



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

HARMONIA AXYRIDIS (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) EN CAMPOS DE
ALFALFA EN OTOÑO: RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD DEL ENSAMBLE DE
COCCINÉLIDOS Y CON LA ABUNDANCIA DE LA ESPECIE EXÓTICA
HIPPODAMIA VARIEGATA

DANIEL ALTAMIRANO TELLO

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias
Biológicas Animales

PROFESORA GUÍA: AUDREY ALEJANDRA GREZ VILLARROEL

PROYECTO FONDECYT 1140662

SANTIAGO, CHILE

2016



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

HARMONIA AXYRIDIS (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) EN CAMPOS DE
ALFALFA EN OTOÑO: RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD DEL ENSAMBLE DE
COCCINÉLIDOS Y CON LA ABUNDANCIA DE LA ESPECIE EXÓTICA
HIPPODAMIA VARIEGATA

DANIEL ALTAMIRANO TELLO

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias
Biológicas Animales

	Nota Final
Profesora Guía	Audrey Grez Villarroel
Profesor Corrector	Rigoberto Solís M.
Profesor Corrector	Cristóbal Briceño U.

PROYECTO FONDECYT 1140662

SANTIAGO, CHILE

2016

AGRADECIMIENTOS

En este momento cúlmine de mi etapa como estudiante universitario, quisiera expresar mis más sinceros agradecimientos a quienes estuvieron ahí para apoyarme en este proceso. A quienes me formaron como la persona que soy y a quienes sé, me acompañarán en la vida.

A mi madre por ser la heroína de mi historia. A mi padre por haberme enseñado tanto en tan poco tiempo. A mis hermanos por apoyarme y estar siempre que los necesité. A mi familia en general por su amor incondicional y apoyo eterno.

A mi pareja por acompañarme en las buenas y en las malas, por su apoyo, su paciencia y su amor. A mis viejos amigos de la vida, a mis nuevos amigos en el laboratorio y en especial a Elizabeth Gazzano por ser una pieza fundamental en los cimientos de mi proceso de titulación y una maravillosa persona.

A mis profesores correctores y principalmente a mi profesora guía Audrey Grez, quien no solo me entregó con dedicación sus conocimientos sino que, además, tuvo la paciencia suficiente para ayudarme a terminar este proceso con éxito.

Finalmente, agradecer al proyecto FONDECYT 1140662 al permitir llevar a cabo la investigación de mi memoria de título.

INDICE DE CAPITULOS

1. Índice de Capítulos.....	i
2. Índice de Tablas.....	ii
3. Índice de Figuras.....	iii
4. Resumen Ejecutivo.....	1
5. Introducción.....	5
6. Revisión Bibliográfica.....	7
7. Objetivo General y Objetivos Específicos.....	11
8. Material y Métodos.....	12
9. Resultados.....	14
10. Discusión.....	23
11. Conclusiones.....	28
12. Bibliografía.....	29

INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Abundancia total y relativa (%) y riqueza de coccinélidos.....	15
--	----

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Abundancia de <i>H. axyridis</i> y Abundancia total, nativos y exóticos.....	16
Figura 2: Abundancia de <i>H. axyridis</i> y Riqueza total, nativos y exóticos.....	17
Figura 3: Abundancia de <i>H. axyridis</i> y Equitabilidad total, nativos y exóticos.....	18
Figura 4: Abundancia de <i>H. axyridis</i> y Diversidad total, nativos y exóticos.....	19
Figura 5: Abundancia de <i>H. axyridis</i> y Abundancia de áfidos.....	20
Figura 6: Abundancias de <i>H. axyridis</i> e <i>H. variegata</i>	21
Figura 7: Abundancias relativas de <i>H. axyridis</i> e <i>H. variegata</i>	21
Figura 8: Proporción de <i>H. axyridis</i> e <i>H. variegata</i> y Abundancia de Áfidos.....	22

RESUMEN EJECUTIVO

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son insectos importantes por su capacidad y eficacia como controladores de plagas agrícolas. Dentro de ellos, *Harmonia axyridis* o chinita arlequín es una especie invasora proveniente de Asia que ha sido introducida intencional o accidentalmente en muchas partes del mundo. A pesar de su potencial como controlador biológico, ha causado gran revuelo a nivel mundial debido a que se ha transformado en una amenaza para la biodiversidad de otros insectos, especialmente otros coccinélidos, en los lugares en los que coloniza. Además, afecta al ser humano al hibernar en casas durante el invierno, causando daños estéticos y reacciones alérgicas por mordeduras. También produce daños en la agricultura al colonizar frutos blandos como la uva y afectar la calidad del vino y jugos. En Chile las primeras poblaciones silvestres se observaron el año 2003 y hoy ya han invadido gran parte del país. El objetivo de este trabajo fue analizar la relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la riqueza, diversidad y abundancia de coccinélidos nativos, exóticos y de áfidos, asociados a campos de alfalfa de la zona surponiente de la Región Metropolitana durante la época de otoño del año 2015. Los coccinélidos y áfidos fueron muestreados con trampas pegajosas ubicadas en 20 alfalfales (5 trampas por alfalfa), dejándolas actuar por dos semanas. Se colectaron 2143 coccinélidos de 14 especies, 6 exóticas y 8 nativas. Las más abundantes fueron *Hippodamia variegata* y *H. axyridis*. La abundancia de *H. axyridis* no se relacionó significativamente con la abundancia total de coccinélidos, ni con la de exóticos, ni en general con las características comunitarias del ensamble (i.e. riqueza de exóticas, equitabilidad total, de nativas o exóticas, diversidad de nativas y de exóticas). Contrario a lo esperado, la abundancia de *H. axyridis* se relacionó positiva y significativamente con la abundancia de coccinélidos nativos, la riqueza total, la riqueza de nativos y con la diversidad total. Además, se relacionó negativa y significativamente con *H. variegata*, confirmando lo encontrado en estudios anteriores. *Harmonia axyridis* presentó una relación positiva con la abundancia de áfidos presente en los alfalfales, demostrando que es una especie denso dependiente de sus presas extragremio. Además, la relación negativa observada entre las abundancias relativas de *H. axyridis* y *H. variegata* se asoció positiva y significativamente con la abundancia de áfidos. Estos resultados sugieren que *H. axyridis* no estaría ejerciendo el efecto depresor esperado en

coccinélidos en plantaciones de alfalfa durante el otoño y que la abundancia de áfidos modularía la relación entre las dos especies exóticas más abundantes. Es necesario continuar con estudios a largo plazo para tener mayor claridad de si los resultados obtenidos en otoño en alfalfa se repiten en otras épocas del año y otros hábitats y así contar con mayores antecedentes a la hora de manejar esta invasión biológica.

ABSTRACT

Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) are important for their capacity and effectiveness as agricultural pest controllers. Among them, Harmonia axyridis or Harlequin ladybird is an invasive species from Asia that has been intentionally or accidentally introduced in several countries around the world. Despite its potential as a biological control agent, it has caused a worldwide negative impact because it has become a threat to biodiversity of other insects, especially other coccinellids, in places where H. axyridis has colonized. In addition, this species affects humans as a household pest during the winter, causing cosmetic damage and allergic reactions by bites, and also causes problems to agriculture damaging soft fruits, such as grapes, thus affecting the quality of wine. In Chile the first wild populations were observed in 2003 and today they have already invaded the majority of the country. The aim of this study was to analyze the relationship between H. axyridis abundance and the richness, diversity and abundance of native and exotic ladybird beetles and aphids in alfalfa fields in the south west of the Metropolitan Region during the autumn of 2015. Coccinellids and aphids were sampled with sticky traps located in 20 alfalfa fields (5 traps per field), leaving them deployed for two weeks. A total of 2143 coccinellids of 14 species (6 exotics and 8 natives), were collected. The most abundant were Hippodamia variegata and H. axyridis. The abundance of H. axyridis was not significantly related with most of the community characteristics of the coccinellids in general (i.e. exotic richness, total, native or exotic equitability, native and exotic diversity). Contrary to expectations, the abundance of H. axyridis was related positively and significantly with the abundance of native ladybirds, total richness, the native species richness and total diversity. In addition, there was a negative and significant relation with H. variegata, confirming what was found in previous studies. Harmonia axyridis had a positive relationship with the abundance of aphids present in the alfalfal fields, showing that the abundance of this coccinellid depends on the density of its prey. Furthermore, the negative relation observed between the relative abundances of H. axyridis and H. variegata was associated positively and significantly with the abundance of aphids. These results suggest that H. axyridis would not trigger the expected depression on the coccinellid population on alfalfa fields during autumn and that the aphid abundance modulates the relationship between the two most abundant exotic species. It is necessary to

continue long-term studies to have clarity on whether the results obtained in alfalfa fields during the autumn repeat in other seasons and other habitats and thus, have more background when handling this biological invasion.

INTRODUCCIÓN

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son importantes agentes de control biológico de insectos plagas como los áfidos (Hemiptera: Aphididae), y con ello significativos no sólo para la diversidad de los ecosistemas, sino que también para la productividad del sector agrícola (Obrycki *et al.*, 2006).

Muchas especies se han introducido a numerosos países del mundo para controlar plagas. Tal es el caso de *Harmonia axyridis* (Pallas) o chinita arlequín, especie originaria de Asia que se introdujo en reiteradas veces en EEUU y Europa para controlar poblaciones de áfidos y otros insectos. Sin embargo, durante los últimos años esta especie se ha transformado en una amenaza para la diversidad debido a que tiene un gran potencial para desplazar a otras especies de coccinélidos, ya sea por competencia o por depredación intra-gremio (Brown *et al.*, 2011; Majerus *et al.*, 2006). Además, se ha diagnosticado que esta especie produce una serie de problemas en la población humana, que van desde la merma de frutos en el sector agrícola hasta molestias causadas en el hogar por su conducta de hibernación e inclusive, por reacciones alérgicas causadas por mordeduras (Koch *et al.*, 2006, Roy *et al.* 2016). Por todo lo anterior y por su gran capacidad de incrementar explosivamente sus poblaciones, *H. axyridis* es considerada a nivel mundial una especie invasora (Roy y Wajnberg, 2008).

En Chile, durante el año 1998, una variedad no voladora de *H. axyridis* fue introducida desde Francia para el control de plagas de invernadero, la que no se estableció. El año 2003 se detectaron las primeras poblaciones silvestres y sólo en 2008 se volvieron a encontrar. Hoy esta especie invasora ha colonizado una gran parte de nuestro país, aumentando sus poblaciones exponencialmente, particularmente en alfalfa (Grez *et al.*, 2010a; Grez *et al.* 2013; Roy *et al.* 2016; Grez y Zaviezo, 2016).

En este cultivo, otra especie exótica, *Hippodamia variegata* (Goeze), introducida a Chile en la década de 1970, incrementó su abundancia significativamente, llegando a dominar los ensambles de coccinélidos en alfalfa de Chile central. Sin embargo, esta situación cambió desde la llegada de *H. axyridis*, la que pasó a ser usualmente la más abundante en este cultivo. No obstante, se ha observado que en primavera, en aquellos alfalfaes en que una de estas dos especies domina, la otra muestra una abundancia relativa mucho menor (Rivera, 2015).

Esta relación negativa podría significar un freno para *H. axyridis* a partir de una especie exótica.

En este trabajo se analizó la relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la riqueza, diversidad y abundancia de coccinélidos nativos y exóticos asociados a campos de alfalfa de la zona sur-poniente de la Región Metropolitana durante la época de otoño. Además, se analizó la relación entre las abundancias de *H. axyridis* y *H. variegata* y la abundancia de áfidos.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Durante más de cien años los coccinélidos han sido utilizados como una herramienta natural y eficaz para el control de plagas dentro del sector agrícola, debido a que son importantes depredadores de insectos herbívoros (áfidos principalmente), tanto en estados larvarios como adultos (Obrycki *et al.*, 2006). Dentro de estos coleópteros se encuentra el coccinélido *Harmonia axyridis* o “Chinita arlequín”, una especie proveniente del centro y este de Asia que fue introducida como control biológico en varias partes del mundo, debido a su gran capacidad afidófaga. Inicialmente, esta especie se introdujo en EEUU y en algunos países en Europa, pero luego se expandió hacia el resto de Europa, Sudáfrica, Canadá y Sudamérica. A este último continente fue introducida desde el este de EEUU a Argentina, Brasil y Chile y hoy ya se encuentra distribuida prácticamente en todos los países salvo Bolivia, Surinam, Guayanas y Guyana Francesa (González, 2006; Koch *et al.*, 2006; Lombaert *et al.* 2014). Hoy en día *H. axyridis* es considerada una de las especies de insectos más invasores a nivel mundial (Van Lenteren, *et al.*, 2003).

Harmonia axyridis es de forma ovalada y relativamente más grande que el resto de los coccinélidos, midiendo entre 5 y 8 mm. Es bastante polimórfica, con élitros de color amarillo pálido, anaranjado, rojizo e incluso negro en algunas partes del mundo (Staverløkk *et al.*, 2007). Generalmente posee 9 puntos negros en cada élitro y tiene una marca negra distintiva en el pronoto con forma “M”. Sus larvas son negras y se caracterizan por poseer espículas naranjas y negras (Grež y Zaviezo, 2016). Su ciclo de vida es holometábolo (metamorfosis completa de huevos, cuatro estadios larvarios, prepupa, pupa y adulto), similar al de otros coccinélidos afidófagos y generalmente es considerada bivoltina en gran parte de Asia, Norteamérica y Europa. Sin embargo, se han llegado a reportar casos de 4 y hasta 5 generaciones en un mismo año dentro de los lugares que ha colonizado y, en su rango nativo, hasta 8 generaciones (Koch, 2003; Roy *et al.* 2016). Su dieta es amplia y variada, basada principalmente en áfidos (más de 30 especies diferentes) en cualquiera de sus etapas de vida. Además, puede alcanzar su desarrollo completo en ausencia de áfidos consumiendo combinaciones de otros insectos (cóccidos, adélgidos, psílidos, sírfidos y muchos otros insectos incluidas otras especies de coccinélidos), polen y néctar (Koch, 2003; Ingels y De Clerq, 2011; Hodek y Evans, 2012).

A pesar de ser una especie muy eficiente en el control de plagas de agricultura, ella también provoca algunos perjuicios (Staverløkk *et al.*, 2007; Koch *et al.*, 2006; Davis *et al.*, 2006; Roy y Brown, 2015). En primer lugar, *H. axyridis* causa molestias directas al ser humano al ingresar a los hogares durante el otoño para hibernar. Allí, los individuos se agrupan en gran abundancia, manchando las paredes y pudiendo eventualmente causar mordeduras y reacciones alérgicas (Goetz, 2008; Davis *et al.*, 2006). En segundo lugar, esta especie puede causar daño a la agricultura, al consumir frutos blandos como uvas y bayas e incluso frutos de mayor tamaño que han sido dañados anteriormente como peras y manzanas, cosa que realiza en la época de la cosecha. Por otro lado, cuando la uva es recolectada y molida, *H. axyridis* desprende metoxipirazinas (específicamente isopropil metoxipirazinas) que alteran las características organolépticas del vino producido, potencialmente afectando la economía de la industria vinícola (Galvan *et al.*, 2008; Botezatu *et al.*, 2013; Majerus *et al.*, 2006). Finalmente, los rasgos fisiológicos y conductuales de *H. axyridis* la convierten en un buen controlador biológico pero, a su vez, en un buen depredador intragremial, consumiendo otros insectos que incluyen especies nativas de coccinélidos, por lo que es considerada una amenaza para la biodiversidad de los lugares en los que habita (Koch *et al.*, 2006; Pell *et al.*, 2008; Brown *et al.*, 2011; Majerus *et al.*, 2006). Adicionalmente, se ha sugerido que *H. axyridis* puede tener un efecto negativo sobre la eficiencia del control de plagas al eliminar a otros enemigos naturales de los cultivos. Así por ejemplo, se ha descrito que puede alimentarse de áfidos que están parasitados por otros insectos antes de pasar a su estado de momificación, afectando de esta manera también la sobrevivencia de los parasitoides de áfidos (Staverløkk *et al.*, 2007).

Respecto al potencial efecto depresor de la biodiversidad de coccinélidos, que es el tema que abordó esta Memoria de Título, se han reportado casos en los que la presencia de la chinita arlequín en Inglaterra ha resultado en la disminución en más de un 50% de la abundancia total especies autóctonas de coccinélidos, lo cual ha ocurrido en períodos cortos de tiempo (3 años) (Brown *et al.*, 2011). Lo mismo ha ocurrido en EEUU y en el resto de Europa (Koch *et al.*, 2006; Roy *et al.*, 2012; Roy *et al.*, 2016). Este fenómeno se atribuye al desplazamiento por competencia y a la depredación intra-gremio asimétrica sobre huevos, larvas y pupas de otras especies de coccinélidos. Los rasgos fisiológicos y conductuales de esta especie le

conferirían ventajas por sobre las otras especies de coccinélidos (Brown *et al.*, 2011; Pell *et al.*, 2008; Staverløkk *et al.*, 2007; Majerus *et al.*, 2006).

En Chile, una variedad de *H. axyridis* incapaz de volar fue introducida desde Francia en el año 1998 para el control de plagas de invernaderos en la provincia de Quillota (Región de Valparaíso), constituyendo el primer registro de esta especie invasora en nuestro país. Sin embargo, esta población genéticamente seleccionada no fue capaz de establecerse en el hábitat en el que fue introducida. Luego, en el año 2003, se registraron algunos grupos de individuos voladores cerca de Los Andes (Región de Valparaíso) asociados a áfidos que se encontraban en los álamos (*Populus* sp.) del sector. En los años siguientes, no se obtuvieron más registros de esta población de Los Andes y en el año 2008 se encontró un individuo (de 90.000 coccinélidos capturados) en un alfalfal en Pirque, Región Metropolitana. Desde ese año, sus poblaciones comenzaron a incrementar de manera sostenida (Grez *et al.*, 2010a). Hoy en día, *H. axyridis* se ha extendido a lo largo del territorio nacional y puede ser encontrada desde Copiapó (Región de Atacama) hasta Punta Arenas (Región de Magallanes y la Antártica Chilena) (Grez y Zaviezo, 2016; Grez *et al.*, 2016). Posee además una variación poblacional durante el año, mostrando en cultivos de alfalfa sus mayores abundancias durante la época de primavera y otoño (Grez *et al.*, 2016). Por otro lado, esta especie no es capaz de tolerar altas temperaturas por lo que, durante el verano, prácticamente desaparece de los cultivos (Barahona *et al.*, 2015). Estudios recientes realizados a largo plazo han descrito que, luego de la introducción de esta especie, ha ocurrido una disminución de la riqueza de especies y diversidad de coccinélidos en general y de la abundancia de coccinélidos nativos asociados a alfalfa (Grez *et al.*, 2016).

A nivel mundial no se ha encontrado un mecanismo de control eficaz sobre las poblaciones de *H. axyridis* (Kenis *et al.*, 2008; Roy *et al.* 2015). Un posible freno al establecimiento de especies invasoras son las condiciones de hábitat, la presencia de enemigos naturales o de competidores. Dentro de estos enemigos naturales, la Hipótesis de Resistencia Biótica plantea que las especies residentes, usualmente nativas, pueden actuar como freno para estas invasiones (Levine *et al.*, 2004; Gruner, 2005; Straub *et al.*, 2008). Durante los últimos años, en nuestro país se han realizado estudios sobre este coccinélido invasor para el diagnóstico continuo del avance en su colonización y del posible impacto que generaría en nuestra fauna

nativa (Grez *et al.*, 2016). Dentro de estos estudios, se ha evidenciado una tendencia a que *H. axyridis* alcance menores abundancias en alfalfa cuando está en presencia de poblaciones abundantes de otro coccinélido invasor, *Hippodamia variegata*, sugiriendo una posible relación negativa entre estas dos especies (Rivera, 2015). La verificación de la relación antagónica con *H. variegata* podría dar luces sobre un posible control biológico a la invasión de la chinita arlequín en nuestro país.

Además de lo anterior, se ha descrito que la abundancia de *H. axyridis* en diferentes coberturas tiene una relación positiva con la abundancia de sus presas extragremio (áfidos) (Castillo-Serey 2013), y que las interacciones antagónicas con otras especies del mismo gremio podrían depender de la abundancia de sus presas extragremio (Nóia *et al.*, 2008, Gardiner y Landis, 2006). Sin embargo, en cultivos de alfalfa en Chile central en primavera esta relación positiva no ocurrió, lo que apunta a que pueden existir otros factores que se encontrarían modulando su abundancia en este cultivo específico (Rivera, 2015).

A la fecha, las relaciones de abundancia entre *H. axyridis* y el ensamble de las otras especies de coccinélidos y áfidos en alfalfa se han estudiado sólo en primavera (Rivera, 2015; Grez *et al.*, 2016). Sin embargo, en otoño las condiciones ambientales y las abundancias tanto de *H. axyridis* e *H. variegata*, como de los áfidos presentes en el cultivo, cambian (Castillo-Serey, 2013), por lo que se hace importante estudiar el comportamiento de estas relaciones durante esta etapa del año para obtener más información, en distintos tiempos, acerca de los factores que modulan la abundancia de este coccinélido invasor en alfalfa.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la riqueza, diversidad y abundancia de coccinélidos nativos y exóticos y de áfidos asociados a campos de alfalfa de la zona surponiente de la Región Metropolitana en la época de otoño.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar en campos de alfalfa en otoño si:

1. La abundancia de *H. axyridis* se relaciona negativamente con la abundancia total de especies de coccinélidos nativos y exóticos.
2. La abundancia de *H. axyridis* se relaciona negativamente con la riqueza, equitabilidad y diversidad de especies de coccinélidos nativos y exóticos.
3. Existe una relación entre la abundancia de áfidos y la abundancia de *H. axyridis*.
4. Existe una relación negativa entre las abundancias de *H. axyridis* e *H. variegata* y si ello se relaciona con la abundancia de áfidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio usó la metodología de Grez *et al.* (2013) y de Rivera (2015), de manera que los resultados fueran comparables. Los coccinélidos se muestrearon en un total de 20 alfalfaes ubicados en las comunas de Pirque, Calera de Tango y sus alrededores, durante el otoño del año 2015 (Marzo – Abril).

Los alfalfaes seleccionados estaban separados por al menos 700 m para asegurar que las muestras fueran independientes y por lo tanto fueran verdaderas réplicas. Los coccinélidos adultos se capturaron mediante trampas amarillas pegajosas de 15 x 25 cm, recubiertas por ambos lados con un pegamento diseñado para insectos Tangle-Trap (The Tanglefoot Company®, Estados Unidos). Las trampas, en un número de 5 por cada alfalfal, fueron instaladas sobre un tubo de PVC a 80 cm de altura y separadas por un mínimo de 10 metros entre ellas y ubicadas al menos a 15 metros del borde del cultivo.

Luego de dos semanas activas en cada lugar, las trampas fueron retiradas y trasladadas al laboratorio donde se contaron e identificaron los coccinélidos a nivel de especies, siguiendo a González (2006). Con estos resultados se procedió a la creación de una base de datos en formato Excel para calcular la abundancia promedio por trampa del total de coccinélidos, de coccinélidos nativos y exóticos, la abundancia por especie y la riqueza de especies. La diversidad de Shannon-Wiener y la equitabilidad fueron calculadas en el programa Past 2.16.

Para calcular si la abundancia de coccinélidos está relacionada con la disponibilidad de sus principales presas extragremio, se realizó un conteo de los áfidos totales capturados en las trampas amarillas (sin identificarlos a nivel de especie), dividiendo cada trampa en ocho secciones rectangulares y contando la mitad de ellas, seleccionándolas de forma diagonal, logrando una forma de “V”.

Se graficaron y realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman entre la abundancia de *H. axyridis* en alfalfaes y la abundancia de los otros coccinélidos, de los coccinélidos nativos y exóticos (excluyendo *H. axyridis*), de *H. variegata*, de la riqueza de especies, diversidad y equitabilidad y de la abundancia de áfidos, utilizando el programa Statistica 7.0.

Finalmente, para comprobar si la posible relación que existe entre *H. variegata* y *H. axyridis* es dependiente o no de la abundancia de áfidos, se graficó y realizó un análisis de regresión

entre los residuales arrojados de una regresión entre la abundancia de estas dos especies y la abundancia de áfidos en alfalfa, utilizando el mismo programa (R. Solís, com. pers.).

RESULTADOS

En total se colectaron 2143 coccinélidos de 14 especies, 8 nativas y 6 exóticas (Tabla 1). Los coccinélidos exóticos representan un gran porcentaje del ensamble, con 2070 individuos (96,6% del total de coccinélidos colectados), mientras que solo se encontraron 73 coccinélidos nativos (3,4%). La especie exótica predominante fue *H. variegata* (56,5%) seguida de *H. axyridis* (34,7%) e *Hippodamia convergens* (5%). Por otro lado, la especie nativa de mayor abundancia fue *Eriopis chilensis* (2%) seguida por *Cycloneda sanguinea* (0,6%) y *Psyllobora picta* (0,3%).

Tabla 1: Abundancia total y relativa (%) y riqueza de coccinélidos nativos y exóticos capturados en alfalfaes en trampas amarillas pegajosas durante otoño 2015. Las especies se ordenaron según su abundancia. El porcentaje se calculó sobre el total de coccinélidos capturados (n = 2143).

	N°	
	individuos	%
Especies nativas		
<i>Eriopis chilensis</i> (Germain)	43	2,01
<i>Cycloneda sanguínea</i> (Linnaeus)	14	0,65
<i>Psyllobora picta</i> (Germain)	7	0,33
<i>Hyperaspis sphaeridioides</i> (Mulsant)	5	0,23
<i>Adalia angulífera</i> Mulsant	1	0,05
<i>Adalia deficiens</i> Mulsant	1	0,05
<i>Scymmus bicolor</i> (Germain)	1	0,05
<i>Cycloneda eryngii</i> Mulsant	1	0,05
Total coccinélidos nativos	73	3,41
Riqueza de especies nativas	8	57,14
Especies exóticas		
<i>Hippodamia variegata</i> (Goeze)	1211	56,51
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas)	744	34,72
<i>Hippodamia convergens</i> (Guerin-Meneville)	107	4,99
<i>Scymmus loewii</i> (Mulsant)	4	0,19
<i>Adalia bipunctata</i> (Linnaeus)	2	0,09
<i>Olla v-nigrum</i> (Mulsant)	2	0,09
Total coccinélidos exóticos	2070	96,59
Riqueza de especies exóticas	6	42,86
Total de coccinélidos	2143	100

Relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la abundancia total de coccinélidos, de coccinélidos nativos y de exóticos (excluyendo *H. axyridis*) en campos de alfalfa en otoño 2015.

La abundancia promedio por trampa de *H. axyridis* se relacionó positiva y significativamente con la abundancia de especies nativas, no así con la abundancia del resto del ensamble de coccinélidos ni con la abundancia de las otras especies exóticas (Fig. 1).

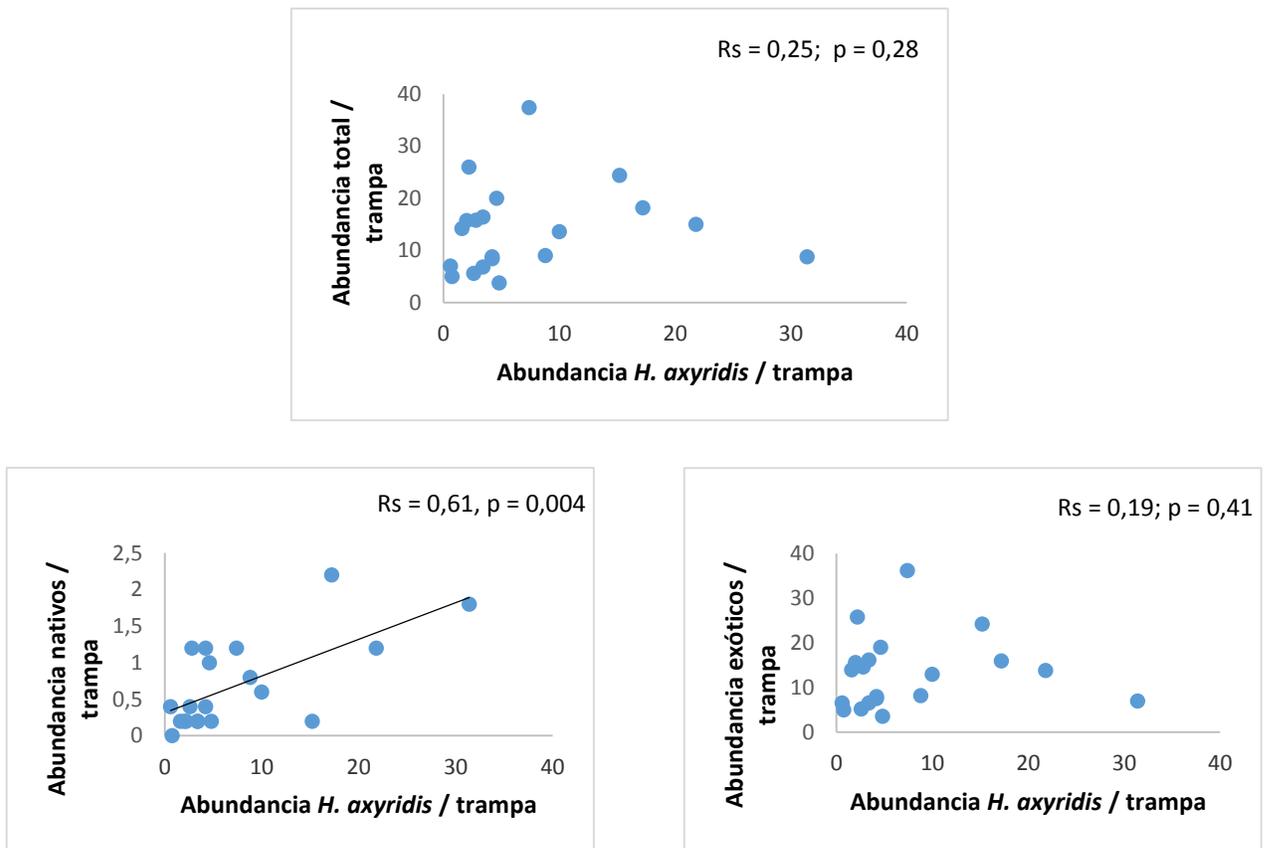


Figura 1. Relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la abundancia total de coccinélidos, la abundancia de coccinélidos nativos y de exóticos en alfalfa de la Región Metropolitana en otoño 2015. Cada punto representa la abundancia promedio por trampa en cada alfalfa. Rs: Correlaciones no paramétricas de Spearman.

Relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la riqueza, equitabilidad y diversidad de especies de coccinélidos nativos y exóticos en campos de alfalfa.

La abundancia de *H. axyridis* se relacionó de manera positiva y significativa con la riqueza del ensamble total de coccinélidos y con la riqueza de especies nativas, pero no con la riqueza de especies exóticas (Fig. 2). Tampoco se relacionó significativamente con la equitabilidad del ensamble (Fig. 3); sin embargo, se relacionó positiva y significativamente con la diversidad del ensamble de coccinélidos (Fig. 4).

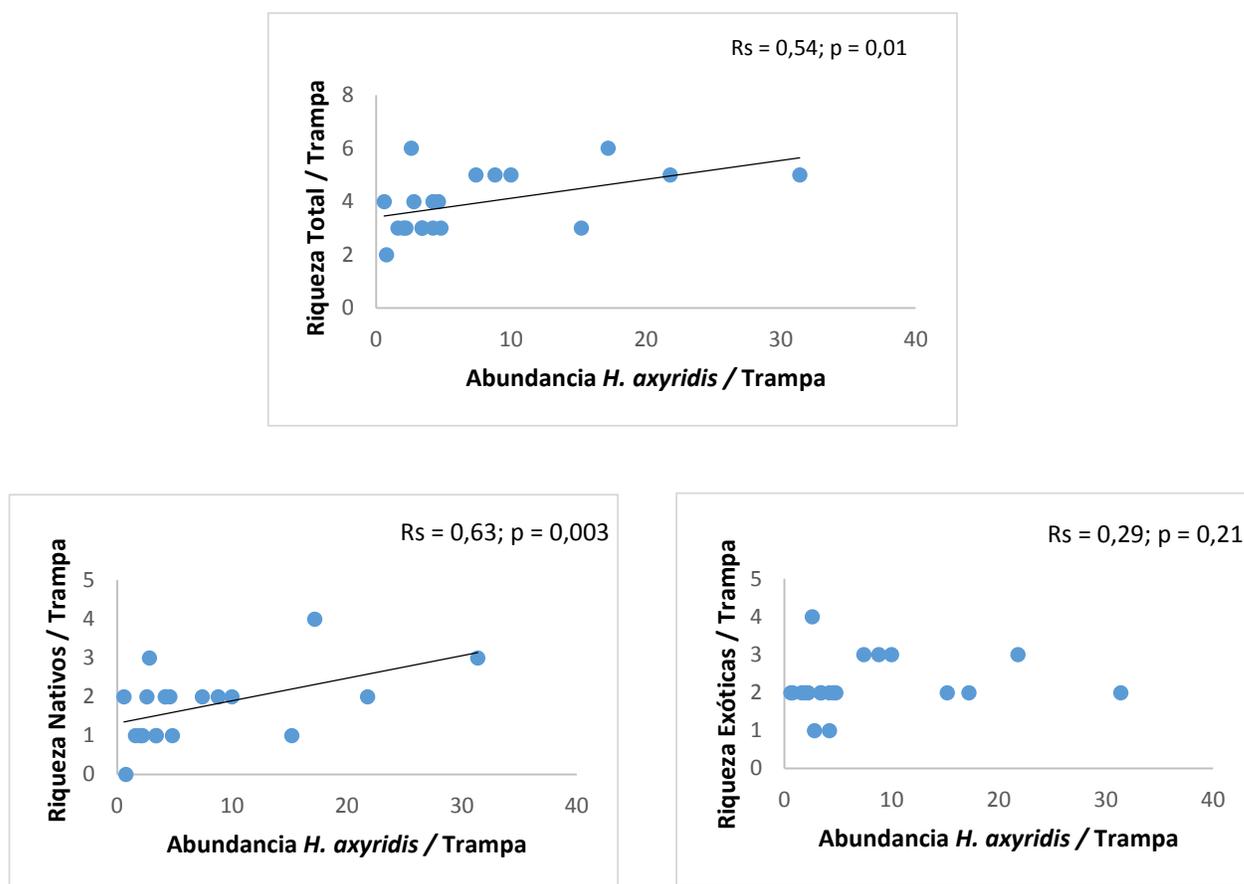


Figura 2. Relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la riqueza total de especies de coccinélidos, de especies nativas y de especies exóticas en alfalfa de la Región Metropolitana en otoño 2015. Cada punto representa la riqueza promedio por trampa en cada alfalfa. R_s : Correlaciones no paramétricas de Spearman.

Relación entre la abundancia de presas extragremio (áfidos) y la abundancia de *H. axyridis* en campos de alfalfa.

La abundancia de *H. axyridis* en alfalfa se relacionó positiva y significativamente con la abundancia de áfidos (Fig. 5).

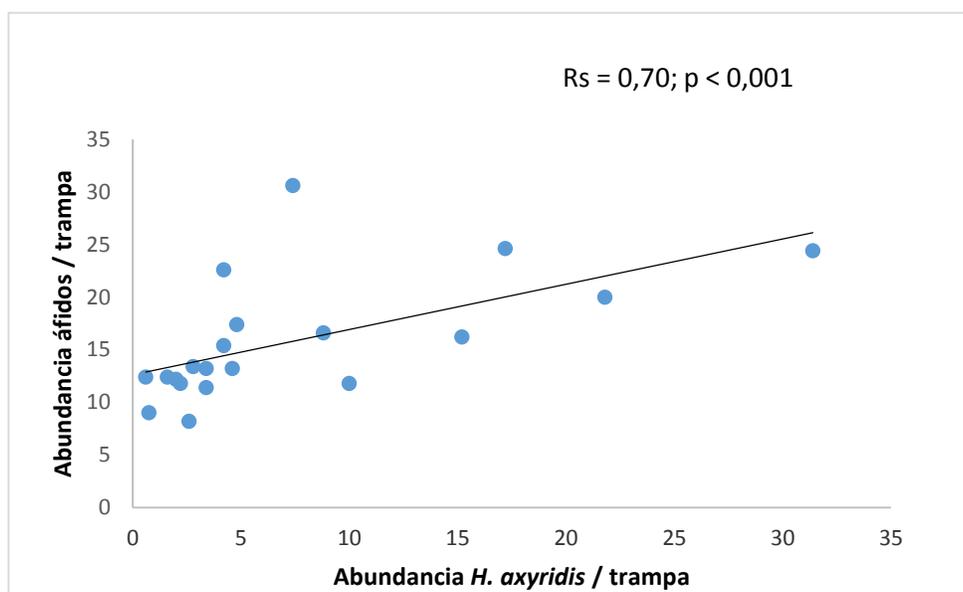


Figura 5. Relación entre la abundancia de *H. axyridis* y la abundancia de áfidos en alfalfa de la Región Metropolitana en otoño 2015. Cada punto representa la abundancia promedio por trampa en cada alfalfa. Rs: Correlaciones no paramétricas de Spearman.

Relación negativa entre las abundancias de *H. axyridis* e *H. variegata* en campos de alfalfa y su relación con la abundancia de áfidos.

No hubo una relación significativa entre las abundancias de *H. axyridis* y de la otra especie exótica abundante *H. variegata* (Fig. 6). Sin embargo, hubo una relación significativa y negativa entre la abundancia relativa de estas dos especies (Fig. 7).

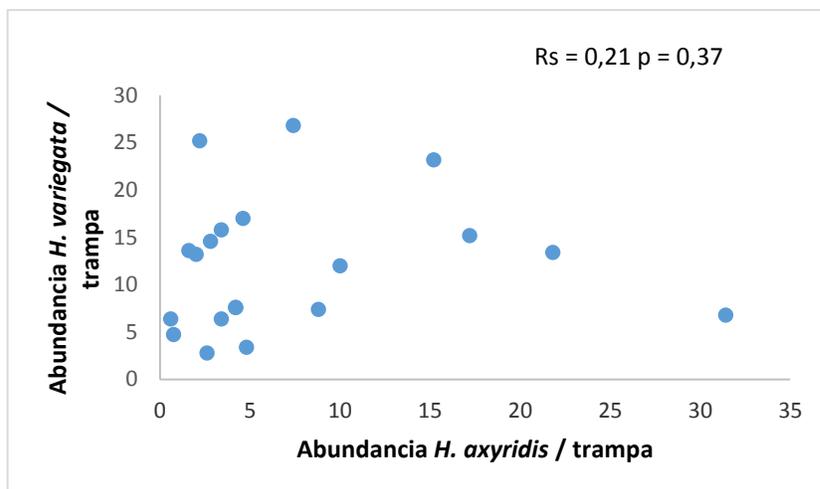


Figura 6. Relación entre las abundancias de *H. variegata* y *H. axyridis* en alfalfa de la Región Metropolitana en otoño 2015. Cada punto representa la abundancia promedio por trampa en cada alfalfa. Rs: Correlación no paramétrica de Spearman.

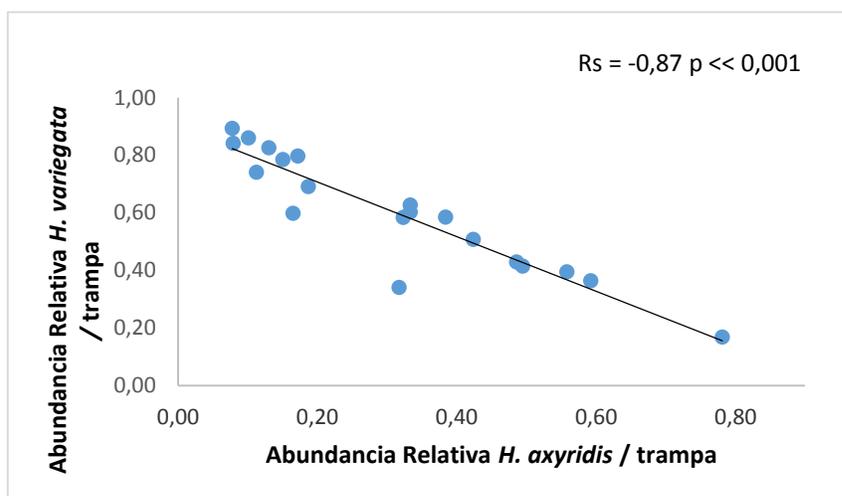


Figura 7. Relación entre las abundancias relativas de *H. variegata* (n° de individuos de *H. variegata* en las 5 trampas de cada alfalfa/ total de coccinélidos en las mismas trampas) y de *H. axyridis* (n° de individuos de *H. axyridis* en las 5 trampas de cada alfalfa/ total de coccinélidos en las mismas trampas) en alfalfa de la Región Metropolitana en otoño 2015. Cada punto representa las abundancias relativas de ambas especies en un alfalfa. Rs: Correlación no paramétrica de Spearman.

La relación negativa observada entre las abundancias relativas de *H. axyridis* y *H. variegata* (Fig. 7) se asoció positiva y significativamente con la abundancia de áfidos (Fig. 8).

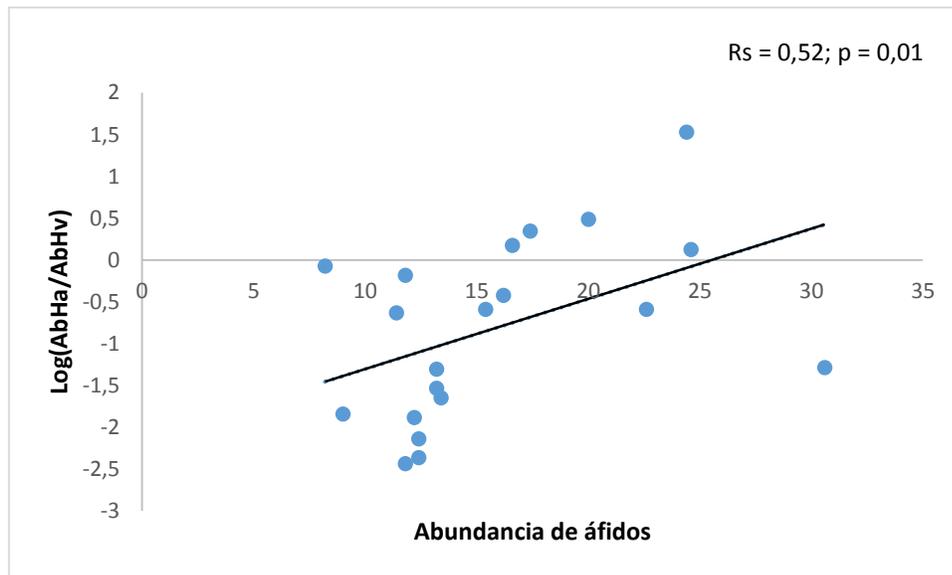


Figura 8. Relación entre la proporción de *H. variegata* y *H. axyridis* con la abundancia de presas extragremio (áfidos). Rs: Correlación no paramétrica de Spearman.

DISCUSION

El objetivo principal de este trabajo fue la determinación del impacto que produce la introducción de la especie exótica *H. axyridis* en el ensamble de coccinélidos en alfalfaes y si ello se relacionaba con la abundancia de áfidos. Tal como ha sucedido en otros países, se esperaba una relación negativa entre la abundancia de *H. axyridis* y la riqueza, diversidad y abundancia de coccinélidos nativos y exóticos preexistentes (Hesler *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2012; Roy *et al.*, 2016). A la fecha, en Chile este impacto se había estudiado sólo en primavera, encontrándose que en esa época la abundancia de *H. axyridis* no se relacionaba negativamente con la abundancia de coccinélidos y presentaba una relación positiva con la riqueza de especies de este ensamble, sugiriendo que, al menos en esta cobertura y durante la primavera del año 2015, *H. axyridis* no estaría empobreciendo el ensamble (Rivera, 2015). Sin embargo, estas relaciones podrían ser diferentes en otoño en función de posibles cambios en la abundancia y riqueza de los ensambles y también en la abundancia de áfidos. El presente estudio mostró que en otoño hubo una similar abundancia (media por alfalfa ± 1 error estándar en otoño vs. primavera: $14,0 \pm 1,87$ vs. $11,54 \pm 4,89$) y riqueza ($3,95 \pm 0,26$ vs. $3,60 \pm 0,43$) de coccinélidos que en primavera, mientras que la equitabilidad ($0,34 \pm 0,03$ vs. $0,52 \pm 0,08$) y la diversidad ($0,47 \pm 0,06$ vs. $0,58 \pm 0,09$) del ensamble fueron levemente menores. Al igual que en primavera, la cantidad de coccinélidos colectados en este trabajo estuvo representada casi en su totalidad por especies invasoras (96,6%), principalmente *H. variegata* y *H. axyridis* (56,5% y 34,7% respectivamente), especies que a lo largo del tiempo han predominado en alfalfaes en Chile central (Rivera, 2015; Grez *et al.*, 2016). Por tanto, en general no hubo grandes cambios en los ensambles al comparar primavera y otoño.

La alta abundancia relativa de especies exóticas en alfalfaes es esperable por la predilección de las especies exóticas por colonizar lugares con mayores perturbaciones antropogénicas debido a que éstos presentan una menor resistencia biótica (Levine *et al.*, 2004) en comparación con otras coberturas o ambientes nativos (Grez *et al.* 2013). Sin embargo, es interesante que cultivos altamente perturbados como la alfalfa sean hábitat también de especies de coccinélidos nativos, aunque ellos alcanzan bajas abundancias allí. La abundancia de especies nativas en alfalfa puede incrementar en la medida que los paisajes

agrícolas que rodean estos cultivos sean más heterogéneos y con menos área destinada a cultivos altamente intensificados como frutales o anuales (Grez *et al.*, 2014), de manera que se pueden tomar algunas medidas de manejo para favorecer esta biota nativa.

En otoño, la abundancia de *H. axyridis* no se relacionó significativamente con la abundancia total de coccinélidos, ni con la de exóticos, ni en general con las características comunitarias del ensamble (i.e., riqueza de exóticas, equitabilidad total, de nativas o exóticas, diversidad de nativas y de exóticas). Más aún, y contrario a lo esperado, la abundancia de *H. axyridis* se relacionó positiva y significativamente con la abundancia de coccinélidos nativos, la riqueza total, la riqueza de nativos y con la diversidad total. Estos resultados inesperados (relacionados principalmente con el componente nativo del ensamble) concuerdan con los ya descritos, obtenidos por Rivera (2015) en alfalfa durante la primavera, y sugieren que aquellos factores que determinan una alta densidad de *H. axyridis* en alfalfa pueden también favorecer la diversidad y riqueza de especies del total del ensamble y la abundancia y riqueza de coccinélidos nativos. Estos factores pueden ser características intrínsecas de los cultivos (e.g., abundancia de áfidos, altura del follaje, condiciones ambientales) como extrínsecas (e.g., condiciones del borde, y composición y heterogeneidad del paisaje agrícola que los rodea), que se sabe pueden modular la abundancia de las especies en los cultivos (Holland *et al.*, 2005; Blackshaw y Vernon, 2006), lo cual también ocurre en alfalfa (Grez, *et al.*, 2010b, Grez *et al.*, 2014). Esto también ha sido propuesto por Honek *et al.* (2016) quienes, tras un estudio a largo plazo, pudieron concluir que el declive de especies nativas de coccinélidos en bosques templados deciduos de República Checa se debe no solo a la colonización de *H. axyridis* sino también a oscilaciones (por razones antropogénicas o de cambio climático) en los hábitats en los que estas especies conviven y/o se reproducen (principalmente cultivos).

Estos resultados sugieren que *H. axyridis* no estaría ejerciendo el efecto depresor esperado en plantaciones de alfalfa durante el otoño. Sin embargo, es importante destacar que estos datos fueron generados en períodos cortos de tiempo y que no necesariamente representan la situación general de la invasión de *H. axyridis* en Chile. Estudios a largo plazo, que muestran la dinámica de la invasión de *H. axyridis* en nuestro país entre los años 2010 y 2014 y la respuesta del resto de los coccinélidos asociados a alfalfa en la misma región del presente

estudio, muestran un claro y significativo declive en la riqueza de especies y diversidad de coccinélidos en estos cultivos a través de los años, y también en la abundancia de especies nativas, en la medida que *H. axyridis* aumentó su abundancia (Grez *et al.*, 2016), lo cual se corroboró el año 2015 (A. Grez, datos no publicados).

La Hipótesis de Resistencia Biótica plantea que las especies residentes competidoras podrían frenar el establecimiento o incremento de las abundancias de especies invasoras (Levine *et al.*, 2004; Gruner, 2005; Straub *et al.*, 2008). Resultados previos en alfalfaes en primavera (Rivera 2015) indicaban que *H. variegata* podría estar ejerciendo este rol ya que en alfalfaes donde esta especie era relativamente muy abundante *H. axyridis* era escasa. Los resultados del presente estudio corroboran que esta relación entre ambas especies también ocurre en otoño, evidenciando que efectivamente cuando *H. variegata* domina en un alfalfal, *H. axyridis* tiende a tener abundancias mucho menores (y viceversa). Usualmente las especies que frenan las invasiones biológicas son especies nativas (Levine *et al.*, 2004; Gruner, 2005). En este caso *H. variegata* es una especie exótica. Es muy probable que en cultivos, que son coberturas antropogénicas dominadas por especies exóticas animales y vegetales, el freno al establecimiento de otra especie invasora lo haga también una especie residente exótica altamente competidora. En alfalfaes en Chile central, *H. variegata* era el coccinélido con mayor abundancia al momento de la aparición y establecimiento de *H. axyridis* (año 2008), siendo hasta entonces considerado el responsable del declive de ciertas especies nativas (Grez *et al.*, 2012). Esta relación negativa entre las abundancias relativas de ambas especies, observada de manera persistente en alfalfaes en distintos años, tanto en primavera como en otoño, merece ser investigada con mayor profundidad, analizando sus posibles causas, como conductas de depredación intragremio o competencia (Pell *et al.*, 2008; Majerus *et al.*, 2006; Roy *et al.*, 2015).

Debido a que *H. axyridis* posee una dieta principalmente afidófaga (Koch, 2003; Ingels y De Clerq, 2011; Hodek y Evans, 2012), uno de los factores que podría estar modulando la abundancia de *H. axyridis* en alfalfaes es la abundancia de áfidos. Se sabe que los coccinélidos afidófagos colonizan y se agregan rápidamente en lugares donde sus presas, los áfidos, son abundantes (Kareiva, 1987). Efectivamente, en este estudio existió una relación positiva entre *H. axyridis* y la abundancia de áfidos presentes dentro de los alfalfaes, lo cual

concuerta con lo observado por Castillo-Serey (2013), al relacionar la abundancia de áfidos en diferentes coberturas del paisaje agrícola de Chile central y la abundancia de *H. axyridis* durante primavera, verano y otoño. En ese caso, habían coberturas con pocos áfidos y otras con muchos, donde *H. axyridis* fue particularmente abundante. Sin embargo, esta relación no se observó en alfalfaes en primavera probablemente porque en todos los alfalfaes los áfidos eran muy abundantes (Rivera, 2015). En otoño, los áfidos no son tan abundantes y ante esta escases de presas *H. axyridis* si mostraría una respuesta denso-dependiente a sus presas, siendo más abundantes en alfalfaes con mayor densidad de áfidos.

Dada esta denso-dependencia, la relación negativa entre *H. axyridis* e *H. variegata* también podría estar modulada por la abundancia de áfidos. Efectivamente, observamos que la abundancia de áfidos en los alfalfaes se relaciona positiva y significativamente con la proporción entre *H. axyridis* e *H. variegata*, con *H. axyridis* dominando en aquellos alfalfaes en los que existe una mayor abundancia de áfidos y, por el contrario, *H. variegata* dominando en aquellos con menor abundancia de estas presas. Estudios de laboratorio han evidenciado que *H. axyridis* consume diariamente el doble de áfidos que *H. variegata* (A. Grez, datos no publicados) y que esta última especie es capaz de reproducirse y sobrevivir a bajas densidades de áfidos (Lucas *et al.*, 1997; Grez *et al.*, 2012). Ello implica que *H. axyridis* sólo sería capaz de alcanzar altas densidades en alfalfaes donde sus presas sean lo suficientemente abundantes, y allí *H. variegata* no podría alcanzar grandes abundancias por una competencia por explotación con *H. axyridis*. Por el contrario, en alfalfaes con bajas densidades de áfidos sólo *H. variegata* podría ser exitosa y dominante dada la imposibilidad de *H. axyridis* de establecerse allí exitosamente.

Desde la aparición y establecimiento de *H. axyridis* en Chile hasta la actualidad han pasado aproximadamente 7 años y los estudios a largo plazo, tanto internacionales como a nivel local, demuestran que esta especie de coccinélido invasor tiene un gran potencial como control biológico, depredador y eventual amenaza para la biodiversidad del lugar que coloniza (Roy *et al.* 2016; Grez *et al.* 2016). Por lo mismo, aunque los resultados generales de esta memoria de título evidencien que *H. axyridis* no está causando su efecto depresor en un período acotado de tiempo, estos patrones en una mayor escala temporal evidencian la necesidad de continuar con estudios a largo plazo para tener mayor claridad de si los

resultados obtenidos en otoño en alfalfa se repiten en otras épocas del año y otros hábitats y así contar con mayores antecedentes a la hora de manejar esta invasión biológica.

CONCLUSIONES

Los resultados entregados por este trabajo nos permiten concluir lo siguiente:

- La abundancia de *H. axyridis* no se relaciona negativamente con ningún parámetro comunitario del ensamble de coccinélidos en general. Incluso existen ciertos parámetros con los que hubo relaciones positivas y significativas, por lo que este coccinélido invasor no estaría ejerciendo su efecto depresor en alfalfaes de la zona central durante el otoño del 2015.
- La abundancia de *H. axyridis* se relaciona positivamente con la de sus presas extragremio (áfidos), por lo que necesita de una alta abundancia de sus presas para poder alcanzar altas densidades en alfalfaes.
- Existe una relación negativa entre las abundancias de *H. variegata* y *H. axyridis*, con alfalfaes donde domina una u otra especie, sugiriendo una interacción antagónica entre ellas.
- Esta relación negativa está asociada a la abundancia de sus presas extragremio, debido probablemente a la naturaleza afidófaga de estas dos especies y a una diferencia en la voracidad de ambas. En alfalfaes con alta abundancia de áfidos domina *H. axyridis* y en alfalfaes con pocos áfidos domina *H. variegata*.

BIBLIOGRAFÍA

BARAHONA, R.; GREZ, A.; BOZINOVIC, F. 2015. Testing the hypothesis of greater eurythermality in invasive than in native ladybird species: from physiological performance to life-history strategies. *Ecol. Entomol.* 41, 182–191.

BLACKSHAW, R.; VERNON, R. 2006. Spatiotemporal stability of two beetles populations in non-farmed habitats in an agricultural landscape. *J. Appl. Ecol.* 43, 680-689.

BOTEZATU, A.; KOTSERIDIS, Y.; INGLIS, D.; PICKERING, G. 2013. Occurrence and contribution of alkyl methoxypyrazines in wine tainted by *Harmonia axyridis* and *Coccinella septempunctata*. *J. Sci. Food Agric.* 93(4): 803-810.

BROWN, P.M.J.; FROST, R.; DOBERSKI, J.; SPARKS, T.; HARRINGTON, R.; ROY, H. 2011. Decline in native ladybirds in response to the arrival of *Harmonia axyridis*: early evidence from England. *Ecol. Entomol.* 36(2): 231–240.

CASTILLO-SEREY, F. 2013. Composición, abundancia y diversidad de coccinélidos nativos y exóticos en los distintos tipos de cobertura del paisaje agrícola de la zona sur-poniente de la Región Metropolitana. Memoria de Título Biología Ambiental. Santiago. Chile. U. Chile, Fac. de Ciencias. 61 p.

DAVIS, R.; VANDEWALKER, M.; HUTCHESON, P.; SLAVIN, R. 2006. Facial angioedema in children due to ladybug (*Harmonia axyridis*) contact: 2 case reports. *Annals of Allergy, Asthma & Immunology* 97(4): 440-442.

GALVAN, T.; KOCH, R.; HUTCHISON, W. 2008. Impact of fruit feeding on overwintering survival of the Multicolored Asian lady beetle, and the ability of this insect and paper wasps to injure wine grape berries. *Entomol. Exp. Appl.* 128(3): 429-436.

GARDINER, M.; LANDIS, D. 2007. Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera:Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *BioControl* 40: 386-395.

GONZÁLEZ, G. 2006. Los Coccinellidae de Chile. [en línea]. <<http://www.coccinellidae.cl>> [consulta: 03-06-2015].

GOETZ, D. 2008. *Harmonia axyridis* ladybug invasion and allergy. *Allergy and Asthma Proceedings* 29: 123-129.

GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; GONZÁLEZ, G.; ROTHMANN, S. 2010a. *Harmonia axyridis* in Chile: a new threat. *Cien. Inv. Agr.* 37(3): 145-149.

GREZ, A.; TORRES, C.; ZAVIEZO, T.; LAVANDERO, B.; RAMIREZ, M. 2010b. Migration of coccinellids to alfalfa fields with varying adjacent vegetation in Central Chile. *Cien. Inv. Agr.* 37(2): 111-121.

GREZ, A.; VIERA, B.; SOARES, A. 2012. Biotic interactions between *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata*, a native and an exotic coccinellid species associated with alfalfa fields in Chile. *Entomol. Exp. Appl.* 142: 36-44.

GREZ, A.; RAND, T.; ZAVIEZO, T.; CASTILLO, F. 2013. Land use intensification differentially benefits alien over native predators in agricultural landscape mosaics. *Diversity Distrib.* 19: 749-759.

GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; HERNÁNDEZ, J.; RODRÍGUEZ-SAN PEDRO, A.; ACUÑA, P. 2014. The heterogeneity and composition of agricultural landscapes influence native and exotic coccinellids in alfalfa fields. *Agric. For. Entomol.* 16: 382-390.

GREZ, A., ZAVIEZO T. 2016. Chinita arlequín: *Harmonia axyridis* en Chile. [en línea]. <<http://www.chinita-arlequin.uchile.cl> > [consulta: 22-03-2016].

GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T., ROY, H.E.; BROWN, P.M.J.; BIZAMA, G. 2016. Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity. *Diversity Distrib.* (en prensa). DOI: 10.1111/ddi.12455

GRUNER, D. 2005. Biotic resistance to an invasive spider conferred by generalist insectivorous birds on Hawai'i Island. *Biol. Invasions* 7(3): 541–546.

HESLER, L.; KIECKHEFER, R.; CATANGUI, M. 2004. Surveys and field observations of *Harmonia axyridis* and other Coccinellidae (Coleoptera) in eastern and central South Dakota. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 130(1): 113-133.

HODEK, I.; EVANS, E. 2012. Food relationships. **In:** Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). I. Hodek, H. F. van Emden and A. Honek (eds.), John Wiley & Sons. Oxford. pp.141-168.

HOLLAND, J.; THOMAS, C.; BIRKETT, T.; SOUTHWAY, S.; OATEN, H. 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *J. Appl. Ecol.* 42, 1140-1152.

- HONEK, A.; MARTINKOVA, Z.; DIXON, A.; ROY, H.; PEKAR, S.** 2016. Long-term changes in communities of native coccinellids: population fluctuations and the effect of competition from an invasive non-native species. *Insect Conserv. Divers.* 9, 202-209.
- INGELS, B.; DE CLERCQ, P.** 2011. Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: a case study with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *BioControl* 56(6): 871-882.
- KAREIVA, P.** 1987. Habitat fragmentation and stability of predator-prey interactions. *Nature* 326: 388-390.
- KENIS, M., ROY H., ZINDEL, R., MAJERUS, M.** 2008. Current and potential management strategies against *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53(1):235–252.
- KOCH, R.** 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *J. Insect. Sci.* 32(3): 1-16.
- KOCH, R.; VENETTE, R.; HUTCHISON, W.** 2006. Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the Western Hemisphere: Implications for South America. *Neotrop. Entomol.* 35(4): 421-434.
- LEVINE, J.; ADLER, P.; YELENIK, S.** 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7(10): 975-989.
- LOMBAERT, E.; GUILLEMAUD, T.; LUNDGREN, J.; KOCH, R.; BENOÎT, F.; GREZ, A.; LOOMANS, A.; MALAUSA, T.; NEDVED, O.; RHULE, E.; STAVERLOKK, A.; STEENBERG, T.; ESTOUP, A.** 2014. Complementarity of statistical treatments to reconstruct worldwide routes of invasion: the case of the Asian ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol. Ecol.* 23(24): 5979-5997.
- LUCAS, E.; CODERRE, D.; VINCENT, C.** 1997. Voracity and feeding preferences of two aphidophagous coccinellids on *Aphis citricola* and *Tetranychus urticae*. *Entomol. Exp. Appl.* 85: 151-159
- MAJERUS, M.; STRAWSON, V.; ROY, H.** 2006. The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae), in Britain. *Ecol. Entomol.* 31(3): 207-215.
- NÓIA, M.; BORGES, I.; SOARES, A.** 2008. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae); The role of intra and extraguild prey densities. *BioControl.* 46: 140-146.

OBRYCKI, J., HARWOOD, J.; KRING, T.; O'NEIL, R. 2009. Aphidophagy by Coccinellidae: application of biological control in agroecosystems. *BioControl* 51(2): 244-254.

PELL, J.; BAVERSTOCK, J.; ROY, H.; WARE, R.; MAJERUS, M. 2008. Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *BioControl* 53(1): 147-168.

RIVERA, N. 2015. Abundancia y diversidad de coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) presentes en primavera en coberturas del paisaje agrícola de la zona sur-poniente de la región metropolitana: relación con la abundancia de la especie de coccinélido invasor, *Harmonia axyridis*. Memoria Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U. Chile, Fac. Ciencias Veterinarias y Pecuarias. 42 p.

ROY, H.; WAJNBERG, E. (Eds.) 2008. From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species. Springer. Dordrecht, Holanda.

ROY, H.; ADRIAENS, T.; ISAAC, N.; KENIS, M.; ONKELINX, T.; SAN MARTIN, G.; BROWN, P.; HAUTIER, L.; POLAND, R.; ROY, D.; COMONT, R.; ESCHEN, R.; FROST, R.; ZINDEL, R.; VAN VLAENDEREN, J.; NEDVED, O.; PETER, H.; GREGOIRE, J.; DE BISEAU, J.; MAES, D. 2012. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Divers. Distrib.* 18(7): 717-725.

ROY, H.; BROWN, P. 2015. Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain. *Ecol. Entomol.* 40: 336–348.

ROY, H.; BROWN, P.; ADRIAENS, P.; BERKVEN, N.; BORGES, I.; CLUSELLA-TRULLAS, S.; DE CLERCQ, P.; ESCHEN, R.; ESTOUP, A.; EVANS, E.; FACON, B.; GARDINER, M.; GIL, A.; GREZ, A.; GUILLEMAUD, T.; HAELEWATERS, D.; HONEK, A.; HOWE, A.; HUI, C.; KENIS, M.; KULFAN, J.; HANDLEY, L.; LOMBAERT, E.; LOOMANS, A.; LOSEY, J.; LUKASHUK, A.; MAES, D.; MAGRO, A.; MURRAY, K.; SAN MARTIN, G.; MARTINKOVA, Z.; MINNAAR, I.; NEDVED, O.; ORLOVA-BIENKOWSKAJA, M.; RABITSCH, W.; RAVN, H.; RONDONI, G.; RORKE, S.; RYNDEVICH, S.; SAETHRE, M.; SOARES, A.; STALS, R.; TINSLEY, M.; VANDEREYCKEN, A.; VAN WIELINK, P.; VIGLÁŠOVÁ, S.; ZACH, P.; ZAVIEZO, T. 2016. *Harmonia axyridis*: an inspiration for global collaborations on invasion biology. *Biol. Invasions* (en prensa) DOI 10.1007/s10530-016-1077-6.

STAVERLØKK, A., SÆTHRE, M., HÅGVAR, E. 2007. A review of the biology of the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae). *Norw. J. Entomol.* 54(2): 97-104.

STRAUB, C.; FINKE, D.; SNYDER, W. 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *BioControl* 45(2): 225-237.

VAN LENTEREN, J.; BABENDREIER, D.; BIGLER, F.; BURGIO, G.; HOKKANEN, H.; KUSKE, S.; LOOMANS, A.; MENZLER-HOKKANEN, I.; VAN RIJN, P.; THOMAS, M.; TOMMASINI, M.; ZENG, Q. 2003. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. *BioControl* 48(1): 3–38.