

生物防除のパラドックス: 複数種の天敵導入は効果的か?
Paradox of biological control:
Is introduction of multiple natural enemy species effective?

*池川 雄亮, *江副 日出夫, *難波 利幸
*大阪府立大学理学系研究科

*Yusuke Ikegawa, *Hideo Ezoe and *Toshiyuki Namba
*Graduate School of Science, Osaka Prefecture University
Email: mu304002@edu.osakafu-u.ac.jp

Biological control is to suppress pests by introducing their natural enemies (predators, parasitoids, and pathogens) and traditionally, multiple natural enemies are often introduced. Many empirical studies suggest that introduction of multiple natural enemies is often more desirable than that of sole one, while often not so. One of the reasons of this inconsistency is intra-guild predation (IGP) among natural enemies which one preys not only on pests but also on another one. However, classical theoretical studies on the IGP system predict that multiple introduction is always not desirable for suppression of pests, which does not, at least partially, correspond with empirical studies. To resolve the gap between theory and observation, we expand classical models by considering behavior by both pests and natural enemies, and examine effects of them on suppression of pests. We assume that the pest can adaptively and dynamically allocate efforts toward the defense against each predator, and the omnivorous natural enemy shifts its diets depending on relative abundance of its prey (switching predation). The model predicts that considering adaptive defense, introduction of multiple natural enemies can be effective for controlling pests if IGP is weak. However, considering switching predation, it is not effective, which is similar to classical studies. Finally, considering both defense and switching, it is always desirable regardless of strength of IGP. These results suggest that kinds and combination of the behavior by each species can greatly impact on qualitative outcomes of suppression of pests, and may determine efficiency of biological control introducing multiple natural enemies.

1. はじめに

農場における害虫の大発生は作物に甚大な被害をもたらす、その経済的損失は計り知れない。そのため、様々な害虫管理戦略が長い年月をかけて研究、実践されてきた。近年では、害虫抑制のための様々な手法 (化学農薬の散布、天敵生物の導入、物理的障壁の構築など) を包括的に用いる総合的病害虫管理 (Integrated Pest Management: IPM) の概念が発展している (Kogan 1998)。天敵を導入することで害虫の増殖を抑える生物防除は IPM の主要な構成要素の 1 つとして認識されており、様々な状況においてその効率は広く研究されている (Collier and Van Steenwyk 2004; Stiling and Cornelissen 2005)。

生物防除においては、複数の天敵の導入によって単種導入の場合よりも害虫が減少するかどうかについて長い間議論がなされており (Rosenheim et al. 1995; Straub et al. 2008)、それを支持する結果 (Heinz and Nelson 1996; Dinter 2002 etc...) も支持しない結果 (Rosenheim et al. 1993; Snyder and Ives 2001 etc...) も報告されている。この不一致の原因の 1 つとして天敵間のギルド内捕食 (Intra-Guild Predation: IGP; 共有被食者をめぐって競争する 2 種の捕食者間の捕食-被食関係) が考えられる。しかし、ギルド内捕食の古典的な理論研究では、天敵の多種導入は常に生物防除の効率を下げる事が示されており (Holt and Polis 1997)、状況に依存して結果が変化する実証研究とは矛盾する。

この理論研究と実証研究の間の矛盾を解消するためのアイディアの 1 つとして生物の可塑的な行動の効果を考慮することが挙げられている (Janssen et al. 2006)。例えば、害虫であるナミハダニは天敵から発せられる臭気や天敵と同所的に存在する同種他個体からの警報フェロモンを感知することで、天敵が存在するパッチを忌避することが知られている (Pallini et al. 1999)。また、多種の被食者を捕食する天敵の中には被食者の相対個体数に依存して捕食率を変化させる (スイッチング捕食) ももの存在する (Chow et al. 2008)。これらの

ような行動が種の存続や系の安定性に与える影響はいくつかの理論研究で調べられているが、共有被食者の抑制に与える影響についてはほとんど研究されていない。

そこで本研究では、Holt and Polis (1997)の古典的な IGP モデルを拡張し、害虫の適応的防御および雑食性天敵のスイッチング捕食を考慮した数理モデルを構築し、これらの行動が害虫の個体群密度の抑制に与える効果を調べた。

2. モデル

まず、害虫を共有被食者、雑食性天敵を雑食者、別種の天敵を中間捕食者とみなし、それぞれの個体群密度を R, P, N とおく。共有被食者は2種の捕食者に対して特異的に防御行動をとると仮定し、それによる捕食圧の減少を以下のように記述する。

$$D_i = 1 - f_i e_i \quad (i \in \{N, P\}) \quad (1)$$

e_i および f_i は捕食者 i に対する防御の努力量と防御の効率を表す ($i \in \{N, P\}$)。また、共有被食者は $0 \leq e_N + e_P \leq 1$ の制限の下で防御努力を配分できると仮定する。一方、共有被食者は防御に努力を投資すると繁殖率にコストを負うと仮定し、それを以下のように記述する。

$$C = 1 - \sum_i c_i e_i \quad (i \in \{N, P\}) \quad (2)$$

c_i は捕食者 i に対する防御のコストの大きさを表す係数である ($i \in \{N, P\}$)。ここで、共有被食者は、防御の利益とコストのバランスに依存して、自身の適応度 ($W = (dR/dt)/R$) が増加する方向に2種類の防御の努力量を適応的かつ動的に変化させることができると仮定し (Nakazawa et al. 2010)、それを以下のようなレプリケータ様方程式で記述する。

$$\frac{de_i}{dt} = v_i e_i \left\{ \frac{\partial W}{\partial e_i} - \left(e_N \frac{\partial W}{\partial e_N} + e_P \frac{\partial W}{\partial e_P} \right) \right\} \quad (i \in \{N, P\}) \quad (3)$$

v_i は捕食者 i に対する防御の適応速度を表し ($i \in \{N, P\}$)、 v_i が大きいほど努力量を早く変化させることができる。

次に、雑食者のスイッチング捕食を考慮する。雑食者の捕食率 (A_{iP} ; $i \in \{R, N\}$) は2種の被食者の相対密度に依存して変化すると仮定し (van Baalen et al. 2001)、Holling Type III の機能の反応によって以下のように記述される。

$$A_{iP} = \frac{a_{iP} i}{1 + a_{RP} D_P h_{RP} R^2 + a_{NP} h_{NP} N^2} \quad (i \in \{R, N\}) \quad (4)$$

a_{iP} は雑食者と被食者 i の遭遇率、 h_{iP} は被食者 i を消費する雑食者の処理時間をそれぞれ表す ($i \in \{R, N\}$)。雑食者のスイッチング捕食を考慮しない場合、Lotka-Volterra 型の捕食-被食モデルと同様に、捕食率は遭遇率に等しいと仮定する ($A_{iP} = a_{iP}$; $i \in \{R, N\}$)。

それぞれの種の個体群動態は古典的な IGP モデル (Holt and Polis 1997) に共有被食者の防御と雑食者のスイッチング捕食を追加し、以下のように記述する。

$$\frac{dR}{dt} = \left(r_R C - \frac{R}{k_R} - D_N a_{RN} N - D_P A_{RP} P \right) R \quad (5-A)$$

$$\frac{dN}{dt} = (b_{RN} D_N a_{RN} R - A_{NP} P - m_N) N \quad (5-B)$$

$$\frac{dP}{dt} = (b_{RP} D_P A_{RP} R + b_{NP} A_{NP} N - m_P) P \quad (5-C)$$

r_R, k_R はそれぞれ共有被食者の内的自然増加率と種内密度依存効果の逆数を表す。 a_{RN} は共有被食者と中間捕食者の遭遇率を表す。 b_{ij} は捕食者 j が被食者 i を消費することによる転換効率を表す ($i \in \{R, N\}, j \in \{N, P\}$)。 m_i は捕食者 i の自然死亡率を表す ($i \in \{N, P\}$)。

2種の捕食者が共存する平衡状態におけるそれぞれの行動の効果を古典的な理論研究と比較するために、中間捕食者は雑食者よりも共有被食者を巡る資源競争に強いと仮定する (古典的 IGP の理論研究における2種の捕食者の共存条件)。スイッチング捕食を考慮しない場合、この条件は以下のように記述される

$$\frac{m_N}{b_{RN} a_{RN}} < \frac{m_P}{b_{RP} a_{RP}} \quad (6)$$

一方、スイッチング捕食を考慮した場合、雑食者の捕食率が被食者の密度に依存するため、条件は少し複雑になり、以下のように記述される。

$$\frac{m_N}{b_{RN}a_{RN}} < \sqrt{\frac{m_P}{(b_{RP}-m_P h_{RP})a_{RP}}} \quad (7)$$

雑食者が共有被食者のみを消費して存続できる限り、 $(b_{RP}-m_P h_{RP})$ は正である。

以上より、共有被食者の防御と雑食者のスイッチング捕食の有無に依存して 4 つのモデルを構築し、それらから予測される共有被食者の抑制度合いを比較する。

3. 結果

3.1. 平衡状態のパラメータ依存性

雑食者の共有被食者 (a_{RP})及び中間捕食者 (a_{NP})に対する遭遇率に依存した平衡状態の変化を Fig. 1 に記述する。 a_{RP} が雑食者の共有被食者を巡る資源競争力、 a_{NP} が雑食者から中間捕食者に対する IGP の強さを示す。

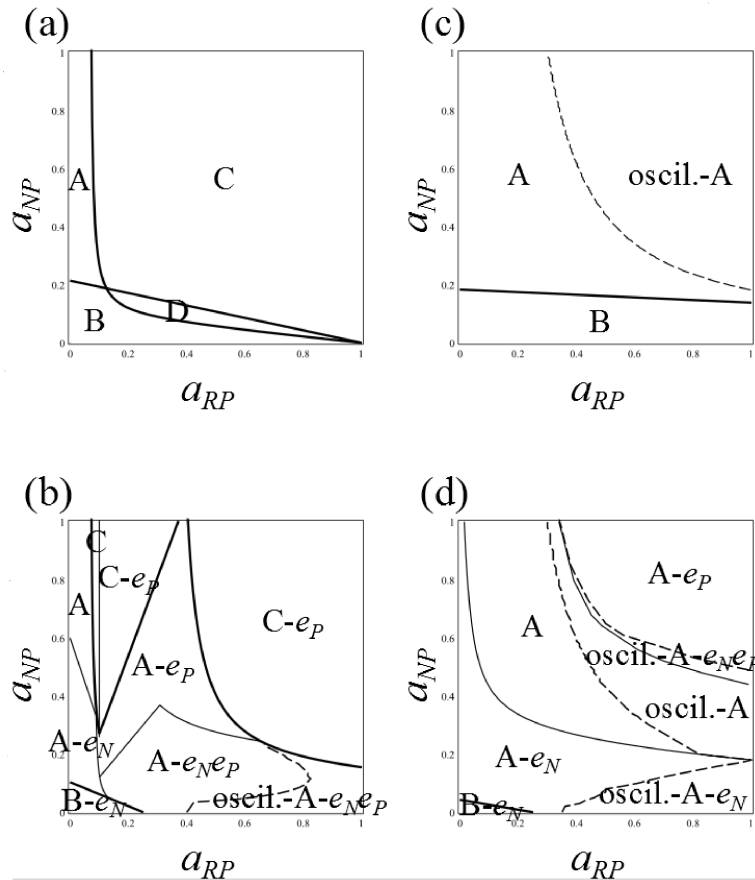


Fig. 1: (a) 適応的防御もスイッチング捕食も考慮しない系 (b) 適応的防御のみ考慮した系 (c) スwitchング捕食のみ考慮した系 (d) 適応的防御もスイッチング捕食も考慮した系における、雑食者と2種の被食者の遭遇率に依存した平衡状態の変化。横軸は雑食者と共有被食者の遭遇率 (a_{RP})、縦軸は中間捕食者との遭遇率 (a_{NP})を示す。平衡状態は存続可能な捕食者に依存して類別する; A: 2種の捕食者が共存, B: 中間捕食者のみ存続, C: 雑食者のみ存続, D: 双安定 (初期状態に依存してどちらかの捕食者のみ存続)。個体群密度及び防御努力が振動系が不安定な場合は接頭語として"oscil.-"を用いる。また、適応的防御を考慮している場合は、共有被食者が用いている防御を接尾語として用いる。その他パラメータは以下の通り; $r_R = 5$, $k_R = 3$, $b_{RN} = b_{RP} = b_{NP} = 0.5$, $a_{RN} = 1$, $m_N = m_P = 0.5$, $h_{RP} = h_{NP} = 0.75$, $f_N = f_P = 0.75$, $c_N = c_P = 0.25$, $v_N = v_P = 1$ 。

共有被食者の適応的防御及び雑食者のスイッチング捕食を両方とも考慮しない場合 (Fig.

1a)、 a_{RP} が小さく a_{NP} が大きいとき (つまり、3 栄養段階の食物連鎖系に近いとき)のみ 3 種は安定共存した (Fig. 1a の領域 A)。一方、 a_{RP} 、 a_{NP} が両方とも十分大きい場合、雑食者からの資源競争と捕食によって中間捕食者が絶滅し (Fig. 1a の領域 C)、両方とも小さい場合は、雑食者が絶滅した (Fig. 1a の領域 B)。また、これら 2 つの領域の間には双安定 (初期状態に依存して、雑食者及び中間捕食者のどちらかが絶滅する)領域が出現した (Fig. 1a の領域 D)。これらの結果は古典的な IGP 系の理論研究と定性的に一致する (Holt and Polis 1997)。

次に、雑食者のスイッチング捕食を考慮せず、共有被食者の適応的防御を考慮した場合 (Fig. 1b)、 a_{RP} が大きいても a_{NP} が小さければ、2 種類の防御の併用 (Fig. 1b の領域 A- e_{NEP}) または中間捕食者に対する防御 (Fig. 1b の領域 A- e_N)によって、3 種は共存できることが示された。共有被食者の防御が 2 種の捕食者間の資源競争のバランスがとることによって、いずれか片方の捕食者の競争排除が妨げられるという結果は、適応的防御を考慮した専攻の理論研究と一致する (Nakazawa et al. 2010)。ただし、 a_{RP} が非常に大きい場合、個体群密度と防御努力が振動する不安定 3 種共存状態を示した (Fig. 1b の領域 oscil.-A- e_{NEP})。一方、 a_{NP} が大きい場合、雑食者に対する防御によって、3 種が安定共存できる領域が出現した (Fig. 1b の領域 A- e_P)。しかし、これは a_{RP} が中間的な大きさであるときに限られる。

次に、共有被食者の適応的防御を考慮せず、雑食者のスイッチング捕食を考慮した場合 (Fig. 1c)、 a_{NP} が十分大きければ 3 種は共存可能であるが、 a_{RP} も十分大きい場合は個体群密度が振動し不安定共存状態を示した (Fig. 1c の領域 oscil-A)。一方、 a_{NP} が小さい場合、雑食者は中間捕食者との資源競争によって競争排除された (Fig. 1c の領域 B)。

最後に、共有被食者の適応的防御と雑食者のスイッチング捕食を両方とも考慮した場合 (Fig. 1d)、 a_{NP} 、 a_{RP} が両方とも非常に小さい場合を除いて、3 種は常に共存可能であることが示された。3 種共存状態の安定性は a_{NP} 、 a_{RP} の大きさと共有被食者の用いる防御によって複雑に変化した。

3.2. 共有被食者の抑制

Fig. 2 は共有被食者の平衡個体群密度を雑食者の共有被食者に対する遭遇率 (a_{RP})に沿って記述したものである。点線は共有被食者と中間捕食者だけの系、鎖線は共有被食者と雑食者のみの系における共有被食者の平衡個体群密度をそれぞれ示す。共有被食者、中間捕食者、雑食者の 3 種系における共有被食者の平衡個体群密度は丸、菱形、四角のプロットで記述し、それぞれ $a_{NP}=0$ (IGP なし)、 $a_{NP}=0.2$ 、 $a_{NP}=0.4$ を示している。また、平衡状態が不安定である場合、1 周期あたりの平均個体群密度をプロットした。

共有被食者の適応的防御及び雑食者のスイッチング捕食を両方とも考慮しない場合 (Fig. 2a)、 a_{NP} の大きさによらず、3 種系における共有被食者の個体群密度は、共有被食者-中間捕食者の 2 種系におけるそれより大きく、共有被食者-雑食者の 2 種系におけるそれよりも小さかった。つまり、ギルド内捕食関係にある 2 種の捕食者の導入は共有被食者の密度抑制にとって好ましくなかった。この結果は古典的な IGP の理論研究の結果と一致する (Holt and Polis 1997)。

次に、雑食者のスイッチング捕食を考慮せず、共有被食者の適応的防御を考慮した場合 (Fig. 2b)、 a_{NP} が大きければ、Fig. 2a の結果と定性的に一致した (Fig. 2b の四角のプロット)。一方、 a_{NP} が小さければ、3 種系における共有被食者の個体群密度が 2 種系のそれよりも小さくなった (Fig. 2b の丸、菱形のプロット)。つまり、共有被食者が適応的防御を行う場合、捕食者間のギルド内捕食が小さければ、2 種の捕食者の導入によって共有被食者の密度を抑制することが可能であることが示された。

次に、共有被食者の適応的防御を考慮せず、雑食者のスイッチング捕食を考慮した場合 (Fig. 2c)、 a_{NP} 、 a_{RP} の両方が大きければ、3 種系における共有被食者の個体群密度は 2 種系のそれよりも大きくなった (Fig. 2c の四角のプロット)。また、 a_{NP} が小さい場合の結果は Fig. 2a の結果と定性的に同じものであった (Fig. 2c の丸、菱形のプロット)。つまり、雑食者がスイッチング捕食を行う場合、ギルド内捕食関係にある 2 種の捕食者の導入は共有被食者の密度抑制にとって好ましくなかった。

最後に、共有被食者の適応的防御と雑食者のスイッチング捕食を両方とも考慮した場合 (Fig. 2d)、 a_{NP} の大きさによらず、 a_{RP} が十分大きければ、3 種系における共有被食者の個体群密度は 2 種系のそれよりも小さくなった。つまり、2 種の捕食者の導入によって共有被食者の密度を抑制することが可能であることが示された。

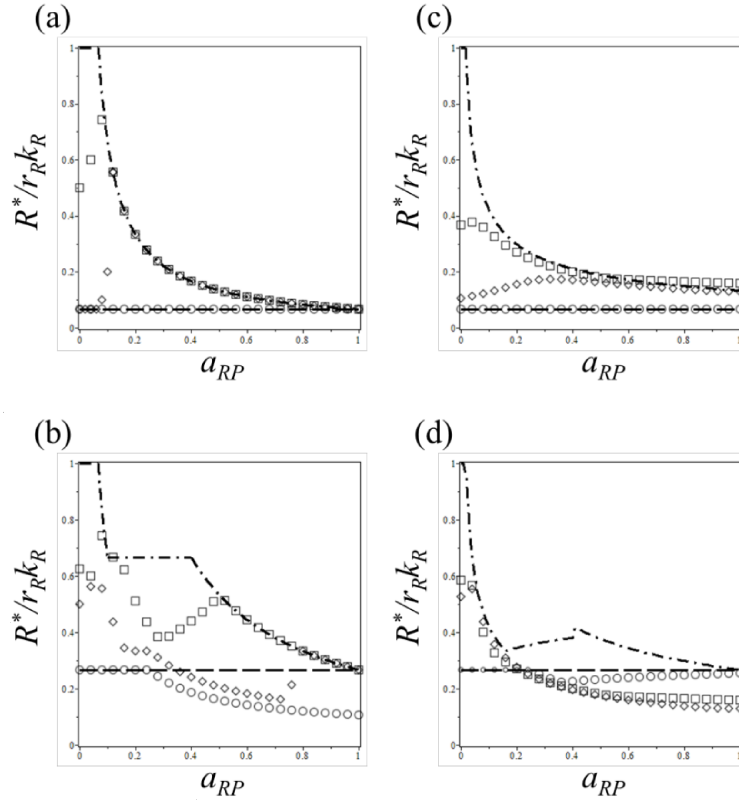


Fig. 2: (a) 適応的防御もスイッチング捕食も考慮しない系 (b) 適応的防御のみ考慮した系 (c) スwitchング捕食のみ考慮した系 (d) 適応的防御もスイッチング捕食も考慮した系における、雑食者と共有被食者の遭遇率に依存した共有被食者の平衡個体群密度の変化。平衡点が不安定である場合は、1 周期あたりの平均個体群密度を用いる。横軸は雑食者と共有被食者の遭遇率 (a_{RP})、縦軸は捕食者がいない場合 ($r_R k_R$)と捕食者が片方もしくは両方いる場合 (R^*)の共有被食者の個体群密度の相対値である。点線は中間捕食者のみ、鎖線は雑食者のみを捕食者として用いた場合の共有被食者の密度をそれぞれ表す。それぞれのプロットは異なる共有被食者と雑食者の遭遇率を示す ($\circ$: $a_{NP} = 0$, $\diamond$: $a_{NP} = 0.2$, $\square$: $a_{NP} = 0.4$)。その他パラメータは Fig. 1 と同様である。

3.3. 共有被食者に対する2種の捕食者からの捕食圧

なぜ共有被食者が適応的防御を行うときに、2種の捕食者の導入によって共有被食者の平衡密度が減少するのかを調べるために、共有被食者密度の抑制におけるそれぞれの捕食者の貢献を調べた。

まず、雑食者のスイッチング捕食を考慮せず、適応的防御のみを考慮した場合の2種の捕食者から共有捕食者に対する捕食圧の合計 ($a_{RN}D_N N + a_{RP}D_P P$)を Fig. 3a に示す。 $a_{RP} = 0.2 \sim 0.3$ 付近と $0.4 \sim 0.75$ 付近において、2種の捕食圧の合計は捕食者が中間捕食者のみ (Fig. 3a の点線) または雑食者のみ (Fig. 3a の鎖線) の系における捕食圧を上回った。特に、後者のパラメータ領域では、 a_{RP} が増加しているにもかかわらず、雑食者からの捕食圧 (Fig. 3a の薄い灰色の領域) は増加していない。逆に、 a_{RN} は一定であるにもかかわらず、中間捕食者からの捕食圧 (Fig. 3a の濃い灰色の領域) はむしろ増加している。これは、共有被食者が雑食者に対してより多くの防御努力を配分した結果、トレード・オフによって中間捕食者に対する防御努力が減少したためである (Fig. 3b)。

次に、雑食者のスイッチング捕食を合わせて考慮した場合の2種の捕食者からの共有被食者に対する捕食圧の合計を Fig. 3c に示す。 a_{RP} が 0.1 以上ならば、2種の捕食圧の合計はそれぞれの捕食者単独時におけるそれを上回った。これは、 a_{RP} が増加したにもかかわらず、共有被食者がどちらの捕食者にも防御努力を配分しなかったためである (Fig. 3d)。

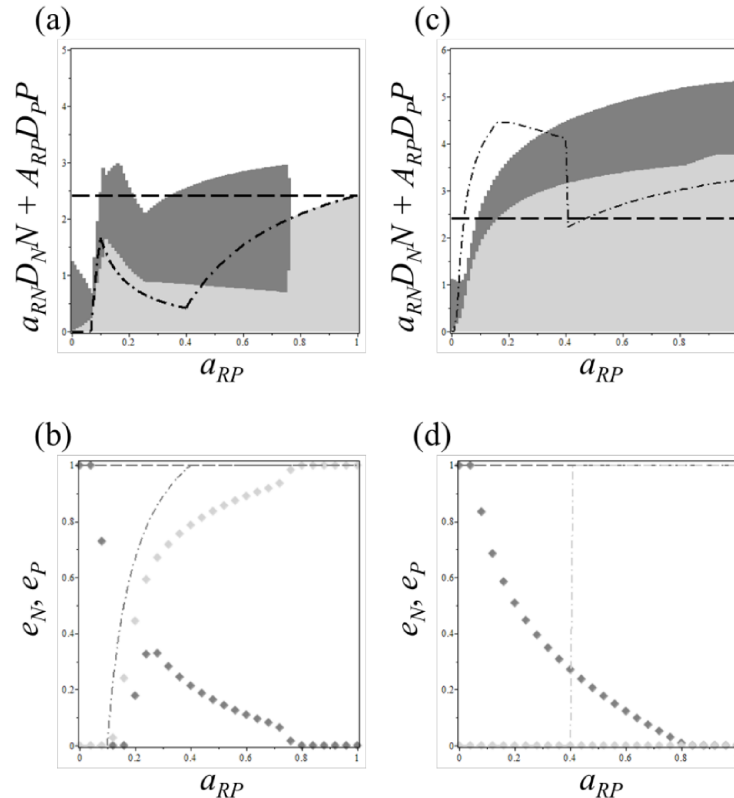


Fig. 3: 共有被食者と雑食者の遭遇率に依存した (a, c) 2 種の捕食者からの捕食圧の合計 ($a_{RN}D_NN + a_{RP}D_PP$) の変化 (b, d) 共有被食者の防御努力 (e_N, e_P) の変化。(a, b) では共有被食者の防御のみを考慮し、(c, d) では雑食者のスイッチング捕食も合わせて考慮する。点線は中間捕食者のみ、鎖線は雑食者のみを捕食者として用いた場合の共有被食者に対する捕食圧をそれぞれ示す。雑食者と中間捕食者の遭遇率は 0.2 に固定した。その他パラメータは Fig. 1 と同様である。

4. 考察

今回の研究から、被食者及び捕食者双方の行動の可塑性が、共有被食者の個体群密度の抑制に対して大きく影響しうることが示唆された。特に、共有被食者の適応的防御の効果によって、古典的な IGP モデルでは示されていない 2 種の捕食者の導入による共有被食者個体群密度の抑制が実現されることが示された。また、雑食者のスイッチング捕食はそれ単体では共有被食者密度の抑制に貢献しなかったが、共有被食者の適応的防御を合わせて考慮することによって、防御単体時よりも強固に共有被食者の密度を抑制可能であることが示された。

共有被食者が自身の適応度を増加させるように 2 種類の防御に対する努力を配分できるという仮定があるにもかかわらず、防御によって自身の個体群密度が減少する (Fig. 2b) のは一見奇妙な結果に見える。雑食者と共有被食者の遭遇率 (a_{RP}) が増加すると、共有被食者はより脅威に大きい雑食者に対して多くの防御努力を配分する (Fig. 3b)。これによって雑食者からの捕食圧は抑えられるが (Fig. 3a)、雑食者からの IGP で抑制されていた中間捕食者も解放される。その結果、中間捕食者に対する共有被食者の防御努力は相対的に小さくなっているため (Fig. 3b)、中間捕食者からの捕食によって共有被食者は増加できないというジレンマが生じていると考えられる。

また、雑食者がスイッチング捕食を考慮した場合、たとえ 2 種の捕食者からの捕食が大きいときでも、共有被食者はどちらの捕食者にも防御努力を配分せず、個体群密度が減少していた (Fig. 2d)。これは、スイッチング捕食を行う雑食者からの捕食率は飽和関数であるため被食者密度が大きくなっても捕食率は大きくなりにくく、逆に、被食者密度が小さいときはスイッチングによって捕食率が小さくなることが関連している。つまり、共有被

食者は、スイッチング捕食を行う雑食者に対して防御を配分しても自身の適応度が増加しにくいため、雑食者からの捕食が大きくなっても防御努力を配分しないと考えられる。また、雑食者からの IGP によって中間捕食者は減少しているため、中間捕食者にも防御を配分しない。その結果、共有被食者は全ての防御を破棄するため、2種の捕食者の導入によって個体群密度が減少すると考えられる。

農業害虫 (被食者) を天敵昆虫 (捕食者) を用いて駆除する生物的防除の研究は広く行われており、害虫及び天敵のそれぞれの行動特性に対する知見も蓄積されているが (Pallini et al. 1999; Chow et al. 2008 etc...), それらが生物的防除の効率に与える影響に関してはほとんど調べられていない。これは、生物の行動自体は明確に観察できても、行動が生物の生態学的特性や群集動態に与える効果を定量的に計測するのが困難であるためである。そのため、生物の行動を考慮した数理モデルを用いた解析は生物的防除の効率を予測するための有効なアプローチであると考えられる。今後、より現実的な要素 (空間構造、害虫及び天敵の移動分散など) を合わせて考慮したモデルと実際の圃場での実験研究のデータを統合することによって、数理モデルは生物的防除の発展に寄与できると考えられる。

参考文献

- Chow, A., Chau, A., Heinz, K.M., (2008) Compatibility of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) with *Amblyseius (Iphiseius) degenerans* (Acari: Phytoseiidae) for control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse roses. *Biol. Control* **44**, 259-270.
- Collier, T., Steenwyk, R.V., (2004) A critical evaluation of augmentative biological control. *Biol. Control* **31**, 245-256.
- Dinter, A., (2002) Microcosm studies on intraguild predation between female erigonid spiders and lacewing larvae and influence of single versus multiple predators on cereal aphids. *J. Appl. Entomol.* **126**, 249-257.
- Heinz, K.M., Nelson, J.M., (1996) Interspecific interactions among natural enemies of *Bemisia tabaci* in an inundative biological control program. *Biol. Control* **6**, 384-393.
- Holt, R.D., Polis, G.A., (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* **149**, 745-764.
- Janssen, A., Montserrat, M., HilleRisLambers, R., de Roos, A.M., Pallini, A., Sabelis, W., (2006) Intraguild predation usually does not disrupt biological control. In: Brodner, J., Boivin, G. (Eds.), *Trophic and Guild Interactions in Biological Control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 21-44.
- Kogan, M., (1998) Integrated pest management: Historical perspectives and contemporary developments. *Annu. Rev. Entomol.* **43**, 243-270.
- Nakazawa, T., Miki, T., Namba, T., (2010) Influence of predator-specific defence adaptation on intraguild predation. *Oikos* **119**, 418-427.
- Pallini, A., Janssen, A., Sabelis, M.W., (1999) Spider mites avoid plants with predators. *Exp. Appl. Ecol.* **23**, 803-815.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Armer, C.A., (1993) Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* **96**, 439-449.
- Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J., Jaffee, B.A. (1995) Intraguild predation among biological control agents: Theory and Evidence. *Biol. Control* **5**, 303-335.

- Snyder, W.E., Ives, A.R., (2001) Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecol.* **82**, 705-716.
- Stiling, P., Cornelissen, T., (2005) What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biol. Control* **34**, 236-246.
- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E., (2008) Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biol. Control* **45**, 225-237.
- van Baalen, M., Krivan, V., van Rijn, C.J., Sabelis, M.W., (2001) Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey system. *Am. Nat.* **157**, 512-524.