



RESPUESTA FUNCIONAL DE *Diomus sp.* (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) SOBRE *Aphis craccivora* (HOMOPTERA: APHIDIDAE)

²Alex Aguilar, ^{1,2}Daniel Emmen y ^{1,2}Dora Quiros

¹Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Departamento de Zoología y ²Laboratorio de Estudios Biológicos Contra Plagas Agrícolas (Edificio de Laboratorios Científicos, Lab.116, V.I.P.) Telefax.: 264-8441. e-mail: aguililar24@hotmail.com, demmen@cwpanama.net, dquros@cwpanama.net

RESUMEN

El estudio de la respuesta funcional del cuarto estadio larval, machos adultos y hembras adultas de *Diomus sp.* (Coleoptera: Coccinellidae) se realizó en condiciones de laboratorio, con densidades de 5, 10, 20, 30, 40 y 60 individuos de *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). Larvas del cuarto estadio de *Diomus sp.* consumieron mayor número de presas que los machos y hembras en todas las densidades de presas. Los machos consumieron en una densidad de cinco áfidos un número mayor de presas que las hembras, pero a medida que aumentaban las densidades, las hembras consumieron más presas que los machos. El consumo de presas por los diferentes estadios de *Diomus sp.* fue proporcional a las densidades de presas, mientras que el porcentaje del consumo fue inversamente proporcional a las densidades de presas. Estos resultados nos indican que los diferentes estadios de vida del depredador *Diomus sp.* presentaron una respuesta funcional Tipo II de Holling (1959).

PALABRAS CLAVES

Diomus sp., *Aphis craccivora*, relación depredador-presa, respuesta funcional, depredador, Control Biológico.

ABSTRACT

Study of the functional response of the fourth instar larvae and adult males and females of *Diomus sp.*, (Coleoptera: Coccinellidae) was conducted using densities of 5, 10, 20, 30, 40 and 60 individuals of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). Fourth instar larvae of *Diomus sp.* consumed more prey than males and

females in each prey density. When the prey density was five aphids, males consumed more individuals than females, but as the prey density increased, females consumed more prey than males. Prey consumption by different life stages of *Diomus sp* was proportional to the prey densities, whereas the percentage of prey consumption was inversely proportional to prey densities. These results indicate that different life stages of *Diomus sp.* exhibited a Holling Type II functional response.

KEY WORDS

Diomus sp., *Aphis craccivora*, predator-prey relationship, functional response, predator, Biological Control.

INTRODUCCIÓN

Aphis craccivora es un áfido polífago de muchas plantas, especialmente Leguminosae cultivadas a nivel mundial, tales como *Vigna*, *Phaseolus* y *Arachis* (Quiros 1988).

Esta plaga causa daño directo a las plantas mediante la extracción de savia debido a las altas poblaciones que estos insectos alcanzan. También produce cambios fisiológicos que inducen modificaciones en el metabolismo de las plantas (Cermeli 1987). Sin embargo, el mayor daño lo causan al transmitir casi 30 tipos diferentes de virus vegetales, incluyendo virus no persistentes de frijoles, habichuelas, remolacha Curcubitaceae y Cruciferae (Blackman & Eastop 1984), además de virus persistentes al maní, (virus roseta del maní) que es transmitido por las formas aladas y ápteras (Hill 1983).

Los insecticidas usados en la agricultura panameña para el control de áfidos, en diversos cultivos, son del grupo de los organofosforados, los cuales se caracterizan por una alta toxicidad y por su acción sistémica (Espinosa 1987). La aplicación indiscriminada de estos insecticidas en los diferentes cultivos para el control de esta plaga, trae como consecuencia daños ambientales y a la salud humana (Aguilar 2004).

Una alternativa para el manejo de esta plaga es el uso de depredadores como agentes de control biológico. Esto implica el descubrimiento, identificación y estudio adecuado de aquellas especies de insectos depredadoras de *A. craccivora* que puedan ser empleadas exitosamente (Aguilar 2004).

Aunque se han reportado varias especies de insectos como depredadores de *A. craccivora* en América Central, existen muy pocos estudios básicos sobre su biología y capacidad de depredación que permitan considerar su uso como agentes de control biológico (Saunders et al., 1998).

La respuesta funcional es un componente básico para iniciar un estudio de control biológico, ya que la misma se define como la relación existente entre el número de presas consumidas por el depredador y la densidad de la presa (Solomon 1949). El nivel de control por depredadores depende del número de depredadores por presas y su habilidad para buscar, manejar y consumir las mismas (O'Neil 1989).

El objetivo de este estudio fue evaluar el comportamiento de *Diomus sp.* como depredador de *A. craccivora*, a través de su respuesta funcional bajo condiciones de laboratorio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se desarrolló una colonia de *A. craccivora* sobre frijol chiricano (*Vigna unguiculata*) en el invernáculo del Laboratorio de Estudios Biológicos de Plagas Agrícolas. Adultos de coccinélidos del género *Diomus sp.* fueron colectados en el campo y colocados dentro de cajas colapsables de aluminio que contenían a su vez, las plantas de frijol con *A. craccivora*. Esto se hizo con el fin de que hembras y machos adultos de *Diomus sp.* se alimentaran y copularan. Los adultos apareados de estos coccinélidos fueron extraídos de las cajas colapsables por medio de un aspirador entomológico y luego transferidos a una caja de madera forrada con plástico y muselina la cual fue llevada al laboratorio. En su interior, esta caja contaba con plantas de *Vigna unguiculata* previamente infestadas con *A. craccivora* para que los depredadores siguieran alimentándose y las hembras grávidas ovipositaran y produjeran larvas y adultos con el fin de llevar a cabo los experimentos de depredación.

La colonia de *Diomus sp.*, así como cada uno de los experimentos desarrollados en este estudio, fueron mantenidos en una cámara bioclimática de crecimiento (Fig. 1) con temperaturas de 26 ± 1 °C (diurna) y 22 ± 1 °C (nocturna), con un fotoperíodo de 14h L: 10h O.

Por medio de un aspirador entomológico, se colectaron individuos machos y hembras de la colonia de *Diomus sp* y se colocaron en parejas dentro de cámaras de apareamiento y oviposición (Fig. 2). Las cámaras eran de material plástico transparente de 9 cm de alto y 7.5 cm de diámetro. En su interior se contaba con una base de papel filtro humedecido para mantener la humedad relativa en el medio, así como hojas y tallos de frijol infestadas con diferentes estadios ninfales de *A. craccivora* para que los coccinélidos se alimentaran y pudieran colocar los huevos sobre una superficie natural. La parte superior de las cámaras estuvieron cubiertas con muselina sujetadas con una banda elástica. Las hojas y tallos que presentaban huevos se colocaron en nuevas cámaras para que estos se desarrollaran. Las larvas que emergieron fueron agrupadas en otras cámaras para que completaran el ciclo de vida hasta la etapa adulta. Todas las cámaras de observación fueron ubicadas dentro de la cámara bioclimática de crecimiento.



Fig. 1. Cámara de cría de *Diomus sp.*, dentro de la cámara bioclimática.

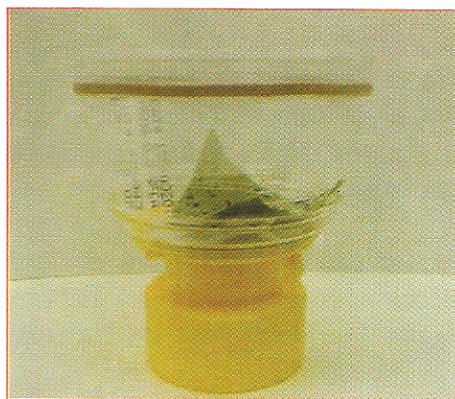


Fig. 2. Cámara de observación de apareamiento y oviposición de *Diomus sp.*

Para las observaciones de respuesta funcional, se utilizaron larvas del cuarto estadio debido a que el tiempo de duración de la larva del primer al tercer estadio es muy corto. Las larvas fueron sometidas a un período de inanición de solo 12 horas, ya que si se esperaba mayor tiempo para iniciar el experimento, estas larvas podrían haber cambiado a la etapa de prepupa, en la cual las larvas del cuarto estadio secretan un líquido pegajoso por el último segmento corporal además de que pierden movilidad y capacidad para alimentarse. Los adultos se mantuvieron durante 24 horas sin alimentarse.

Tanto las larvas del cuarto estadio como los adultos hembras y machos, se colocaron individualmente dentro de platos Petri de plástico de 8.5 cm de diámetro (“arena de depredación”) que contenían una base de papel filtro y hojas de frijol frescas en las cuales se colocaron diferentes densidades de áfidos (5, 10, 20, 30, 40 y 60) del tercer y cuarto estadio ninfal. Se hicieron 10 réplicas con larvas de *Diomus sp.* del cuarto estadio y 10 réplicas con adultos de cada sexo, por cada densidad de presa. El procedimiento para observar la respuesta funcional en *Diomus sp.* bajo condiciones de laboratorio, fue tomado y adaptado de Ofuya & Akingbohunge (1988) y Omkar & Srivastava (2003).

Las larvas y adultos permanecieron en sus respectivos sistemas durante 24 horas y solo fueron utilizados una vez. Terminado el período de depredación se reportó el número de áfidos consumidos por los depredadores en 24 horas. Los datos de las curvas de respuesta

funcional para cada estadio de vida del depredador fueron transformados a logaritmo de base 10 con el fin de obtener una relación lineal entre la densidad de presas y la densidad de presas consumidas. Con los datos transformados, se llevaron a cabo análisis de regresión lineal a partir de los valores para observar el grado de relación entre las dos variables mencionadas.

La colección “voucher” de *Diomus sp* y de *Aphis craccivora* se depositó en la colección de referencia del Laboratorio de Estudios Biológicos de Plagas Agrícolas de la Universidad de Panamá (LEBIOPA).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Encontramos que a medida que la densidad de *A. craccivora* aumentaba de cinco a 60 individuos, el consumo de presa por las larvas de *Diomus sp* del cuarto estadio, se incrementaba de 4.6 a 16.7 áfidos, con reducción en la tasa de consumo entre 92 a 27.83% (Cuadro 1). En los adultos, el consumo de presas por los machos se incrementó de 3.1 a 8.2 áfidos y la tasa de consumo disminuyó de 62 a 13.66 %; de igual manera el consumo de presas por las hembras aumentó de 2.6 a 8.5 con una reducción de la tasa de presas consumidas de 52 a 14.17%.

Cuadro 1. Consumo de presas (promedio \pm DE) y porcentaje de consumo del cuarto estadio larval y adultos (machos y hembras) de *Diomus sp.* ante diferentes densidades de la presa (*A. craccivora*).

Densidad de presa	Cuarto Estadio		Machos		Hembras	
	Nº Consumido	% de Consumo	Nº Consumido	% de Consumo	Nº Consumido	% de Consumo
5	4.6 \pm 0.97	92.00%	3.1 \pm 1.97	62.00%	2.6 \pm 1.65	52.00%
10	7.5 \pm 1.58	75.00%	3.7 \pm 1.49	37.00%	4.3 \pm 2.06	43.00%
20	11.2 \pm 2.20	56.00%	4.6 \pm 2.27	23.00%	5.3 \pm 2.21	26.50%
30	12.1 \pm 2.69	40.33%	4.8 \pm 1.50	16.00%	7.0 \pm 1.89	23.00%
40	14.3 \pm 1.77	35.75%	5.8 \pm 2.3	14.50%	6.7 \pm 3.59	16.75%
60	16.7 \pm 4.52	27.83%	8.2 \pm 3.01	13.66%	8.5 \pm 4.09	14.17%

En el Cuadro 1 se observa que el consumo de presas por los diferentes estadios de *Diomus sp.* se incrementó a medida que aumentaba la

densidad de las mismas, mientras que el porcentaje de consumo de estas presas disminuía con su aumento. Este patrón de conducta de depredación se ajusta al modelo Tipo II de respuesta funcional de Holling (1959). Este tipo de respuesta funcional también nos indica que los depredadores (en sus diferentes estadios) llegan a un punto donde dejan de alimentarse, porque se encuentran completamente saciados. Resultados similares fueron encontrados en los estudios de respuesta funcional de Morales & Burandt (1985), donde larvas del primer estadio y los adultos (machos y hembras) de *Cycloneda sanguinea* depredaban diferentes densidades de *Toxoptera citricida*. De igual forma Ofuya & Akingbohunge (1988), encontraron resultados parecidos al trabajar con larvas del cuarto estadio y adultos de *Cheilomenes lunata* (depredador) y *A. craccivora*. Veeravel & Baskaran (1997) y Agarwala et al. (2001), obtuvieron resultados bastante similares al observar hembras de *Coccinella transversalis* y *Cheilomenes sexmaculatus* depredando a *Aphis gossypii*, y hembras de *Menochilus sexmaculata* depredando a *A. craccivora*.

Los análisis de regresión lineal entre el logaritmo de la densidad de áfidos y el logaritmo del número de áfidos consumidos por el cuarto estadio larval, hembra y macho adultos presentaron una relación lineal significativa donde el valor del coeficiente de regresión (r) obtenido por el cuarto estadio larval, hembra y macho adultos de *Diomus sp.* fue de 0.96, 0.95 y 0.98, respectivamente (Fig. 3, 4, 5).

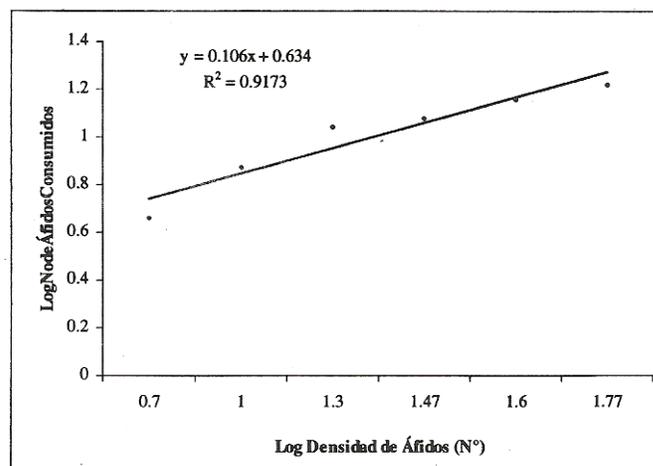


Fig. 3. *Aphis craccivora* consumidos por larvas del cuarto estadio de *Diomus sp.* a diferentes densidades de presas ($P < 0.001$, $r = 0.96$).

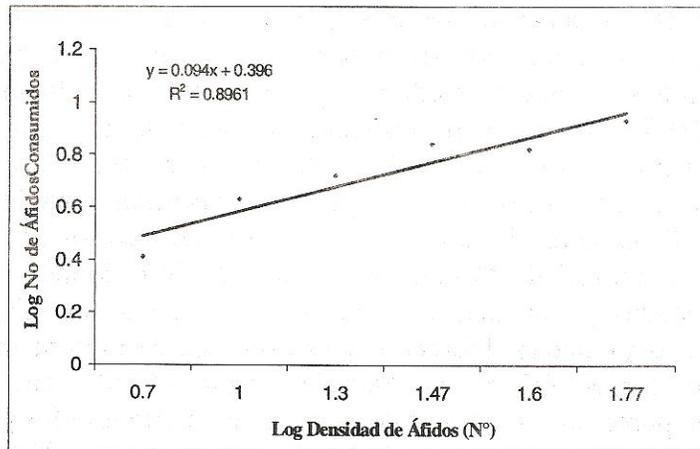


Fig. 4. *Aphis craccivora* consumidos por hembras adultas de *Diomus sp.* a diferentes densidades de presas ($P < 0.001$, $r = 0.95$).

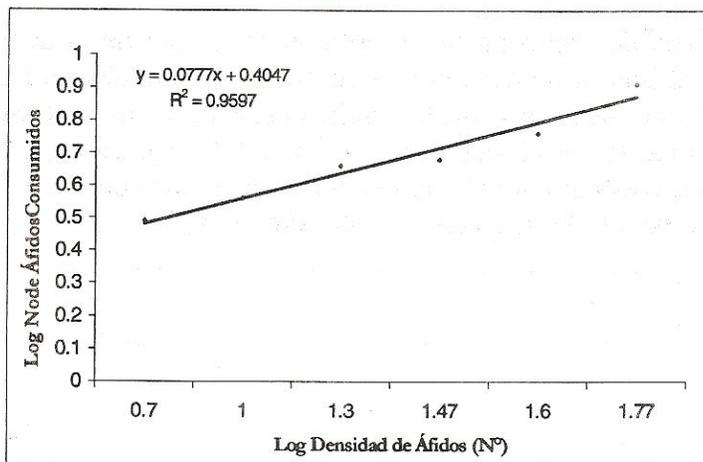


Fig. 5. *Aphis craccivora* consumidos por adultos machos de *Diomus sp.* a diferentes densidades de presas ($P < 0.001$, $r = 0.98$).

Larvas del cuarto estadio de *Diomus sp.* consumieron más presas que las hembras y machos adultos en todas las densidades de presa (Cuadro 1). Resultados similares fueron encontrados por (Omkar & Srivastava 2003), donde larvas del cuarto estadio de *Coccinella septempunctata* consumieron mayor número de presas de *Lipaphis*

erysimi que los adultos machos y hembras. Según Vohaland (1996), el máximo consumo de presas por larva del cuarto estadio en comparación a los adultos (machos y hembras), puede deberse a que ésta es más eficiente detectando la presa y de ese modo, consume grandes proporciones de la misma. Omkar & Srivastava (2001a), reportaron que las larvas de cuarto estadio posiblemente consumen mayor cantidad de presas que los adultos porque requieren mucho alimento para poder pasar a la etapa de pupa. Omkar & Srivastava (2001b), han reportado que los olores de la presa (kairomonas) son atractivos para los depredadores y éstos son percibidos más eficientemente por las larvas del cuarto estadio.

Todos estos factores podrían explicar la elevada habilidad de depredación de las larvas de cuarto estadio. Según Frazer (1988b), los coccinélidos adultos invierten poco tiempo en la búsqueda de sus presas, debido a que realizan otras actividades. (Fig. 6).

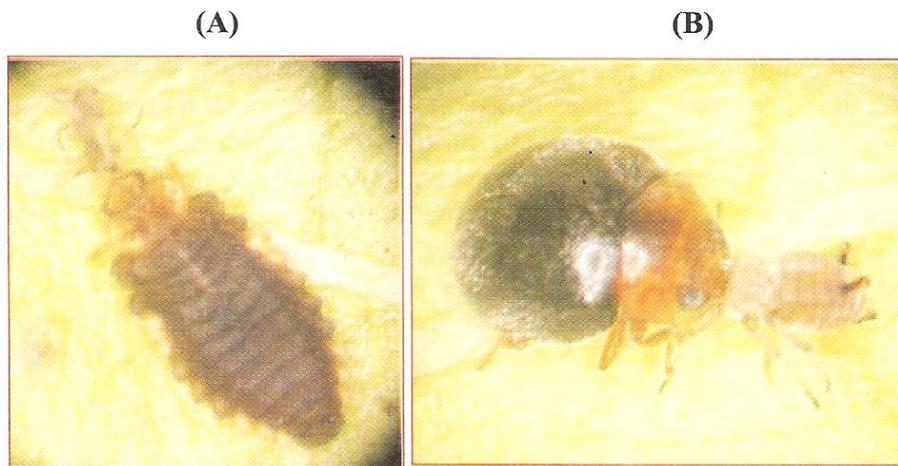


Fig. 6. Proceso de alimentación (depredación) en larvas y adultos de *Diomus sp.* Larva del cuarto estadio (A), y adulto (B), consumiendo ninfas del áfido del frijol, *Aphis craccivora*.

Cuando adultos de *Coccinella undecimpunctata* permanecieron 12 horas sin alimento antes de comenzar la búsqueda de la presa, el 90% de estos individuos se encontraron inactivos en el campo por algún tiempo (Frazer & Gilbert 1976). Mills (1982a), observó en un

experimento realizado en el laboratorio, que el 49 % de los adultos de *Adalia bipunctata* (Coccinellidae) frente a altas densidades de la presa (*Eucallipterus tiliae*), se encontraban inactivos, 29% buscaban su presa, 10% se alimentaban y 12% copulaban u ovipositaban. Sin embargo, hembras de *Scymnus levaillanti* y *Cheilomenes lunata*, consumieron un mayor número de presas que las larvas del cuarto estadio y los adultos machos, en todas las densidades estudiadas (Uygun & Atlihan 2000; Ofuya & Akingbohunge 1988).

El consumo de presas por los machos de *Diomus sp.*, fue mayor que el de las hembras (en presencia de una densidad de cinco áfidos), mientras que en las otras densidades estas (las hembras), consumieron mayor número de áfidos que los machos (Cuadro 1). Frente a una densidad de 60 áfidos, la hembra adulta de *Diomus sp.*, consumió un máximo de 8.5 áfidos. Mills (1982 a), encontró que densidades superiores a nueve áfidos/100 cm², son suficientemente abundantes para saciar a las hembras adultas de *Adalia bipunctata* ya que pasan muchos días en pausa digestiva (“starvation”), para producir un máximo número de huevos. Hemptinne et al. (1996), realizaron un estudio con esta misma especie, pero esta vez depredando a *Acyrtosiphon pisum* y encontraron que frente a una densidad de 20 áfidos /día/150cm², las hembras consumían un promedio de ocho áfidos por día y los machos un promedio de dos áfidos por día. Estos resultados se podrían atribuir al tamaño y la alta energía y nutrientes que requiere la hembra para el proceso de reproducción (Rhamhalinghan 1987). El macho adulto en este sentido consume menos áfidos, ya que utiliza su tiempo y energía en buscar a la hembra para copular (Omkar & Srivastava 2001a).

Según Omkar & Srivastava (2003), estos resultados pudieron estar influenciados por fenómenos simultáneos tales como tiempo de exposición de la presa, el tiempo de búsqueda y el nivel de hambre de los depredadores.

En una alta densidad de presa, probablemente el contacto entre las presas y el depredador es frecuente, lo que produce la reducción del tiempo de búsqueda, incrementando el consumo de presa (Omkar & Srivastava 2003). Según Omkar & James (2001), un depredador hambriento ataca violentamente y devora completamente casi todas las presas que se encuentran a una baja densidad y cuando se ha saciado,

el consumo eficiente disminuye. Un depredador saciado puede mostrar un descenso en el porcentaje de consumo de presas en altas densidades porque posiblemente gasta más tiempo en manejar la presa y debido a esto la tasa de captura disminuye (Mills 1982 b). Además del estado de hambre que presenten los depredadores, la temperatura es otro factor que limita la efectividad de los coccinélidos ya que la voracidad de estos en altas densidades de áfidos es afectada negativamente cuando la temperatura es baja (Frazer 1988a).

Según O'Neil (1989), los estudios de respuesta funcional realizados bajo condiciones de laboratorio con *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomide), demostraron que la tasa de ataque se incrementaba, mostrando una respuesta funcional tipo II. Esto resultados sugieren que, probablemente, fue el tiempo de búsqueda el factor que limitó la tasa de ataque, mientras que la respuesta funcional realizada en el campo fue más compleja mostrando que la forma de la curva se daba en función de la densidad de presa y la búsqueda realizada por los depredadores.

CONCLUSIONES

Las larvas del cuarto estadio y adultos (machos y hembras) de *Diomus* sp., exhibieron una respuesta funcional Tipo II de Holling (1959), dado el grado de relación lineal significativamente alto observado entre las variables estudiadas (número de presas consumidas y densidad de presas).

Las larvas del cuarto estadio de *Diomus* sp consumieron mayor número de áfidos que machos y hembras adultos en todas las densidades experimentadas.

Las hembras de *Diomus* sp. consumieron ligeramente mayor número de presas que los machos debido, probablemente, a que éstas necesitan más energía y nutrientes para el proceso de reproducción.

Es importante realizar un estudio de respuesta funcional de *Diomus* sp. en el campo, como un factor importante para evaluar su potencialidad como depredador de *A. craccivora*. En este estudio de campo deberán tomarse en consideración otros aspectos tales como la arquitectura y etapas fenológicas de la planta, grado de dispersión del depredador, microclima en donde se desenvuelve el depredador y la presa, etc.

REFERENCIAS

- Agarwala, B.K., P. Bardhanroy, H. Yasuda & T. Takizawa. 2001. Prey consumption and oviposition of the aphidophagous predator *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) in relation to prey density and adult size. *Environ. Entomol.* 30 (6): 1182-1187.
- Aguilar, A. 2004. Biología, morfología y respuesta funcional de *Diomus sp.* (Coleoptera: Coccinellidae) como depredador de *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) en condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Panamá. 90 pp.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop. 1984. Aphids on the world's crops. An identification guide. John Wiley y Sons, Ltd, 466 pp.
- Cermeli, M. 1987. Control de áfidos plagas en Venezuela. En Pinochet, J. y Quintero, D. Curso de áfidos. Artículos selectos sobre áfidos y su importancia económica en la agricultura de Centro América. CATIE. Informe técnico N° 125. 20-35 pp.
- Espinosa, J. 1987. Afidocidas de empleo en la agricultura panameña. En Pinochet, J. Y Quintero, D. Curso de áfidos. Artículos selectos sobre áfidos y su importancia económica en la agricultura de Centro América. CATIE. Informe técnico N° 125. 43-46 pp.
- Frazer, B.D. 1988a. Predators. En Aphids: their biology, natural enemies and control. Vol. 2B, ed by A.K. Minks & P. Harrewijn, Amsterdam: Elsevier. 217-230 pp.
- Frazer, B.D. 1988 b. Coccinellidae. En Aphids: their biology, natural enemies and control. Vol. 2B, ed by A.K. Minks & P. Harrewijn., Amsterdam: Elsevier. 231-247 pp.
- Frazer, B.D. & N. Gilbert. 1976. Coccinellids and aphids: A quantitative study of the impact of adult lady-birds (Coleoptera: Coccinellidae) preying on field populations of pea aphids (Homoptera: Aphididae). *J. Entomol. Soc. Br. Columbia.* 73: 33-56.

- Hemptinne, J.L., A.F.G. Dixon & G. Lognay. 1996. Searching behavior and mate recognition by males of the two spot ladybird beetle, *Adalia bipunctata*. *Ecological Entomology* 21: 165-170.
- Hill, D. S. 1983. *Agricultural insect pest of the tropics and their control*. Cambridge University Press, Cambridge. 200 pp.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly. *Canadian Entomologist*. 91: 293- 320.
- Mills, N.J. 1982 a. Voracity, cannibalism and coccinellid predation. *Ann. of Appl. Biol.* 101: 144-148.
- Mills, N.J. 1982 b. Satiation and the functional response: A test of a new method. *Ecol. Entomol.* 7 (3): 305-316.
- Morales, J. & C.L. Burandt JR. 1985. Interactions between *Cycloneda sanguinea* and the brown citrus aphid: adult feeding and larval mortality. *Environ. Entomol.* 14: 520-522.
- Ofuya, T. I. & A.E. Akingbohunge. 1988. Functional and numerical response of *Cheilomenes lunata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). *Insect Sci. Applic.* 9 (4): 543-546.
- Omkar & B.E. James. 2001. Predation efficacy of the ladybeetle, *Coccinella transversalis* Fabricius in relation to certain aphids. *Biol. Memoirs.* 27 (1): 20-26.
- Omkar & S. Srivastava. 2001a. Comparative predatory potential of a ladybird beetle, *Coccinella septempunctata* Linn. on six prey species. *Biol. Mem.* 27 (2): 59-63.
- Omkar & S. Srivastava. 2001b. Ovipositional preference of *Coccinella septempunctata* Linnaeus (Coccinellidae: Coleoptera). *J. Aphidol.* 15: 5-18.
- Omkar & S. Srivastava. 2003. Functional response of the seven-spotted lady beetle, *Coccinella septempunctata* Linnaeus on the mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach). *Insect Sci. Applic.* 23 (2):149-152.

O'Neil, R.J. 1989. Comparasion between laboratory and field measurements of the functional response of *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). J. Kans. Entomol. Soc. 62:148-155.

Quiros, D.I. 1988. Áfidos (Homoptera: Aphididae) de Panamá. Tesis de Maestría en Ciencias (Entomología). Universidad de Panamá. 318 pp.

Rhamhalinghan, M. 1987. Seasonal variations in ovarioler output in *Coccinella septempunctata* L. (Coleptera: Coccinellidae). In: Palanichamy S. (ed): Proc. 5th Indian Symposium Invert. Repord., P.G. and Res. Dept. Zool., A.P.A. College of Arts and Culture, Palani, India. Pp. 149-157.

Saunders, J.L, D.T. Coto & A.B.S. King, 1998. Plagas invertebradas de cultivos anuales alimenticios en América Central. Centro Agronómico Tropical de investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 305 pp.

Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18: 1-35.

Uygun, N. & R. Atlihan. 2000. The effect of temperature on development and fecundity of *Scymnus levaillanti*. BioControl. 45 (4): 453-462.

Veeravel, R. & P. Baskaran. 1997. Functional and numerical response of *Coccinella transversalis* Fab. and *Cheilomenes sexmaculata* Fab. Feeding on the melon aphid, *Aphis gossypii* Glov. Insect Sci. Applic. 17 (3-4): 335-339.

Vohland, K. 1996. The influence of plant structure on searching behaviour in the ladybird, *Scymnus nigrinus* (Coleoptera: Coccinellidae). Eur. J. Entomol. 93: 151-160.

Recibido mayo de 2004, aceptado junio de 2005.