

Respuesta funcional de la larva de *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) (Diptera: Syrphidae) al áfido negro del matarratón *Aphis craccivora* Koch, 1854 (Hemiptera: Aphididae)

José Torrealba y Evelín Arcaya

Universidad Centrocidental "Lisandro Alvarado", Departamento de Ciencias Biológicas, Apartado 400, Barquisimeto, Venezuela. E-mail: josetorrealba84@gmail.com

Resumen

TORREALBA J, ARCAJA E. 2014. Respuesta funcional de la larva de *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) (Diptera: Syrphidae) al áfido negro del matarratón *Aphis craccivora* Koch, 1854 (Hemiptera: Aphididae). ENTOMOTROPICA 29(1): 9-16.

Se determinó la respuesta funcional de la larva de *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) al áfido negro del matarratón [*Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. (Fabaceae)] *Aphis craccivora* Koch, 1854 bajo condiciones de laboratorio. Esta respuesta fue estudiada a las densidades de 30, 40, 50, 60, 70, 80 y 100 áfidos (ninfas de tercer y cuarto instar). Varios modelos matemáticos fueron aplicados a los datos de depredación usando análisis de regresión para determinar la relación existente entre el número de áfidos depredados y las densidades del áfido. Los valores de F y R² fueron usados como criterio para evaluar los modelos. Las curvas de respuesta funcional se ajustaron mejor y mostraron el valor más alto de R² para el modelo Polinomial indicando una fuerte correlación entre el aumento de áfidos depredados por *P. clavatus* y las diferentes densidades de *A. craccivora*. El coeficiente de determinación para el modelo de Holling sugiere que *P. clavatus* se comporta típicamente como un depredador que responde al tipo de curva II.

Palabras clave adicionales: *Gliricidia sepium*, modelo de Holling, sirfido depredador.

Abstract

TORREALBA J, ARCAJA E. 2014. Functional response of *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) (Diptera: Syrphidae) larvae to the black bean aphid *Aphis craccivora* Koch, 1854 (Hemiptera: Aphididae). ENTOMOTROPICA 29(1): 9-16.

Functional response of *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) larvae to the black bean aphid, *Aphis craccivora* Koch, 1854 was evaluated under laboratory conditions. Response at 30, 40, 50, 60, 70, 80 and 100 aphid densities (third and fourth nymphal instar) was studied. Several mathematical models were applied to predation data using regression analysis in order to determine number of preyed aphid to aphid, densities relationship. F and R² values were used as criteria to evaluate models. Based in higher R² values, functional response curves better fitted to polynomial model, indicating stronger correlation between increasing number of aphids eaten by *P. clavatus* and the *A. craccivora* densities. Holling's model suggests that *P. clavatus* typically fitted to Type II response.

Additional key words: *Gliricidia sepium*, Holling's model, syrphid fly.

Introducción

La selección de un depredador para ser usado en un programa de manejo de plagas requiere un completo entendimiento de la relación existente entre depredador y presa. Leopold (1933), refiriéndose al proceso de depredación identificó cinco factores principales que influyen en el mismo: densidad de la presa, densidad del depredador, características del medio ambiente, características de la presa y características del depredador. Solomón (1949) dio a conocer dos términos para describir la relación existente entre el depredador y la presa: la respuesta funcional, que describe la relación entre el número de presas consumidas por un depredador en función de la densidad de la presa, en un espacio e intervalo de tiempo fijos; y la respuesta numérica, la cual se refiere a un incremento en el número de depredadores siguiendo un incremento en la densidad de la presa. Holling (1961) afirmó que la densidad de la presa y del depredador son componentes inevitables de toda relación existente entre depredador y presa.

La respuesta funcional es importante para cualquier descripción sobre depredación, precisamente porque el número de presas consumidas determina el desarrollo, supervivencia y reproducción de los depredadores (Oaten y Murdoch 1975). Sirve también por tanto para evaluar la potencialidad de agentes de control biológico de plagas (Fernández y Corley 2004). Además, permite entender relaciones coevolutivas depredador-presa e inferir acerca de los mecanismos etológicos básicos implícitos en dichas interacciones (Houck y Strauss 1985).

Pseudodoros clavatus (Fabricius, 1794) es un sírfido depredador presente en las regiones tropicales y subtropicales del continente americano, señalado como enemigo natural de áfidos (Michaud y Browning 1999). Investigaciones conducidas por Belliure y Michaud (2001) sobre biología larvaria y comportamiento del adulto de *P. clavatus* indican la eficacia de las larvas de este sírfido en el control de *Aphis spiraecola* Patch,

1914 y *Toxoptera citricida* Kirkaldy, 1907 en cultivos citrícolas.

Varios autores han destacado la importancia de *P. clavatus* como enemigo natural de numerosas especies de áfidos, cochinillas y psílidos (Gonçalves y Gonçalves 1976, Freitas 1982). Otro ejemplo significativo es la relación señalada por Rojo et al. (2003) con al menos 13 especies de áfidos y otras presas como la filoxera de la vid (*Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch, 1855)) en Argentina, Brasil, Puerto Rico y Estados Unidos.

En Venezuela, este listado se amplía y complementa con las aportaciones de Guagliumi (1962) depredando *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) y *Sipha flava* (Forbes, 1884). Además, en listado presentado por Cermeli (1983), se indica su relación con los áfidos de los cítricos *A. spiraecola*, *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe, 1841) y *T. citricida*. También este autor cita la especie sobre *Aphis gossypii* Glover, 1877 y *Prociphilus erigeronensis* (Thomas, 1879). Por otro lado, Díaz et al. (2004) añadieron las citas de *A. craccivora*, *Aphis illinoisensis* Schimer, 1866; *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe, 1841 y *Myzus persicae* (Sulzer, 1776), sobre diferentes cultivos.

Aunque la capacidad de depredación de *P. clavatus* alimentándose de áfidos no es conocida, existen investigaciones en otras especies de sírfidos como *Allograpta obliqua* (Say, 1823) las cuales indican que altas densidades larvales de este sírfido pueden afectar del 70 al 100 % de la población de áfidos (Weems, 1971). El mismo autor indicó que las larvas de *A. obliqua* consumen hasta 265 áfidos durante el desarrollo larvario. Otras investigaciones conducidas por Emmen y Quirós (2006) sobre la capacidad de depredación de los diferentes estadios de desarrollo del sírfido *Ocyrtamus gastrostactus* (Wiedemann, 1830) alimentándose de *T. citricida* indicaron que la voracidad de las larvas aumenta conforme avanza su desarrollo.

Investigaciones para determinar los tipos de curvas exhibidas por varios insectos depredadores expuestos a diferentes densidades de su presa han sido realizadas. Tenhumberg (1995) estudió un modelo para estimar el efecto de depredación de la larva del sírfido depredador *Episyrphus balteatus* (de Geer, 1776) sobre las poblaciones de áfidos en el cultivo de trigo. De acuerdo al autor, la tasa de alimentación de la larva de este sírfido exhibió una respuesta funcional tipo III, según Holling. Además indicó que durante el desarrollo larval, consumió un total de 396 áfidos. Putra y Yasuda (2006) indicaron que la densidad de la presa influyó positivamente en el desempeño larval y en el peso de dos especies de sírfidos, *E. balteatus* y *Eupeodes corollae* (Fabricius, 1794), alimentadas con *Acyrtosiphon pisum* Harris, 1776 y *A. craccivora*. De acuerdo a los autores, la respuesta funcional difirió entre especies.

El áfido negro del matarratón, *A. craccivora* está ampliamente distribuido en diferentes continentes (Capinera, 2001). Se ha registrado en aproximadamente 50 especies de plantas cultivadas pertenecientes a 19 familias; está asociado principalmente a las Fabaceae, como *Phaseolus vulgaris* Linnaeus, 1753, *Vigna unguiculata* (Linnaeus, 1753) y *Vicia faba* Linnaeus, 1753 en países del continente africano, como Argelia, Nigeria y Egipto (Blackman y Eastop 2007, Laamari et al. 2008, Berberet et al. 2009). Adicionalmente, ha sido señalado como plaga en cultivos de importancia económica como la papa, caraota, frijol y haba, en los cuales además del daño por alimentación es responsable de la transmisión de virus en frijol y haba (Ofuya 1997, Carrera y Cermeli 2001, Moraes y Bleicher 2007). En consideración a la importancia de *A. craccivora* como insecto plaga del cultivo de las fabáceas, el depredador de áfidos *P. clavatus* se convierte en una importante alternativa de control biológico para ser utilizado en un programa de Manejo Integrado de Plagas. Al respecto, se planteó

la presente investigación con el propósito de determinar la respuesta funcional de *P. clavatus* al áfido negro del matarratón, *A. craccivora*.

Materiales Y Métodos

Recolecta y mantenimiento de *Pseudodoros clavatus*

Adultos del depredador, *P. clavatus* fueron recolectados en las parcelas experimentales “Miguel Luna Lugo” del Decanato de Agronomía, Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado (UCLA), ubicado en Tarabana, municipio Palavecino, estado Lara, usando una red entomológica estándar de 30,5 cm de diámetro. Machos y hembras fueron confinados dentro de frascos de vidrio (21 mm x 70 mm). Una tapa de tela organza firmemente sujeta con una banda de goma permitió mantener una apropiada humedad relativa y circulación de aire. En el interior del frasco se aplicó miel en forma de líneas para proveer alimento a los adultos del depredador. Una vez finalizada la recolecta, las muestras fueron llevadas al Laboratorio de Investigación de Entomología (UCLA). La presa *A. craccivora* se obtuvo de una cría que se mantiene en el Laboratorio de Investigación de Entomología (UCLA) y se realizó siguiendo la metodología de Arcaya (2000). El depredador y la presa fueron mantenidos en una sala de cría a 28 ± 2 °C, 80 ± 10 % HR y 12:12 (D:N) horas de fotoperiodo.

En el laboratorio, hembras y machos del depredador *P. clavatus* fueron transferidas, a través de una manga, dentro de una jaula de cría de plástico de 50 cm de largo x 35 cm de ancho x 38 cm de alto, provista de una tapa de tela organza. Estas jaulas de cría se modificaron a partir de unas cajas de plástico transparente en cuyas paredes laterales se realizaron unas aberturas rectangulares que se cubrieron con tela organza, con el propósito de conseguir una humedad y circulación de aire apropiada. Sobre

el fondo de la jaula se utilizaron dos tapas de cápsulas de Petri de plástico de 9 cm de diámetro con papel absorbente. Para suministrar el alimento, en cada tapa fueron colocados en forma invertida frascos de vidrio, uno con solución de miel al 50 % y el otro con agua destilada lo cual permitió la difusión del alimento a través del papel absorbente. Adicionalmente, en el fondo de la jaula se colocó un tubo de vidrio (21 mm x 70 mm), con un ramillete de flores de la planta *Tridax procumbens* L. (Asteraceae), lo cual sirvió para suministrar polen como fuente de proteínas. Para estimular la oviposición del depredador se colocó una planta de frijol bayo (*Vigna unguiculata* (L.)) de 15 días de edad infestada con el áfido *A. craccivora* (Schneider 1969). Cada 4 horas, las plantas fueron revisadas y aquellas hojas que contenían huevos fueron aisladas. Se individualizaron los huevos de *P. clavatus* en cápsulas de Petri de plástico de 9 cm de diámetro. Estas cápsulas fueron previamente preparadas con una ventana en su tapa, cubierta por tela organza, lo cual permitió mantenimiento apropiado de ventilación. El fondo de cada cápsula fue previamente preparado con papel absorbente y una hoja de frijol bayo con la densidad de áfidos requeridos en cada tratamiento. Cada una de las cápsulas fue rotulada indicando el tratamiento y el número de réplica.

Determinación de la respuesta funcional

Para el estudio de la respuesta funcional de *P. clavatus*, se realizaron pruebas con 7 tratamientos correspondientes a las densidades 30, 40, 50, 60, 70, 80 y 100 áfidos. Se utilizaron ninfas de tercer instar, las cuales se caracterizaron por poseer un color marrón claro y estar recubiertas de un polvillo ceroso y de cuarto instar que son de color marrón. Los tratamientos fueron replicados 8 veces por un periodo de 6 días para los tres instares. Los recipientes utilizados fueron cápsulas de Petri de plástico previamente descritas. Las observaciones fueron realizadas cada 24 horas, se contaron los áfidos consumidos

y se reemplazaron el papel absorbente, la hoja de frijol bayo y los áfidos. Este procedimiento fue repetido hasta que el depredador pasó a la fase de pupa.

Análisis estadístico

Los resultados se analizaron utilizando el programa estadístico Statistix versión 8.0. Los datos del consumo promedio diario por instar fueron sometidos a estadística descriptiva (pruebas de media y error estándar). Mientras que para analizar la respuesta de depredación de *P. clavatus* a las diferentes densidades de áfidos de *A. craccivora*, se utilizó el paquete estadístico COSTAT versión 4.21. Los modelos matemáticos de Holling (ecuación del disco), Lineal y Polinomial fueron aplicados a los datos de respuesta de depredación usando un análisis de regresión, para determinar a cuál de ellos se ajustaban mejor los datos obtenidos. El valor de F y el coeficiente de determinación (R^2), se utilizaron como criterio de selección de los modelos examinados. El modelo de Holling empleado es el de la respuesta funcional Tipo II conocida como "ecuación de los discos":

$$N_c = (aN_T)/(1+aNT_m)$$

donde N_c es el número de presas consumidas, a es la tasa de ataque constante, N es la densidad de la presa, T es el tiempo total disponible y T_m es el tiempo de manipulación.

Resultados y Discusión

El número promedio de *A. craccivora* consumido diariamente se incrementó a medida que se le ofreció mayor número de presas al depredador (Cuadro 1). El consumo más bajo se obtuvo con la densidad de 30 áfidos con un promedio de 21,45 áfidos/día aumentando progresivamente para las densidades de 40, 50, 60, 80 y 100 áfidos, para los cuales se registró un consumo promedio de 28,73; 35,26; 41,21; 43,40 y 46,54 áfidos/día, respectivamente. Este patrón de aumento progresivo se vio alterado para la densidad de 70 áfidos en la que se registró una reducción en el

Cuadro 1. Consumo promedio diario de la fase larval de *P. clavatus* a diferentes densidades de *A. craccivora*.

Densidad de la presa	Promedio* \pm EE**
30	21,45 \pm 0,74
40	28,73 \pm 0,61
50	35,26 \pm 1,08
60	41,21 \pm 0,99
70	39,34 \pm 0,77
80	43,40 \pm 0,72
100	46,54 \pm 0,90

* Basado en 8 repeticiones. ** Error estándar

Cuadro 2. Consumo promedio diario (Promedio* \pm EE**) de los instares larvales (L1, L2 y L3) de *P. clavatus* a las diferentes densidades de *A. craccivora*.

Densidad de la presa	I instar	II instar	III instar
30	6,88 \pm 0,41	25,31 \pm 1,30	28,01 \pm 0,52
40	10,25 \pm 0,82	33,13 \pm 1,35	37,38 \pm 0,73
50	18,00 \pm 1,26	36,88 \pm 3,32	44,41 \pm 1,21
60	15,56 \pm 1,54	45,94 \pm 1,78	55,17 \pm 1,70
70	6,75 \pm 0,57	55,06 \pm 4,12	53,73 \pm 4,16
80	12,50 \pm 0,77	69,00 \pm 1,34	48,69 \pm 1,90
100	9,81 \pm 0,82	60,31 \pm 4,52	69,50 \pm 6,35

* Basado en 8 repeticiones. ** Error estándar

consumo promedio diario con un valor de 39,34 áfidos/día.

La evaluación de la capacidad depredadora de los tres instares larvales de *P. clavatus* mostró un aumento en el consumo de presas conforme avanzaba el desarrollo larvario en cada una de las densidades ensayadas. Por ejemplo, para la densidad de 30 áfidos se registró un promedio de 6,88 áfidos/día para el primer instar, 25,31 áfidos/día para el segundo instar y 28,01 áfidos/día para el tercer instar (Cuadro 2).

Para el primer instar larval de *P. clavatus* el número de áfidos consumidos no estuvo condicionado por las densidades de áfidos evaluadas dado que la densidad más baja (30 áfidos) suplió con creces los requerimientos nutricionales de este instar. Mientras que para el segundo, tercer instar y fase larval hubo una clara respuesta de

alimentación a las densidades estudiadas. Para analizar la respuesta funcional de la larva a las diferentes densidades se aplicaron los modelos Lineal, Polinomial y de Holling alcanzándose un valor de F altamente significativo, obteniéndose unos coeficientes de determinación R^2 para el segundo instar de 0,8383; 0,9027 y 0,7976 respectivamente, mientras que para el tercer instar los valores de R^2 fueron de 0,8458; 0,8553 y 0,8478 respectivamente y para la fase larval los valores de R^2 fueron de 0,8649; 0,9639 y 0,8669 (Figuras 1, 2 y 3). Estos resultados indicaron una alta correlación entre el número de áfidos consumidos por *P. clavatus* y las diferentes densidades de áfidos. En función de los valores de R^2 los datos obtenidos se ajustan mejor al modelo Polinomial en comparación con los modelos Lineal y de Holling. El coeficiente de determinación para el modelo de Holling sugiere

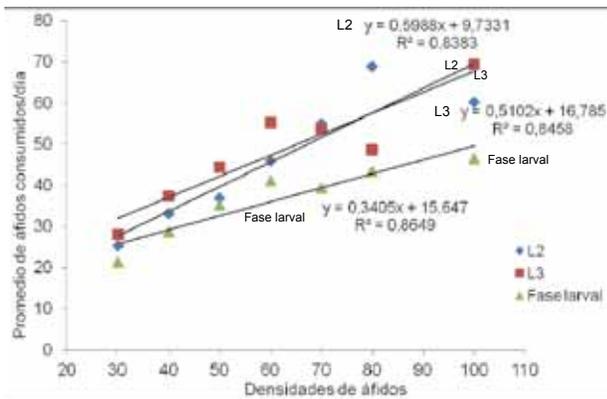


Figura 1. Respuesta funcional del segundo instar (L2), tercer instar (L3) y fase larval de *Pseudodoros clavatus* a varias densidades de *Aphis craccivora* (Modelo Lineal).

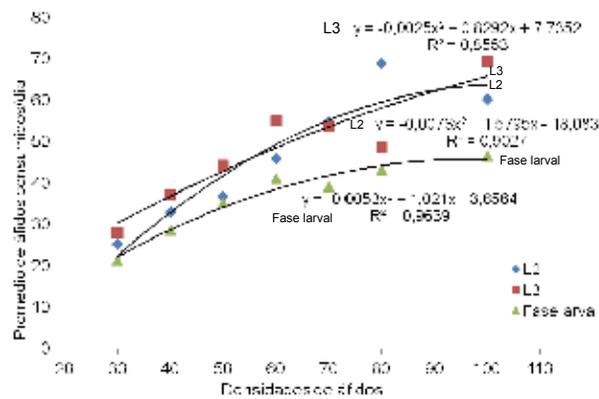


Figura 2. Respuesta funcional del segundo instar (L2), tercer instar (L3) y fase larval de *Pseudodoros clavatus* a varias densidades de *Aphis craccivora* (Modelo Polinomial).

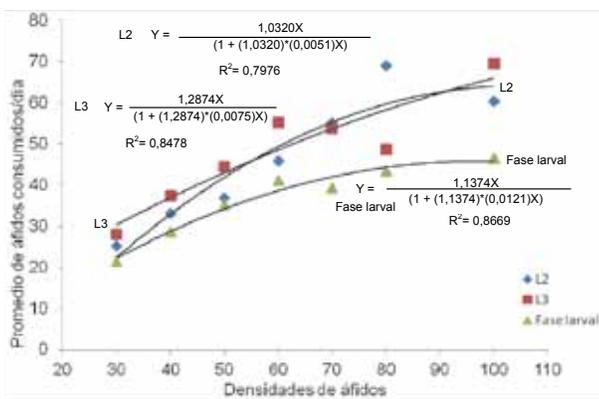


Figura 3. Respuesta funcional del segundo instar(L2), tercer instar (L3) y fase larval de *Pseudodoros clavatus* a varias densidades de *Aphis craccivora* (Modelo de Holling).

que *P. clavatus* se comporta más típicamente como un depredador que responde al tipo de curva II. Este tipo de respuesta resulta en un aumento desacelerado a medida que aumentan las presas consumidas, hasta llegar a una asíntota en la cual se expresa la máxima tasa de ataque (Hassell 2000). Generalmente este tipo de curva esta ejemplificada por depredadores invertebrados, incluidos los parasitoides (Holling 1965).

Al respecto, Tenhumberg (1995) indicó que la depredación de las larvas de sírfidos responde inmediatamente al cambio en la abundancia de áfidos. Este comportamiento en la tasa de depredación mostrado por *P. clavatus* cuando fue incrementada la densidad de la presa se corresponde con resultados de investigaciones realizadas con otras especies de parasitoides y depredadores (Holling 1961, Hull et al. 1977, Morales y Burandt 1985, Morales 1991, Cave y Gaylor 1989, Morales et al. 2000, 2001; Maia et al. 2004).

Los resultados obtenidos en el presente estudio difieren a los registrados en otras investigaciones. Putra y Yasuda (2006) encontraron diferentes tipos de respuesta funcional con relación a los instares larvales de los sírfidos depredadores *E. balteatus* y *E. corollae*. De acuerdo a los autores, durante el tercer instar larval, ambas especies mostraron una respuesta de tipo lineal cuando se alimentaron con *Aphis craccivora* y *A. pisum*, mientras que para el segundo instar larval *E. corollae* mostró la curva Tipo II del modelo de Holling y *E. balteatus* mostró una respuesta de tipo lineal.

En cuanto a los parámetros estimados en la ecuación de Holling para la respuesta funcional de la larva de *P. clavatus* a diferentes densidades de *A. craccivora*, la tasa de búsqueda (a) fue más alta en el tercer instar (1,2874) con respecto al segundo instar (1,0320). Asimismo, el tiempo de manipulación (T_m) fue mayor para el tercer instar (0,0075), que para el segundo instar (0,0051). Esto significa una mayor eficiencia en

la tasa de búsqueda y un mayor tiempo en el consumo de la presa. Estos resultados están de acuerdo con Holling (1959), quien señaló que este tipo de respuesta del consumo aumenta con la densidad de las presas, pero este aumento se desacelera a medida que se incrementan las presas consumidas, hasta llegar a una asíntota en la cual la tasa de consumo permanece constante, independientemente de la densidad de presas disponible. Esta disminución se debe a que el depredador utiliza una parte del tiempo para manipular cada presa, que consiste en perseguir, dominar, consumir y digerir las presas y a prepararse para la siguiente búsqueda.

Conclusión

Basado en esta investigación, el depredador *P. clavatus* puede ser un agente biológico importante y su uso contra *A. craccivora* podría formar parte del manejo integrado de plagas en diversos cultivos agrícolas.

Agradecimientos

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT-UCLA) por el financiamiento del proyecto de Tesis Doctoral 003-DAG-2007. Al profesor Reinaldo Pire por el análisis estadístico. Al entomólogo Manuel Zumbado del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica (INBIO) por la identificación del depredador, mientras que la presa fue identificada por el entomólogo Mario Cermeli del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CENIAP), Maracay, Venezuela.

Referencias

ARCAJA E. 2000. Identificación de Syrphidae asociados a cultivos de importancia agrícola y biología de *Pseudodoros clavatus* (Fabricius). [Tesis de Grado]. Barquisimeto: Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado", Decanato de Agronomía. 41 p.

- BELLIURE B, MICHAUD J. 2001. Biology and behavior of *Pseudodoros clavatus* (Diptera: Syrphidae), an important predator of citrus aphids. *Annals of the Entomological Society of America* 94(1): 91-96.
- BERBERET R, GILES K, ZARRABI A, PAYTON E. 2009. Development, reproduction, and within-plant infestation patterns of *Aphis craccivora* (Homoptera: Aphididae) on alfalfa. *Environmental Entomology* 38(6): 1765-1771.
- BLACKMAN L, EASTOP V. 2007. Taxonomic issues. In: van Emden H.F., Harrington R. (Ed.). *Aphids as crop pests*. Wallingford: CAB International. 8 p.
- CAPINERA L. 2001. *Handbook of vegetable pests*. Academic Press, San Diego. 729 p.
- CARRERA A, CERMELI M. 2001. Fluctuación e identificación de áfidos en tres localidades productoras de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el estado Monagas, durante los años 1987 - 1990. *Entomotropica* 16(2): 67-72.
- CAVE R, GAYLOR M. 1989. Functional response of *Telenomus reynoldsi* (Hymenoptera: Scelionidae) at five constant temperatures and in an artificial plant arena. *Entomophaga* 34: 3-10.
- CERMELI M. 1983. Lista preliminar de insectos afidófagos de Venezuela. *Agronomía Tropical* 33: 535-542.
- DÍAZ F, ARCAJA E, MARCOS-GARCÍA M. 2004. Nuevos áfidos presa de *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) (Diptera, Syrphidae) potencial agente de control biológico. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 28(1-2): 245-249.
- EMMEN DA, QUIRÓS DI. 2006. Estudio preliminar sobre la capacidad de depredación de *Ocyptamus gastrostactus* (Diptera: Syrphidae) sobre *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae) en cítricos. *Tecnociencia* 8(1): 153-165.
- FERNÁNDEZ V, CORLEY J. 2004. La respuesta funcional: Una revisión y guía experimental. *Ecología Austral* 14: 83-93.
- FREITAS C. 1982. Estudos sobre os Syrphidae neotropicais. I: Redescricao de *Pseudodoros clavatus* (Fabricius, 1794) (Diptera). *Revista Brasileira da Biologia* 42(3): 583-587.
- GONÇALVES C, GONÇALVES A. 1976. Observações sobre moscas da família Syrphidae predadores de homópteros. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 5: 3-10.

- GUAGLIUMI P. 1962. Las plagas de la caña de azúcar en Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Centro de Investigaciones Agronómicas, Maracay, Venezuela. Tomo 2, 850 p.
- HASSELL M. 2000. The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions. Oxford University Press. Oxford.
- HOLLING CS. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- HOLLING CS. 1961. Principles of insects predation. *Annual Review of Entomology* 6: 163-182.
- HOLLING CS. 1965. The functional response of predation. *Annual Review of Entomology* 6: 163-182.
- HOUCK MA, STRAUSS RE. 1985. The comparative study of functional responses: experimental design and statistical interpretation. *Canadian Entomologist* 117:617-629.
- HULL AD, ASQUITH D, MOWERY P. 1977. The functional response of *Stethorus punctum* to densities of the European red mite. *Environmental Entomology* 6: 85-95.
- LAAMARI M, KHELFA L, CŒUR D'ACIER A. 2008. Resistance source to cowpea aphid drac (*Aphis craccivora* Koch) in broad bean (*Vicia faba* L.) Algerian landrace collection. *African Journal of Biotechnology* 7(14): 2486-2490.
- LEOPOLD A. 1933. Game Management. Charles Scribner and Sons. New York. 481 p.
- MAIA W, CARVALHO C, SOUZA B, CRUZ I, FERREIRA T. 2004. Capacidade predatória e aspectos biológicos de *Chrysoperla externa* (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae) alimentada com *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae). *Ciência e Agrotecnologia, Lavras* (28)6: 1259-1268.
- MICHAUD J, BROWNING H. 1999. Seasonal abundance of the brown citrus aphid, *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies in Puerto Rico. *Florida Entomologist* 82: 424-447.
- MORAES JGL, BLEICHER E. 2007. Preferência do pulgão-preto, *Aphis craccivora* Koch, a diferentes genótipos de feijão-de-corda, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Ciência Rural, Santa Maria* 37(6): 1554-1557.
- MORALES J, BURANDT CH. 1985. Interactions between *Cycloneda sanguinea* and the brown citrus Aphid: Adult feeding and larval mortality. *Environmental Entomology* 14: 520-522.
- MORALES J. 1991. Respuesta Funcional de *Cycloneda sanguinea* al Áfido Negro de las Cítricas. *BIOAGRO* 3(1): 27-32.
- MORALES J, GALLARDO J, VÁSQUEZ C, RÍOS Y. 2001. Respuesta funcional de *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scolitidae) a los huevos de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *BIOAGRO* 13 (2): 49-55.
- OATEN A, MURDOCH WW. 1975. Functional response and stability in predator-prey systems. *The American Naturalist* (109): 289-298.
- OFUYA T. 1997. Control of the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae), in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Integrated pest management reviews* 2: 199-207.
- PUTRA N, YASUDA H. 2006. Effects of prey species and its density on larval performance of two species of hoverfly larvae, *Episyrphus balteatus* de Geer and *Eupeodes corollae* Fabricius (Diptera: Syrphidae). *Applied Entomology and Zoology* 41(3): 389-397.
- ROJO S, GILBERT F, MARCOS-GARCÍA M, NIETO JM, MIER MP. 2003. A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their prey. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad (CIBIO), Alicante, 319 p.
- SCHNEIDER F. 1969. Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Annual Review of Entomology* 14: 103-124.
- SOLOMÓN M. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.
- TENHUMBERG B. 1995. Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environmental Entomology* 24(3): 687-691.
- WEEMS H. 1971. A hover fly, *Allograpta obliqua* (Say) (Diptera: Syrphidae). Entomology Circular 106. Division of Plant Industry, Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Gainesville, Florida.