura alrededor de 4 a 5°C e incrementar la humedad del microambiente. Este efecto de cultivos de café bajo sombra y el daño generado por broca del café es controversial y aún no está claro; estudios conducidos por Wrigley (1988), Larsen & Philpott (2010) y Cenicafé (2012) reportan incrementos en los niveles de infestación en cultivos con sombra comparados con cultivos a plena exposición solar, y otros como Jaramillo et al. (2013), Mariño et al. (2016) y Atallah et al. (2018) reportan mayor infestación en cultivos a plena exposición solar; mientras que Soto-Pinto et al. (2000) no encontraron diferencia entre los dos sistemas de cultivo.

Para *L. coffeella*, otra plaga de la caficultura, Parra (1985) determinó que una humedad

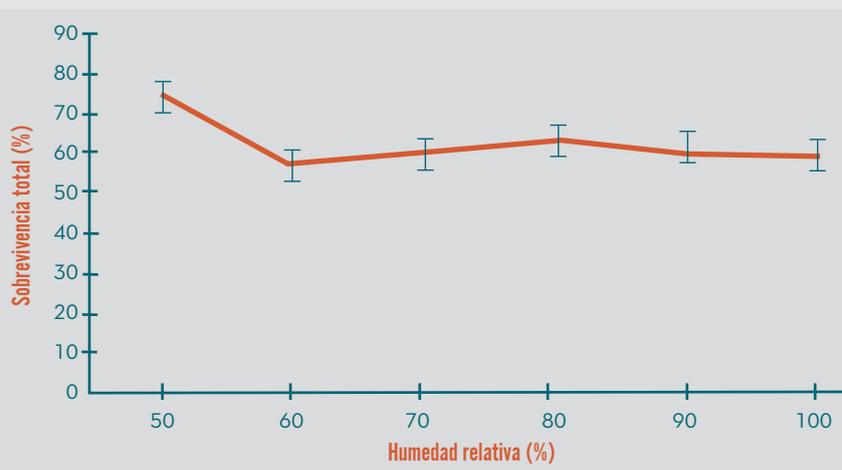
relativa del 50% es favorable para el desarrollo de la especie (Figura 5); adicionalmente, en condiciones de campo en Brasil, las mayores infestaciones ocurren en épocas secas y en las partes de las plantas que mayor exposición solar tienen.

De acuerdo con Pereira et al. (2007), en la estación lluviosa se generan las mayores mortalidades del minador, sugiriéndose que las condiciones climáticas, los enemigos naturales y la disponibilidad de alimento son los principales determinantes de la disminución poblacional de esta plaga. Dentro de las recomendaciones dadas para mitigar el ataque de *L. coffeella* está el fomento de la fauna benéfica con el mantenimiento de arvenses (Bustillo, 2008); hasta la fecha se han reportado siete especies de parasitoides atacando a este insecto (David-Rueda et al., 2016). La presencia de estas plantas acompañantes, aparte de fomentar la biodiversidad, ayuda a aumentar y mantener la humedad dentro del cultivo, razón por la cual contribuyen a conservar las poblaciones del insecto por debajo del nivel de daño económico.

Un ejemplo del impacto en las interacciones planta-herbívoro-enemigo natural cuando las condiciones de humedad del suelo varían, se da en el cultivo de la yuca *Manihot esculenta* Crantz. El parasitismo de cochinillas

Figura 5.

Sobrevivencia media total (huevo-adulto) (\pm E.E.) de *Leucoptera coffeella* en diferentes humedades relativas. Temperatura 27°C y fotoperíodo de 14 horas. Adaptado de Parra (1985).



Phenacoccus herreni (Cox y Williams) (Hemiptera: Pseudococcidae) se reduce bajo condiciones de estrés hídrico, porque las cochinillas presentan un incremento en el porcentaje de encapsulación del 30% a 50% haciendo más difícil el proceso de parasitación y las tres especies de parasitoides asociadas *Apoanagyrus diversicornis* Howard, *Aenasius vexans* Kerrich y *Acerophagus coccois* Smith (Hymenoptera: Encyrtidae) disminuyen su tamaño en los adultos de la siguiente generación haciéndolos menos eficientes (Calatayud et al., 2003).

La radiación solar

La radiación solar es uno de los principales elementos que determina el microclima de un cultivo y está compuesta por ondas electromagnéticas de diferentes longitudes. El crecimiento de las plantas está influenciado por la radiación, involucrada en procesos bioquímicos y fisiológicos como floración, germinación y fotosíntesis (Jaramillo, 2018).

Colombia recibe abundante radiación solar todo el año, al encontrarse cerca de la zona ecuatorial. En el país, la radiación solar astronómica media está entre 35,7 y 36,1 MJ m⁻² al día, para las latitudes entre 12° y 0° Norte, respectivamente (Jaramillo, 2018).

En el caso de los insectos, la radiación solar afecta diferentes aspectos biológicos como la visión, adaptaciones morfológicas para coloración y locomoción (Klowden, 2007).

Uno de los tipos de radiación estudiados por su efecto en los insectos es la radiación ultravioleta (UV), ya que esta puede modificar la orientación hacia hospedantes potenciales, la actividad de vuelo, el comportamiento de alimentación y la interacción entre sexos (Johansen et al., 2011; Raviv & Antignus, 2004). Este tipo de radiación está compuesta por varios tipos de rayos ultravioleta, entre ellos UV-A (onda larga) y UV-B (onda media).

En plagas o artrópoda biocontroladora natural en café, a la fecha no existen trabajos

que incluyan la evaluación de este factor, para otro tipo de organismos biocontroladores como el hongo *B. bassiana*, reportado controlando naturalmente a *H. hampei* (Góngora, 2008), Inglis et al. (1995), mencionan que la radiación UV-B tiene un efecto perjudicial en el hongo, ya que la viabilidad de las esporas se ve afectada por esta radiación.

Para otros insectos como los áfidos (Hemiptera: Aphididae), que se encuentran en entornos con deficiencia de UV, se reportan reducciones en su actividad de vuelo y su capacidad de dispersarse (Dáder et al., 2015; Diaz & Fereres, 2007), así como disminución de la fecundidad y la densidad de la población (Antignus et al., 1996; Legarrea et al., 2012; Paul et al., 2012). En mosca blanca *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), estudios han reportado que dependiendo del tipo de radiación UV se estimula la migración (Dáder et al., 2015).

En la actualidad, se han desarrollado trabajos para comprender los efectos de UV-B sobre el crecimiento y la química de las plantas (características nutricionales relevantes para los insectos); sin embargo, la comprensión de los efectos de la fracción UV-A y UV-B en plantas y su efecto sobre los insectos ha sido limitada. Sakai & Osakabe (2010) concluyeron que el ácaro *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) aprovecha los recursos de UV-A para evitar la radiación ambiental UV-B que es nociva para él. De igual forma, en otro ácaro de importancia agrícola, *Panonychus citri* McGregor (Acari: Tetranychidae), algunos estudios sugieren que los huevos son tolerantes a la radiación UV-B y por ello las hembras ovipositan con éxito en la parte de las hojas expuestas a UV-B (Fukaya et al., 2013).

Trabajos sobre el efecto de la radiación en enemigos naturales han sido realizados en la especie de avispa parasitoides *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) y para la mosca depredadora de áfidos, *Sphaerophoria rueppellii* (Diptera: Syrphidae). Se ha demostrado que tienen buen desempeño en ambientes modificados con filtros UV, es por

ello que las barreras ópticas que modifiquen la radiación UV son una estrategia utilizada en los programas de manejo integrado de plagas (Chyzik et al., 2003; Dáder et al., 2015; Doukas & Payne, 2007; Doukas & Payne, 2007a).

Existen publicaciones sobre interacciones de polinizadores de plantas con la radiación UV. Uno de los trabajos realizados demostró que las flores ante radiación UV-B complementaria, podían incrementar el tamaño de sus nectarios y la cantidad de néctar, haciendo que la visitas de los polinizadores fueran más largas y generando como resultado menores tasas de aborto floral (Dyer & Chittka, 2004; Stephanou et al., 2000).

Es posible que el ataque de algunos artrópodos plaga en la caficultura tengan relación con incrementos en la radiación, como es el caso de la arañita roja del café *Oligonychus yothersi* (Acari: Tetranychidae). Los incrementos poblacionales de esta plaga están relacionados con épocas de sequía, alta temperatura y radiación solar. Sin embargo, aún se desconoce el posible efecto que tiene la radiación sobre la biología y comportamiento de la plaga. Orozco et al. (1990) encontraron que altas temperaturas favorecen la fecundidad y desarrollo de este ácaro, de igual manera se desconoce el efecto de la temperatura en los controladores biológicos reportados para esta plaga. Es posible que la dinámica de los depredadores se vea impactada de forma negativa por la radiación ya que su capacidad neta de incremento poblacional no es tan elevada cuando se compararon con la de *O. yothersi*.

Los depredadores naturales que han sido reportados en los cafetales de Colombia para *O. yothersi* en su mayoría pertenecen a la familia Coccinellidae (Coleoptera) (Gil et al., 2014); autores como Agee et al. (1990) y Lin & Wu, (1992), reportan que especies depredadoras pertenecientes a esta familia presentan fotoreceptores para tres longitudes de onda: UV, verde y otra entre UV y verde. Storch (1976) reporta que la percepción visual es importante en algunas especies del género *Coccinella* en el proceso

de búsqueda de presas. Es posible que esto contribuya a que en los momentos de ataque de arañita roja se observen altas poblaciones de diferentes géneros de Coccinellidae (Gil et al., 2014).

Fotoperíodo

El desarrollo de los organismos está influenciado por los períodos de luminosidad (fotofase) y períodos de oscuridad (escotofase), este fenómeno se conoce como fotoperíodo natural. En Colombia se presentan todo el año días cortos (13,5 horas de brillo solar astronómico) con menos de 13 horas de duración (Jaramillo, 2018).

El fotoperíodo en los insectos puede generar cambios en el comportamiento, locomoción, alimentación, emergencia de adultos, cópula y oviposición (Parra et al., 1983). Algunos estudios demostraron que las tasas de crecimiento de algunos insectos en estado inmaduro, pueden ser afectados cuando son expuestos a diferentes duraciones del día (Beck, 1980).

No existen trabajos adelantados con plagas o enemigos naturales en el cultivo del café en este componente abiótico; sin embargo, Giraldo-Jaramillo & Guanilo (2006) evaluaron el efecto del fotoperíodo en la duración y viabilidad de las larvas de *Anticarsia gemmatalis* Hueb. (1818) (Lepidoptera: Noctuidae), una de las principales plagas de soya y algodón (Gallo et al., 2002), encontrando que el fotoperíodo afecta la viabilidad de este insecto; en condiciones de luz total (24 horas) y oscuridad total (24 horas), la viabilidad se ve reducida significativamente cuando es comparada con otros regímenes de fotoperíodo (Tabla 1).

En general, los límites apropiados para los insectos de la zona tropical se encuentran entre 12 -14 horas de luz (Beck, 1980). Dado que la duración de los días en Colombia es menor a 13 horas, este factor no representa una limitante para las plagas y enemigos naturales que se encuentran en el ecosistema cafetero colombiano.



Tabla 1.

Duración media y viabilidad larval de *Anticarsia gemmatalis* criada en dieta artificial, sobre diferentes fotoperíodos. Temperatura de 25±1°C y humedad relativa de 60%±10%.

Fotoperíodo (horas)		n	Duración fase larval (días)			Viabilidad larval (%)
Luz	Oscuro		Media ± I.C	Mín.	Máx.	
0	24	59	11,00±0,6 a*	15	20	47,0a
12	12	57	8,47±0,5 a	14	20	76,7b
14	10	64	12,00±0,4 a	13	17	80,0b
24	0	67	8,77±0,5 a	13	20	46,7a

Medias seguidas por la misma letra en las columnas no son significativamente diferentes (Tukey, P<0,05*). El número de repeticiones es dado por el valor de n.

El efecto del dióxido de carbono (CO₂) y el ozono (O₃) en las interacciones plantas-herbívoros-enemigos naturales

En escenarios de cambio climático, la productividad de las plantas puede verse afectada; autores como Thomson et al. (2010) mencionan que altos niveles de CO₂ generalmente pueden incrementar la productividad de las plantas, pero estas concentraciones elevadas junto con la disminución de O₃ (ozono), pueden alterar las características nutricionales y los mecanismos de defensa de las plantas, impactando los ecosistemas y los diferentes niveles tróficos, incluyendo los insectos herbívoros y sus enemigos naturales (Percy et al., 2002).

La información existente con relación a los efectos de estos cambios en las concentraciones de gases atmosféricos es controversial, ya que es un hecho que pueden modificar la aptitud biológica y la sincronía de los depredadores y los parasitoides (Thomson et al., 2010; Wang et al., 2008), y sugieren que los enemigos naturales son más abundantes y eficaces en niveles elevados de CO₂.

Un ejemplo en el impacto de las relaciones tritróficas es el reportado con los áfidos *Chaitophorus stevensis* (Hemiptera: Aphididae), los cuales cuando se encuentran en ambientes

enriquecidos con CO₂ muestran una disminución en la capacidad de respuesta a la feromona de fuga que estos insectos emiten al ser atacados, esta situación podría alterar las interacciones presa-predador en ambientes futuros de cambio climático (Mondor et al., 2004). Vuorinen et al. (2004) encontraron que ante niveles elevados de CO₂ el repollo *Brassica oleracea*, altera la producción de compuestos volátiles de defensa cuando es atacada por *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), trayendo como consecuencia que el enemigo natural de esa plaga *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) presente menos eficiencia en la búsqueda del hospedante. Gao et al. (2008) encontraron que *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) puede tornarse una plaga clave en elevadas concentraciones de CO₂ debido a la desincronización en los tiempos de desarrollo con relación a su depredador *Propylaea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae).

La zonificación ecológica de los insectos basada en la interacción con factores climáticos

La previsión de la distribución potencial de plagas y enemigos naturales representa un instrumento importante para determinar los efectos de la variación climática en agro ecosistemas, dado que las posibles respuestas de los insectos involucran cambios de los patrones fenológicos, selección del hábitat y expansión geográfica (Hughes, 2000; Menéndez, 2007).



Los modelos existentes para prever la ocurrencia de los insectos son generalmente desarrollados a partir de las exigencias térmicas que el organismo requiere para completar su desarrollo. En la mayoría de los estudios de zonificación, la temperatura es el principal factor involucrado (Hamada et al., 2005; Parra, 1985). Los sistemas de modelos son aplicados en programas de manejo de plagas para dar información sobre las épocas adecuadas de muestreo e implementación de estrategias de control, basándose en la comprensión de la dinámica de los insectos plagas y sus enemigos naturales (Davis et al., 1996; Hamada et al., 2005; Parra, 1985).

Para plagas de la caficultura, Jaramillo et al. (2009), con el uso de las exigencias térmicas, elaboraron un modelo de previsión del impacto de *H. hampei* en regiones productoras de café en África (países como Tanzania, Kenia y Etiopía) y en América del Sur (Colombia, municipio de Chinchiná, Caldas) bajo diferentes escenarios de cambio climático. Más adelante, Giraldo-Jaramillo et al. (2018) realizaron el cálculo del número potencial de generaciones en el estado de São Paulo, Brasil. Para Colombia, Ramírez et al. (2014) publicaron recomendaciones para la reducción del impacto del evento climático El Niño en caficultura colombiana, donde mostraron el efecto que el incremento térmico tiene sobre las áreas vulnerables al ataque de broca del café; para el año 2018 se elaboró un mapa de vulnerabilidad de broca del café para Colombia (Figura 6), el cual permitió en función del componente térmico presentar las áreas con vulnerabilidad muy alta (>21°C), alta (20-21°C), media (19-20°C) y baja (<18°C) y su posible número de generaciones (FNC, 2018).

Para el minador de las hojas del café *L. coffeella*, plaga de importancia en la caficultura de Brasil, se realizó la zonificación del Estado de São Paulo por Parra (1985) y Giraldo-Jaramillo (2016). Adicionalmente, Ghini et al. (2008) realizaron un análisis de riesgo para determinar el impacto de diferentes escenarios climáticos futuros para la distribución espacial del minador de las hojas del café en Brasil.

Actualmente no existen modelos que muestren las interacciones espacio-temporales entre plagas y enemigos naturales.

Consideraciones finales

El efecto del clima sobre las redes tritróficas no debe ser abordado por módulos, a la fecha se están desarrollando investigaciones que permitan una mejor integración de los efectos de cada uno de estos componentes.

Para poder explicar los cambios ecológicos dados como respuesta a las variaciones climáticas, es necesario monitorear en plazos largos los insectos plaga y sus enemigos naturales, elaborar modelos geográficos más detallados donde se estudien dichos cambios climáticos a nivel local e incorporar más componentes al sistema que permitan ayudar en el análisis (Stireman et al., 2005).

Comprender los efectos de la variabilidad climática sobre el control de las plagas se tornará en un futuro un escenario complejo, en especial cuando los cultivos comiencen a establecerse en áreas nuevas, y esto conlleve al desplazamiento de las plagas y las enfermedades, trayendo lo que se denomina un efecto de fuga temporal de los enemigos naturales, mientras estos últimos se adaptan nuevamente al entorno. Infortunadamente, no se cuenta con suficiente información que permita comprender los diferentes componentes de las redes tritróficas (planta-herbívoro-enemigo natural) y los factores abióticos.

Los niveles tróficos superiores o enemigos naturales especialistas son muchas veces afectados en una gran proporción por los cambios, tales como alteraciones climáticas, ocurrencia de especies invasoras o modificaciones del hábitat (Voigt et al., 2007). Sin embargo, los efectos de estos cambios sobre depredadores y parasitoides son variables, ya que de acuerdo con Rand & Tscharrntke (2007) los organismos de tipo especialistas pueden ser los más impactados de forma negativa por generación de asincronías fenológicas, lo que podría favorecer a los herbívoros.



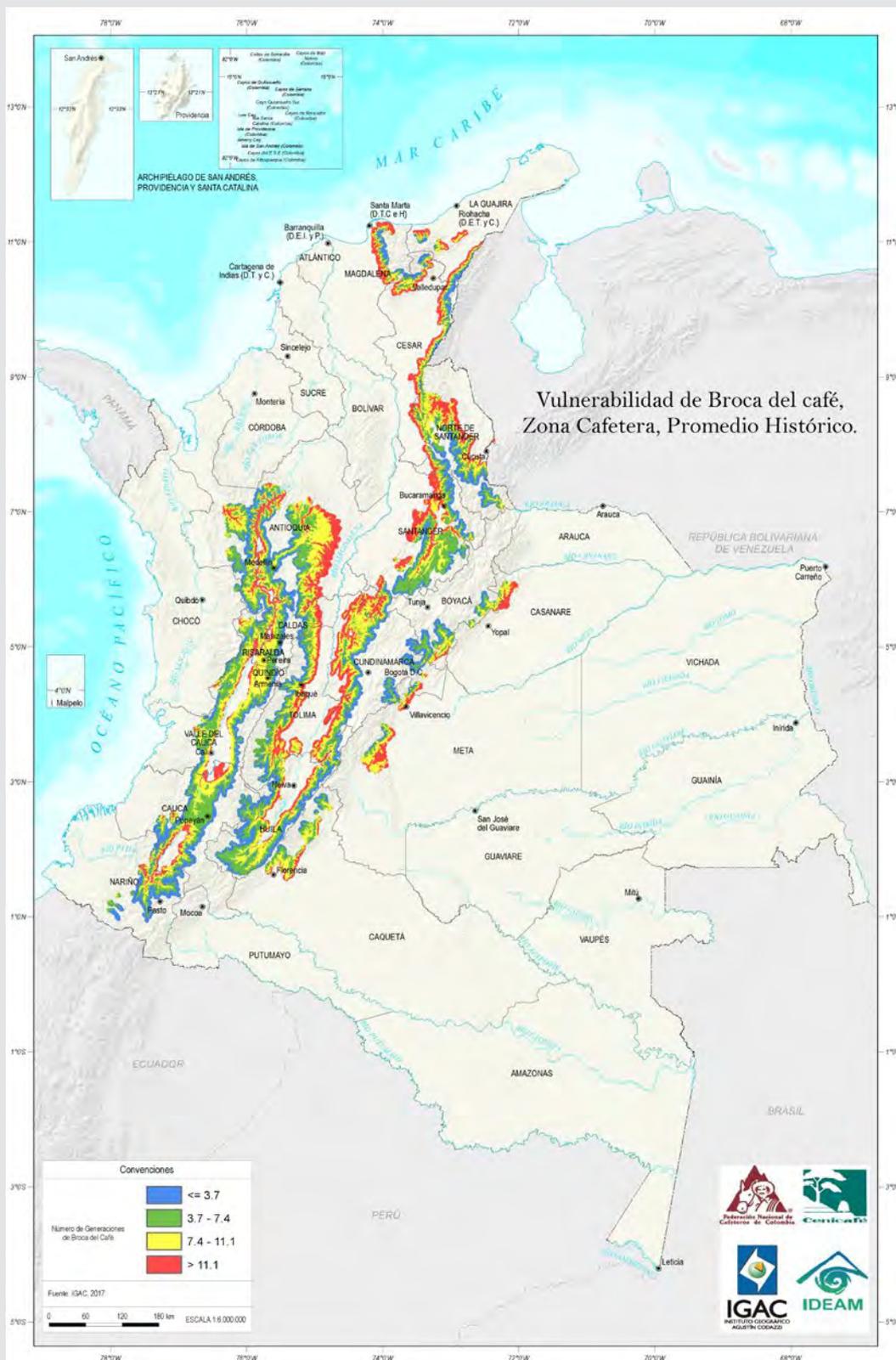


Figura 6. Mapa de Colombia con vulnerabilidad a broca del café. Fuente: (Federación Nacional de Cafeteros de Colombia [FNC], 2018).



Literatura citada

Agee, H. R., Mitchell, E. R., & Flanders, R. V. (1990). Spectral Sensitivity of the Compound Eye of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83(4), 817-819. <https://doi.org/10.1093/aesa/83.4.817>

Angilletta Jr., M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*, USA: Oxford University Press.

Antignus, Y., Mor, N., Ben Joseph, R., Lapidot, M., & Cohen, S. (1996). Ultraviolet-Absorbing Plastic Sheets Protect Crops from Insect Pests and from Virus Diseases Vectored by Insects. *Environmental Entomology*, 25(5), 919-924. <https://doi.org/10.1093/ee/25.5.919>

Atallah, S. S., Gómez, M. I., & Jaramillo, J. (2018). A Bioeconomic Model of Ecosystem Services Provision: Coffee Berry Borer and Shade-grown Coffee in Colombia. *Ecological Economics*, 144, 129-138. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2017.08.002>

Baker, P. S., Rivas, A., Balbuena, R., Ley, C., & Barrera, J. F. (1994). Abiotic mortality factors of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 71(3), 201-209. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1994.tb01787.x>

Baker, Peter S. (1999). *La broca del café en Colombia; Informe final del proyecto MIP para el café DFID-Cenicafé-CABI Bioscience*.Cenicafé-CABI.

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>

Beck, S. D. (1980). *Insect Photoperiodism* (2nd Edition). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-120-84380-0.X5001-7>

Beer, J., Muschler, R., Kass, D., & Somarriba, E. (1997). Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38(1-3), 139-164. <https://doi.org/10.1023/A:1005956528316>

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (2007). *Ecología de Individuos a Ecosistemas*. Sao Paulo, Brasil: Artmed Editorial.

Benassi, V. L. R. M. (2007). *Biología em diferentes temperaturas e ocorrência de Prorops nasuta Wat. e Cephalomia stephanoderis Betr. (Hymenoptera: Bethlyidae) parasitando Hypothenemus Hampei (Ferr.) (Coleoptera: Scolytidae)* [Tesis de Doctorado], Universidad Estadual Paulista. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/102308>

Benavides Machado, P., Gil Palacio, Z. N., Constantino, L. M., Villegas García, C., & Giraldo Jaramillo, M. (2013). Plagas del café. Broca, minador, cochinillas harinosas y monalonion. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 2, pp. 215-260). Cenicafé.

Bustillo-Parley, A. E., Cardenas, R., Villalba, D. A., Benavides Machado, P., Orozco, J., & Posada, F. J. (1998). *Manejo integrado de la broca del café: Hypothenemus hampei (Ferrari) en Colombia*. Cenicafé. <http://hdl.handle.net/10778/848>



Bustillo-Parley, A. E. (2008). El minador de la hoja del café, *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae). En A. E. Bustillo Parley (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 360-363). Cenicafé.

Calatayud, P.-A., Polanía, M. A., Seligmann, C. D., & Bellotti, A. C. (2002). Influence of water-stressed cassava on *Phenacoccus herreni* and three associated parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(2), 163-175. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00936.x>

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2004). Informe anual Cenicafé 2004.

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2006). Informe anual Cenicafé 2006.

Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2012). Informe anual Cenicafé 2012. https://www.cenicafe.org/es/publications/Informe_2012.pdf

Chaves-Córdoba, B., & Jaramillo-Robledo, A. (1998). Regionalización de la temperatura del aire en Colombia. *Revista Cenicafé*, 49(3), 224-230. <http://hdl.handle.net/10778/860>

Chyzik, R., Dobrinin, S., & Antignus, Y. (2003). Effect of a UV-deficient environment on the biology and flight activity of *Myzus persicae* and its hymenopterous parasite *Aphidius matricariae*. *Phytoparasitica*, 31(5), 467-477. <https://doi.org/10.1007/BF02979740>

Constantino, L. M. (2010). La broca del café... un insecto que se desarrolla de acuerdo con la temperatura y la altitud. *Brocarta*, 39, 1-2. <https://www.cenicafe.org/es/publications/brc039.pdf>

Dáder, B., Plaza, M., Fereres, A., & Moreno, A. (2015). Flight behaviour of vegetable pests and their natural enemies under different ultraviolet-blocking enclosures. *Annals of Applied Biology*, 167(1), 116-126. <https://doi.org/10.1111/aab.12213>

David-Rueda, G., Constantino, L. M., Montoya, E. C., Ortega, O. E., Gil-Palacio, Z., & Benavides Machado, P. (2016). Diagnóstico de *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) y sus parasitoides en el departamento de Antioquia, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 42(1), 4-11. <https://doi.org/10.25100/socolen.v42i1.6662>

Davis, P. M., Brenes, N., & Allee, L. L. (1996). Temperature Dependent Models To Predict Regional Differences in Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) Phenology. *Environmental Entomology*, 25(4), 767-775. <https://doi.org/10.1093/ee/25.4.767>

Diaz, B., & Fereres, A. (2007). Ultraviolet-blocking materials as a physical barrier to control insect pests and pathogens in protected crops. *Pest Technology*, 1(2), 85-95.

Doukas, D., & Payne, C. C. (2007). The use of ultraviolet-blocking films in insect pest management in the UK; effects on naturally occurring arthropod pest and natural enemy populations in a protected cucumber crop. *Annals of Applied Biology*, 151(2), 221-231. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00169.x>

Doukas, D., & Payne, C. C. (2007). Effects of UV-Blocking Films on the dispersal behavior of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Economic Entomology*, 100(1), 110-116. <https://doi.org/10.1093/jee/100.1.110>

Doutt, R. L., & De Bach, P. (1964). Some biological control concepts and questions. En P. De Bach (Ed.), *Biological control of insect pests and weeds*. (pp. 844). London, Chapman & Hall Ltd. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19640501191>

Dyer, A. G., & Chittka, L. (2004). Bumblebee search time without ultraviolet light. *Journal of Experimental Biology*, 207(10), 1683-1688. <https://doi.org/10.1242/jeb.00941>

Federación Nacional de Cafeteros de Colombia & Instituto Geográfico Agustín Codazzi. (2017). *Atlas cafetero de Colombia*. Imprenta Nacional de Colombia.

Fukaya, M., Uesugi, R., Ohashi, H., Sakai, Y., Sudo, M., Kasai, A., Kishimoto, H., & Osakabe, M. (2013). Tolerance to Solar Ultraviolet-B Radiation in the Citrus Red Mite, An Upper Surface User of Host Plant Leaves. *Photochemistry and Photobiology*, 89(2), 424-431. <https://doi.org/10.1111/php.12001>

Gallo, D., Nakano, O., Silveira Neto, S., Carvalho, R. P. L., Baptista, G. C., Bertol Filho, E., Parra, J. R. P., Zucchi, R. A., Alves, S. B., Vendramim, J. D., Marchini, L. C., Lopes, J. R. S., & Omoto, C. (2002). *Entomologia Agrícola*. FEALQ

Gao, F., Zhu, S.-R., Sun, Y.-C., Du, L., Parajulee, M., Kang, L., & Ge, F. (2008). Interactive Effects of Elevated CO₂ and Cotton Cultivar on Tri-Trophic Interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Propylaea japonica*. *Environmental Entomology*, 37(1), 29-37. <https://doi.org/10.1093/ee/37.1.29>

Ghini, R., Hamada, E., Pedro Júnior, M. J., Marengo, J. A., & Gonçalves, R. R. do V. (2008). Risk analysis of climate change on coffee nematodes and leaf miner in Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43(2), 187-194. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2008000200005>

Gil-Palacio, Z., Constantino, L. M., Martínez, H., & Benavides Machado, P. (2013). Aprenda a manejar la arañita roja del café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 436, 1-8. <http://hdl.handle.net/10778/473>

Giraldo-Jaramillo, M. (2016). *Zoneamento de Hypothenemus hampei (Ferrari, 1867) e Leucoptera coffeella (Guérin-Mèneville, 1842), pragas do caféiro no Brasil e na Colômbia, com base nas exigências térmicas* [Tesis de Doctorado]. Universidade Estadual Paulista. <http://doi.org/10.11606/T.11.2016.tde-30112016-173124>

Giraldo-Jaramillo, M. (2018). Efecto de la humedad relativa sobre la duración y sobrevivencia de *Hypothenemus hampei* en dieta artificial Cenibroca. *Revista Cenicafé*, 69(1), 32-39. <http://hdl.handle.net/10778/1090>

Giraldo Jaramillo, M., García, A., & Parra, J. R. (2018). Biology, thermal requirements, and estimation of the number of generations of *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Curculionidae) in the State of São Paulo, Brazil. *Journal of Economic Entomology*, 111(5), 2192-2200. <https://doi.org/10.1093/jee/toy162>

Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University press.

Góngora, C. E. (2008). Los hongos entomopatógenos en el control de insectos. In A. E. Bustillo Parley. (Ed.), *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana* (pp. 133-149). Cenicafé.

Hamada, E., Morandi, M. A., Tabasco, F. J., Pereira, D. A., & Evangelista, S. R. (2005). *Estimativa de áreas favoráveis à ocorrência da Diaphorina citri (vetor do greening asiático) no Estado de São Paulo*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária Embrapa. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/127583/1/2005RA-110.pdf>

Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., & Boivin, G. (2007). Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 107-126. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091333>

Huffaker, C. B., & Messenger, P. S. (1964). The concept and significance of natural control. En P. DeBach (Ed.), *Biological control of insect pests and weeds* (pp. 74-117). Reinhold Publ. Co.

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent?. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56-61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)

Infante, F., Luis, J. H., Barrera, J. F., Gómez, J., & Castillo, A. (1992). Thermal constants for preimaginal development of the parasitoid *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyilidae). *The Canadian Entomologist*, 124(5), 935-941. <https://doi.org/10.4039/Ent124935-5>



Inglis, G. D., Goettel, M. S., & Johnson, D. L. (1995). Influence of Ultraviolet Light Protectants on Persistence of the Entomopathogenic Fungus, *Beauveria bassiana*. *Biological Control*, 5(4), 581-590. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1069>

Instituto Colombiano Agropecuario - ICA. (1999). *Protección sanitaria del cultivo del café* Convenio ICA-FNC [Informe 1998]. ICA.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2005). *Atlas climatológico de Colombia*. IDEAM.

Inward, D. J. G., Wainhouse, D., & Peace, A. (2012). The effect of temperature on the development and life cycle regulation of the pine weevil *Hyllobius abietis* and the potential impacts of climate change. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(4), 348-357. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00575.x>

Jaramillo, A. (2018). *El Clima de la Caficultura en Colombia*. Cenicafé. <https://www.cenicafe.org/es/publications/libroClima.pdf>

Jaramillo, Á., & Ramírez, V. H. (2013). Gestión del riesgo agroclimático: fuentes de amenaza climática para el café en Colombia. En Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Ed.), *Manual del cafetero colombiano: investigación y tecnología para la sostenibilidad de la caficultura* (Vol. 1, pp. 73-90). Cenicafé.

Jaramillo, J., Chabi-Olaye, A., Kamonjo, C., Jaramillo, A., Vega, F. E., Poehling, H.-M., & Borgemeister, C. (2009). Thermal Tolerance of the Coffee Berry Borer *Hypothenemus hampei*: Predictions of Climate Change Impact on a Tropical Insect Pest. *PLOS ONE*, 4(8), e6487. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006487>

Jaramillo, J., Setamou, M., Muchugu, E., Chabi-Olaye, A., Jaramillo, A., Mukabana, J., Maina, J., Gathara, S., & Borgemeister, C. (2013). Climate Change or Urbanization? Impacts on a Traditional Coffee Production System in East Africa over the Last 80 Years. *PLOS ONE*, 8(1), e51815. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051815>

Johansen, N. S., Vänninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I., & Shipp, L. (2011). In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. *Annals of Applied Biology*, 159(1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00483.x>

Klowden, M. (2007). *Physiological Systems in Insects* (2nd Edition). Academic Press.

Larsen, A., & Philpott, S. M. (2010). Twig-Nesting Ants: The Hidden Predators of the Coffee Berry Borer in Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 42(3), 342-347. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00603.x>

Legarrea, S., Betancourt, M., Plaza, M., Fraile, A., García-Arenal, F., & Fereres, A. (2012). Dynamics of nonpersistent aphid-borne viruses in lettuce crops covered with UV-absorbing nets. *Virus Research*, 165(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2011.12.012>

Lin, J. T., & Wu, C. Y. (1992). A comparative study on the color vision of four coleopteran insects. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, 31(2), 81-88.

Maldonado, C. E., & Benavides Machado, P. (2007). Evaluación del establecimiento de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*, controladores de *Hypothenemus hampei*, en Colombia. *Revista Cenicafé*, 58(4), 333-339. <http://hdl.handle.net/10778/145>

Mariño, Y. A., Pérez, M.-E., Gallardo, F., Trifilio, M., Cruz, M., & Bayman, P. (2016). Sun vs. Shade affects infestation, total population and sex ratio of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in Puerto Rico. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 258-266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.031>

Menéndez, R. (2007). How are insects responding to global warming?. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 150(2), 355-365.



Mondor, E. B., Tremblay, M. N., Awmack, C. S., & Lindroth, R. L. (2004). Divergent pheromone-mediated insect behaviour under global atmospheric change. *Global Change Biology*, 10(10), 1820-1824. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00838.x>

Orozco-Hoyos, J., Duque-Echeverry, C., & Mesa-Cobo, N., (1990). Efecto de la temperatura sobre la tabla de vida de *Oligonychus yothersi* en *Coffea arabica*. *Revista Cenicalfé*, 41(1), 5-18. <http://hdl.handle.net/10778/938>

Parra, J. R. (1985). Biología comparada de *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Ménéville, 1842) (Lepidoptera, Lyonetiidae) visando ao seu zoneamento ecológico no estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia*, 29(1), 45-76.

Parra, J. R. P., Melo, A. B. P., Magalhães, B. P., Neto, S. S., & Botelho, P. S. M. (1983). Efeito do fotoperíodo no ciclo biológico de *Diatraea saccharalis*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 18(5), 463-472. <https://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/view/15266>

Paul, N. D., Moore, J. P., McPherson, M., Lambourne, C., Croft, P., Heaton, J. C., & Wargent, J. J. (2012). Ecological responses to UV radiation: Interactions between the biological effects of UV on plants and on associated organisms. *Physiologia Plantarum*, 145(4), 565-581. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01553.x>

Percy, K. E., Awmack, C. S., Lindroth, R. L., Kubiske, M. E., Kopper, B. J., Isebrands, J. G., Pregitzer, K. S., Hendrey, G. R., Dickson, R. E., Zak, D. R., Oksanen, E., Sober, J., Harrington, R., & Karnosky, D. F. (2002). Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃. *Nature*, 420(6914), 403-407. <https://doi.org/10.1038/nature01028>

Pereira, E.J.G., Picanço, M. C., Bacci, L., Crespo, A. L. B., & Guedes, R. N. C. (2007). Seasonal mortality factors of the coffee leafminer, *Leucoptera coffeella*. *Bulletin of Entomological Research*, 97(4), 421-432. <https://doi.org/10.1017/S0007485307005202>

Poveda, G., Jaramillo-Robledo, Á., & Mantilla, R. (2000). Influencia del evento cálido del pacífico en la humedad del suelo y el índice normalizado de vegetación en Colombia. *Revista Cenicalfé*, 51(4), 263-271. <http://hdl.handle.net/10778/1007>

Ramírez-Builes, V. H., Gaitán, A. L., Benavides Machado, P., Constantino, L. M., Gil-Palacio, Z., Sadeghian, S., & González-Osorio, H. (2014). Recomendaciones para la reducción del riesgo en la caficultura de Colombia ante un evento climático de El Niño. *Avances Técnicos Cenicalfé*, 445, 1-12. <http://hdl.handle.net/10778/475>

Rand, T. A., & Tschardtke, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 116(8), 1353-1362. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15871.x>

Raviv, M., & Antignus, Y. (2004). UV radiation effects on pathogens and insect pests of greenhouse-grown crops. *Photochemistry and Photobiology*, 79(3), 219-226. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2004.tb00388.x>

Romo, C. M., & Tylianakis, J. M. (2013). Elevated temperature and drought interact to reduce parasitoid effectiveness in suppressing hosts. *PloS One*, 8(3), e58136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058136>

Sakai, Y., & Osakabe, M. (2010). Spectrum-specific Damage and Solar Ultraviolet Radiation Avoidance in the Two-spotted Spider Mite. *Photochemistry and Photobiology*, 86(4), 925-932. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2010.00739.x>

Soto-Pinto, L., Perfecto, I., Castillo-Hernández, J., & Caballero-Nieto, J. (2000). Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 80(1), 61-69. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00134-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00134-1)

Stephanou, M., Petropoulou, Y., Georgiou, O., & Manetas, Y. (2000). Enhanced UV-B radiation, flower attributes and pollinator behaviour in *Cistus creticus*: A Mediterranean field study. *Plant Ecology*, 147(2), 165-171. <https://doi.org/10.1023/A:1009802401955>



Stireman, J. O., Dyer, L. A., Janzen, D. H., Singer, M. S., Lill, J. T., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Gentry, G. L., Hallwachs, W., Coley, P. D., Barone, J. A., Greeney, H. F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H. C., & Diniz, I. R. (2005). Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(48), 17384-17387. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508839102>

Storch, R. H. (1976). Prey detection by fourth stage *Coccinella transversoguttata* larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *Animal Behaviour*, 24(3), 690-693. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80082-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80082-6)

Thomson, L. J., Macfadyen, S., & Hoffmann, A. A. (2010). Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological Control*, 52(3), 296-306. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.01.022>

Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12), 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>

Van der Putten, W. H., de Ruiter, P. C., Martijn Bezemer, T., Harvey, J. A., Wassen, M., & Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology*, 5(6), 487-494. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.09.003>

Voigt, W., Perner, J., & Jones, T. H. (2007). Using functional groups to investigate community response to environmental changes: Two grassland case studies. *Global Change Biology*, 13(8), 1710-1721. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01398.x>

Vuorinen, T., Nerg, A.-M., Ibrahim, M. A., Reddy, G. V. P., & Holopainen, J. K. (2004). Emission of *Plutella xylostella*-Induced Compounds from Cabbages Grown at Elevated CO₂ and Orientation Behavior of the Natural Enemies. *Plant Physiology*, 135(4), 1984-1992. <https://doi.org/10.1104/pp.104.047084>

Wang, X.-Y., Yang, Z.-Q., Wu, H., & Gould, J. R. (2008). Effects of host size on the sex ratio, clutch size, and size of adult *Spathius agrili*, an ectoparasitoid of emerald ash borer. *Biological Control*, 44(1), 7-12. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.011>

Wrigley, G. (1988). *Coffee*. Longman Scientific and Technical.

Ziter, C., Robinson, E. A., & Newman, J. A. (2012). Climate change and voltinism in Californian insect pest species: Sensitivity to location, scenario and climate model choice. *Global Change Biology*, 18(9), 2771-2780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02748.x>

Como citar:

Giraldo-Jaramillo, M. (2020). Control natural factores abióticos. En P. Benavides Machado & C. E. Góngora (Eds.), *El Control Natural de Insectos en el Ecosistema Cafetero Colombiano* (pp. 18–35). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0001_2

