

# ROL DE LOS VOLÁTILES EMITIDOS POR SOLANÁCEAS CULTIVADAS Y SILVESTRES EN EL COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE COCCINÉLIDOS PREDADORES

## ROLE OF VOLATILES EMITTED BY CULTIVATED AND WILD SOLANACEAE IN FORAGING BEHAVIOUR OF COCCINELLID PREDATORS

G. Heit<sup>1</sup>; J. Castresana<sup>1</sup>; L. Puhl<sup>1</sup>; G. Mareggiani<sup>1</sup>.

### RESUMEN

Los infoquímicos volátiles emitidos por los áfidos, por sus plantas hospedadoras o por la interacción planta-herbívoro constituyen algunos de los estímulos ambientales utilizados por los coccinélidos y otros enemigos naturales para encontrar sus presas. Las respuestas a los volátiles inducidos han sido extensamente documentadas en insectos parasitoides, pero se observaron contradicciones en el comportamiento de predadores. En los presentes estudios comportamentales se evaluó la respuesta de dos especies de vaquitas (Coleoptera: Coccinellidae), en dos sistemas tritróficos: a) *Cycloneda sanguinea*-*Solanum tuberosum* - *Myzus persicae* y b) *Harmonia axyridis*- *Solanum sisymbriifolium*-*Myzus persicae*. El comportamiento de los predadores se evaluó en un olfatómetro de dos vías, bajo condiciones ambientales estandarizadas (24±2 °C, 65±10% HR y luz artificial). Un coccinélido adulto se introdujo en la arena central, y la fuente de olor fue ubicada en la cámara activa mientras que la otra permaneció vacía. La cámara activa, dependiendo del tratamiento, contenía: A) hojas de *S. sisymbriifolium*, B) hojas de *S. tuberosum* C) 20 áfidos sanos, D) hojas de *S. sisymbriifolium* + 20 áfidos sanos, E) hojas de *S. tuberosum* + 20 áfidos sanos. Se realizaron al menos 30 repeticiones para cada tratamiento. El número de visitas a cada cámara de exposición y el tiempo insumido en cada elección del predador se analizó mediante el test de  $\chi^2$  y el test de Wilcoxon respectivamente ( $\alpha = 0,05$ ). Ambos predadores fueron atraídos por los volátiles emitidos por la interacción *M. persicae* y hojas de ambas Solanaceae, así como también por las hojas no infestadas de *S. tuberosum*, pero no por volátiles liberados por *M. persicae* o por hojas no infestadas de *S. sisymbriifolium*.

**Palabras clave:** Olfatómetro, infoquímicos volátiles, *Solanum tuberosum*, *Solanum sisymbriifolium*, *Cycloneda sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Myzus persicae*.

### ABSTRACT

Volatile infochemicals emitted by the aphids, by their host plants, or by the interaction of plant-herbivores, constitute one of the environmental stimuli used by coccinellids and other natural enemies in prey location. Responses to induced volatiles have been extensively documented in insect parasitoids, but these responses have observed contradictions in the predator's behaviour. In the present investigation the behavioral response of two ladybirds beetle species (Coleoptera: Coccinellidae) was tested and evaluated using two tritrophic systems: a) *Cycloneda sanguinea*-*Solanum tuberosum*- *Myzus persicae*, and b) *Harmonia axyridis*- *Solanum sisymbriifolium*-*Myzus persicae*. Predators behaviour was evaluated in a two vial-olfactometer, under standardized conditions (24±2 °C, 65±10% RH and artificial light). An adult ladybird beetle was introduced in its central arena, and the odour source was placed into the active chamber leaving the other chamber empty. The active chamber, depending upon the treatment, contained: A) 20 health aphids, B) *S. tuberosum* leaves, C) *S. tuberosum* leaves + 20 health aphids, D) *S. sisymbriifolium* leaves, E) *S. sisymbriifolium* leaves + 20 health aphids. At least 30 replicas for each treatment were made. The predator's election and the time spent in each predator election (from 1 to 60 minutes) was recorded. The number of visits to each exposure chamber was analyzed with the  $\chi^2$  test and the time spent in each predator election was analyzed comparatively with the Wilcoxon test ( $\alpha = 0.05$ ). Both predators were attracted to the volatiles emitted by the interaction of *M. persicae* with the leaves from both Solanaceae species. Similar results were found for noninfested *S. tuberosum* leaves, not being attracted to *M. persicae* or noninfested *S. sisymbriifolium* leaves.

**Key words:** Olfactometer, volatile infochemicals, *Solanum tuberosum*, *Solanum sisymbriifolium*, *Cycloneda sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Myzus persicae*.

<sup>1</sup> Cátedra de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía. Univ. Bs. Aires, e-mail: gheit@agro.uba.ar, mareggi@agro.uba.ar

## INTRODUCCIÓN

En las solanáceas es importante el daño causado por el áfido *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae), especie generalista que ataca tanto solanáceas silvestres como cultivadas. En la naturaleza, estos áfidos son controlados por enemigos naturales que modifican su dinámica poblacional, entre los que se destacan *Cycloneda sanguinea* y *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), que han sido usadas ampliamente como agentes de control biológico de áfidos y otras plagas (Obrycki y Kring, 1998). Los coccinélidos responden a varias señales cuando buscan refugio, alimento o sitios para oviposición (Udayagari *et al.*, 1997). Se considera que los estímulos olfatorios representan una clave importante para encontrar el hábitat de sus presas (Ninkovic *et al.*, 2001).

Las señales químicas suministradas por el propio herbívoro son, para el predador, indicadores confiables de su presencia. Sin embargo, su posibilidad de detectarlas es baja debido a su pequeña biomasa relativa en relación con las plantas sobre las que se alimentan (Vet y Dicke, 1992). Las plantas, en cambio, al tener mucha mayor biomasa que los artrópodos herbívoros, emiten grandes cantidades de volátiles. Su liberación después del ataque del fitófago parece ser un atributo indirecto común de defensa antiherbívoro al promover la localización de la presa por parte del predador o del parasitoide (Dicke y Van Loon, 2000).

Para comprender más detalladamente los mecanismos que actúan en la emisión de compuestos volátiles por las plantas frente al ataque de insectos herbívoros y su efecto attractante de enemigos naturales, se ha diseñado un estudio olfatómetro a fin de observar y analizar los comportamientos de búsqueda de *Harmonia axyridis* y *Cycloneda sanguinea* hacia los volátiles emitidos por plantas hospedantes, por los áfidos o frente a la interacción de ambos, en dos especies de solanáceas, *Solanum sisymbriifolium* y *Solanum tuberosum*, determinando la respuesta del predador a las distintas fuentes de olor y el tiempo de elección entre los diferentes estímulos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización de los bioensayos se utilizan colonias de *Myzus persicae* multiplicadas sobre solanáceas e individuos adultos de dos especies de

coccinélidos, *Harmonia axyridis* y *Cycloneda sanguinea*, cuya cría en laboratorio fue iniciada a partir de individuos recolectados en el campo experimental de la FAUBA. La cría en laboratorio de ambas especies fue llevada a cabo según el procedimiento descrito por Jamal y Grayson (2001).

Las plantas de la maleza *Solanum sisymbriifolium* se extrajeron de los alrededores del campo experimental de la FAUBA, mientras que las plantas de *Solanum tuberosum* fueron cultivadas en invernáculo en macetas de plástico de 20 cm de diámetro conteniendo una mezcla de vermicompuesto: perlita: vermiculita (2:1:1).

Los ensayos olfatómétricos se llevaron a cabo utilizando como unidad experimental un olfatómetro transparente de aire estático de dos vías, modificado a partir del descrito por Vet y Dicke (1992, op. cit), el cual se encuentra formado por dos brazos de 15 cm de largo que se conectan con una arena central de tapa perforada. Cada brazo presenta a su vez en el extremo opuesto una cámara rectangular (denominadas cámaras de exposición de volátiles).

La cámara activa dependiendo del tratamiento contenía: A) hojas de *S. sisymbriifolium*, B) hojas de *S. tuberosum*, C) 20 áfidos sanos, D) hojas de *S. sisymbriifolium* + 20 áfidos sanos, E) hojas de *S. tuberosum* + 20 áfidos sanos. Se realizaron al menos 30 réplicas para cada tratamiento.

En la arena central del olfatómetro se introdujo un adulto de *C. sanguinea* o *H. axyridis*, ayunado durante 24 horas, y se registró el número de visitas y el tiempo requerido para la elección de cada fuente de volátiles durante un período máximo de sesenta minutos. Aquellos bioensayos en que los predadores no realizaron una elección durante este lapso fueron descartados del análisis estadístico. Se realizaron al menos 30 repeticiones por tratamiento en condiciones estandarizadas de temperatura y humedad ( $24 \pm 2$  °C y  $65 \pm 10$  % HR) e iluminación continua a partir de tubos fluorescentes de 60 W. En cada una de las repeticiones o bioensayos se limpiaron los brazos y la arena central con alcohol, previamente a la introducción del predador para eliminar posibles impurezas que pudieran inducir a errores en los resultados observados.

El comportamiento del predador fue evaluado independientemente para cada una de las fuentes de olor consideradas (ubicadas en la cámara activa) comparándolo con el control (cámara vacía). Los resultados de tiempo y tipo de elección fueron

analizados con el test de Wilcoxon y test de Chi-cuadrado respectivamente ( $\alpha = 0,05$ ).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La influencia de diferentes fuentes de olor sobre la preferencia de los predadores *Harmonia axyridis* y *Cycloneda sanguinea* es presentada en los Cuadros 1 y 2 respectivamente. El número observado de visitas registradas en cada cámara se compara con el número de visitas esperadas en la situación en que no existe predilección de los predadores por ninguna cámara. La probabilidad esperada en cada una de las cámaras es 0,5.

Los ensayos realizados con olfatómetro sobre el comportamiento de búsqueda de las vaquitas mostraron que los adultos de *C. sanguinea* fueron significativamente atraídos hacia las cámaras del olfatómetro donde se presentaban los volátiles emitidos por las hojas de ambas especies de solanáceas infestadas, en comparación con sus respectivos controles (cámara vacía) (Cuadro 1. Tratamientos D ( $p = 0,01635$ ), E ( $p = 0,01058$ )). Además se observó en otros tratamientos que al ofrecerle a las vaquitas como estímulo, hojas sanas de *S. tuberosum* (cámara tratada) con su control (cámara

vacía) (Cuadro 1. Tratamiento B) y hojas sanas de *S. sisymbriifolium* (cámara tratada) con su control (cámara vacía) (Cuadro 1. Tratamiento A) sólo se hallaron diferencias significativas ( $p = 0,02845$ ) en la elección cuando la cámara poseía hojas de *S. tuberosum* y no cuando el estímulo eran las hojas de *S. sisymbriifolium* ( $p = 0,12408$ ). Tampoco se observaron diferencias significativas ( $p = 0,08641$ ) en la elección de la cámara con fuente de olor en comparación con la vacía cuando el tratamiento considerado fue emisión de volátiles por *M. persicae* (áfidos solos), que no estaban alimentándose (Cuadro 1. Tratamiento C).

Los ensayos olfatométricos realizados a fin de evaluar el comportamiento de búsqueda de las vaquitas mostraron que los adultos de *H. axyridis* fueron significativamente atraídos hacia las cámaras del olfatómetro donde se hallaba la fuente de olor emitida por hojas de ambas especies de solanáceas infestadas con áfidos, en comparación con sus respectivos controles (cámara vacía) (Cuadro 2. Tratamientos I ( $p = 0,016357$ ), J ( $p = 0,01587$ )). Además se observó en otros tratamientos que al ofrecerle a las vaquitas como fuente de olor hojas sanas de *S. tuberosum* (cámara tratada) con su control (cámara vacía) (Cuadro 2. Tratamiento G) y hojas sanas de *S. sisymbriifolium* (cámara tratada) con

Cuadro 1

Respuesta de *C. sanguinea* en ensayos olfatométricos con diferentes tratamientos

<i>Cycloneda sanguinea</i>					
Fuente de volátiles	Tratamientos	Visitas observadas	Visitas esperadas	Valor p	X <sup>2</sup>
A) <i>Solanum sisymbriifolium</i>	Hoja	11	15	0,12408	2,36
	Vacío	19	15		
B) <i>Solanum tuberosum</i>	Hoja	21	15	0,02845*	4,88
	Vacío	9	15		
C) <i>Myzus persicae</i>	Afido	22	17	0,08641	2,94
	Vacío	12	17		
D) Interacción <i>Myzus</i> - <i>S. sisymbriifolium</i>	Hoja + afido	24	17	0,01635*	5,76
	Vacío	10	17		
E) Interacción <i>Myzus</i> - <i>S. tuberosum</i>	Hoja + afido	22	15	0,01058*	6,53
	Vacío	8	15		

Tratamientos: A) *Solanum sisymbriifolium* y vacío como control, B) *Solanum tuberosum* y vacío como control, C) *Myzus persicae* y vacío como control, D) Interacción *Solanum sisymbriifolium* - *M. persicae* y vacío como control, E) Interacción *Solanum tuberosum* - *M. persicae* y vacío como control. El N° de visitas: Número de visitas acumuladas por la elección (cámara vacío o cámara con fuente de olor) de cada predador en cada tratamiento realizado. P = es la probabilidad asociada al estadístico  $\chi^2$  en cada tratamiento. \* indica P es distinto de 0,5. Hipótesis Nula Ho)  $p = 0,5$ . Hipótesis alternativa Ha)  $p = 0,5$ .

su control (cámara vacío) (Cuadro 2. Tratamiento F), sólo se observaron diferencias significativas ( $p = 0,00348$ ) en la elección cuando la cámara que se utilizó como fuente de olor contenía hojas de *S. tuberosum* y no cuando el estímulo eran las hojas de *S. sisymbriifolium* ( $p = 0,30367$ ). Tampoco se observaron diferencias significativas ( $p = 0,08635$ ) en la elección de la cámara activa en comparación con la vacía cuando el tratamiento considerado fue la emisión de volátiles por *M. persicae* (áfidos solos) (Cuadro 2. Tratamiento H).

Los resultados obtenidos en este trabajo se encuentran respaldados por los resultados de Obata *et al.* (1986), quien probó que *H. axyridis* sería más atraída hacia hojas infestadas con áfidos que por hojas sanas e implicaría la presencia de señales olfatorias. Los volátiles emitidos por plantas atacadas por insectos herbívoros pueden ser atractivos a uno o más enemigos naturales específicos, sirviendo de esta manera como una de diversas opciones de defensa (Birkett *et al.*, 2000; Price *et al.*, 1980). Al Abassi *et al.* (2000) observaron en experimentos realizados con olfatómetro sobre vaquitas adultas de *Coccinella septempunctata* que fueron significativamente atraídas por volátiles emitidos por plantas de cebada infestadas con áfidos, no resultando atraídas por las plantas de cebada sanas o por áfidos solos, por ende sugirió que el coccinélido

*C. septempunctata* no respondió a los volátiles de los áfidos porque éstos emiten menos kairomonas en ausencia de hospedero que en su presencia. Este proceso también se ve afectado porque los predadores son receptivos a estos compuestos sólo a una corta distancia, esto es a su vez apoyado por los resultados de Nakamuta (1985).

Las hojas de *S. tuberosum* no dañadas utilizadas como fuente de olor produjeron una respuesta significativa en la atracción de ambos coccinélidos en los tratamientos (Cuadro 1. Tratamiento B; Cuadro 2. Tratamiento G), confirmando los resultados de otros autores que observaron que plantas de *S. solanum* dañadas tanto por medios mecánicos o por herbivoría así como las no dañadas producen volátiles específicos (Schulz, 1998). Estos actúan como defensa intrínseca contra herbívoros afectando la interacción tritrófica o como una defensa extrínseca de las plantas (Price *et al.*, 1980).

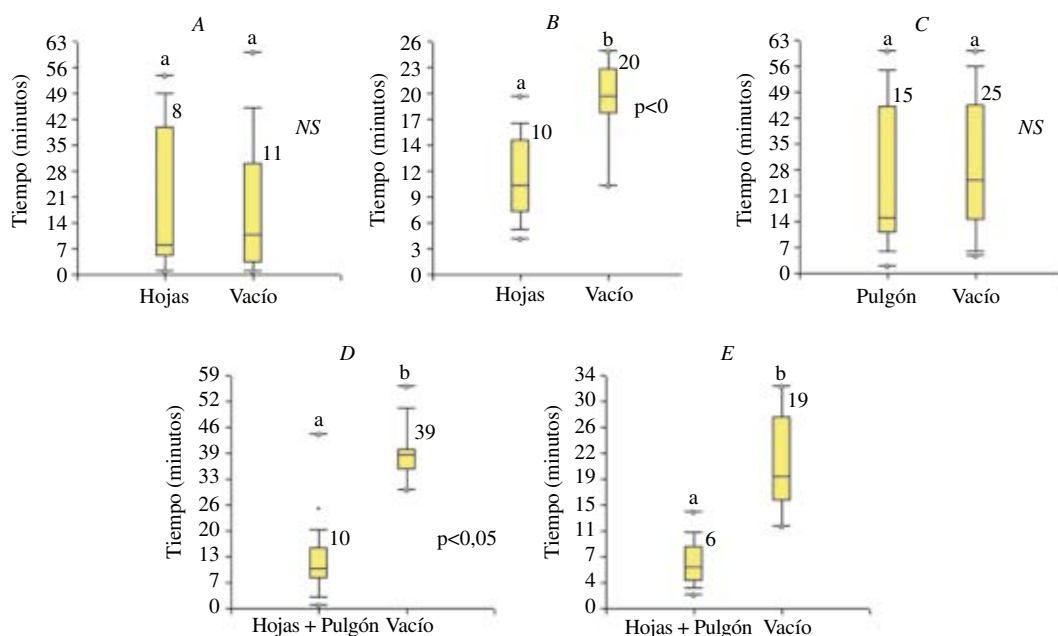
El análisis estadístico de la observación de los tiempos insumidos por las vaquitas *Cycloneda sanguinea* y *Harmonia axyridis* en la elección de una de las dos cámaras del olfatómetro en V (cámara 1: fuente de olor y Cámara 2: vacío como control) se presenta en la Figura 1 (A, B, C, D, E), para la vaquita *C. sanguinea* y Figura 2 (F, G, H, I, J) para la vaquita *H. axyridis*.

**Cuadro 2**

**Respuesta de *H. axyridis* en ensayos olfatométricos con diferentes tratamientos.**

Harmonia axyridis					
Fuente de volátiles	Tratamientos	Visitas observadas	Visitas esperadas	Valor p	X <sup>2</sup>
F) <i>Solanum sisymbriifolium</i>	Hoja	20	17	0,30367	1,05
	Vacío	14	17		
G) <i>Solanum tuberosum</i>	Hoja	23	15	0,00348*	8,53
	Vacío	7	15		
H) <i>Myzus persicae</i>	Afido	12	17	0,08635	2,94
	Vacío	22	17		
I) Interacción <i>Myzus</i> - <i>S. sisymbriifolium</i>	Hoja + áfido	24	17	0,016357*	5,76
	Vacío	10	17		
J) Interacción <i>Myzus</i> - <i>S. tuberosum</i>	Hoja + áfido	22	15	0,01587*	6,53
	Vacío	8	15		

Tratamientos: F) *Solanum sisymbriifolium* y vacío como control, G) *Solanum tuberosum* y vacío como control, H) *Myzus persicae* y vacío como control, I) Interacción *Solanum sisymbriifolium* - *M. persicae* y vacío como control, J) Interacción *Solanum tuberosum* - *M. persicae* y vacío como control. El N° de visitas: Número de visitas acumuladas por la elección (cámara vacío o cámara con fuente de olor) de cada predador en cada tratamiento realizado. P = es la probabilidad asociada al estadístico  $\chi^2$  en cada tratamiento. \* indica P es distinto de 0,5. Hipótesis Nula Ho)  $p = 0,5$ . Hipótesis alternativa Ha)  $p = 0,5$ .



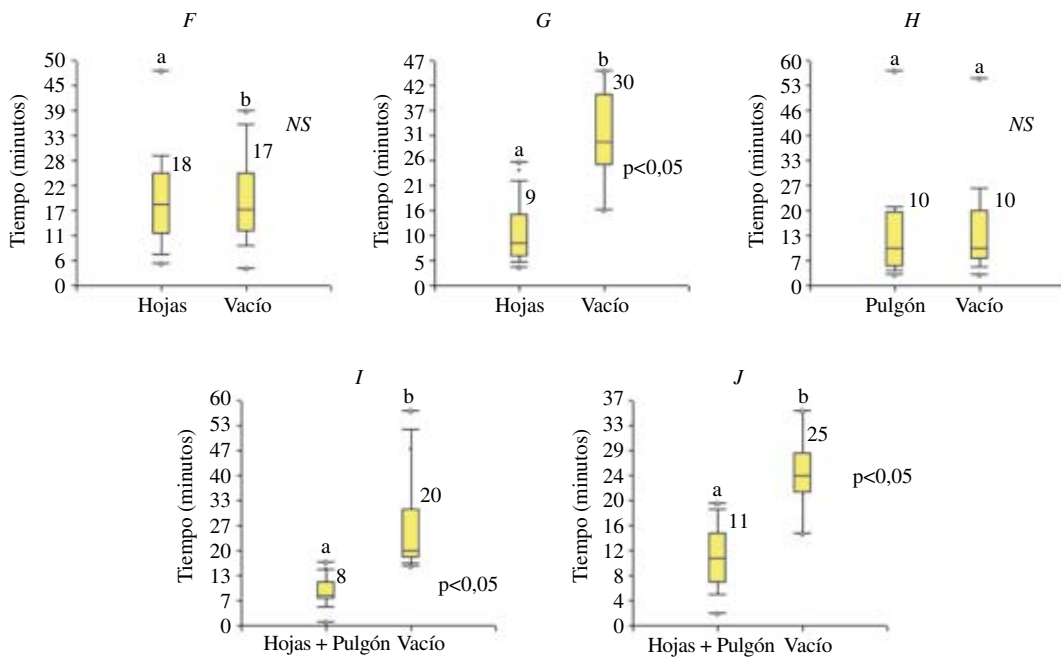
**Figura 1.** Tiempo de elección, en minutos, de *C. sanguinea* frente a los diferentes estímulos de olor presentados.

Los tratamientos considerados fueron: A) *Solanum sisymbriifolium* y como control vacío, B) *Solanum tuberosum* y como control vacío, C) Áfidos solos y como control vacío, D) Hojas de *S. sisymbriifolium* infestadas por áfidos y como control vacío, E) Hojas de *S. tuberosum* infestadas por áfidos y como control vacío. El tiempo de elección en minutos está representado por la caja y la representación gráfica de los máximos y mínimos. Cada caja cerrada encierra la mitad central 50% de los datos; el valor de la mediana está indicado por una línea que corta las cajas. Los límites de cada caja son los cuartiles Q1 y Q3. Las líneas verticales son los bigotes y representan el 5% y 95% de los tiempos en las visitas realizadas por un insecto; P = probabilidad calculada por test Wilcoxon para dos muestras independientes.

Los tratamientos considerados fueron: F) *Solanum sisymbriifolium* y como control vacío, G) *Solanum tuberosum* y como control vacío, H) Áfidos solos y como control vacío, I) Hojas de *S. sisymbriifolium* infestadas por áfidos y como control vacío, J) Hojas de *S. tuberosum* infestadas por áfidos y como control vacío. El tiempo de elección en minutos está representado por la caja y la representación gráfica de los máximos y mínimos. Cada caja cerrada encierra la mitad central 50% de

los datos; el valor de la mediana está indicado por una línea que corta las cajas. Los límites de cada caja son los cuartiles Q1 y Q3. Las líneas verticales son los bigotes y representan el 5% y 95% de los tiempos en las visitas realizadas por un insecto; P = probabilidad calculada por test Wilcoxon para dos muestras independientes.

En la observación de los tiempos de elección (minutos) de las vaquitas predadoras hacia una de las cámaras del olfatómetro (una de ellas presentando una fuente de olor y la otra vacía como control) se registraron tiempos de elección significativamente menores cuando los áfidos estuvieron en combinación con *S. sisymbriifolium* (Figura 1. D (p < 0,0001), Figura 2. I (p < 0,0001)) y con *S. tuberosum* (Figura 1. E (p = 0,0001), Figura 2. J (p = 0,0001)), no siendo así para el caso de los tratamientos con áfidos solos como fuente de olor en que los tiempos de elección del estímulo fueron significativamente menores que aquellos registrados en la elección de la cámara vacía para los predadores adultos (Figura 1. C (p = 0,4085), Figura 2. H (p = 0,4913)). Cuando las hojas de *S. sisymbriifolium* y *S. tuberosum* fueron probadas en forma aislada como fuente de olor, la atracción de ambas vaquitas sólo fue observada con tiempos significativamente menores de elección en el caso



**Figura 2.** Tiempo de elección, en minutos, de *Harmonia axyridis* frente a los diferentes estímulos de olor presentados.

de *S. tuberosum* (Figura 1. B ( $p = 0,0003$ ), Figura 2. G ( $p = 0,0003$ )) no resultando ningún efecto significativo en los tiempos de elección cuando se presentaron las hojas solas de *S. sisymbriifolium* como fuente de olor (Figura 1. A ( $p = 0,8460$ ), Figura 2. F ( $p = 0,8333$ )).

La comprensión del rol de los aleloquímicos en la ecología de la relación planta-insecto es la llave para determinar cuál es el camino de los insectos entomófagos benéficos para localizar las plantas hospedantes o presa. Mientras los semioquímicos emitidos por las plantas pueden explicar la orientación y distribución de los áfidos, estas sustancias también pueden jugar un rol como infoquímicos para los enemigos naturales afidófagos. En el primer paso de la búsqueda de la presa, los predadores localizan el hábitat de la presa por el uso de señales químicas emitidas por la planta (Turlimnson *et al.*, 1992). En nuestros ensayos sólo *S. tuberosum* atrajo significativamen-

te con tiempos de elección menores a adultos de ambas vaquitas predadoras (Figura 1. B, Figura 2. G). Los ensayos realizados con hojas de *S. sisymbriifolium* no atrajeron a ambas vaquitas en forma significativa en relación con los tiempos de elección (Figura 1. A, Figura 2. F).

En resumen, los ensayos realizados mediante un olfatómetro de aire estático de dos vías mostraron que los volátiles vegetales inducidos por el daño de áfidos pueden tener un rol significativo en el comportamiento de búsqueda de *Cycloneda sanguinea* y *Harmonia axyridis* hacia sus presas. También se obtuvieron respuestas de ambas especies de predadores hacia los volátiles emitidos por hojas de *S. tuberosum* no infestadas, lo cual demuestra la necesidad de considerar los atributos de la planta como un esencial e interactivo componente en las prácticas de control biológico, al jugar un rol activo en la interacción recíproca entre artrópodos entomófagos y herbívoros.

## LITERATURA CITADA

AL ABASSI, S.; BIRKETT, M.; PETERSSON, J.; PICKETT, J.; WADHAMS, L., AND WOODCOCK C. 2000. Response of the seven-spot ladybird to an

aphid alarm pheromone and alarm pheromone inhibitor is mediated by paired olfactory cells. *J. Chem. Ecol.* 26: 1765-1771.

- BIRKETT, M. A.; CAMPBELL, C. A. M.; CHAMBERLAIN, K.; GUERRIERI, E.; HICK, A. J.; MARTIN, J. L.; MATTHES, M.; NAPIER, J. A.; PETTERSSON, J.; PICKETT, J. A.; POPPY, G. M.; POW, E. M.; PYE, B. J.; SMART, L. E.; WADHAMS, G. H.; WADHAMS, L. J., AND WOODCOCK, C. M. 2000.** New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 9329-9334.
- DICKE M. AND VAN LOON J. 2000.** Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97, 237-249.
- JAMAL, E.; GRAYSON, C. 2001.** Orientation of *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae to volatile chemicals associated with *Myzus nicotianae* (Homoptera: Aphididae). *Entomological Society of America*.
- NAKAMUTA K. 1985.** Mechanism of the switchover from extensive to area-concentrated search behavior of the ladybird beetle, *Coccinella septempunctata* brakii, *Journal of Insect Physiology* 31: 849-56.
- NINKOVIC, V.; AL ABASSI, S.; PETTERSSON, J. 2001.** The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biol. Control* 21: 191-195.
- OBATA S. 1986.** Mechanisms of prey finding in aphidophagous ladybird beetle. *Harmonia arxyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomophaga* 31: 303-11.
- OBRYCKI J.; KRING T. 1998.** Predaceous coccinellidae in biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 43, 295-321.
- PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMSON, J. N., AND WEIS A. 1980.** Interaction among three trophic levels: Influence of plants on interaction between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11, 41-65.
- SCHULZ, S. 1998.** Insect-plant interactions. Metabolism of plant compounds to pheromones and allomones by Lepidoptera and leaf beetles. *Eur. J. Org. Chem.*, 13-20.
- UDAYAGARIS.; MASON C.; PESEK J. 1997.** *Coleomegilla maculata*, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae), and *Macrocentrus grandis* (Hymenoptera: Braconidae) trapped on colored sticky traps in corn habitats. *Environmental Entomology* 26: 983: 8.
- TUMLINSON, J. H.; TURLINGS, T. C. J., AND LEWIS, W. J. 1992.** The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agric. Zool. Rev.* 5: 221-252.
- VET L.; DICKE M. 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.