

ARTICULOS DE REVISION

EL TALON DE AQUILES DEL CONTROL BIOLÓGICO: UNA NUEVA VISION PARA SU EXITO

THE ACHILLES' HEEL OF BIOLOGICAL CONTROL: A NEW VISION FOR SUCCESS

Blas Lavandero', Cristián Muñoz' y Wilson Barros'

'Laboratorio de Sanidad Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, 'Instituto de Biología y Biotecnología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Talca, Talca, Chile. E-mail: blavandero@utalca.cl

RESUMEN

El control biológico es considerado una importante herramienta para el control de plagas en programas de manejo integrado. Sin embargo, sólo el 10 % de las introducciones de nuevos enemigos naturales se establecen con niveles de control que provocan algún efecto. Cuando el control biológico funciona, su efecto es notorio sobre las plagas. Esto, durante mucho tiempo, ha mantenido el optimismo y disipado las dudas con respecto al control biológico. Lamentablemente, existen numerosos ejemplos en la literatura en donde la introducción de organismos controladores de plagas pueden tener efectos secundarios no deseables. Para poder minimizar los riesgos asociados al control biológico se hace necesario realizar estudios del daño económico y ecológico de la plaga involucrada. Una vez que se haya tomado la decisión de introducir nuevos agentes, los estudios debieran tener el detalle suficiente para permitir la selección de agentes que maximicen el control pero que al mismo tiempo minimicen los potenciales efectos sobre otros organismos nativos. Otras alternativas al control biológico clásico es el control biológico de conservación, que ha sido una técnica empleada en diversos sistemas, con el fin de incrementar el efecto de los enemigos (nativos o ya introducidos) por sobre las plagas. Actualmente, a nivel nacional no existen antecedentes de trabajos aplicando estas medidas.

Palabras claves: Control biológico de conservación, efectos negativos del control biológico, Chile, introducción de organismos.

ABSTRACT

Biological control has been considered an important tool in integrated pest management programs. However, only 10 % of the introductions of natural enemies worldwide are established with significant control levels. When biological control is successful its effects are perceived on the pest population. This has, during a long time, maintained optimism and dissipated the doubts with respect to biological control. Anyhow, there is increasing evidence in the literature that introduced biological control agents can have undesirable secondary effects. In order to minimize the associated risks of biological control, it becomes necessary to carry forward studies of the economic and ecological impact of the involved pest. Once the decision of introducing a new organism has been taken, studies should have enough detail in order to ensure selection of agents that maximize control, but minimize potential effects on native non-target organisms. Other alternatives to classical biological are conservation biological control, which has been used widely in different systems to enhance the effect of natural enemies (native or already introduced) on the pests. In Chile there is no information to date on studies using conservation biological control of pests.

Keywords: Conservation biological control, non-target effects, Chile, species introductions.

INTRODUCCION

El control biológico tiene registros desde el año 2000 AC en Egipto, donde los gatos eran usados para controlar las poblaciones de roedores. Sin embargo se puede decir que el primer proyecto de control biológico del que se tengan evidencias fue la de los productores de cítricos chinos que usaban *Oecophylla smaragdina* Fabricius para el control de plagas de lepidópteros y coleópteros en el año 324 AC (DeBach, 1974). Esta especie de hormiga construía nidos en los árboles, los cuales eran posteriormente vendidos a los agricultores. Con el fin de permitir el desplazamiento de las hormigas se construían puentes de bambú entre los árboles de cítricos, práctica que aún en 1974 fue observada por DeBach en el norte de Burma (DeBach, 1974).

En tiempos más modernos Linneo sugirió el uso de depredadores para el control de plagas. Ya en 1762 se introduce el primer organismo para el control biológico de langostas (Orthoptera: Acridiidae) desde la India hacia la isla de Maritius (van Driesche y Bellows, 1996). Desde entonces hasta ahora el control biológico tiene una larga historia y es considerado una importante herramienta para el control de plagas en programas de manejo integrado. Sin embargo, solo el 10% de las introducciones de nuevos enemigos naturales se establecen con niveles de control que provocan algún efecto sobre las poblaciones de plagas (Greathead y Greathead, 1992; Gurr *et al.*, 2000 a,b). Esto ha llevado a muchos investigadores a preguntarse las razones detrás del bajo éxito de los programas de introducción. En general el control biológico no siempre toma en cuenta los posibles requerimientos de los organismos en sus nuevos ambientes, ni la adaptación climática local de ciertas áreas donde eran liberados (Gurr *et al.*, 2000).

El lado positivo del control biológico ha sido que a veces el modelo simple de introducción funciona produciendo un éxito espectacular de plagas verdaderamente nocivas. Durante mucho tiempo esto ha mantenido el optimismo y disipado las dudas con respecto al control biológico.

Sin embargo hay un lado negativo del control biológico que es cada vez más evidente. Primero, existen reparos económicos ya que puede llegar a ser bastante caro y segundo, los efectos negativos sobre especies que no son blancos del control biológico (casi siempre especies nativas) (Simberloff y Stiling, 1996).

Si se toma en cuenta que el área de mayor desarrollo agrícola corresponde a la zona central de Chile y que en esta zona hay un número de 1.800 plantas endémicas, siendo uno de los 24 "hot-spots" de biodiversidad del planeta (Mittermeier *et al.*, 1998), entonces cualquier repercusión sobre éstas se hace crítica. No tan sólo desde el punto de vista ecológico, si no por tener un gran potencial como fuente de nuevos cultivos y fármacos entre otros. Se hace entonces evidente la importancia de los posibles efectos negativos de la introducción de especies exóticas para el control de plagas.

Efectos secundarios del control biológico

Lamentablemente, existen numerosos ejemplos en la literatura en donde la introducción de organismos controladores de plagas puede tener efectos secundarios no deseables, tales como la extinción de organismos nativos (Thomas y Willis, 1998). Es así como muchos depredadores generalistas se han alimentado de especies que no eran el blanco original para la introducción de éstos (especies no-blanco) (Simberloff, 1992). Por ejemplo la mangosta *Herpestes auropunctatus* (Hodgson) (Carnívora: Herpestidae) fue introducida en Hawai, Mauritius y Fiji para el control de ratas en los cultivos agrícolas, sin embargo este afectó enormemente las poblaciones de aves en esas áreas (Lever, 1985; Simberloff, 1992). De forma similar el caracol depredador *Euglandina rosea* (Ferussac) ha sido introducido desde Estados Unidos y Centroamérica a diversas islas para el control del caracol gigante de Africa (*Achatina aulica* Bowdich), transformándose en la causa de la extinción de diversas especies de caracoles endémicos de Hawai y Tahití (Civeyrel y Simberloff, 1996).

Introducciones de herbívoros generalistas para el control de malezas han tenido el mismo tipo de efectos no intencionales. Aunque para el caso de insectos fitófagos no hay evidencias de que se hayan eliminado por completo especies de plantas nativas no-blanco, hay ejemplos donde éstas han disminuido drásticamente. Es así como la introducción del lepidóptero *Cactoblastis cactorum* Berg ha sido una de las principales culpables de la disminución de *Opuntia spinosissima* (Martyn), un cactus endémico de Estados Unidos y Jamaica (Kass, 1990; Robertson, 1990). En este caso, increíblemente, el controlador biológico fue liberado en Nevis, una pequeña isla del Caribe a más de 2.000 km de Florida, alcanzando treinta años des-

pués, en 1989, los cayos de Florida (Simberloff, 1992; Pemberton, 1995). Los últimos sobrevivientes de *O. spinosissima* se encuentran solamente en jardines botánicos (Simberloff y Stiling, 1996).

El uso de depredadores generalistas es una práctica que se ha descontinuado en los últimos años. La mayoría de los programas actuales están basados en parasitoides por su mayor especificidad, aunque también hay evidencias que muestran el efecto de parasitoides sobre lepidópteros nativos. Gagne y Howarth (1985) sugieren en sus estudios que parasitoides introducidos en Hawai, para programas de control biológico, serían los responsables de la extinción de diversas especies de lepidópteros nativos. En este estudio se identificaron 679 especies de parasitoides, que fueron deliberadamente introducidos para programas de control biológico en Hawai desde 1890 hasta 1985. De ellos sólo 243 se establecieron sobre la isla y 20 han sido registrados atacando especies nativas no-blanco del programa de control biológico.

Otros efectos sobre organismos nativos que pueden resultar son aún más difíciles de documentar como los de competencia. Un ejemplo que ha suscitado la atención es el reemplazo de especies de coccinélidos nativos de Norteamérica por *Coccinella septempunctata* Linnaeus y otro coccinélido originario de Europa, que ha sido liberado masivamente para el control del pulgón ruso *Diuraphis noxia* (Kurdj.) (Gordon y Vandenberg, 1991; Elliott *et al.*, 1996).

En los casos anteriores se trata de interacciones directas entre individuos, sin embargo si se piensa en los posibles efectos sobre otros organismos a través de la alteración de la red alimentaria que pudieran generar una cascada trófica, las predicciones son mucho más difíciles. Por ejemplo, en Inglaterra en un intento por controlar conejos se introdujo el virus de Myxoma, el cual generó una reducción de las poblaciones de la mariposa azul grande (*Maculina arion* (L.)). Las larvas de esta especie de mariposa se desarrollan dentro de los nidos subterráneos de la hormiga *Myrmica sabuleti* Meinert, la cual sólo crece en áreas donde no hay una gran abundancia de vegetación, y como los conejos eran los responsables de mantener áreas abiertas, al eliminar a los conejos también se afectó a la mariposa, llevándola a su extinción (Harper, 1969; Simberloff y Stiling, 1996). Lo más impresionante de este ejemplo es que nadie se dio cuenta de lo que estaba sucediendo hasta que ya era muy tarde para hacer algo al respecto.

En general las especies claves de un ecosistema son el punto débil de éste, es por ello que una especie no-nativa que altere o se transforme en una especie clave tendrá un tremendo impacto sobre ese ecosistema (Simberloff, 1991). Sin embargo, existe escasa información acerca de los ecosistemas naturales, especialmente en nuestro país. ¿Entonces cómo poder predecir los posibles efectos de la introducción de una especie exótica, si no conocemos lo suficiente nuestros sistemas naturales?

Análisis de costo-beneficio

Es cierto que muchas veces el "no hacer nada" puede tener un costo mayor a los posibles efectos negativos en el ambiente debido a la introducción de un enemigo natural. Es más, existen especies de plagas que también alteran y tienen efectos negativos sobre la flora y fauna nativa. Como ejemplo se puede mencionar a la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta* Buren) que fue introducida accidentalmente a Estados Unidos desde Brasil. Esta especie en más de 50 años se ha dispersado ampliamente, generando problemas tanto agrícolas como médicos (Tschinkel, 1993), además que ha reemplazado especies nativas de hormigas en distintos lugares (Buren, 1983). El control químico ha fallado, con lo cual se han hecho algunas propuestas de control biológico (Ramírez *et al.*, 2006). Enfrentados a la posibilidad de tener efectos ambientales negativos si el control no se realiza, ¿qué nivel de daño ambiental podrá ser tolerado antes de la introducción de un enemigo natural?

Estimar los beneficios y costos del control biológico es una tarea no fácil. Ya que si se compara al control químico, donde es bastante sencillo determinar el costo de su uso, el costo de aislar poblaciones naturales o especies, el costo de interferir en las comunidades y ecosistemas, es muy difícil de estimar (Simberloff y Stiling, 1996). Para transformar éstos en dinero, incluso cuando la información al respecto está disponible, no hay consenso en cuanto al mejor método (Norton, 2001). Sin embargo está claro que el valor de estas últimas debería ser considerable.

Potenciales riesgos en Chile: Efectos secundarios del control biológico

En nuestro país el control biológico tiene una larga historia, y al parecer el porcentaje de éxito difiere bastante de las cifras internacionales. Según Zúñiga (1985) entre 1903 y 1983 se intro-

Tabla 1. Organismos introducidos en Chile. Nivel de establecimiento y control.

Plaga	Enemigo natural	Año introducción	Nivel de establecimiento	Nivel de control
<i>A. aurantii</i>	<i>Lindorus lophantae</i> (Blaisdell)	1931	E	S-P
<i>A. aurantii</i>	<i>Aphytis chrysomphali</i> (Mercet)	1944	NE	-
<i>A. aurantii</i>	<i>Comperiella bifasciata</i> Howard	1944	NE	-
<i>A. aurantii</i>	<i>Habrolepis rouxi</i> Compere	1944	NE	-
<i>A. aurantii</i>	<i>Aphytis lingnanensis</i> Compere	1957	E	S-P
<i>A. aurantii</i>	<i>Aphytis melinus</i> De Bach	1966	E	S-P
<i>A. floccosus</i>	<i>Amitus spiniferus</i> Brêthes	1965	E	C
<i>A. kondoi</i> ; <i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Aphidius ervi</i> Haliday	1976	E	C
<i>A. pisum</i>	<i>Aphodius smithi</i> Sharma & Rao	1971	E	C
<i>A. variolosum</i>	<i>Habrolepis dalmanni</i> (Westwood)	1928	E	C
<i>Aphididae</i> spp.	<i>Adalia bipunctata</i> (Linnaeus)	1940	E	S-C
<i>Aphididae</i> spp.	<i>Aphidius matricariae</i> Haliday	1961	E	S-C
<i>Aphididae</i> spp.	<i>Hippodamia convergens</i> Guér.	1961	E	S-C
<i>Ctenarytaína eucalypti</i>	<i>Psyllaephagus pilosus</i> Noyes	2001	E	P
<i>E. lanigerum</i>	<i>Aphalinus mali</i> (Haldeman)	1921	E	C
<i>G. molesta</i>	<i>Macrocentrus ancyliuotus</i> Rohwer	1981	NE	-
<i>I. purchasi</i>	<i>Rodolia cardinales</i> (Mulsant)	1931	E	C
<i>I. purchasi</i>	<i>Cryptochaetun iceryae</i> (Williston)	1931	E	P
<i>L. beckii</i>	<i>Aphytis lepidosaphes</i> Compere	1951	E	P
<i>L. beckii</i>	<i>Phycus</i> sp.	1951	NE	-
<i>Lepidoptera</i> spp.	<i>Trichogramma minutum</i> Riley	1965	E	S-C
<i>Lepidoptera</i> spp.	<i>Trichogramma evanescens</i> Weswood	1972	NV	-
<i>Lepidoptera</i> spp.	<i>Trichogramma perkinsi</i> Girault	1972	E	S-C
<i>M. dirhodum</i>	<i>Aphelinus asychis</i> Walker	1978	NE	C
<i>M. dirhodum</i>	<i>Ephedrus plagiator</i> (Nees)	1978	NE	-
<i>M. dirhodum</i>	<i>Praon gallicum</i> Stara	1978	E	C
<i>M. domestica</i>	<i>Spalangia endius</i> Walker	1982	NE	-
<i>Musca domestica</i>	<i>Spalangia endius</i> Walker	1982	E	P
<i>Musca domestica</i>	<i>Muscidifurax raptor</i> Girault and Sanders	1982	E	P
<i>Musca domestica</i>	<i>Sapalangua cameroni</i> Perkins	1983	NV	-
<i>Musca domestica</i>	<i>Muscidifurax zaraptor</i> Kogan and Legner	1983	NV	-
<i>Musca domestica</i>	<i>Creophilus erythrocephalus</i> Fabricius	1984	E	C
<i>Musca domestica</i>	<i>Pachycrepideus vindemiae</i> Rondan.	1990	E	C
<i>Musca domestica</i>	<i>Ontophagus gazella</i> Fabr.	1990	E	C
<i>P. boernerii</i>	<i>Leucopis obscura</i> Haliday	1945	E	S
<i>P. brassicae</i>	<i>Apanteles glomeratus</i> (Linnaeus)	1971	E	C
<i>P. citri</i>	<i>Leptomastidae abnormis</i> (Girault)	1931	E	S-C
<i>P. citri</i>	<i>Leptomastix datylopii</i> Howard	1936	E	S-C
<i>P. citri</i>	<i>Zarhopalus</i> sp.	1944	NE	-
<i>P. citri</i>	<i>Pauridia peregrina</i> Timberlake	1954	E	S-C
<i>P. citri</i>	<i>Allotropa citri</i> Muesebeck	1954	NE	-
<i>P. citri</i>	<i>Anagyrus pseudococci</i> (Girault)	1954	NE	-
<i>P. citri</i>	<i>Pseudaphycus perdignus</i> Compere	1954	NE	-
<i>P. fragilis</i>	<i>Coccophagus gurneyi</i> Compare	1936	E	S
<i>P. fragilis</i>	<i>Hungariella pretiosa</i> (Timberlake)	1944	E	S
<i>P. operculella</i>	<i>Chelonus phthorimaeae</i> Gahan	1943	NE	-
<i>P. operculella</i>	<i>Bracon gelechiaae</i> Ashmead	1943	NE	-
<i>P. operculella</i>	<i>Apanteles subandinus</i> Blanchard	1970	NE	-
<i>Pseudococcus</i> spp.	<i>Cryptolaemus montrouzieri</i> Mulsant	1931	E	S
<i>Q. perniciosus</i>	<i>Encarsia perniciosi</i> Towe	1944	E	P
<i>Rhyacionia buoliana</i>	<i>Orgilus obscurator</i> Nees	1987	E	C
<i>S. oleae</i>	<i>Metaphycus helvolus</i> (Compere)	1946	E	S-C
<i>S. oleae</i>	<i>Metaphycus stanleyi</i> Compere	1950	NV	-
<i>S. absoluta</i>	<i>Apanteles gelechiidivoris</i> Marsh	1984	E	C
<i>S. avanae</i>	<i>Monoctonus nervosus</i> (Ashmead)	1976	NE	-
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Hippodamia variegata</i> Goeze	1975	E	C
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Coccinella transversoguttata</i> Fald.	1975	NE	-

<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Coleomegilla maculata</i> (Der Geer)	1975	E	C
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Lioadalia flavomaculata</i> (Der Geer)	1975	NE	–
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Aphelinus varipes</i> Foerster	1976	NE	–
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Aphidius rhopalosiphii</i> De Stefani	1976	E	C
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Praon volucre</i> Haliday	1978	E	–
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus	1979	NE	–
<i>S. cerealella</i>	<i>Trichogramma fasciatum</i> (Perkins)	1968	E	NV
<i>S. cerealella</i>	<i>Trichogramma achaeae</i> Nagajara & Nagarkatti	1969	E	NV
<i>S. graminum</i>	<i>Lysiphlebus testaceipes</i> (Cresson)	1974	E	NV
<i>S. oleae</i>	<i>Coccophagus modestus</i> Silventri	1933	NE	–
<i>S. oleae</i>	<i>Coccophagus ochraceus</i> Howard	1933	NE	–
<i>S. oleae</i>	<i>Coccophagus trifasciatus</i> (Compere)	1933	NE	–
<i>S. oleae</i>	<i>Metaphycus lounsburyi</i> (Howard)	1933	E	S-C
<i>S. oleae</i>	<i>Scutellista cyanea</i> Motschulsky	1933	E	S-C
<i>S. oleae</i>	<i>Lecaniobius utilis</i> Compere	1941	NE	–
<i>S. oleae</i>	<i>Rhizobius ventralis</i> Ericson	1993	NE	–
<i>S. oleae</i>	<i>Rhizobius ventralis</i> Ericson	1993	NE	–
<i>S. rugulosus</i>	<i>Cheirpachus colon</i> Linnaeus	1915	NE	–
<i>S. rugulosus</i>	<i>Rhaphitelus maculatus</i> Walter	1915	E	S
<i>Siphinus phillyreae</i> (Haliday)	<i>Encarsia inaron</i> (Walter)	1995	E	C
<i>Siphinus phillyreae</i> (Haliday)	<i>Clitostethus arcuatus</i> (Rossi)	1995	NE	–
<i>Tetranychidae</i> spp.	<i>Stethorus punctillum</i> (Weise)	1939	NE	–
<i>Tuta absoluta</i> (Meyrick)	<i>Trichogramma pretiosum</i> Riley	1992	NV	P

Fuente: Zúñiga 1985; Rojas 2005.

NV: no valorada, NE: no establecida, E: establecida, S: substancial, C: completa, P: parcial

dujeron al país 76 especies de artrópodos, de las cuales 42 se lograron establecer en nuestro país. Ahora de éstos, el 38% de los depredadores y un 24 % de los parasitoides efectúan un control completo o substancial. Si esto lo comparamos al 10% a nivel mundial, ha llevado a sugerir que Chile sería un país muy avanzado en cuanto al éxito de introducciones de controladores biológicos (DeBach, 1971). Por otra parte, si se actualizan los datos con la información disponible, desde 1985 hasta hoy en día se han internado aproximadamente 11 artrópodos más (ver Tabla 1) para el control biológico de plagas (Rojas, 2005). Esto haría un total de 80 artrópodos introducidos para el control biológico de plagas, de los cuales 43 se han establecido en el país, cinco no han sido valorados y el resto no se ha establecido. Esto indicaría que más de la mitad de los organismos introducidos se establecen efectivamente en nuestro país (ver Tabla 3). Sin embargo el éxito no puede ser ciegamente atribuible a las introducciones. Existen en Chile un gran número de agentes controladores nativos que pueden haber contribuido al éxito de muchos de estos programas, y existen muchos aspectos de la ecología tanto de las plagas como de los agentes que son desconocidos.

Aunque no hay estudios que demuestren en nuestro país efectos negativos de la introducción de enemigos naturales, esto no significa que no sucedan. Existe una gran diversidad de

especies nativas de coccinélidos en nuestro país, y el efecto de una posible competencia no ha sido del todo descartada. En un estudio de Zavieso *et al.* (2006) no se encontraron evidencias de desplazamiento de los coccinélidos nativos *Eriopis conexa* Germar y *Hyperaspis sphaeridioides* Mulsant por *Hippodamia varieagata* (Goeze) y *H. convergens*, ambas últimas introducidas en Chile. A pesar que en este estudio artificialmente se manipuló la fragmentación y aislamiento de los parches de vegetación, las especies coexistieron sin problemas en la escala temporal estudiada. ¿Se mantendría esta relación en un estudio a una escala temporal mayor?, ¿qué efecto se encontraría sobre otras especies de coccinélidos nativos en otros ecosistemas?

En nuestro país la introducción, accidental o no, de *Pteromalus puparum* Linnaeus puede haber tenido o tiene aún potencialmente efectos negativos sobre pieridos y nymphalidos nativos. Aunque no se ha estudiado a fondo, algunos sugieren la posibilidad de que ya estuviera aquí antes de que ingresara *Pieris brassicae* Linnaeus (Rojas, 2005). Lo que está claro es que se le ha observado parasitando pupas de *Vanesa carye* (Hübner), *Phoebis sennae* (Linnaeus) y *Tatochila mercedis* (Eschscholtz) (Rojas, 2005). En Nueva Zelanda es esta misma especie de parasitoides la que ha reducido drásticamente las poblaciones de *Bassaris gonerilla* Hudson, un nymphalido endémico (Barron *et al.*, 2003).

Tabla 2. Pasos a seguir para determinar la seguridad en el control biológico de un organismo plaga (Fuente: Howarth, 2000).

Pasos	Descripción
1	Definición del problema. ¿Requiere control el problema? ¿Se sabe que es la plaga la responsable del problema?
2	Monitoreo para definir mejor el problema, especialmente cuando no existe suficiente información como para justificar el control.
3	Revisión regional de las partes involucradas (universidades, instituciones, agricultores, etc.), determinar objetivos y criterios de desempeño, considerar aspectos legales. Si no existe consenso volver al paso 1.
4	Consideración de todas las alternativas existentes (inclusive el no hacer nada), usar la información existente sobre el problema, riesgos, beneficios y aspectos legales.
5	Colección de datos para las potenciales alternativas determinadas en el paso 4. Esto incluye estudios antes de liberación sobre el hospedero y hábitat y otros parámetros biológicos pertinentes a los agentes candidatos, la plaga y los potenciales organismos no-blanco.
6	Determinar los riesgos del control propuesto, incluyendo la probabilidad y severidad del posible daño. Incluir posibles medidas de mitigación.
7	Análisis de costo/beneficio.
8	Presentar el análisis del paso 7 a las partes involucradas (definidos en el paso 3) para la revisión de preguntas del tipo ecológico, social, económico y legal que se relacionen a la propuesta de control.
9	Poner a prueba el programa de control elegido bajo protocolos reversibles y adaptables para determinar la eficacia y atingencia, y también la determinación de algún riesgo no percibido.
10	Monitoreo de los resultados del paso 9.
11	Revisar el análisis de costo/beneficio usando la nueva información del paso 10.
12	Otra revisión regional involucrando a las partes.
13	Implementación del programa.
14	Revisión regular del programa por las partes, para mitigar posibles problemas temprano y para futuros programas de control.

Parasitoides de huevos introducidos para el control de diversos lepidópteros, como *Trichogramma perkinsi* Girault, *T. mintum* Riley y *T. fasciatum* (Perkins), se han establecido exitosamente en nuestro país (Rojas, 2005), pero es válido hacer nuevamente la pregunta, ¿se hicieron pruebas rigurosas de selección incluyendo a posibles lepidópteros nativos que pudieran ser afectados por estos? y ¿cual ha sido la repercusión sobre las poblaciones de los lepidópteros nativos?

Las mismas preguntas son válidas para el caso de los psilidos nativos. En el 2001 *Psyllaephagus pilosus* Noyes, un parasitoide traído de Francia, fue introducido a Chile para el control del Psilido del eucalipto (*Ctenarytaina eucalypti* (Maskell)). Fue liberado en las regiones V, VI,

VII, IX y X (Rojas, 2005). ¿Existirá suficiente información sobre los psilidos chilenos desde la V a la X Región, como para incluir potenciales especies vulnerables en las pruebas de especificidad del organismo introducido?

De los parasitoides de Aphidoidea introducidos en Chile, podría decirse que los parasitoides del género *Praon* spp son bastante generalistas (Stary, 1995). En un estudio realizado en nuestro país no se encontró evidencia de efectos negativos sobre especies de áfidos nativos (Stary, 1993). Sin embargo, en ese estudio sólo se consideraron dos especies nativas del género *Uroleucon*, las cuales habitan ecosistemas contiguos o insertos en ecosistemas agrícolas y desde ese estudio hasta ahora se han descrito al menos cuatro especies nativas más (de Carvalho *et al.*,

Tabla 3. Número y porcentaje de enemigos establecidos por plaga.

Plaga	Número de organismos introducidos/ plaga	% del total de introducciones establecidas/plaga	Número de agentes	% establecimiento por plaga
<i>A. aurantii</i>	5	6,3	3	60,0
<i>A. floccosus</i>	1	1,3	1	100,0
<i>A. kondoi</i> ; <i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	1	1,3	1	100,0
<i>A. pisum</i>	1	1,3	1	100,0
<i>A. variolosum</i>	1	1,3	1	100,0
Aphididae spp.	3	3,8	3	100,0
<i>Ctenarytaina eucalypti</i>	1	1,3	1	100,0
<i>E. lanigerum</i>	1	1,3	1	100,0
<i>G. molesta</i>	1	1,3	0	0,0
<i>I. purchasi</i>	2	2,5	2	100,0
<i>L. beckii</i>	2	2,5	1	50,0
Lepidoptera spp.	3	3,8	2	66,7
<i>M. dirhodum</i>	4	5,0	5	125,0
<i>M. domestica</i>	8	10,0	4	50,0
<i>P. boernerii</i>	1	1,3	1	100,0
<i>P. brassicae</i>	1	1,3	1	100,0
<i>P. citri</i>	7	8,8	4	57,1
<i>P. fragilis</i>	3	3,8	3	100,0
<i>P. operculella</i>	4	5,0	0	0,0
<i>Pseudococcus</i> spp.	1	1,3	1	100,0
<i>Q. perniciosus</i>	1	1,3	1	100,0
<i>Rhyacionia buoliana</i>	1	1,3	1	100,0
<i>S. oleae</i>	10	12,5	3	30,0
<i>T. absoluta</i>	2	2,5	0	0,0
<i>S. avanae</i>	13	16,3	8	61,5
<i>S. avanae</i> y <i>M. dirhodum</i>	12	15,0	4	33,3
<i>S. cerealella</i>	2	2,5	2	100,0
<i>S. graminum</i>	1	1,3	1	100,0
<i>S. rugulosus</i>	2	2,5	1	50,0
<i>Siphinus phillyreae</i>	2	2,5	1	50,0
Tetranychidae spp.	1	1,3	0	0,0
TOTAL	80		43	53,8

Fuente: Zúñiga 1985; Rojas, 2005.

1998). Potencialmente una vez que no encuentren hospederos sobre los ecosistemas agrícolas (plagas), éstos podrían migrar hacia los sistemas nativos y provocar problemas sobre poblaciones naturales (Rand *et al.*, 2006). El porcentaje de endemismo de los áfidos en Chile alcanzaría a un 74,2 % (23 especies) (Fuentes-Contreras *et al.*, 1997). Una fauna endémica pobre en áfidos, como la del hemisferio sur, podría ser muy sensible a la llegada de un enemigo natural proveniente de una región rica en áfidos (Hemisferio Norte).

Si bien es cierto no hay evidencias concretas de efectos negativos sobre nuestra flora y fauna nativa, el esfuerzo por encontrarlos tampoco existe. Por lo tanto, ¿existe conciencia de los posibles efectos negativos de la introducción de organismos exógenos? De hecho, la ya menciona-

da hormiga del fuego (*S. invicta*), importada a los Estados Unidos meridionales, se presenta en Chile como una posibilidad de control del pequeño escarabajo de las colmenas (*Aethina tumida*) (Murray) en algunas áreas (<http://www.apicultura.cl/escarabajo.htm>). Entonces, ¿será pertinente proseguir con esta idea después de ver la experiencia de Norteamérica al respecto?

Alternativas al control biológico "clásico"

Una alternativa al control biológico aumentativo y clásico es el control biológico de conservación, que busca aumentar la eficiencia de organismos controladores ya presentes en un sistema (Ehler, 1998). A través de la manipulación ambiental es posible aumentar la eficiencia de

este tipo de controladores mediante: (i) la incorporación de hospederos secundarios al sistema, (ii) el aumento en la oferta de alimento (por ej. néctar y polen) como fuentes energéticas para incrementar su fecundidad, eficiencia controladora y sobrevivencia, y (iii) la incorporación de refugios para mantener poblaciones de enemigos naturales en períodos en que las plagas no están presentes; todo esto complementado con un manejo racional y selectivo de pesticidas (Gurr y Wratten, 2000; Gurr *et al.*, 2003; Gurr *et al.*, 2004).

La manipulación de hábitat produce efectos consistentes con la hipótesis de "concentración de recursos" (Root, 1973; Landis *et al.*, 2000; Gurr *et al.*, 2004). Estos efectos son denominados "abajo-arriba", debido a que las poblaciones de herbívoros (plagas) son controladas por un nivel trófico inferior, a través de mecanismos tales como la interferencia del proceso de búsqueda de hospederos (plantas) por el insecto plaga. A través de la "dilución" visual y química, con el uso de cultivos intercalados y/o cultivos trampa, hay menor estímulo para que las plagas encuentren el cultivo, disminuyendo el daño a éste (Gurr *et al.*, 2000). Esta aproximación debe ser distinguida del control biológico de conservación, el cual genera un efecto "arriba-abajo" o denominado también como la "hipótesis del enemigo" (Root, 1973). Esta hipótesis predice una maximización del impacto de los enemigos naturales a través del suministro de recursos ecológicos claves (Andow, 1991; Ehler, 1998; Landis *et al.*, 2000). Existen evidencias empíricas que sustentan la idea de que el consumo de "recursos subsidiarios" (Tylianakis *et al.*, 2004) florales incrementarían los niveles de parasitismo y depredación, disminuyendo la densidad poblacional de las plagas (ver Tylianakis *et al.*, 2004 y revisiones de Landis *et al.*, 2000). Como la disponibilidad de estas fuentes energéticas pueden ser muy variables en calidad y cantidad, así como en el tiempo y espacio, la probabilidad de encontrar una cantidad suficiente de alimento para incrementar la longevidad y fecundidad producto de un único encuentro con una flor, puede ser crítico para el efecto final (Jervis y Kidd, 1999). Es por ello que estos recursos se deben hacer disponibles a través del uso de corredores biológicos que contengan plantas productoras de polen y néctar. Es entonces crucial para incrementar la eficacia de los enemigos naturales en el campo, poseer información sobre el movimiento y dispersión de éstos, así como de su distribución espacial

(Jervis *et al.*, 2004). Reintroduciendo algunas "malezas" que sean agrónomicamente aceptables para los productores, se pueden restaurar algunos "servicios ecosistémicos" que provean de alimento a los enemigos naturales (Gurr *et al.*, 2003).

La manipulación ambiental para la conservación de enemigos naturales con el fin de incrementar el efecto de éstos sobre sus huéspedes o presas-plaga, ha sido una estrategia empleada en diversos sistemas plaga-enemigo natural. Como resultado de los avances en esta área del conocimiento, se ha incrementado el número de casos donde se logra exitosamente aumentar la fecundidad y longevidad de los enemigos naturales, con un posterior aumento en el número de plagas parasitadas o depredadas. Indudablemente, el efecto de mejorar el control biológico de una plaga es positivo, aunque éste no elimine por completo la población de su huésped o presa. Existen numerosos estudios de laboratorio y de campo donde se ha demostrado que se obtienen mejores tasas de parasitismo cuando hay corredores biológicos, respecto a su ausencia (Jervis y Kidd, 1999; Landis *et al.*, 2000; Berndt *et al.*, 2002; Tylianakis *et al.*, 2004). En Nueva Zelanda, el uso de alforfón (*Fagopyrum esculentum* Moench) (Polygonacea) en huertos de manzano y en vides aumentó significativamente el parasitismo a enrolladores de hoja (Lepidoptera: Tortricidae) (Irvin, 1999; Irvin *et al.*, 1999; Irvin *et al.*, in press). Otro ejemplo es el uso de alforfón en cultivos de brócoli, donde se pudo determinar que la presencia de esta planta en plantaciones de brócoli aumentó el parasitismo al doble con respecto a un plantel sin flores (Lavandero *et al.*, 2005). De forma similar, usando corredores de maleza de 1,5 m de ancho a intervalos de 24 m dentro del área de cultivo, se favoreció la presencia de enemigos naturales tales como los syrphidos, crysopidos y coccinélidos (Nentwig *et al.*, 1998). En Australia, y con referencia al control de ácaros fitófagos de la familia Eriophyidae en cítricos, se demostró que la presencia de una maleza productora de polen aumentó significativamente el tamaño poblacional de ácaros depredadores, respecto a tratamientos con herbicidas o control mecánico de malezas (Chapman *et al.*, 2004). Como consecuencia de este estudio, esta práctica se ha transformado en una estrategia común en Australia, y es actualmente frecuente dejar una entre hilera de *Chloris gayana* Kunth (gramínea) para mejorar el control biológico de este eriófido. En China, en tanto, el uso de *Ageratum*

conyzoides L. (Asteraceae) como estabilizador de las poblaciones de *Amblyseius* spp. para controlar a *Panonychus citri* McGregor, se ha masificado a más de 135.000 ha (Liang y Huang, 1994). En Rusia, el parasitismo de la Escama de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comstock (Hemiptera: Diaspididae)) aumentó significativamente cuando se cultivó la entre hilera con *Phacelia tanacetifolia* L. (Hydrophyllaceae); tres cultivos sucesivos de *P. tanacetifolia* incrementaron los niveles de parasitismo de un 5 a un 75% (Chumakova, 1960). En otro estudio similar, el efecto de *Trichogramma* spp. sobre el tortricido *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) aumentó significativamente, obteniéndose tan sólo un 3.5 % de los frutos dañados por *C. pomonella* en huertos con una entre hilera de alforfón, en comparación a un 1,5% con control químico y un 54% sin tratamiento entre hilera alguna (Zandstra y Motooka, 1978).

Otras plantas que no sean malezas, también se pueden introducir en el área de un cultivo. Es así como en Inglaterra y en otros países europeos se han usado los “bancos de escarabajos”, que son márgenes bajos de plantas perennes sembradas a propósito, usadas por más de 15 años como refugio de enemigos naturales de áfidos (Thomas *et al.*, 1991; Thomas *et al.*, 2002). Hay un gran número de publicaciones donde se ha mostrado que el uso de estos sistemas genera mayores densidades de depredadores, reduciendo así las densidades de plagas en los cultivos (Winder, 1990; Chiverton y Sotherton, 1991; Gurr *et al.*, 2003). Estas medidas están basadas en diferentes estudios que no sólo demuestran el potencial de estas estrategias de manipulación de hábitat para manejar las plagas, sino también los beneficios adicionales del aumento de la biodiversidad. Es así como numerosas especies de aves con problemas de conservación han utilizado estos corredores artificiales como sitios de anidamiento, aumentando sus tamaños poblacionales gradualmente (Thomas *et al.*, 1991; Thomas *et al.*, 1992; Wratten, 1992; Brickle *et al.*, 2000; Thomas *et al.*, 2001; Thomas *et al.*, 2002). Al parecer, al abandonar el monocultivo estricto, se producen una serie de consecuencias que permiten aumentar los niveles de complejidad y diversificación de especies (Gurr *et al.*, 2003).

Sin embargo, se debe tener cautela, ya que trabajos recientes demuestran que no cualquier tipo de diversificación es útil. Diferentes plantas pueden tener distintos efectos sobre los insectos herbívoros comparado con sus enemigos

naturales, y mientras muchas de estas plantas pueden incrementar la actividad de enemigos naturales, también pueden aumentar la tasa de herbivoría y daño sobre los cultivos (Lavandero *et al.*, 2006). Esto puede ocurrir debido a un aumento en el desempeño de un organismo del cuarto nivel trófico (depredación intragremio o hiperparasitoide) (Stephens *et al.*, 1998), o bien a través del enmascaramiento de los olores inducidos por el herbívoro (Tahvanianen y Root, 1972) que puedan actuar sobre los parasitoides o depredadores (Price, 1981). Este “enmascaramiento” de los olores que usa el enemigo natural para encontrar su presa o huésped, se debe a olores provenientes de las plantas introducidas en estos corredores biológicos (Price, 1981). Si se aumenta la diversidad con cualquier especie de planta, y éstas a su vez aumentan el desempeño de los herbívoros plaga, entonces cualquier efecto positivo sobre los enemigos naturales podría quedar oculto o disminuido (Lavandero *et al.*, 2006). Por ejemplo, a nivel de campo, al usar corredores biológicos de alforfón (*F. esculentum*), se observó un aumento de daños por parte de la polilla de la papa (*Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae)), sin embargo al usar *Borraja officinalis* (Boraginaceae), los porcentajes de parasitismo aumentaron sin que se incrementara el daño por parte de la plaga (Baggen *et al.*, 1999). Esto ha sido confirmado a nivel de laboratorio debido al acceso selectivo de las fuentes de néctar (Baggen y Gurr, 1998). Este y otros estudios han demostrado que existen “recursos subsidiarios selectivos”, es decir, que solamente aumentan la efectividad del enemigo natural. Comparando tres sistemas de parasitoide-plaga, se observaron diversos efectos de los recursos subsidiarios; mientras algunas plantas eran selectivas para un enemigo natural, no lo eran necesariamente para otro (Lavandero *et al.*, 2006). Es por ello que se debe estudiar en cada caso cuáles son las plantas más adecuadas para generar efectos positivos sobre los enemigos naturales, aplicando la ingeniería ecológica sobre los sistemas plaga-enemigo-cultivo (Odum, 1962; Gurr *et al.*, 2004).

Minimización de los riesgos

Para minimizar los riesgos asociados al control biológico se hace necesario realizar estudios del daño económico y ecológico de la plaga involucrada, para estar seguros de que sea la plaga y no otros factores los responsables del problema.

También se debiera incluir un estudio de los enemigos naturales ya presentes en el sistema que podrían evitar la necesidad de ingresar nuevos organismos (Howarth, 2000). Una vez que se haya tomado la decisión de introducir nuevos agentes, los estudios debieran tener el detalle suficiente para permitir la selección de agentes que maximicen el control pero que al mismo tiempo minimicen los potenciales efectos sobre otros organismos nativos (Simberloff y Stiling, 1996). En este sentido se han logrado mejores protocolos para determinar la especificidad de un organismo controlador y así tomar mejores decisiones (Withers, *et al.*, 1999; Elher, 1998).

Una vez que se implementa el programa de control se vuelve necesario también hacer estudios de postliberación (Simberloff y Stiling, 1996; Howarth, 2000). No tan sólo con el objetivo de poder comprobar la eficiencia del agente y aprender más sobre las causas del problema de plaga, sino también para determinar la dispersión hacia hábitat nativos y la posibilidad de efectos sobre organismos no-blancos. De este modo podrían tomarse medidas de mitigación de forma temprana para así frenar posibles problemas. Es necesario también que estos estudios sean integrados con el conocimiento generado de estudios ecológicos (Kareiva, 1996). Específicamente, Howarth (2000) propone un protocolo de toma de decisiones que incluya todas las partes involucradas en un programa de control biológico, desde las autoridades regionales, universitarias, gubernamentales, representantes de la industria y de la sociedad en general (Tabla 2).

CONCLUSIONES FINALES

El control biológico en Chile es una importante herramienta de control de plagas, sin embargo existen una serie de riesgos de continuar con la actual tendencia. Debido a la gran cantidad de información existente en la literatura internacional, con ejemplos de animales y plantas que han sido afectados por la introducción de enemigos naturales, ¿no sería deseable ser más precavidos? Se necesita urgentemente determinar el efecto sobre las poblaciones nativas de muchas de las introducciones para poder aprender al respecto y tomar medidas tempranas en futuros proyectos.

A nivel internacional la manipulación ambiental para la conservación de enemigos naturales ha sido una técnica empleada en diversos

sistemas plaga-enemigo natural, con el fin de incrementar el efecto de los enemigos por sobre las plagas. Recientemente el avance en esta área del conocimiento ha incrementado el número de casos donde se logra exitosamente aumentar la fecundidad y longevidad de los enemigos naturales, con un posterior aumento en el número de plagas parasitadas o depredadas. Indudablemente, el efecto de mejorar el control biológico de una plaga es positivo, aunque éste no elimine por completo la población de su huésped/presa. Es por ello que se concluye, unánimemente, que el control biológico de conservación es una herramienta útil para disminuir el uso de pesticidas pero que debe operar en el marco del control integrado de plagas, es decir, debe ser compatible con el uso selectivo y sincronizado de productos químicos.

Actualmente, a nivel nacional no existen antecedentes de trabajos aplicando estas medidas. Aunque algunas normativas de certificación obligan al uso de cubiertas vegetales, éstos no son usados en Chile como una alternativa seria de control de plagas. Cabe destacar además las presiones ejercidas por los consumidores de países importadores por disminuir el efecto de la producción sobre el medio ambiente. Manejos compatibles con el medio ambiente, que involucren la disminución del uso de pesticidas, son favorables para obtener certificación bajo protocolos específicos de producción como EUREGAP (<http://www.euregap.org>). Además, las especies usadas en estos corredores biológicos no se han estudiado para responder a la pregunta de cómo satisfacer las necesidades de los enemigos naturales de las plagas de los cultivos donde éstos se usan. Un esfuerzo serio al respecto sería la mejor manera de enfrentar estas metodologías hoy en día comunes en países europeos.

RECONOCIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Eduardo Fuentes de la Universidad de Talca, al Prof. Gonzalo Silva de la Universidad de Concepción y al Sr. Eduardo Donoso de Bioinsumos Nativa por la información prestada y sus comentarios. Agradecimientos también para el Proyecto de Inserción de Académicos del Programa Bicentenario en Ciencia y Tecnología de CONICYT, Chile.

REFERENCIAS

ANDOW, D. A. 1991. Vegetational diversity

- and arthropod population response. *Ann Rev Entomol* 36: 561-586.
- BAGGEN, L. R., G. M. GURR. 1998. The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biol Control* 11: 9-17.
- BAGGEN, L. R., G. M. GURR, A. MEATS. 1999. Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Entomol Exp Appl* 91: 155-161.
- BARRON, M., N. BARLOW, S. D. WRATTEN. 2003. Non-target parasitism of the endemic New Zealand red admiral butterfly (*Bassaris gonerilla*) by the introduced biological control agent *Pteromalus puparum*. *Biol Control* 27: 329-335.
- BERNDT, L. A., S. D. WRATTEN, P. G. HASSAN. 2002. Effects of buckwheat flowers on leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids in a New Zealand vineyard. *Agric Forest Entomol* 4: 39-45.
- BRICKLE, N. W., D. G. C. HARPER, N. J. AEBISCHER, S. H. COCKAYNE. 2000. Effects of agriculture intensification on the breeding success of corn buntings *Milvina calandra*. *J Appl Ecol* 37: 742-755.
- BUREN, W. 1983. Artificial faunal replacement for imported fire ant control. *Fla Entomol* 66: 93-100.
- CIVEYREL, L., D. SIMBERLOFF. 1996. A tale of two snails: is the cure worse than the disease? *Biodivers Conserv* 5: 1231-1252.
- CHAPMAN, J. W., D. R. REYNOLDS, A. D. SMITH. 2004. Migratory and foraging movements in beneficial insects: a review of radar monitoring and tracking methods. *Int J Pest Manag* 50: 225-232.
- CHIVERTON, P. A., N. W. SOTHERTON. 1991. The effect on beneficial arthropods of the exclusion of herbicides from cereal crop edges. *J Appl Ecol* 28: 1027-1039.
- CHUMAKOVA, B. 1960. Supplementary feeding as a factor increasing the activity of parasites of harmful insects. *Trudy Vsesoyuznogo Nauchno-issledovatel'skogo Instituta Zashchity Rastenii* 15: 57-70.
- DE CARVALHO, R. C. Z., R. L. BLACKMAN, J. M. SPENCE. 1998. The Genus *Uroleucon* Mordvilko (Insecta, Aphidoidea) in South America, with a key and descriptions of four new species. *Zool J Linn Soc* 123: 117-141.
- DEBACH, P. 1971. Principios y posibilidades del control biológico de las plagas. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Perú* 6: 39-47.
- DEBACH, P. 1974. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press, London, UK.
- ELHER, L. 1998. Invasion biology and biological control. *Biol Control* 13: 127-133.
- EHLER, L. E. 1998. Conservation Biological Control: past, present and future. In: P. Barbosa (ed.) *Conservation Biological Control*. Academic Press, California, USA.
- ELLIOTT, N., R. KIECKHEFER, W. KAUFFMAN. 1996. Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105: 537-544.
- FUENTES-CONTRERAS, E. R., H. M. NIEMEYER. 1997. Diversidad de áfidos (Hemiptera: Aphidoidea) en Chile. *Rev Chil Hist Nat* 70: 531-542.
- GAGNE, W., F. HOWARTH. 1985. Conservation status of endemic Hawaiian Lepidoptera. *Proceedings of the 3rd Congress on European Lepidopterology*, Cambridge, Societas Europea Lepidopterologica, Karlsruhe, Germany.
- GORDON, R., N. VANDENBERG. 1991. Field guide to recently introduced species of Coccinellidae (Coleoptera) in North America, with revised key to North American genera of Coccinellini. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93: 845-924.
- GREATHEAD, D. J., A. H. GREATHEAD. 1992. Biological control of insect pests by insect parasitoids and predators: the BIOCAT database. *Biocontrol News and Information* 13: 61-68.
- GURR, G., S. D. WRATTEN. 2000. *Biological Control: Measures of Success*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- GURR, G. M., S. D. WRATTEN, P. BARBOSA. 2000. Success in conservation biological control of arthropods. In: G. M. Gurr and S. D. Wratten (eds.) *Biological Control: Measures of Success*. p. 105-132, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- GURR, G. M., N. BARLOWS, J. MEMMOTT, S. D. WRATTEN, D. J. GREATHEAD. 2000. A history of methodological, theoretical and empirical approaches to biological control. In: G. M. Gurr and S. D. Wratten (eds.) *Biological Control: Measures of Success*, p. 3-37 Academic Publishers, Kluwer.
- GURR, G. M., S. D. WRATTEN, J. M. LUNA. 2003. Multi-function agricultural biodiversity: Pest management and other benefits. *Basic Appl Ecol* 4: 107-116.

- GURR, G. M., S. SCARRAT, S. D. WRATTEN, L. BERNDT, N. A. IRVIN. 2004. Ecological engineering, habitat manipulation and pest management. In: G. M. Gurr, S. D. Wratten and M. A. Altieri (eds.) Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods. p. 1-12, CSIRO Publishing, Australia.
- GURR, G. M., S. D. WRATTEN, M. A. ALTIERI. 2004. Ecological engineering for pest management: Advances in habitat manipulation for arthropods. CSIRO Publishing, Australia.
- HARPER, J. 1969. The role of predation in vegetational diversity. In: G. Woodwell and H. Smith (eds.) Diversity and stability in ecological systems. p. 48-62, Brookhaven National Library, New York, USA.
- HOWARTH, F. 2000. Non-target effects of biological control agents. In: G. M. Gurr and S. D. Wratten (eds.) Biological control: measures of success. p. 369-404, Academic Publishers, London, UK.
- IRVIN, N. A. 1999. Understorey management for the enhancement of populations of a leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoid (*Dolichogenidea tasmanica* (Cameron)). Lincoln University, New Zealand.
- IRVIN, N. A., S. D. WRATTEN, R. B. CHAPMAN, C. M. FRAMPTON. 1999. Effects of floral resources on fitness of the leafroller parasitoid (*Dolichogenidea tasmanica*) in apples. Proc. 52nd N.Z. Plant Protection Conference: 84-88.
- IRVIN, N. A., S. D. WRATTEN, C. M. FRAMPTON, R. B. CHAPMAN, J. M. TYLIANAKIS. 2006. The effects of floral understoreys on parasitism of leafrollers (Tortricidae: Lepidoptera) on apples in New Zealand. Agric For Entomol. 1:25-34.
- JERVIS, M. A., N. A. C. KIDD. 1999. Parasitoid adult nutritional ecology: implications for biological control. In: B. A. a. C. Hawkins, H.V. (ed.) Theoretical Approaches to Biological Control. p. 131-151, Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- JERVIS, M. A., J. LEE, G. E. HEIMPEL. 2004. Use of behavioural and life-history studies to understand the effects of habitat manipulation. In: G. M. Gurr, S. D. Wratten and M. A. Altieri (eds.) Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation of Arthropods, CSIRO Publishing, Australia.
- KAREIVA, P. 1996. Contributions of ecology to biological control. Ecology 77: 1963-1964.
- KASS, H. 1990. Once a savior, moth is now a scourge. Plant Conservation 5: 3.
- LANDIS, D. A., S. D. WRATTEN, G. M. GURR. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. Annu Rev Entomol 45: 175-201.
- LAVANDERO, B.I., S. D. WRATTEN, P. SHISHEHBOR, S. WORTNER. 2005. Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. Biol Control 34: 152-158.
- LAVANDERO, B. I., S. D. WRATTEN, R. K. DIDHAM, G. M. GURR. 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: A double-edged sword? Basic Appl Ecol 7: 236-243.
- LEVER, C. 1985. Naturalized mammals of the world. Longman, London, England.
- LIANG, W., M. HUANG. 1994. Influence of citrus orchard ground cover plants on arthropod communities in China: a review. Agric Ecosyst Environ 50: 29-37.
- MITTERMEIER, R., N. MYERS, J. THOMSEN, G. DA FONSECA, S. OLIVIERI. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities. Conserv Biol 12: 516-520.
- NENTWIG, W., T. FRANK, C. LETHMAYER. 1998. Sown weed strips: ecological compensation areas as an important tool in conservation biological control. In: P. Barbosa (ed.) Conservation Biological Control. p. 133-153, Academic Press, San Diego, USA.
- NORTON, B. G. 2001. Valuing nature? Economics, ethics, and the environment. Ethics 111: 630-632.
- ODUM, H. T. 1962. Man in the ecosystem. In: C. Storrs (ed.) Proceedings of the Lockwood Conference on the Suburban Forest and Ecology. Bulletin of the Connecticut Agricultural Station. 652.
- PEMBERTON, R. 1995. *Cactoblastis cactorum* in the United States: an immigrant biological control agent or an introduction of the nursery industry? Am Entomol 41: 230-232.
- PRICE, P. W. 1981. Semiochemicals in evolutionary time. In: D. A. Nordlund, R. L. Jones and W. J. Lewis (eds.) Semiochemicals: their role in pest control. p. 251- 279, John Wiley and Sons, New York, USA.
- RAMIREZ, R. A., D. C. THOMPSON, M. D. REMMENA. 2006. Influence of low humidity, Pseudacteon flies (Diptera: Phoridae), and competition by *Solenopsis xyloni* on *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). Environ Entomol 35: 1037-1048.
- RAND, T. A., J. M. TYLIANAKIS, T. TS-

- CHARNTKE. 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol Lett* 9: 603-614.
- ROBERTSON, M. 1990. Moth monitoring. *Nature Conservancy Weekly Stewardship News Reports* 20 June: 1.
- ROJAS, S. 2005. Control Biológico de Plagas en Chile. *Historia y Avances*. Chile, INIA.
- ROOT, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol Monogr* 43: 95-124.
- SIMBERLOFF, D. 1991. Keystone species and community effects of biological control introductions. In: L. Ginzburg (ed.) *Assesing ecological risks of biotechnology*. p. 1-19, Butterworth-Heinemann, Boston, USA.
- SIMBERLOFF, D. 1992. Conservation of pristine habitats and unintended effects of biological control. In: W. Kauffman and J. Nechols (eds.) *Selection criteria and ecological consequences of importing natural enemies*. p. 103-117, Entomological Society of America, Maryland, USA.
- SIMBERLOFF, D., P. STILING. 1996. How risky is biological control? *Ecology (N Y)* 77: 1965-1974.
- STARY, P. 1993. The Fate of Released Parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) for Biological-Control of Aphids in Chile. *Bull Entomol Res* 83: 633-639.
- STARY, P. 1995. The Aphidiidae of Chile (Hymenoptera, Ichneumonoidea, Aphidiidae). *Dtsche Entomol Z* 42: 113-138.
- STEPHENS, M. J., C. M. FRANCE, S. D. WRATTEN, C. M. FRAMPTON. 1998. Enhancing biological control of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) by sowing buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) in an orchard. *Biocontrol Sci Technol* 8: 547-558.
- TAHVANIANEN, J. O., R. B. ROOT. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of the specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- THOMAS, C. F. G., L. PARKINSON, G. GRIFFITHS, A. FERNANDEZ-GARCIA, E. MARSHALL. 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *J Appl Ecol* 38: 100-116.
- THOMAS, C. R., R. NOORDHUIS, J. M. HOLLAND, D. GOULSON. 2002. Botanical biodiversity of beetle banks: effects of age and comparison with conventional arable field margins in southern UK. *Agric Ecosyst Environ* 93: 403-412.
- THOMAS, M. B., S. D. WRATTEN, N. W. SOTHERTON. 1991. Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and emigration. *J Appl Ecol* 28: 906-917.
- THOMAS, M., S. D. WRATTEN, N. W. SOTHERTON. 1992. Creation of "island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *J Appl Ecol* 29: 524-531.
- THOMAS, M. B., A. J. WILLIS. 1998. Biocontrol - risky but necessary? *TREE* 13: 325-329.
- TSCHINKEL, W. 1993. The fire ant (*Solenopsis invicta*): still unvanquished. In: B. McKnight (ed.) *Biological pollution: the control and impact of invasive exotic species*. Indiana Academy of Science, Indiana, USA.
- TYLIANAKIS, J. M., R. K. DIDHAM, S. D. WRATTEN. 2004. Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85: 658-666.
- VAN DRIESCHE, R. G., T. S. J. BELLOWES. 1996. *Biological Control*. Chapman and Hall, New York, USA.
- WINDER, L. 1990. Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecol Entomol* 15: 105-110.
- WITHERS, T., L. BARTON, J. STANLEY. 1999. *Host Specificity Testing in Australasia: towards improved assays for biological control*. Brisbane, Australia, CRC for Tropical Pest Management.
- WRATTEN, S. D. 1992. Weeding out the cereal killers. *New Scientist* 1835: 31-35.
- ZANDSTRA, B., P. MOTOOKA, 1978. Beneficial effects of weeds in pest management-a review. *Pest Articles and News Summaries* 24: 333-338.
- ZAVIEZO, T., A. GREZ, C. ESTADES, A. PEREZ. 2006. Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecol Entomol* 31: 1-11 (In press).
- ZUÑIGA, E. 1985. Ochenta años de control biológico en Chile. *Revisión histórica y evaluación de los proyectos desarrollados (1903-1983)*. *Agric Téc (Chile)* 45: 175-183.