

Communauté française de Belgique

**FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE
GEMBLoux**

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DES MECANISMES DE PREDATION
D'*HARMONIA AXYRIDIS* (COLEOPTERA : COCCINELLIDAE)
RESPONSABLES DE SA PLUS GRANDE COMPETITIVITE
AU SEIN DE LA GUILDE DES APHIDIPHAGES**

Travail de fin d'études
Année académique 2007-2008

Présenté par Durieux Delphine

Promoteurs : Eric Haubruge, François Verheggen

En vue de l'obtention du grade de Bioingénieur en Protection des végétaux

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. Le présent document n'engage que son auteur.

REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de ce mémoire.

Je tiens à adresser mes premiers remerciements au Pr. Eric Haubruge pour m'avoir accueillie dans son service, pour ses idées et ses conseils.

J'adresse un tout grand merci à François Verheggen pour m'avoir conseillée et aiguillée tout au long de la réalisation de ce travail. Merci d'avoir été là pour répondre à toutes mes questions et d'avoir supporté mes montées de stress. J'espère ne pas t'avoir causé trop de soucis, je m'en voudrais d'être responsable de la perte de quelques-uns de tes cheveux...

J'exprime ma gratitude envers le Pr. Jean-Paul Wathelet pour m'avoir autorisée à utiliser les locaux et une partie du matériel appartenant à son service.

Merci à l'Unité d'écologie et de biogéographie de l'Université de Louvain-la-Neuve, et particulièrement à Isabelle Frère, de m'avoir permis d'utiliser votre milieu nutritif pour pucerons. Merci aussi pour les nombreux *Sitobion* offerts, même si ces derniers n'ont pas fait preuve de beaucoup de bonne volonté.

Mes remerciements s'adressent également à M. Yves Brostaux pour sa disponibilité et ses précieux conseils en vue de la réalisation de l'analyse statistique de mes résultats.

Je remercie également l'équipe SOLAPHID de l'Unité d'Entomologie Fonctionnelle et Evolutive pour leurs délires quotidiens et leurs phrases de motivation (eeeet oui !). Les séances de déclassage me manqueront... Merci beaucoup pour tous les moments qu'on a partagés. Merci particulièrement à Pascal pour ses conseils avisés et son soutien moral. Quentin, merci d'avoir été là et de m'avoir tellement apporté en si peu de temps.

Merci à tous les membres de l'Unité d'Entomologie Fonctionnelle et Evolutive pour la convivialité et la bonne humeur dont vous faites preuve. Ce fut un réel plaisir de travailler dans une telle ambiance.

Merci à mes amis pour ces cinq années merveilleuses passées à leurs côtés. Merci pour tout ce qu'on a partagé : guindailles, fous rire, pleurs, stress, délires,... Merci aussi pour tous vos conseils, j'ai sûrement dû vous agacer à force de vous demander sans cesse votre avis. Bref, merci d'avoir été là. J'espère que cette amitié est aussi forte que je le pense pour perdurer après la faculté.

Merci à ma famille pour leur soutien, et particulièrement au cours de ces cinq dernières années. Merci d'avoir toujours cru en moi. Dans les moments où le doute me faisait baisser les bras, vous m'avez donné le courage de me relever et de continuer. Merci de m'avoir supportée pendant les pénibles sessions d'examens. Je pense qu'elles étaient aussi intenses pour vous que pour moi. Vous avez toujours été là pour moi et je ne vous en remercierai jamais assez. Je vous dédie ce travail, je n'y serais jamais parvenue sans vous.

RESUME

La rapide expansion d'*Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae) sur les continents où elle a été introduite peut s'expliquer par son caractère plus compétitif que les espèces indigènes. Le présent travail s'est intéressé à la comparaison de certains facteurs liés à la prédation entre cette coccinelle exotique et certaines espèces aphidiphages indigènes à la Belgique, à savoir *Adalia bipunctata* (Linné) (Coleoptera : Coccinellidae), *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) et *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera : Syrphidae). Les résultats indiquent que la coccinelle asiatique consomme un nombre de proies plus important que les autres prédateurs, aussi bien pendant les stades larvaires que durant le stade adulte. De plus, elle effectue son développement larvaire plus rapidement et présente une plus faible durée du stade pupal. Par la suite, une consommation moindre de proies a été observée lors de la mise en présence des prédateurs indigènes avec *H. axyridis*, pouvant mettre en évidence un possible stress induit par l'une des deux espèces sur l'autre ou un stress mutuel. Enfin, il s'est révélé, grâce à l'utilisation d'un dispositif de prélèvement d'odeurs, que la quantité de phéromone d'alarme émise par un puceron attaqué par *H. axyridis* est plus faible par rapport aux quantités récoltées lorsqu'il se fait attaquer par les espèces indigènes. La coccinelle asiatique réduit de ce fait le signal d'alarme émis par sa proie, et donc la dispersion des pucerons qui pourront ainsi être mangés par la suite. Tous ces résultats contribuent à améliorer la compréhension du succès de cette espèce invasive.

ABSTRACT

The fast spread of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae) on the continents where it was earlier introduced can be explained by its higher competitiveness compared with indigenous species. Here, we compared the Asian lady beetle and indigenous aphidophagous insects according to several factors linked to predation. The three additional indigenous aphidophagous species tested were: *Adalia bipunctata* (Linné) (Coleoptera : Coccinellidae), *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) and *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera : Syrphidae). The Asian lady beetle consumed more preys than the other studied predators. This was observed with the larval stages but also with adults. Moreover, its larval development and its pupal stage were shorter. A smaller consumption of aphids was observed while the indigenous predators and *H. axyridis* were brought together. This could be due to a stress induced by one species on the other or to a mutual stress. Finally, an experience using a volatile collection setup revealed that the amounts of released aphid alarm pheromone were smaller when aphids were attacked by *H. axyridis* than by the indigenous species. The Asian lady beetle reduced the alarm signal emitted by aphids and could like that benefit from more preys. These results contribute to improve the understanding of this invasive species success.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	3
1 Compétition intraguilde : cas particulier de la guilde des aphidiphages.....	3
1.1 Compétition intraguilde.....	3
1.2 Prédation intraguilde	3
1.3 Compétition intraguilde chez les aphidiphages.....	4
1.3.1 Acteurs impliqués.....	4
1.3.2 Prédateurs intraguilides	5
1.3.3 Proies intraguilides	6
1.3.4 Proies extraguilides	8
1.3.5 Rôle des fourmis dans la prédation intraguilde.....	9
1.4 Cas particulier d' Harmonia axyridis Pallas.....	10
1.4.1 Prédation intraguilde avec les autres prédateurs de pucerons	10
1.4.2 Prédation intraguilde avec les parasitoïdes	12
1.5 Méthodes d'analyse comportementale	13
1.5.1 Expérimentation en laboratoire	13
1.5.2 Expérimentation en champ.....	14
2 Biologie des différents prédateurs et parasitoïdes étudiés	14
2.1 Harmonia axyridis (Pallas).....	14
2.1.1 Classification	14
2.1.2 Cycle biologique	15
2.1.3 Morphologie des différents stades.....	16
2.1.4 Répartition géographique	19
2.1.5 Régime alimentaire	21
2.1.6 Dégâts occasionnés	21
2.2 Adalia bipunctata (L.)	23
2.3 Episyrphus balteatus (De Geer).....	24
2.4 Chrysoperla carnea (Stephens).....	25
3 Communication chimique entre aphidiphages et pucerons.....	26
3.1 Communication chimique chez les insectes.....	26
3.2 Substances sémiouchimiques	27
3.2.1 Substances allélochimiques.....	27
3.2.1.1 Allomones	27
3.2.1.2 Kairomones	28
3.2.1.3 Synomones.....	28
3.2.2 Pheromones	28
3.2.2.1 Pheromones sexuelles	28
3.2.2.2 Pheromones d'agrégation.....	29
3.2.2.3 Pheromones de piste.....	30
3.2.2.4 Pheromones épidéictiques ou pheromones d'espacement	30
3.2.2.5 Pheromones d'alarme	30
OBJECTIFS DU TRAVAIL	33
MATERIEL ET METHODES.....	35
4 Matériel biologique.....	35
4.1 Pucerons	35
4.2 Prédateurs	36

4.2.1	Coccinelles	36
4.2.2	Chrysopes	37
4.2.3	Syrphes	37
5	Consommation au cours du cycle complet de développement	38
5.1	Déroulement de l'expérience	38
5.2	Analyse statistique.....	39
6	Compétition intragilde.....	39
6.1	Déroulement de l'expérience	39
6.2	Analyse statistique.....	40
7	(E)- β -farnésène émis par des pucerons lors de leur consommation par les prédateurs	41
7.1	Description du dispositif	41
7.2	Déroulement de l'expérience	42
7.3	Traitement des données et analyse statistique.....	44
8	Sites de ponte.....	45
RESULTATS ET DISCUSSION.....		47
9	Consommation au cours du cycle complet de développement	47
9.1	Consommation des stades larvaires.....	47
9.2	Consommation d'A. bipunctata et d'H. axyridis adultes	51
9.3	Durée du développement larvaire.....	53
9.4	Durée du stade pupal	54
9.5	Remarques	55
9.6	Biais possibles	55
10	Compétition intragilde.....	56
11	(E)- β -farnésène émis par des pucerons lors de leur consommation par les prédateurs	59
12	Sites de ponte.....	62
CONCLUSIONS		64
PERSPECTIVES		66
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES		69

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Abri de protection contre le climat pour la caméra vidéo (Meyhöfer, 2001)	v.13
Figure 2 : Système vidéo pouvant être utilisé lors d'observations en champ (Meyhöfer, 2001)	v.13
Figure 3 : Cycle biologique d' <i>H. axyridis</i> (Institut Bruxellois pour la Gestion de l'Environnement)	v.14
Figure 4 : Amas d'œufs d' <i>H. axyridis</i> (Dami <i>et al.</i> , 2005)	16
Figure 5 : Quatrième stade larvaire d' <i>H. axyridis</i> (Dami <i>et al.</i> , 2005).....	17
Figure 6 : Pupa d' <i>H. axyridis</i> (Dami <i>et al.</i> , 2005).....	17
Figure 7 : Différents phénotypes présents au sein de l'espèce <i>H. axyridis</i> (Carter, 2005) ..	v.17
Figure 8 : Quatre formes parmi les plus courantes d' <i>H. axyridis</i> (San Martin <i>et al.</i> , 2005)...	18
Figure 9 : Pigmentation du labre (A : foncé ; B : clair) ; pigmentation du prosternum (C : foncé ; D : clair) ; marge distale du cinquième sternite abdominal visible (E : convexe ; F : concave) chez <i>H. axyridis</i> adulte (A, C, E : femelle ; B, D, F : mâle) (McCornack <i>et al.</i> , 2007)	v.18
Figure 10 : Répartition d' <i>H. axyridis</i> en Belgique pour chaque année à partir de 2001 jusqu'en novembre 2006 (Adriaens, 2007).....	v.19
Figure 11 : Schéma de la morphologie des sternites abdominaux d'un mâle (1) et d'une femelle (2) chez <i>A. bipunctata</i> (Hodek, 1973)	v.22
Figure 12 : <i>Episyrphus balteatus</i> adulte (Duke, 2006).....	v.24
Figure 13 : Cycle biologique de <i>C. carnea</i> (Weeden <i>et al.</i> , 2007).....	v.24
Figure 14 : Différents médiateurs chimiques (Francis, 2003).....	v.26
Figure 15 : Composants de la phéromone sexuelle de pucerons : (4aS, 7S, 7aR)-népétalactone (1) ; (1R, 4aS, 7S, 7aR)-népétalactol (2) ; (1S, 4aR, 7S, 7aS)-népétalactol (3) ; (1R, 4aR, 7S, 7aS)-népétalactol (4) (Campbell <i>et al.</i> , 1990).	v.28
Figure 16 : Elevage d' <i>Acyrtosiphon pisum</i>	v.34
Figure 17 : Elevage de <i>Sitobion avenae</i>	v.35
Figure 18 : Induction de la ponte chez <i>Adalia bipunctata</i>	v.36
Figure 19 : Schéma du dispositif de l'expérience étudiant la consommation des larves de prédateurs	v.37
Figure 20 : Schéma du dispositif de prélèvement d'odeurs (face gauche)	v.40
Figure 21 : Schéma du dispositif de prélèvement d'odeurs (face droite)	v.40
Figure 22 : Schéma du tube à insérer dans le dispositif de prélèvement d'odeurs.....	41
Figure 23 : Insert placé dans un vial utilisé pour récolter le produit de l'élution	v.42
Figure 24 : Dispositif mis en place pour tester l'influence de la présence d'un compétiteur sur un site potentiel de ponte.....	v.44

Figure 25: Comparaison des consommations moyennes des quatre prédateurs au cours de leur développement larvaire.	v.46
Figure 26 : Evolution de la consommation des larves de prédateurs au cours du temps jusqu'à atteindre le stade pupal	48
Figure 27: Consommation moyenne des divers stades larvaires des prédateurs étudiés (1 : <i>H. axyridis</i> ; 2 : <i>A. bipunctata</i> ; 3 : <i>C. carnea</i> ; 4 : <i>E. balteatus</i>).....	v.48
Figure 28: Comparaison des consommations moyennes des deux espèces de coccinelles pour chaque stade larvaire	50
Figure 29: Evolution de la consommation journalière moyenne des individus <i>A. bipunctata</i> au cours des cinq premiers jours de leur vie d'adulte	v.51
Figure 30: Evolution de la consommation journalière moyenne des individus <i>H. axyridis</i> au cours des cinq premiers jours de leur vie d'adulte	v.51
Figure 31 : Comparaison des consommations journalières des deux espèces de coccinelles au cours des cinq premiers jours de leur vie d'adulte	52
Figure 32 : Comparaison des temps moyens séparant l'éclosion et la pupaison entre les divers prédateurs considérés	v.52
Figure 33 : Comparaison de la durée moyenne du stade pupal entre les différents prédateurs	v.53
Figure 34: Comparaison entre les consommations individuelles du prédateur et d' <i>H. axyridis</i> et la consommation du couple ramenée à l'individu	v.56
Figure 35: Comparaison entre la somme des consommations individuelles et la consommation du couple	v.56
Figure 36: Droite de calibration exprimant les aires des pics correspondant au temps de rétention de l'EBF pur en fonction des concentrations en (E)- β -farnésène	v.58
Figure 37 : Comparaison des quantités moyennes d'(E)- β -farnésène émises par un puceron <i>A. pisum</i> lorsqu'il est attaqué par un individu du stade larvaire envisagé	60

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1: Insectes non ravageurs connus comme étant des proies d' <i>H. axyridis</i> (E= œuf ; L= larve ; PP= stade prépupal ; P= pupe) (Koch, 2003)	v.20
Tableau 2: Ratios népétalactol : népétalactone observés chez différentes espèces de pucerons (appartenant toutes à la sous-famille des Aphidinae) (Stewart-Jones <i>et al.</i> , 2007).....	v.28
Tableau 3 : Consommations larvaires des prédateurs aphidiphages considérés (en nombre de <i>M. persicae</i> consommés).....	47
Tableau 4 : Stades larvaires correspondant aux pics de consommation observés à la Figure 26	v.47
Tableau 5 : Comparaison des durées moyennes du dernier stade larvaire et de celui le précédant pour tous les insectes aphidiphages envisagés (exprimées en jours).....	49
Tableau 6 : Consommations journalières moyennes d'un adulte <i>A. bipunctata</i> ou <i>H. axyridis</i>	51
Tableau 7 : Nombres moyens de jours séparant l'émergence de la larve et la pupaison pour les divers prédateurs considérés	v.52
Tableau 8: Durées du stade pupal observées pour les diverses espèces prédatrices envisagées (en jours)	54
Tableau 9: Consommation moyenne des différents prédateurs lorsqu'ils sont seuls ou en couple (en nombre de pucerons consommés)	56
Tableau 10: Aires des pics correspondant au temps de rétention de l'EBF pur obtenus pour les divers prédateurs considérés, ainsi que la conversion de celles-ci en concentrations en EBF, en quantités d'(E)- β -farnésène émises par les 5 pucerons lorsqu'ils sont attaqués par le prédateur en question et en quantités d'EBF émises par puceron	v.58
Tableau 11: Comparaison du nombre et de la localisation des œufs déposés par les deux espèces de coccinelle en tenant compte du nombre de coccinelles vivantes, du nombre de larves de syrphes vivantes, ainsi que de la localisation de ces dernières au bout de 48 heures	v.61

Introduction

La coccinelle asiatique multicolore, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae), est originaire du sud-est de l'Asie. Durant la fin du 20^{ème} siècle, elle a été largement introduite en Amérique du Nord et en Europe pour lutter biologiquement contre les populations de pucerons. Elle s'est d'ailleurs révélée être un agent de lutte très efficace contre ces ravageurs. Mais il est rapidement apparu qu'elle avait également des impacts négatifs sur des espèces non ciblées. En effet, *H. axyridis* est un super-prédateur au sein de la guildes des insectes aphidiphages. Ceci signifie qu'elle est capable de se nourrir d'autres espèces prédatrices de pucerons. Une réduction des populations natives de coccinelles a notamment été observée au profit des populations de la coccinelle asiatique. Elle constitue donc une menace importante pour la biodiversité.

Selon le suivi de ses populations, *H. axyridis* possède une importante capacité de dispersion. Ceci lui a permis de se répandre rapidement sur l'ensemble des continents dans lesquels elle a été introduite. Elle est d'ailleurs actuellement considérée comme une espèce invasive en Amérique du Nord et en Europe.

En plus de son impact écologique, la coccinelle asiatique pose également problème aux hommes. En effet, les individus de cette espèce s'agrègent à l'intérieur des habitations en hiver, créant des nuisances de par leur nombre mais également par la sécrétion d'hémolymphes, liquide jaunâtre malodorant contenant des alcaloïdes à l'origine de certaines allergies. De plus, ils peuvent porter préjudice à la production des fruits, et particulièrement aux raisins altérant ainsi la qualité du vin.

L'étude de son comportement est indispensable pour expliquer les raisons de sa rapide expansion. La compréhension du succès de cette espèce invasive pourrait aider à stopper sa propagation et à réduire au maximum les dégâts dont elle est responsable.

L'objectif de ce travail est donc d'étudier certaines caractéristiques de la coccinelle asiatique qui pourraient être responsables de sa plus grande compétitivité. Pour ce, divers facteurs liés à la prédation seront testés et comparés à ceux obtenus chez certains prédateurs de pucerons indigènes à notre pays, à savoir *Adalia bipunctata* (Linné) (Coleoptera : Coccinellidae), *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) et *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera : Syrphidae). Le taux de consommation et les durées des divers

stades seront tout d'abord envisagés. Dans un deuxième temps, la prédation intragilde développée par la coccinelle asiatique envers les autres prédateurs sera étudiée. Ensuite, les quantités de phéromone d'alarme émises par un puceron lorsqu'il est attaqué par les divers prédateurs considérés seront comparées. Pour terminer, l'influence de la présence d'un compétiteur sur un site potentiel de ponte sera abordée.

Synthèse bibliographique

1 Compétition intragilde : cas particulier de la guilde des aphidiphages

1.1 *Compétition intragilde*

Le terme de compétition interspécifique est employé lorsqu'une espèce engendre des effets négatifs sur une autre espèce (Chase *et al.*, 2002). Lorsque cette compétition s'effectue entre individus appartenant à la même guilde, la notion de compétition intragilde sera préférée. Une guilde est définie comme étant l'ensemble des espèces exploitant la même ressource alimentaire, sans tenir compte de son mode de nutrition, de son écologie ou de sa position taxonomique (Polis *et al.*, 1989).

La compétition intragilde peut être indirecte lorsque plusieurs individus se nourrissent de la même ressource alimentaire et que cette dernière est présente en trop faible quantité. Cette interaction est alors appelée compétition d'exploitation. Mais la compétition intragilde peut également se dérouler de façon directe lorsque les individus d'une même guilde se blessent l'un l'autre, même lorsque leur ressource alimentaire est suffisante. Elle est dès lors appelée compétition d'interférence (Soares et Serpa, 2007).

1.2 *Prédation intragilde*

La prédation intragilde (également abrégée IGP) a lieu lorsqu'un membre d'une guilde s'attaque à un autre membre de la même guilde. Dans ce cas, le prédateur est appelé prédateur intragilde ; la proie (compétiteur) est appelée proie intragilde et leur ressource commune, la proie extragilde. La prédation intragilde affecte non seulement le prédateur et la proie intragildes mais également la proie extragilde, à la fois aux niveaux individuel, populationnel et communautaire (Lucas, 2005). A ce dernier niveau, elle peut causer une ségrégation spatiale et temporelle des prédateurs et des proies intragildes, restreignant les proies intragildes à des habitats ou des périodes moins appropriés. Elle peut donc affecter la distribution, l'abondance et l'évolution de celles-ci (Sih *et al.*, 1985). La prédation intragilde peut aboutir à un scénario soit disruptif, soit régulateur. Dans le premier cas, la prédation intragilde génère des effets antagonistes sur la prédation de pucerons. La proie intragilde est affectée négativement et, de ce fait, les populations de pucerons sont libérées du contrôle

exercé par celle-ci. Dans le second cas, la prédation intragilde génère des effets de synergie, ce qui aboutit à un contrôle plus efficace de la proie extragilde (Lucas, 2005).

Trois scénarios différents peuvent être observés : la proie est tuée et consommée, la proie est tuée mais pas consommée ou la proie n'est pas tuée mais la prédation intragilde génère des effets sub-létaux (Lucas, 2005).

Divers types de prédation intragilde peuvent être observés (Lucas, 2005):

- l'**IGP protectrice** : le prédateur tue la proie intragilde avant d'entrer dans une période de vulnérabilité afin de se protéger. Cette prédation est facultative ;
- l'**IGP compétitive** : le prédateur consomme la proie intragilde dans le but d'éliminer un compétiteur. Elle est, elle aussi, facultative ;
- l'**IGP nutritionnelle** : une telle prédation s'observe lorsque la proie intragilde possède une valeur nutritive plus importante que celle de la ressource nutritive alternative ;
- l'**IGP opportuniste** : le prédateur sélectionne la proie en fonction de sa taille, sans se soucier de la guildes à laquelle elle appartient.

La prédation intragilde peut être soit unidirectionnelle, soit mutuelle. La première caractérise une relation où l'un des membres de la guildes est toujours le prédateur, on parle dans ce cas de prédation asymétrique. Lors de la seconde, également appelée prédation symétrique, le prédateur peut devenir la proie et vice versa (Lucas, 2005). La prédation intragilde se déroulant entre prédateurs et parasitoïdes est toujours asymétrique (Polis *et al.*, 1989).

1.3 Compétition intragilde chez les aphidiphages

1.3.1 Acteurs impliqués

La guildes des aphidiphages est particulièrement riche en représentants. Elle est constituée d'au moins 12 familles : les Coccinellidae (Dixon, 2000), Carabidae (Lang, 2003), Chrysopidae (Lucas *et al.*, 1997b), Syrphidae (Hindayana *et al.*, 2001), Cecidomyiidae (Lucas *et al.*, 1998), Nabidae (Rosenheim *et al.*, 1999), Reduviidae (Rosenheim *et al.*, 1999), Pentatomidae (Lucas et Alomar, 2001), Anthocoridae (Rosenheim *et al.*, 1999), Lygaeidae

(Rosenheim *et al.*, 1999), Thomisidae (Hodge, 1999), Formicidae (Lucas, 2005). Dans la plupart des cas, plusieurs stades sont impliqués dans l'interaction.

La prédation intragilde est très fréquente dans les systèmes aphidiphages et constitue probablement un facteur primaire de mortalité pour la plupart des stades vulnérables d'espèces aphidiphages. Elle peut impliquer des prédateurs, des parasitoïdes et des pathogènes.

Les parasitoïdes primaires de pucerons sont essentiellement les Braconidea (Aphidiinae) ou les Chalcidoidea (Aphelinidae), tous deux faisant partie de l'ordre des Hyménoptères. Les parasitoïdes primaires aphidiphages sont attaqués par deux types de parasitoïdes secondaires, appartenant également à l'ordre des Hyménoptères. Les premiers, appelés « hyperparasitoïdes », déposent un œuf dans le corps du parasitoïde primaire, à l'intérieur du puceron vivant. Les seconds, les parasitoïdes de momies, attaquent le parasitoïde après qu'il ait provoqué la momification du puceron (Müller et Godfray, 1999).

Les parasitoïdes peuvent également être attaqués par des prédateurs. Dans ce cas, la survie des parasitoïdes présents à l'intérieur de pucerons dépend essentiellement de la densité de prédateurs et de la densité de proies alternatives. Au champ, la prédation sur les momies de pucerons est exclusivement due à des prédateurs aphidiphages spécialisés. Mais certaines espèces polyphages de la famille des Anthocoridae peuvent également l'exercer (Meyhöfer, 2001).

Les pathogènes de pucerons les plus importants sont les champignons de l'ordre des Entomophthorales. Les pucerons infectés par des pathogènes fongiques se momifient et ressemblent extérieurement à des pucerons parasités (Müller et Godfray, 1999).

1.3.2 Prédateurs intraguïdes

Les prédateurs aphidiphages s'agrègent dans des habitats où une densité élevée de pucerons est présente (Hemptinne *et al.*, 1992). Par conséquent, la densité de proies diminue de par la prédation. Les prédateurs élargissent dès lors leur diète et augmentent leur activité de recherche pour couvrir leurs besoins nutritionnels. Il en résulte un risque de mortalité plus élevé pour les proies intraguïdes (Meyhöfer, 2001).

Les prédateurs peuvent être attaqués par d'autres prédateurs, par des pathogènes généralistes et également par des parasitoïdes généralistes (Rosenheim *et al.*, 1995). En tant que prédateurs intraguïdes, ils peuvent attaquer des pucerons parasités (Brodeur et

Rosenheim, 2000) ou d'autres espèces prédatrices. Certains, tel *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae) sont des prédateurs spécialistes de pucerons. D'autres, comme *Adalia bipunctata* ou les larves de *Chrysoperla carnea*, sont polyphages, pouvant également consommer d'autres insectes (thrips, cochenilles, acariens, aleurodes, œufs ou larves de coléoptères, de lépidoptères,...) (Canard et Principi, 1984 ; Hodek, 1996). Certaines espèces aphidiphages, comme *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera : Miridae), peuvent être zoophytophages, consommant à la fois des parties de plantes et des pucerons (Lucas et Alomar, 2001).

Un prédateur spécialiste est moins adapté à l'attaque de proies non-préférentielles. Ceci peut constituer un désavantage lors de confrontation avec un prédateur généraliste (Lucas *et al.*, 1998). Mais un prédateur aphidiphage spécialiste n'est pas toujours perdant lors d'une rencontre avec un prédateur aphidiphage généraliste. Par exemple, le prédateur spécialiste de pucerons, *Episyrphus balteatus*, est capable de se défendre et de tuer des coccinelles et des chrysopes, prédateurs généralistes (Hindayana *et al.*, 2001).

Certaines espèces, comme le crabe-araignée *Misumena vatia* (Arthropoda : Thomisidae) (Yasuda et Kimura, 2001) ou la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (Snyder *et al.*, 2004a), jouent un rôle de super-prédateur¹. D'autres prédateurs possédant un corps large peuvent également agir comme tel ou comme un prédateur d'ordre supérieur (Rosenheim, 1998). De même, des stades de développement présentant de larges individus peuvent jouer le rôle de prédateurs dans l'interaction. Lorsque les prédateurs entrent en relation avec des pucerons parasités ou infestés de pathogènes, ils se comportent généralement comme des prédateurs intraguïdes (Lucas, 2005).

1.3.3 Proies intraguïdes

De manière générale, ce sont les individus de petite taille qui se font attaquer par les plus grands. Des individus plus larges sont capables de combattre plus longtemps que les petits car ils ont des réserves énergétiques proportionnellement plus importantes (Peters, 1983). De plus, ils possèdent de plus larges mandibules (Griffiths, 1992). Mais cette règle ne s'observe pas dans tous les cas. Par exemple, lorsqu'elles présentent toutes deux des tailles similaires, les larves de chrysopes sont supérieures aux larves de coccinelles (Lucas *et al.*, 1998). De même, le troisième stade larvaire de *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera : Chrysopidae) est

¹ insecte capable de se nourrir des individus appartenant à la même guilde que lui sans qu'aucun d'entre eux ne soit capable de le consommer (définition adaptée en fonction du contexte)

pratiquement toujours vainqueur lors de confrontations avec les larves de quatrième stade de la coccinelle *Coleomegilla maculata* Lengi (Coleoptera : Coccinellidae) qui possèdent une taille plus importante que lui. Ceci pourrait s'expliquer par la plus grande agressivité de *C. rufilabris* ou par la forme de ses parties buccales, permettant une prise solide (Lucas *et al.*, 1998).

Les insectes peu mobiles jouent souvent le rôle de proie intraguilde. Cette constatation peut s'illustrer par divers exemples. Lorsqu'ils ne sont pas protégés, les œufs sont très susceptibles à la prédation intraguilde (Dixon, 2000). Il en va de même pour la plupart des pupes de prédateurs holométaboles², celles-ci étant immobiles (Lucas *et al.*, 2000). Lors de la mue et du stade pupal, la plupart des prédateurs aphidiphages ont une sensibilité accrue à la prédation intraguilde. Par exemple, lors de l'exuviation, les coccinelles sont immobiles et exemptes de véritable tégument (Lucas *et al.*, 2000). Malgré la présence d'un tégument plus sclérifié et le développement de stratégies défensives, le stade pupal constitue également une période sensible à la prédation intraguilde (Lucas *et al.*, 1998 ; 2000). L'accroissement de la vulnérabilité à ce stade n'a cependant pas été observé chez les syrphes (Lucas, 2005), les chrysope (Lucas *et al.*, 1998) et les cécidomyies (Lucas, 2005).

La prédation intraguilde ne dépend pas uniquement de la différence de taille entre prédateurs et proies et de la mobilité de ces dernières, les mécanismes de défense développés jouent également un rôle important. Ceux-ci peuvent être divers :

- Eviter toute rencontre avec le prédateur en sélectionnant des sites ou des périodes différentes (Fréchette *et al.*, 2003) ;
- Réduire la probabilité de détection ou d'identification comme proie potentielle par les prédateurs intraguildes. Par exemple, les œufs de certaines espèces de coccinelles sont protégés par des composés chimiques induisant une réponse répulsive chez les autres espèces de coccinelles, empêchant de ce fait la prédation (Hemptinne *et al.*, 2000);
- Eviter tout contact direct lors de rencontres avec les prédateurs. Le comportement de fuite (envol, chute, déplacement, retraite,...) est le mécanisme de défense le plus fréquent contre les prédateurs intraguildes (Lucas *et al.*, 1997b). Mais le manque d'un tel comportement peut parfois être bénéfique, étant donné que certains prédateurs,

² qualifie les insectes à métamorphose complète, c'est-à-dire dont le cycle de vie comporte 4 stades distincts : l'œuf, la larve, la nymphe et l'adulte

comme *E. balteatus*, ont un faible taux de prédation sur les proies immobiles (Hindayana *et al.*, 2001);

- Eviter d'être subjugué par les prédateurs. Les proies peuvent posséder des poils sensitifs (Yasuda et Kimura, 2001) ou des épines dorsales ou même sécréter des substances orales qui leur permettent de se défendre face à la prédation intraguilde (Hindayana *et al.*, 2001);
- Eviter d'être consommé et digéré par les prédateurs, en exprimant certains composés chimiques toxiques de surface par exemple (Hemptinne *et al.*, 2000).

1.3.4 Proies extraguilides

La ressource alimentaire de la guilde des aphidiphages est essentiellement constituée par les pucerons appartenant à la super-famille des Aphidoidea (Lucas, 2005). Une augmentation du nombre de ces proies extraguilides entraîne généralement une diminution de l'intensité de prédation intraguilde (Lucas *et al.*, 1998). Mais certaines exceptions peuvent être observées : le cannibalisme et la prédation intraguilde développés par *H. axyridis* ont lieu même lorsque les pucerons sont présents en grande quantité (Pell *et al.*, 2008) ; un taux de prédation intraguilde similaire est observé sur les momies parasitées en absence ou en présence de proies extraguilides (Hindayana *et al.*, 2001).

Quatre scénarios théoriques peuvent caractériser l'influence de la densité de proies extraguilides sur l'intensité de la prédation intraguilde en ce qui concerne les invertébrés terrestres :

- 1) La prédation intraguilde décroît de façon régulière lorsque la densité de proies extraguilides augmente. Ceci s'observe lorsque les deux prédateurs cherchent les proies de façon aléatoire, sans que leur comportement de recherche n'influence leurs chances de rencontre ;
- 2) La prédation intraguilde décroît de façon exponentielle lors de l'ajout de proies extraguilides. Dans ce cas, la confrontation représente un risque pour les deux protagonistes et, lorsque des proies extraguilides sont en présence, les prédateurs évitent toute interaction intraguilde;
- 3) La prédation intraguilde demeure constante quelle que soit la densité de proies extraguilides. Ceci pourrait être dû à divers facteurs : les prédateurs ne courent aucun risque lors de rencontres et d'attaques de proies intraguilides ; les comportements de recherche de proies augmentent le taux de rencontre entre les deux prédateurs ; la

concentration des ressources augmente le risque de confrontation entre les deux prédateurs ;

- 4) La prédation intraguilde reste constante et élevée à de faibles densités de proies extraguilides mais diminue à de très importantes densités. Ce déclin de prédation intraguilde peut s'expliquer de deux façons : les prédateurs peuvent avoir recours à la prédation intraguilde pour éliminer des compétiteurs potentiels lorsque la densité de proies extraguilides est trop faible ; en présence d'une densité importante de proies extraguilides, les proies intraguilides peuvent profiter d'un effet de dilution, qui augmente leurs chances de survie (Lucas *et al.*, 1998).

La structure d'âge de la colonie de pucerons influence également l'intensité de la prédation intraguilde. Par exemple, la présence de pucerons âgés, plus mobiles, augmente la sensibilité des cécidomyies à la prédation par les chrysopes (Lucas, 2005).

1.3.5 Rôle des fourmis dans la prédation intraguilde

L'impact des fourmis peut être de deux natures différentes : elles peuvent consommer les pucerons (et donc appartenir à la guilde) ou les protéger contre les prédateurs. Plus de 25% des espèces de pucerons sont défendues par les fourmis (Lucas, 2005). La guilde des aphidiphages est donc régulièrement confrontée à des pucerons soutenus par ces dernières. Leur(s) impact(s) sur les prédateurs varie(nt) en fonction de l'espèce de fourmis considérée (Bristow, 1984). En attaquant les prédateurs, les fourmis peuvent conférer une protection à certaines espèces de parasitoïdes. Par exemple, il a été mis en évidence que le parasitoïde *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera : Aphidiidae) se rencontrait plus souvent dans des colonies de pucerons protégés par des fourmis que dans les autres (Kaneko, 2002). Les espèces de fourmis présentes déterminent l'apparition d'hyperparasitoïdes dans la colonie de pucerons.

Certaines associations positives entre prédateur et pucerons protégés par les fourmis ont été observées, comme c'est le cas pour *A. aphidimyza* (Lucas *et al.*, 1998). Ce moucheron, très vulnérable à la prédation intraguilde, tire parti de l'agrégation des pucerons et peut augmenter ses bénéfices en attaquant des pucerons protégés par les fourmis. Ceci est certainement lié à son comportement furtif.

Malgré certaines études récentes sur le sujet, l'impact des fourmis sur la prédation intraguilde, particulièrement les effets indirects sur les interactions entre les prédateurs

aphidiphages, reste peu compris. De plus amples recherches devraient donc être effectuées (Lucas, 2005).

1.4 Cas particulier d'*Harmonia axyridis* Pallas

La super-prédation développée par *H. axyridis* peut être due à divers caractères : la sécrétion de substances chimiques rendant ses œufs et ses stades larvaires toxiques (Agarwala et Dixon, 1992, Alam *et al.*, 2002), son comportement agressif, sa voracité (Soares *et al.*, 2005), sa plus grande capacité de fuite, la présence d'épines et non de poils sur ses stades larvaires, la couleur aposématique des adultes, sa relative largeur, son caractère polyphage (Pell *et al.*, 2008) et son caractère multivoltine³ (Brown *et al.*, 2008). Cependant, la coccinelle asiatique est exposée à une période de vulnérabilité juste après l'émergence de l'adulte, lorsque ses élytres sont encore mous. Mais la consommation d'adultes d'*H. axyridis* fraîchement éclos est rarement observée (Pell *et al.*, 2008).

La diversité des ennemis naturels reste relativement stable en présence d'*H. axyridis* dans son aire d'origine (Kuznetsov, 1997). Mais un déclin de ceux-ci est observé partout où la coccinelle asiatique s'est établie après avoir été introduite (Roy *et al.*, 2006). Ce déclin peut être attribué à la compétition interspécifique avec les ennemis naturels moins compétitifs ou moins féconds (Michaud, 2002) mais il est probable qu'il soit également influencé par son rôle dans la prédation intragilde (Pell *et al.*, 2008).

1.4.1 Prédation intragilde avec les autres prédateurs de pucerons

Etant donné ses propriétés de super-prédateur, *H. axyridis* engage en général une prédation intragilde asymétrique avec les autres prédateurs.

Une étude récente menée par Cottrell (2007) indique qu'il est plus probable que la larve d'*H. axyridis* s'engage dans la prédation intragilde des œufs de *Coleomegilla maculata* (De Geer), *Cycloneda munda* (Say) (Coleoptera : Coccinellidae), *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville (Coleoptera : Coccinellidae) et *Olla v-nigrum* Mulsant (Coleoptera : Coccinellidae), que les œufs d'*H. axyridis* soient les proies intragildes des larves de ces espèces. Ceci est en accord avec une étude antérieure de Cottrell (2004) démontrant que ni les larves de *C. maculata*, ni celles d'*O. v-nigrum* ne sont capables d'accomplir leur cycle de

³ se dit d'un insecte présentant plusieurs générations par saison

développement en se nourrissant d'œufs d'*H. axyridis* tandis que la coccinelle asiatique peut compléter son développement à partir d'un régime alimentaire constitué d'œufs de *C. maculata* ou d'*O. v-nigrum*.

Les adaptations défensives (physiques ou chimiques) sont souvent efficaces pour réduire la vulnérabilité des stades immobiles (œuf, prépupe, pupes) à la prédation intragilde ou au cannibalisme. Selon certaines études, les substances répulsives retrouvées à la surface des œufs de *Calvia 14-guttata* (L.) (Coleoptera : Coccinellidae) (Ware *et al.*, 2007 cité par Pell *et al.*, 2008) et d'*Eocaria muii* Timberlake (Coleoptera : Coccinellidae) (Ware *et al.*, 2008 cité par Pell *et al.*, 2008) sont susceptibles de jouer un rôle défensif contre la prédation intragilde d'*H. axyridis*.

Une étude sur la compétition intragilde engagée par *H. axyridis* sur les stades immatures de coccinelles anglaises et japonaises a été menée en laboratoire par Ware et Majerus en 2007. Douze espèces de coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae) ont été testées : 8 provenant de populations anglaises (*Coccinella 7-punctata* L., *Adalia 2-punctata* (L.), *Adalia 10-punctata* (L.), *Propylea 14-punctata* (L.), *C. 14-guttata*, *Anatis ocellata* (L.), *Harmonia 4-punctata* (Pontoppidan), *Coccinella 5-punctata* L.) et 4 issues de populations japonaises (*Coccinella 7-punctata brucki* Mulsant, *Cheilomenes 6-maculatus* (Fabricius), *Propylea japonica* Thunberg and *E. muii*). Généralement, *H. axyridis* se comporte comme un prédateur intragilde envers toutes ces espèces, à l'exception d'*A. ocellata*. Cette étude démontre qu'aucune différence de sensibilité à la prédation intragilde d'*H. axyridis* ne peut être mise en évidence entre les coccinelles anglaises et japonaises (Ware et Majerus, 2007).

Les coccinelles sont communes dans la guildes des aphidiphages. Pour cette raison, de nombreuses études considérant le rôle d'*H. axyridis* en tant que prédateur intragilde se sont focalisées sur les interactions avec les autres Coccinellidae. Cependant, la coccinelle asiatique interagit avec de nombreux autres insectes prédateurs.

Phoofolo et Obrycki (1998) et Gardiner et Landis (2007) ont tous deux suggéré le potentiel d'*H. axyridis* à être un prédateur intragilde de *C. carnea*. Cependant, *C. carnea* est capable de se nourrir d'œufs d'*H. axyridis* (Phoofolo et Obrycki, 1998) et de récentes observations (Fremlin, 2007) indiquent que *C. carnea* peut également attaquer les pupes de la coccinelle asiatique. De ce fait, la relation devrait être considérée comme étant (légèrement) symétrique.

Certaines études se sont penchées sur les relations entre la punaise *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera : Pentatomidae), également prédateur de pucerons, et la coccinelle asiatique. Des tests de laboratoire réalisés par Hough-Goldstein *et al.* (1996) ont démontré que bien que *P. maculiventris* ne consomme pas d'adultes d'*H. axyridis*, elle est capable de se nourrir de ses larves lorsqu'aucune autre source de nourriture ne lui est fournie. Une étude plus récente (De Clercq *et al.*, 2003) a démontré que les interactions entre *P. maculiventris* et *H. axyridis* en absence ou en présence de proies extraguïdes (*Spodoptera littoralis* Boisduval (Lepidoptera: Noctuidae) ou *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae)) sont asymétriques en faveur de la punaise. *Podisus maculiventris* peut se nourrir des œufs ou des larves d'*H. axyridis* mais rarement de ses adultes. En revanche, *H. axyridis* n'attaque *P. maculiventris* que très rarement.

Harmonia axyridis, en consommant les proies intraguïdes larges et mobiles, peut diminuer la pression exercée par ces dernières sur les herbivores. Cependant, elle est elle-même large, mobile, bien protégée, multivoltine et très vorace, ce qui pourrait compenser les effets de la prédation intraguïde, du moins à court terme (Pell *et al.*, 2008).

1.4.2 Prédation intraguïde avec les parasitoïdes

La présence ou l'activité récente d'un prédateur coccinelle dans une colonie de pucerons peut réduire le taux d'oviposition des parasitoïdes de pucerons (Taylor *et al.*, 1998). Une étude basée sur des pucerons *Aphis craccivora* Koch (Homoptera : Aphididae) parasités par *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera : Braconidae) démontre que la coccinelle asiatique préfère se nourrir d'autres pucerons que de ceux parasités (Takizawa *et al.*, 2000a). Cependant, pour d'autres parasitoïdes, elle ne fait pas de distinction. Par exemple, l'adulte d'*H. axyridis* peut se nourrir de 'momies' de pucerons parasités par *Aphelinus asychis* Walker (Hymenoptera : Aphelinidae) mais ceci ne semble pas affecter le niveau global de parasitisme. En effet, des essais réalisés en serre par Snyder *et al.* (2004b) révèlent qu'*H. axyridis* se nourrit autant de pucerons que de momies. Le pourcentage de parasitisme n'est donc pas diminué par la présence de la coccinelle asiatique.

La coccinelle asiatique peut se nourrir par inadvertance de pucerons parasités n'ayant pas encore été momifiés. Mais une étude réalisée par Takizawa *et al.* (2000b) a démontré que ni sa nutrition, ni sa période de développement, ni son poids n'étaient affectés lorsqu'elle se nourrissait de pucerons contenant des larves de parasite. Cependant, sa période de

développement et son poids sont affectés lorsqu'elle se nourrit de pucerons présentant un parasite au stade de pupe (Takizawa *et al.*, 2000b).

1.5 Méthodes d'analyse comportementale

Généralement, la prédation intraguilde est évaluée en relevant à intervalle régulier le nombre de proies intraguilides encore vivantes. Lorsque la proie intraguilde est un parasitoïde, le nombre de pucerons parasités n'ayant pas été consommés est également observé afin d'étudier la prédation intraguilde touchant les larves et les nymphes du parasitoïde. De plus, le comportement des prédateurs peut être enregistré (Sato *et al.*, 2005).

Le dispositif expérimental mis en place afin d'acquérir ces données peut néanmoins revêtir divers aspects selon les conditions. Les dispositifs les plus couramment rencontrés sont abordés ci-dessous.

1.5.1 Expérimentation en laboratoire

Les interactions entre prédateurs peuvent être étudiées en plaçant un représentant de chaque espèce intraguilde à tester dans des arènes de différentes tailles. L'influence de la présence de proies extraguilides et celle de l'intensité de prédation peuvent être évaluées. Les conditions produisant une haute probabilité d'interférences entre prédateurs peuvent être simulées par l'utilisation d'arènes de petite taille en absence de proie. Un niveau intermédiaire d'interaction peut être simulé à la fois par des arènes de petite taille renfermant des proies extraguilides et par des arènes plus larges sans proie. Finalement, une faible probabilité d'interférence peut être simulée par de larges arènes contenant des plantes entières et des proies extraguilides (Hindayana *et al.*, 2001).

Les arènes utilisées peuvent être soit des boîtes de Pétri (Sengonca et Frings, 1985 ; Hoelmer *et al.*, 1994), soit des cages plastiques (Fréchette *et al.*, 2007 ; Chow *et al.*, 2008) ou en verre (Erbilgin *et al.*, 2004). Dans le premier cas, une certaine humidité peut être maintenue grâce au placement de papier filtre imbibé d'eau à l'intérieur des boîtes (Hoelmer *et al.*, 1994). Une couche d'Agar à 1% peut également y être placée, avec l'ajout de méthyl parabenzoate afin de retarder la croissance des bactéries et des contaminants fongiques (Hoelmer *et al.*, 1994). Un trou peut éventuellement être percé dans les boîtes afin de permettre un brassage de l'air et de prévenir la condensation mais il doit bien entendu être

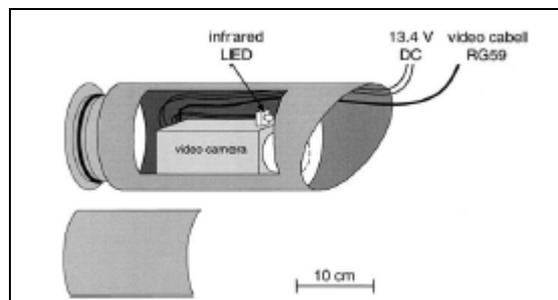


Figure 1 : Abri de protection contre le climat pour la caméra vidéo (Meyhöfer, 2001)

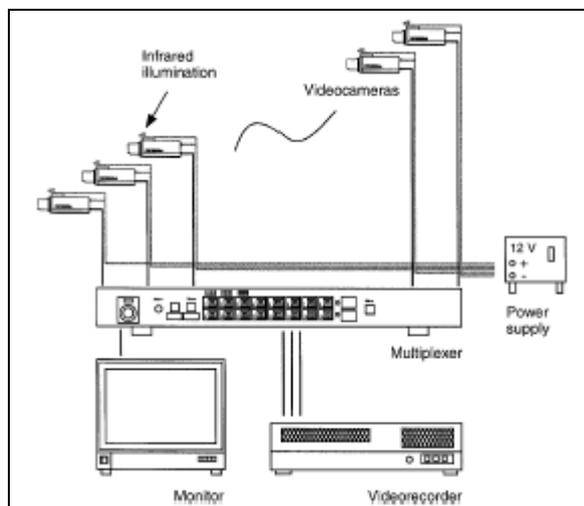


Figure 2 : Système vidéo pouvant être utilisé lors d'observations en champ (Meyhöfer, 2001)

recouvert d'un grillage pour assurer le maintien des insectes à l'intérieur des boîtes (Sengonca et Frings, 1985 ; Hoelmer *et al.*, 1994).

Lors de l'utilisation de cages, celles-ci doivent être fermées par un couvercle pour éviter la fuite des insectes. Elles comportent néanmoins des ouvertures recouvertes d'un grillage afin de permettre une ventilation. Une couche d'Agar peut également être placée au sein de la cage afin de conserver une certaine humidité (Lucas et Alomar, 2001 ; Fréchette *et al.*, 2007), celle-ci pouvant être assurée par la présence d'une matière absorbante gorgée d'eau (éponge, coton,...). Lors de l'intervention de plantes, seul ce dispositif sera utilisé, les plantes étant placées à l'intérieur de la cage.

1.5.2 Expérimentation en champ

Tous les prédateurs et parasitoïdes présents sur les plantes expérimentales doivent être enlevés avant la mise en place des expériences afin que seules les espèces étudiées ne soient présentes et ce, au nombre souhaité (Rosenheim *et al.*, 1993).

Le dispositif expérimental peut consister en cages présentant des mailles de faible dimension afin de retenir les insectes mais suffisamment larges pour permettre le brassage de l'air (Rosenheim *et al.*, 1993). Ces cages peuvent être doublées d'une barrière plastique à leur base afin de prévenir l'entrée de prédateurs vivant sous terre (Gardiner et Landis, 2007).

Un équipement vidéo peut être installé en champ afin d'observer *in situ* la prédation intraguilde. Il est cependant préférable de tester auparavant la propension de cet équipement aux conditions en champ sur le long terme, ce test étant effectué sans collecte de données. La caméra doit être protégée du climat par un abri (Figure 1). Le reste de l'équipement vidéo (le « time lapse recorder », le multiplexer et l'alimentation de la camera) (Figure 2) peut être placé dans une serre à proximité du site expérimental (Meyhöfer, 2001).

2 Biologie des différents prédateurs et parasitoïdes étudiés

2.1 *Harmonia axyridis* (Pallas)

2.1.1 Classification

Harmonia axyridis fait partie de l'ordre des Coleoptera, de la famille des Coccinellidae et de la sous-famille des Coccinellinae.

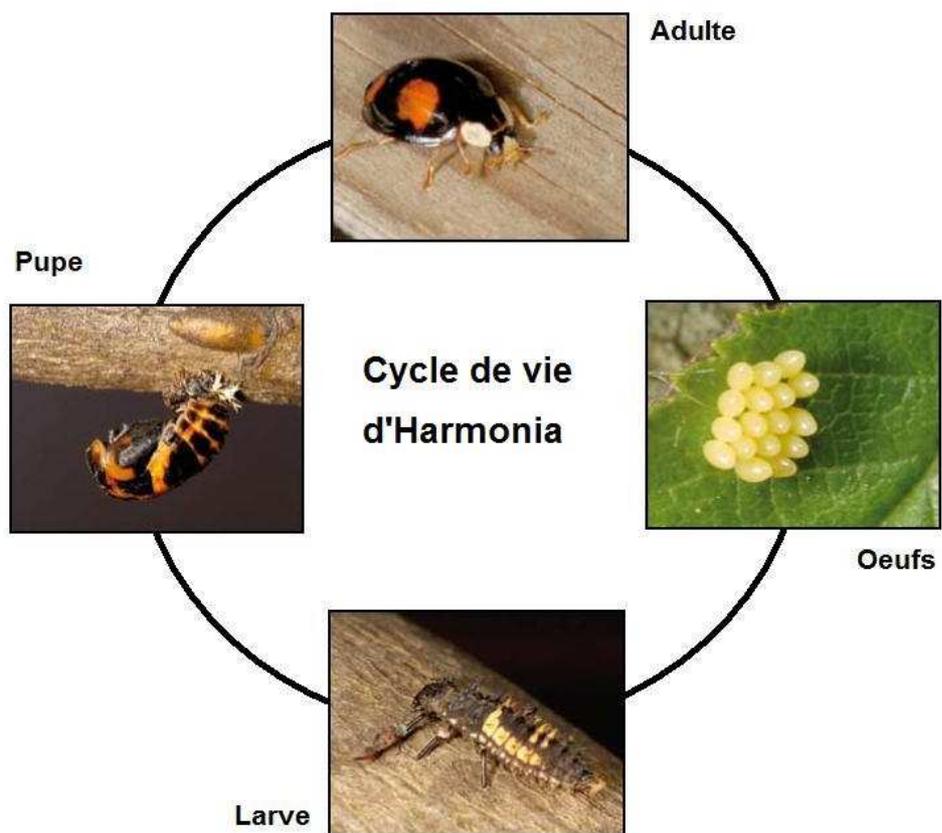


Figure 3: Cycle biologique d'*H. axyridis* (Institut Bruxellois pour la Gestion de l'Environnement)

L'histoire taxonomique de cet insecte a été quelque peu compliquée. En 1773, cette coccinelle a tout d'abord été décrite comme *Coccinella axyridis* Pallas. Huit autres synonymes ont également été proposés pour cette espèce: *Coccinella bisex-notata* Herbst en 1793, *Coccinella 19-sinata* Faldermann en 1835, *Coccinella conspicua* Faldermann en 1835, *Coccinella aulica* Faldermann en 1835, *Harmonia spectabilis* Faldermann en 1835, *Coccinella succinea* Hop en 1845, *Anatis circe* Mulsant en 1850, et *Ptychanatis yedoensis* Takizawa en 1917. En 1885, Weise a proposé de la transférer vers le sous-genre *Harmonia* au sein du genre *Coccinella*. En 1915 et 1943, Jacobson et Timberlake, respectivement, ont élevé *Harmonia* au statut de genre.

Harmonia axyridis est communément appelée coccinelle asiatique, ou « multicolored Asian lady beetle » en anglais, ou bien encore la coccinelle d'Halloween (Mahr, 1996). Cette dernière appellation vient des migrations massives d'*H. axyridis* observées aux alentours de la période d'Halloween (fin octobre) (Koch, 2003).

2.1.2 Cycle biologique

Le cycle de vie d'*H. axyridis* comprend les stades : œuf, larve (quatre stades distincts), pupes et adulte (Hodek, 1973) (Figure 3). Elle passe l'hiver à l'état adulte en se réfugiant en groupes dans des bâtiments, des crevasses,... Au printemps, il y a accouplement et la femelle dépose les œufs par petits groupes près d'une source de nourriture (près de pucerons, par exemple). Après 3-4 jours, les œufs éclosent et donnent naissance à des larves au corps mou. Celles-ci, après être passées par quatre stades distincts, se transforment en pupes (stade immobile et fixé au feuillage équivalent à la chrysalide des papillons). Après quelques jours, les adultes émergent et le cycle peut recommencer (San Martin *et al.*, 2005).

Selon LaMana et Miller (1998), lorsque les larves sont bien nourries (avec *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera : Aphididae)) et maintenues à une température de 26°C, la larve éclot après une moyenne de 2,8 jours, le 1^{er} stade dure 2,5 jours, le second 1,5 jour, le troisième 1,8 jour et le quatrième 4,4 jours. La pupes donne un adulte après 4,5 jours.

La température influence à la fois la durée du cycle, le taux de développement et le poids de l'adulte. Les larves élevées à des températures plus importantes produisent des adultes plus petits que celles élevées à températures plus basses (Kawauchi, 1979). Le régime alimentaire influence également le développement. Le temps nécessaire au développement diminue lorsque la consommation en pucerons augmente (Hokusima et Ohwaki, 1972). L'espèce de

puceron attaquée et l'espèce de plante sur laquelle les pucerons se sont développés peuvent affecter le temps nécessaire au développement, la longévité des adultes et leur fécondité (Hukusima et Kamei, 1970). Les adultes vivent généralement entre 30 et 90 jours, en fonction de la température (He *et al.*, 1994 ; El-Sebaey et El-Gantiry, 1999) mais il a déjà été observé des adultes vivant plus de trois ans (Savoiskaya, 1970a, Savoiskaya, 1970b).

Les périodes précédant l'accouplement et l'oviposition deviennent de plus en plus courtes avec l'augmentation de température (He *et al.*, 1994, Stathas *et al.*, 2001). Sous des conditions de laboratoire, les femelles peuvent produire plus de 3 819 œufs au taux de 25,1 œufs par jour (Hukusima et Kamei, 1970). Les femelles pondent généralement des groupes d'approximativement 20 à 30 œufs, la plupart du temps sur la face inférieure des feuilles (Takahashi, 1987) et uniquement en présence de proies.

Harmonia axyridis est considérée comme une espèce bivoltine en Asie (Osawa, 2000), en Amérique du nord (Koch et Hutchison, 2003) et en Europe (Ongagna *et al.*, 1993). Cependant, plus de quatre à cinq générations ont déjà été observées au cours d'une année (Wang, 1986). Pendant l'été, les coccinelles restent inactives (Sakurai *et al.*, 1992) et hivernent par la suite (Kidd *et al.*, 1995). *Harmonia axyridis* migre vers les objets proéminents et isolés à l'horizon. Elles préféreront également les objets blancs ou illuminés (Obata, 1986). Lors de l'arrivée à un endroit d'agrégation, elles se regroupent dans un lieu sombre et caché (Sakurai *et al.*, 1993).

2.1.3 Morphologie des différents stades

Les œufs ont une forme ovale et mesurent environ 1,2 mm de long. Fraîchement déposés, ils présentent une coloration jaune pâle (Figure 4). Avec le temps, ils prennent une coloration plus foncée. Environ 24h avant l'éclosion, les œufs deviennent gris-noirs (El-Sebaey et El-Gantiry, 1999).



Figure 4: Amas d'œufs d'*H. axyridis* (Dami *et al.*, 2005)

Les larves mesurent de 1,9 à 2,1 mm au premier stade et de 7,5 à 10,7 mm au quatrième (Sasaji, 1977). Elles sont recouvertes de spicules (Savoiskaya et Klausnitzer, 1973). Sur l'abdomen, les spicules dorsaux se terminent par une triple fourche alors que les spicules dorso-latéraux sont doubles (Sasaji, 1977). Les divers stades peuvent être facilement discernés sur base de leur coloration. Le premier stade présente une couleur noirâtre (Sasaji, 1977). Cependant, la présence d'une tache rouge située au centre du sixième segment abdominal est observée (El-Sebeay et El-Gantiry, 1999). Le deuxième stade présente une couleur similaire à celui qui le précède si ce n'est la coloration orange des zones dorso-latérales du premier (Rhoades, 1996) ou des deux premiers segments abdominaux (Sasaji, 1977). Au troisième stade, la coloration orange couvre les zones dorsales et dorso-latérales du premier segment abdominal et des zones dorso-latérales des segments deux à cinq. Le quatrième stade a les mêmes marques oranges sur fond noir, tout comme le troisième, mais les spicules présents sur les segments abdominaux quatre et cinq sont oranges également (Figure 5). Apparaît ensuite le stade pupal (Figure 6) avant l'apparition de l'adulte (Sasaji, 1977).



Figure 5: Quatrième stade larvaire d'*H. axyridis* (Dami *et al.*, 2005)



Figure 6: Pupa d'*H. axyridis* (Dami *et al.*, 2005)



Figure 7 : Différents phénotypes présents au sein de l'espèce *H. axyridis* (Carter, 2005)

Les adultes mesurent de 4,9 à 8,2 mm de long et de 4,0 à 6,6 mm de large. Leurs corps sont modérément convexes, d'une largeur valant approximativement 4/5 de leur longueur (Kuznetsov, 1997). Il existe différents phénotypes, présentant une coloration et un maculage très variés (Korschefsky, 1932). En général, les élytres présentent une couleur de la gamme variant de jaune-orange à rouge avec de 0 à 19 points mais des formes mélaniques (noires avec des points rouges) peuvent également être observées (Figure 7). La tête peut être noire, jaune, ou noire avec des marques jaunes (Sasaji, 1971). Le pronotum est jaunâtre avec des marques noires au centre. Ces marques peuvent être cinq taches noires (appelées patte de chat), une marque noire en forme de « M » ou un trapèze noir (Figure 8). Les extrémités latérales du pronotum ont une tache jaunâtre de forme ovale. Une arrête transversale est généralement présente au dessus de l'apex de l'élytre. La surface ventrale peut être jaune-orange ou noire (Chapin et Brou, 1991).

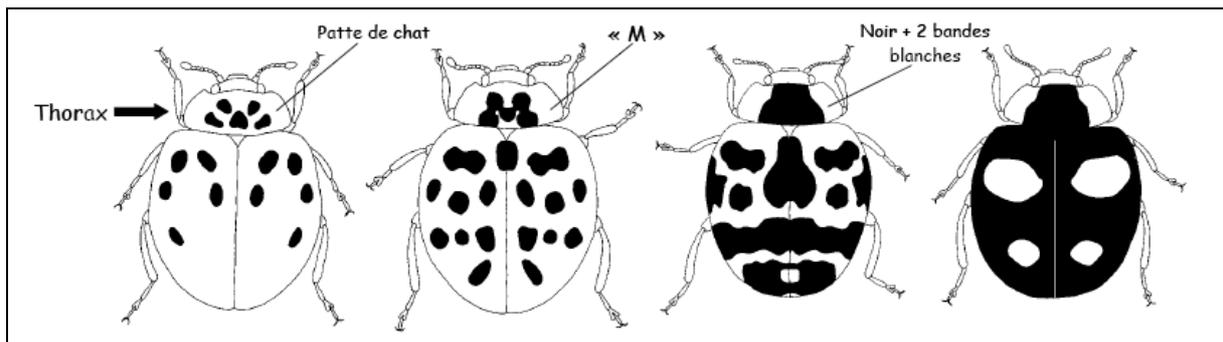


Figure 8 : Quatre formes parmi les plus courantes d'*H. axyridis*. On remarque les trois types de dessins sur le thorax (de gauche à droite) : patte de chat, « M », noir avec deux larges bandes blanches. Il s'agit en fait d'un continuum : les taches de la patte de chat fusionnent pour donner le « M » qui donne le 3^{ème} dessin si la fusion est encore plus importante (San Martin *et al.*, 2005).

Les couleurs présentées sont dues à des caractères génétiques (Honek, 1996). Cependant, les températures auxquelles sont soumises les pupes et le régime alimentaire de la larve influencent également la couleur mais aussi le maculage des adultes (Sakai *et al.*, 1974). Les couleurs varient d'une saison à l'autre (Osawa et Nishida, 1992). Une variation spatiale de la coloration d'*H. axyridis* est également remarquée. En effet, les morphes de couleur foncée sont rarement observées en Amérique du Nord, tandis qu'en Asie, celles-ci sont communes (Dobzansky, 1933).

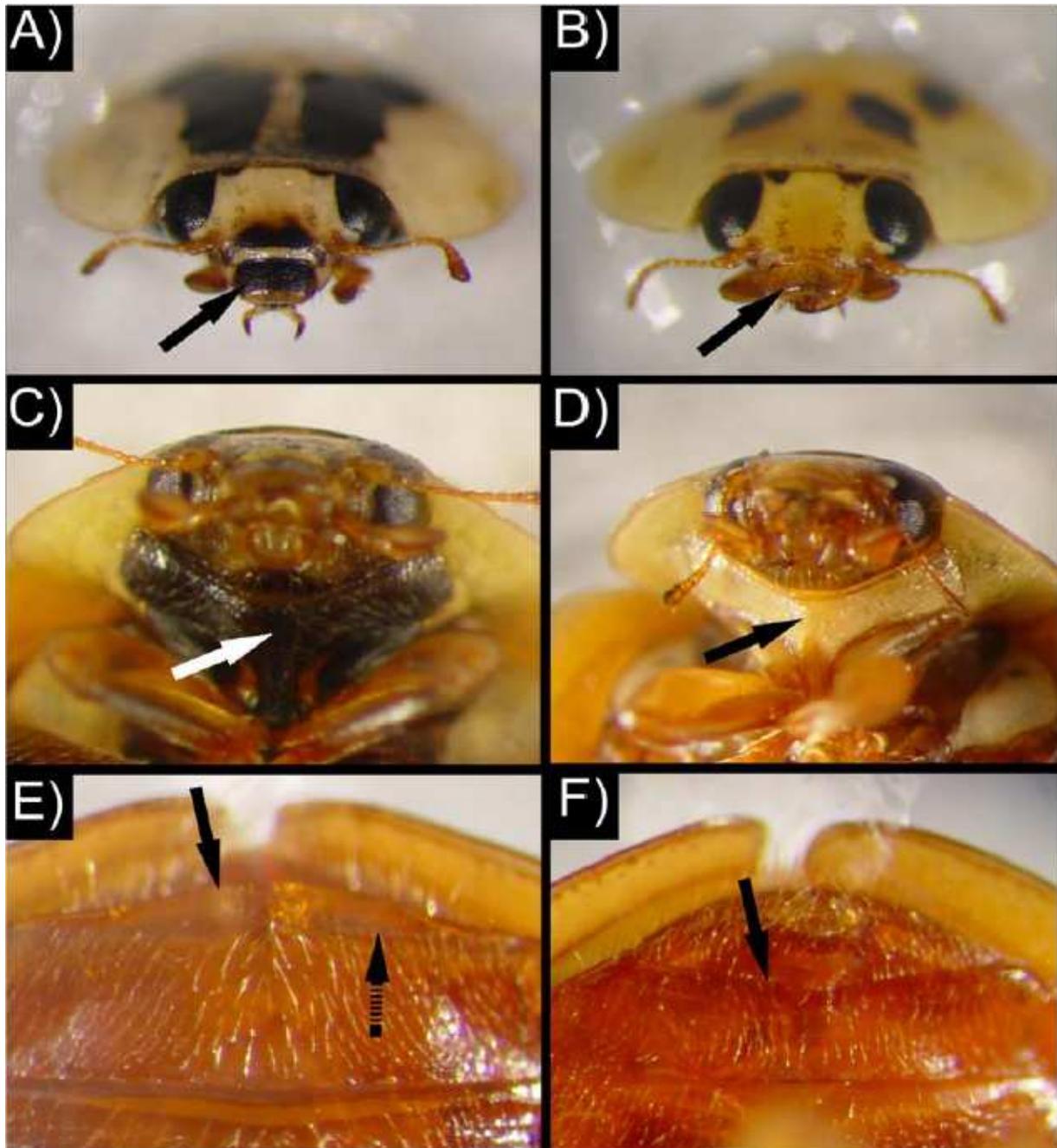


Figure 9 : Pigmentation du labre (A : foncé ; B : clair) ; pigmentation du prosternum (C : foncé ; D : clair) ; marge distale du cinquième sternite abdominal visible (E : convexe ; F : concave) chez *H. axyridis* adulte (A, C, E : femelle ; B, D, F : mâle) (McCornack *et al.*, 2007)

La différenciation sexuelle des adultes d'*H. axyridis* peut être réalisée aisément sur le terrain en se basant sur plusieurs caractéristiques morphologiques externes (Figure 9):

- les femelles possèdent un corps généralement plus large que les mâles ;
- la marge distale du cinquième sternite⁴ abdominal visible des mâles est concave alors que celle des femelles est convexe ;
- la pigmentation du labre⁵ et du prosternum⁶ des mâles est claire tandis que celle des femelles est foncée.

Une variation de la pigmentation du labre et du prosternum est cependant observée en fonction de la température d'élevage, une pigmentation plus foncée étant associée à une température plus basse, et en fonction de la période de temps écoulée depuis l'éclosion de l'adulte. Mais cette dernière variation ne dure que trois jours après l'éclosion.

Il est malgré tout recommandé de se baser sur la pigmentation du labre, cette caractéristique étant plus précise et plus aisément accessible que les autres.

Il est toutefois important de noter que toutes les observations de McCornack *et al.* (2007) décrites ci-dessus n'ont été effectuées que sur les morphes *succinea* (c'est à dire possédant des élytres de couleur orange à rouge avec ou sans points noirs) d'*H. axyridis*.

2.1.4 Répartition géographique

La distribution indigène présumée d'*H. axyridis* s'étend des chaînes montagneuses d'Altaï à l'ouest jusqu'à la côte Pacifique à l'est, et du sud de la Sibérie au nord jusqu'à la Chine méridionale au sud (Sasaji, 1971). Bien que la littérature la considère comme occupant les zones semi-arborescentes (Hodek, 1973), elle s'observe également dans de nombreux autres habitats, dont les prés, les landes, les zones ripicoles⁷ (Adriaens *et al.*, 2007), les roselières (Ware *et al.*, 2005) et les systèmes céréaliers (Colunga-Garcia et Gage, 1998).

⁴ partie ventrale de chacun des anneaux de chitine des arthropodes

⁵ lèvre supérieure des insectes, située au dessus des mandibules

⁶ pièce inférieure et médiane du premier segment thoracique

⁷ se trouvant à proximité d'un cours d'eau

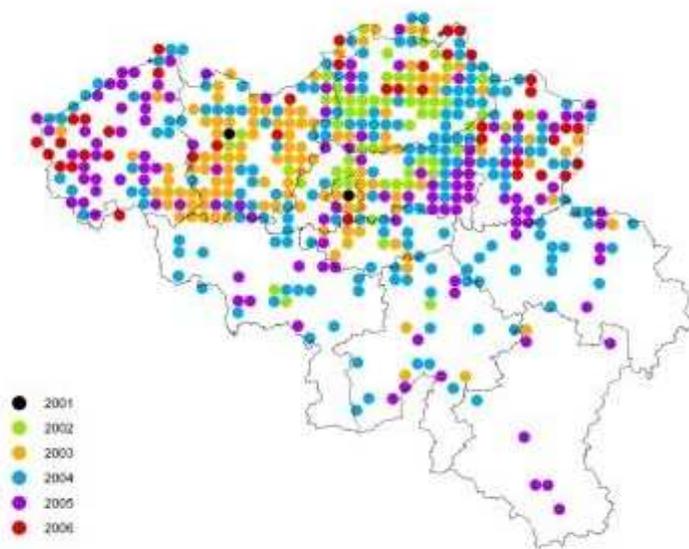


Figure 10: Répartition d'*H. axyridis* en Belgique pour chaque année à partir de 2001 jusqu'en novembre 2006 (Adriaens, 2007)

La coccinelle asiatique est actuellement considérée comme une espèce exotique⁸ invasive⁹ en Europe et en Amérique du Nord. En Europe, *H. axyridis* a été vendue par diverses compagnies de lutte biologique depuis 1995 en France, en Belgique et aux Pays-Bas, et a également été volontairement introduite dans au moins neuf autres pays (Brown *et al.*, 2008), dont la République Tchèque, l'Allemagne, la Grèce, l'Italie, le Portugal, l'Espagne et la Suisse. Sa répartition s'est ensuite rapidement étendue, particulièrement depuis 2002, et s'étend à présent sur 13 pays européens. Son établissement s'étend du Danemark au nord jusqu'au sud de la France au sud et de la République Tchèque à l'est jusqu'à la Grande Bretagne à l'ouest (Brown *et al.*, 2008). Malgré certains lâchés d'*H. axyridis* au Portugal, en Espagne et en Grèce, il existe peu de preuves de son établissement dans le sud de l'Europe. Il est prévu que sa distribution au sein de l'Europe s'accroisse et qu'*H. axyridis* devienne la coccinelle la plus répandue du continent.

En Belgique, la coccinelle asiatique a été introduite volontairement pour lutter biologiquement contre les populations de pucerons dans les serres, les cultures et les jardins. Auparavant, n'importe qui pouvait en acheter auprès d'entreprises de lutte biologique. Elle a été observée pour la première fois en Belgique en 2001 aux environs de Gand. Fin 2006, il semble qu'elle ait colonisé tout le pays (Figure 10) (Institut Bruxellois pour la Gestion de l'Environnement ; Adriaens, 2007).

Harmonia axyridis a été introduite pour la première fois en Amérique du nord en 1916 (Gordon, 1985). Malgré plusieurs lâchés dans 14 états de l'USA entre 1964 et 1982 (Gordon, 1985), la coccinelle asiatique n'a été considérée comme y étant établie qu'en 1988 (Chapin et Brou, 1991). La source de l'établissement aux Etats-Unis n'est pas certaine : il peut s'agir d'une introduction volontaire ou accidentelle (Krafsur *et al.*, 1997).

Harmonia axyridis a également été récemment observée en Amérique du sud (de Almeida et da Silva, 2002), en Afrique du Sud (Brown *et al.*, 2008) et en Egypte (Ferran *et al.*, 2000).

⁸ espèce qui provient des pays étrangers

⁹ espèce exotique qui s'établit dans les écosystèmes ou habitats naturels ou semi-naturels. C'est un agent de changement qui menace la diversité biologique indigène (espèces, populations et/ou écosystèmes) (Saintenoy-Simon, 2003)

Tableau 1: Insectes non ravageurs connus comme étant des proies d'*H. axyridis* (E= œuf ; L= larve ; PP= stade prépupal ; P= pupe) (Koch, 2003)

Ordre	Famille	Genre et Espèce	Stades Consommés	Références
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Adalia bipunctata</i>	PP, P L E E	(Sakuratani <i>et al.</i> , 2000) (Kajita <i>et al.</i> , 2000) (Lynch <i>et al.</i> , 2001) (Burgio <i>et al.</i> , 2002)
		<i>Adonia variegata</i>	E	(Lynch <i>et al.</i> , 2001)
		<i>Coleomegilla maculata</i>	E, L	(Cottrell et Yeargan, 1998) (Hironori et Katsuhiko, 1997)
		<i>Coccinella septempunctata</i>	L L L	(Yasuda et Ohnuma, 1999) (Yasuda <i>et al.</i> , 2001)
		<i>C. septempunctata brucki</i>	P	(Takahashi, 1989)
		<i>Cycloneda sanguinea</i>	L	(Dixon, 2000)
		<i>Propylea japonica</i>	E, L	(Michaud, 2002)
		<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	L	(Dixon, 2000)
		<i>P. quatuordecimpunctata</i>	E	(Lynch <i>et al.</i> , 2001)
		<i>Danaus plexippus</i>	E, L	(Koch <i>et al.</i> , 2003)
		Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Danaus plexippus</i>
Neuroptera	Chrysopidae	<i>Chrysoperla carnea</i>	E	

2.1.5 Régime alimentaire

Harmonia axyridis se nourrit essentiellement de pucerons (Hodek, 1996) mais elle peut également consommer des Tetranychidae (Lucas *et al.*, 1997a), Psyllidae (Michaud, 2001), Coccoidea (McClure, 1986), Chrysomelidae au stade immature (Yasumatsu et Watanabe, 1964), Curculionidae (Stuart *et al.*, 2002), Lepidoptera (Koch *et al.*, 2003), du pollen et du nectar (LaMana et Miller, 1996).

Le nombre total de pucerons consommés pendant le stade larvaire peut varier de 90 à 370, ce nombre dépendant de l'espèce de puceron consommée. La consommation de pucerons augmente à chaque stade larvaire (Hokusima et Kamei, 1970 ; Miura et Nishimura, 1980). Les stades larvaires consomment en moyenne 23,3 pucerons par jour (He *et al.*, 1994). Les adultes consomment quotidiennement de 15 à 65 pucerons en moyenne (Hokusima et Kamei, 1970 ; Lou, 1987 ; Hu *et al.*, 1989 ; Lucas *et al.*, 1997a), les femelles consommant plus que les mâles (Hokusima et Kamei, 1970). La consommation de proies augmente avec la densité et l'agrégation de celles-ci (Yasuda et Ishikawa, 1999).

2.1.6 Dégâts occasionnés

Bien qu'*H. axyridis* se soit révélée être un auxiliaire efficace pour la lutte contre les pucerons, elle engendre une série de dégâts au niveau écologique et au sein de certaines productions et pose également problème aux humains.

Une réduction des populations natives de coccinelles est observée au profit d'une augmentation d'*H. axyridis*. En effet, la coccinelle asiatique est un super-prédateur au sein de la guildes des insectes aphidiphages. En d'autres termes, *H. axyridis* est capable de se nourrir d'autres espèces aphidiphages (Tableau 1) (Dixon, 2000).

Dans de nombreux cas, *H. axyridis* présente une plus grande capacité que les autres membres de la guildes à utiliser les autres espèces comme source de nourriture. Ceci vient certainement du fait de ses taux plus élevés d'attaques et de fuites (Yasuda *et al.*, 2001). L'intensité de prédation d'*H. axyridis* sur les autres membres de la guildes apparaît comme étant inversement proportionnelle à la densité des populations de pucerons (Burgio *et al.*, 2002).

Le déplacement des coccinelles natives par *H. axyridis* peut également être dû à des mécanismes indirects. Un mécanisme potentiel pour leur déplacement serait la compétition pour les ressources. Certaines études ont démontré qu'*H. axyridis* était un prédateur plus vorace et qu'il présentait une fertilité et une fécondité plus élevées (Michaud, 2002).

Harmonia axyridis pose également des problèmes aux humains. En effet, afin de se protéger des rigueurs de l'hiver, elle établit généralement ses sites d'agrégation pour l'hivernation au sein des maisons et buildings (Huelsman *et al.*, 2002). De nombreuses personnes sont dès lors dérangées par ces essaims volant à travers leurs demeures (Kidd *et al.*, 1995). Les chercheurs envisagent l'utilisation de pyréthrinoïdes (Huelsman *et al.*, 2002) et de produits dérivés de plantes, tels que le camphor et le menthol (Riddick *et al.*, 2000), à l'extérieur des habitations pour prévenir l'entrée de la coccinelle asiatique. De plus, elle produit des sécrétions qui peuvent provoquer des allergies s'exprimant sous forme de rhinoconjonctivite. Etonnamment, quelques cas de « morsure » d'humains par *H. axyridis* ont été observés (Huelsman *et al.*, 2002). La coccinelle asiatique forme parfois des agrégats au sein de ruches pour passer l'hiver. Elles posent donc problème aux apiculteurs mais semblent être inoffensives pour les abeilles (Caron, 1996). Enfin, de récentes études ont permis de caractériser la phéromone d'agrégation (voir paragraphe 3.2.2.2) de ces coccinelles (Verheggen *et al.*, 2007a). Ces auteurs suggèrent ainsi son incorporation dans des pièges à phéromones afin de réduire le nombre d'individus dans les constructions humaines.

Harmonia axyridis a également atteint le statut de ravageur potentiel pour la production et le traitement des fruits. En automne, les adultes peuvent s'agréger sur divers fruits, tels que pommes, potirons, poires, raisins, framboises et s'en nourrir (Koch, 2003). En général, elle préfère se nourrir de fruits endommagés auparavant par d'autres agents, mais elle peut également s'attaquer à des fruits sains. Ce comportement frugivore est essentiellement dû à un manque de pucerons. Ceci peut être une stratégie pour obtenir des carbohydrates avant l'hiver.

Elle pose particulièrement problème dans les vignes où les raisins servent à la production de vin (Ratcliffe, 2002). *Harmonia axyridis* est difficile à extraire des grappes lors de la récolte et est donc écrasée avec le raisin durant le traitement. La présence d'alcaloïdes au sein de la coccinelle modifie le goût et la couleur du vin obtenu (Ejbich, 2003). L'AzaDirect et le Neemix (azadirachtin) sont recommandés pour tuer ou repousser *H. axyridis* dans les vergers (Anonyme, 2005).

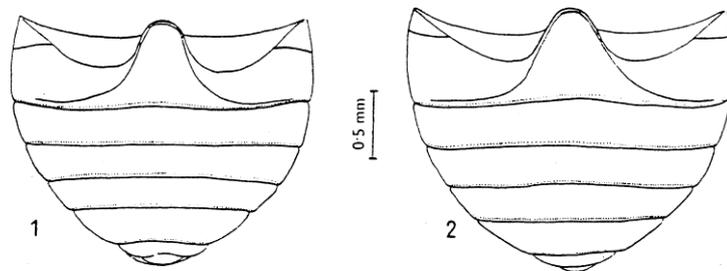


Figure 11: Schéma de la morphologie des sternites abdominaux d'un mâle (1) et d'une femelle (2) chez *A. bipunctata* (Hodek, 1973)

Jusqu'à présent, aucun dégât économique causé par *H. axyridis* n'a été rapporté en Belgique. Mais si aucune méthode de lutte n'est mise en place, on en observera dans quelques années (Fadeur, 2007).

2.2 *Adalia bipunctata* (L.)

Cet insecte holométabole, appelé coccinelle à deux points, fait partie de la famille des Coccinellidae au sein de l'ordre des Coleoptera. Son cycle biologique est composé de quatre stades : l'œuf, la larve, la pupa et l'imago (Hemptinne *et al.*, 2005). Les larves se nourrissent de pucerons, de thrips et d'acariens nuisibles. Les adultes, quant à eux, consomment des pucerons, du pollen et du miellat¹⁰. Cette espèce est capable de donner deux, voire trois générations par an.

Les habitats préférentiels d'*A. bipunctata* sont les plantes herbacées, les conifères et les feuillus. Elle passe l'hiver au sein de l'écorce d'arbres situés à plus d'un mètre du sol ou dans d'autres endroits similaires (Hemptinne *et al.*, 2005). Elle s'enfonce profondément dans les crevasses d'écorce car elle possède un thigmotactisme positif (Hemptinne, 1989). Elle recherche des sites d'hivernation relativement secs car elle semble vouloir s'agréger dans des endroits orientés vers le sud ou le sud-est (Hemptinne *et al.*, 2005).

Les adultes de cette espèce mesurent entre 3,5 et 5,5 mm et se reconnaissent à la tache noire présente au centre de chacun de ses élytres rouges (morphé typique). Mais des morphes mélaniques peuvent également être observés. Celles-ci présentent une pigmentation inversée par rapport à la morphé typique. Les formes mélaniques les plus courantes portent sur leurs élytres deux ou quatre points. Cependant, plus de 100 couleurs différentes peuvent être observées au sein de cette espèce (Hemptinne *et al.*, 2005).

La détermination du sexe des adultes est basée sur l'observation de la face inférieure de l'abdomen au moyen d'un binoculaire. Le bord du sternite des mâles est légèrement échancré dans sa partie médiane, contrairement à celui des femelles (Figure 11) (Hodek, 1973).

¹⁰ excréation liquide des pucerons, riche en sucres et en acides aminés

Les œufs sont déposés par groupe de 20 à 40 (Hemptinne *et al.*, 2005). Ceux-ci sont allongés et présentent une couleur jaune clair à orange foncé, variant en fonction de l'alimentation des femelles. Ils éclosent au bout de 2 à 4 jours. Les larves passent ensuite par quatre stades avant de former la pupa, chaque stade larvaire étant séparé par une mue. Une période de 12 à 40 jours s'écoule entre l'apparition du premier stade larvaire et celle de la nymphe. Cette durée dépend des conditions du milieu (température et nourriture disponible) (Branquart, 1998). Apparaît alors une pupa de couleur orange clair mais qui noircit rapidement. L'adulte sort après 5 à 10 jours. Cette période de temps dépend également des conditions environnementales, notamment de la température et de l'humidité (Obricky et Tauber, 1981). Les adultes apparaissent jusqu'au milieu de l'été. Ils se dispersent pour trouver de la nourriture pendant quelques semaines avant de chercher des sites d'hivernation. Ils hivernent jusqu'au printemps, où il y a accouplement et le cycle peut ainsi recommencer.

2.3 *Episyrphus balteatus* (De Geer)

Episyrphus balteatus, communément appelé le syrphé ceinturé, appartient à la famille des Syrphidae et au sous-ordre des Cyclorhaphes au sein de l'ordre des Diptères. Il présente quatre stades de développement : l'œuf, la larve (trois stades distincts), la pupa et l'adulte (Verlinden, 1994). Les larves sont aphidiphages et les adultes floricoles. Ces derniers jouent de ce fait un rôle important dans la pollinisation. Cette espèce est eurytope¹¹, gynohivernante¹² et multivoltine (Verlinden, 1994 ; Barreau, 2003).

Les œufs d'*E. balteatus* ont une forme ovale, une coloration blanche et mesurent de 1 à 2 mm. Les femelles déposent ceux-ci, isolément ou plus rarement par deux, à proximité d'une colonie de pucerons. Elles sélectionnent les colonies jeunes et possédant des nymphes et/ou des adultes aptères. Avant l'oviposition, elles vérifient la valeur qualitative et quantitative d'un site pour assurer le bon développement de leur descendance (Chandler, 1968 ; Kan, 1988). Les pucerons et/ou les substances volatiles provenant du miellat constituent les principaux stimuli pour l'oviposition (Budenberg et Powell, 1992; Budenberg *et al.*, 1992 ; Scholtz et Poehling, 2000 ; Almohamad *et al.*, 2007 ; Harmel *et al.*, 2007 ; Verheggen *et al.*, 2008). Le miellat, riche en sucres, signale la présence de pucerons mais peut également constituer une source de nourriture potentielle pour l'adulte. Les acides aminés du miellat sont

¹¹ se dit des espèces vivant dans des biotopes très différents

¹² ce sont les femelles fécondées qui hivernent. Ceci permet d'obtenir rapidement des individus au printemps

également impliqués dans la sélection du site d'oviposition (Hood Henderson, 1982). Il serait également possible que l'humidité de celui-ci entre en jeu (Hood Henderson, 1982). En se



Figure 12: *Episyphus balteatus* adulte (Duke, 2006)

Life cycle of the common green lacewing, *Chrysoperla carnea*

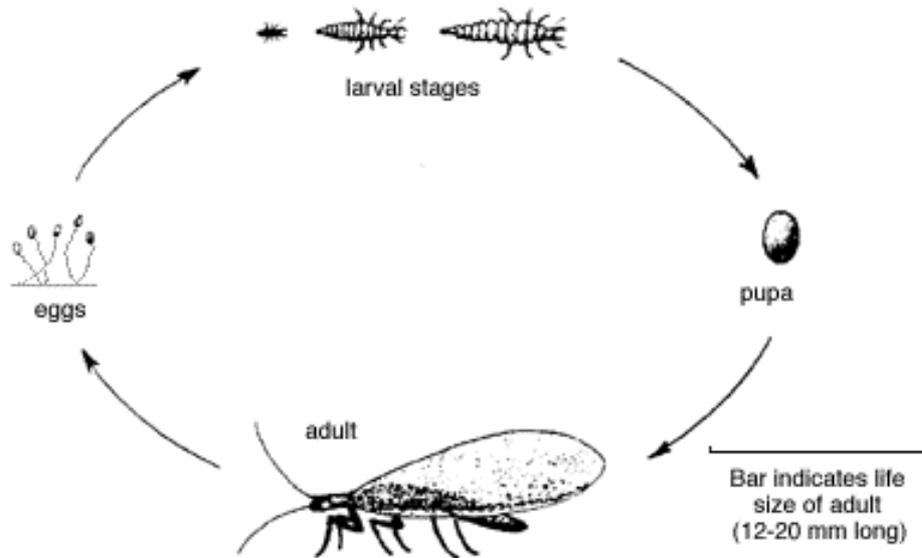


Figure 13: Cycle biologique de *C. carnea* (Weeden *et al.*, 2007)

déplaçant sur un substrat potentiel, la femelle étend tout d'abord son labre et entre en contact avec le substrat afin de le goûter (Hood Henderson, 1982). En fonction des informations collectées, elle déposera un œuf ou non (Hood Henderson, 1981).

Les larves émergent après 1,6 à 4,8 jours, cette durée étant fonction de la température (Ankersmit *et al.*, 1986). Les larves peuvent attaquer 37 à 47 espèces de pucerons (Chandler, 1968). Elles sont essentiellement actives pendant la nuit. La prédation la plus forte s'observe au troisième stade larvaire.

Le stade pupal apparaît après une dizaine de jours. Celui-ci possède une forme caractéristique en goutte d'eau. Au départ, il présente une coloration blanche et des bandes sombres apparaissent par la suite. La pupaison se produit généralement sur la plante et l'adulte émerge après cinq jours environ.

La coloration de l'adulte dépend de la température à laquelle la pupe s'est développée (Marriott et Holloway, 1997). Les adultes se reconnaissent aisément aux motifs présents sur leurs abdomens (Figure 12). De plus, les deux sexes sont facilement différenciables car cette espèce présente un dimorphisme sexuel : les yeux des mâles, présents au sommet de leurs têtes, sont soudés tandis que ceux des femelles sont séparés.

2.4 *Chrysoperla carnea* (Stephens)

Chrysoperla carnea appartient à la famille des Chrysopidae et à l'ordre des Névroptères. Il se retrouve dans la plupart des environnements à travers le monde (Thierry *et al.*, 2002). Son cycle biologique est constitué de quatre stades : l'œuf, la larve (trois stades distincts), la pupe et l'adulte (Figure 13). Les adultes ne se nourrissent que de nectar, de pollen et de miellat de puceron. En revanche, les larves sont d'actifs prédateurs (Weeden *et al.*, 2007). En effet, elles se nourrissent de pucerons, des œufs et des jeunes stades larvaires de coléoptères et de lépidoptères (Ulhaq *et al.*, 2006).

Les adultes présentent une coloration vert pâle et mesurent environ 12 à 20 mm de long. Ils possèdent un corps fragile et de larges ailes transparentes vert clair. Ils sont particulièrement actifs le soir et la nuit. Les œufs, de forme ovale, sont tout d'abord vert pâle et deviennent gris après quelques jours. Ils ont une taille inférieure à 1 mm. Les larves sont grises ou brunâtres. La taille de celles-ci varie de moins d'1 mm à 6-8 mm (Weeden *et al.*, 2007).

Chrysoperla carnea passe l'hiver sous forme adulte. A partir de la fin de l'été, les adultes entrent en diapause ovarienne, induite par le raccourcissement de la longueur des jours. A l'automne, ils recherchent des sites d'hivernation appropriés après s'être nourris intensivement pour se constituer les réserves lipidiques nécessaires (Thierry *et al.*, 2002). Au cours du printemps et de l'été, les femelles pondent plusieurs centaines d'œufs. Ces derniers sont déposés séparément. En effet, la femelle dépose d'abord une goutte de liquide qu'elle étire ensuite pour former un fin filament à l'extrémité duquel un œuf est finalement déposé. Les larves émergent après 3 à 6 jours. Elles passent par trois stades larvaires durant 2 à 3 semaines avant que les adultes émergent (Weeden *et al.*, 2007).

Ce cycle biologique est fortement influencé par la température. Deux ou plusieurs générations peuvent être observées par an (Weeden *et al.*, 2007).

3 Communication chimique entre aphidiphages et pucerons

3.1 Communication chimique chez les insectes

La communication a été définie par Edward Wilson en 1971 comme étant l'émission par un individu d'un stimulus qui provoque une réaction chez un autre individu. Ces stimuli peuvent être physiques (audition, toucher, perception de la lumière, vision) ou chimiques (olfaction, gustation). L'association de ceux-ci est vectrice d'une information. Cette dernière peut revêtir divers aspects en fonction des milieux et des modes de vie, de son mode de propagation ou de la complexité des organismes qui entrent en jeu (Banaigs, 2002).

La chimioréception correspond à la capacité d'identifier des substances informatives volatiles ou dissoutes, n'ayant aucune fonction nutritionnelle et d'en détecter la concentration. Elle est double, reposant à la fois sur l'olfaction à longue distance et sur celle à courte distance. Les molécules perçues sont très variées et entrent la plupart du temps dans la composition d'un bouquet odorant. L'insecte, comme tout autre animal, est capable de distinguer un nombre réduit de molécules significatives à partir d'un bruit de fond. Celles-ci induisent dès lors des comportements spécifiques.

Ces molécules chimiques arrivent toujours au contact d'une interface liquide au niveau des organes olfactifs, correspondant principalement aux antennes chez les arthropodes. Elles sont perçues par des chimiorécepteurs, qualifiés d'extérocepteurs lorsqu'ils détectent des

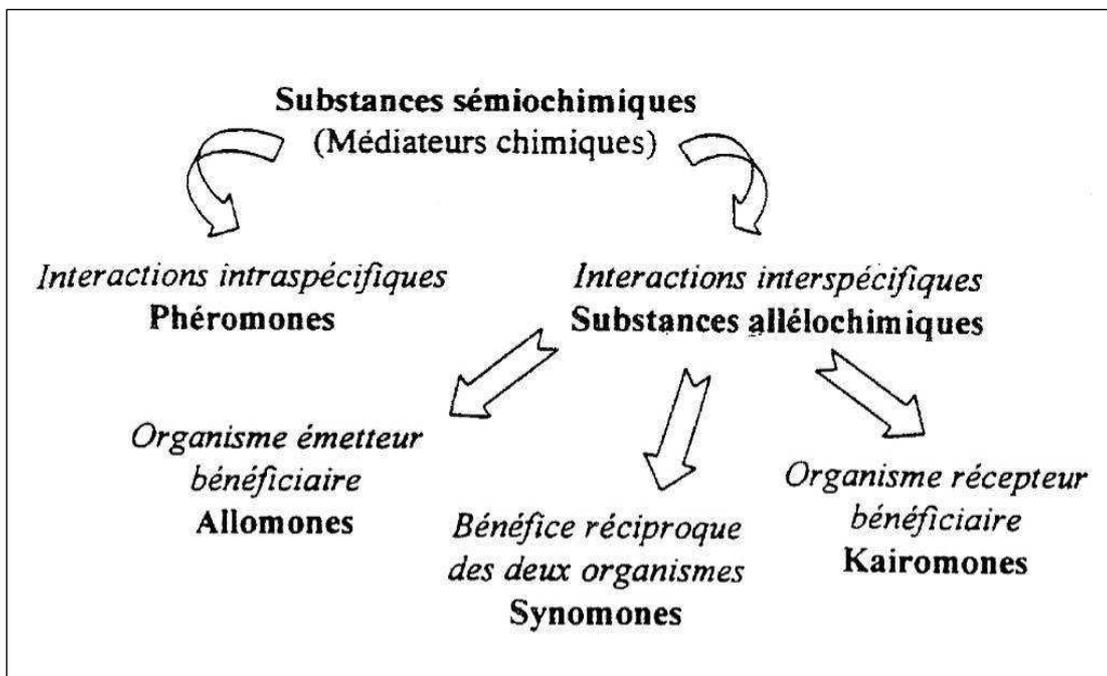


Figure 14 : Différents médiateurs chimiques (Francis, 2003)

substances chimiques présentes dans l'environnement extérieur et d'intérocepteurs lors de la perception de substances circulant dans les fluides corporels (nutriments, hormones,...).

L'olfaction et le goût ont un rôle vital chez les insectes. En effet, ils utilisent des molécules chimiques lors de la détection de nourriture, de nid ou de site d'oviposition, de l'établissement de relations inter-individuelles, sociales ou sexuelles et lors de l'avertissement d'un danger (Picimbon, 2002). L'olfaction fait référence à la détection de substances présentes en faibles concentrations dans l'air alors que le goût résulte d'un contact direct avec des concentrations relativement élevées de substances chimiques.

3.2 Substances sémiouchimiques

Les substances sémiouchimiques sont les signaux chimiques émis par un animal et modifiant le comportement ou la physiologie d'autres animaux. Au sein de celles-ci, deux catégories de signaux sont distinguées : les substances allélochimiques, à action interspécifique et les phéromones à action intraspécifique (Figure 14) (Brossut, 1996). Les phéromones modifiant le comportement sont appelées phéromones incitatrices et celles modifiant la physiologie, phéromones modificatrices (Banaigs, 2002).

3.2.1 Substances allélochimiques

Whittaker et Feeny (1971) ont appelé substances allélochimiques les métabolites secondaires¹³ produits par un individu d'une espèce et capables d'affecter la croissance, la santé ou le comportement d'individus appartenant à une autre espèce. Trois groupes peuvent être distingués au sein des substances allélochimiques: les allomones, les kairomones et les synomones (Arnaud *et al.*, 2003).

3.2.1.1 Allomones

Les allomones, agissant la plupart du temps comme répulsifs ou anti-appétants, ne sont bénéfiques qu'à l'organisme qui les émet. Il peut s'agir de métabolites secondaires de plantes

¹³ produits dérivant du métabolisme général et ne jouant apparemment aucun rôle vital ; ils sont propres à chaque espèce (Banaigs, 2002)

empêchant la ponte ou induisant un arrêt d'alimentation des insectes phytophages ou de substances répulsives émises par certains insectes pour éloigner leurs prédateurs.

3.2.1.2 Kairomones

Les kairomones procurent un avantage à l'organisme qui les reçoit. De nombreuses espèces d'insectes ravageurs peuvent utiliser l'odeur attractive des plantes pour s'orienter jusqu'à elles. De même, les prédateurs d'insectes peuvent être attirés par l'odeur émise par leurs proies.

3.2.1.3 Synomones

Les synomones procurent un avantage à la fois à l'organisme qui les émet et à celui qui les reçoit. Mais ceci peut se faire au détriment d'une troisième espèce. Lorsque certaines plantes sont attaquées par un phytophage, elles émettent des substances volatiles attirant un prédateur de ce phytophage. Ces molécules aident dès lors les plantes à se protéger et attirent un prédateur à un endroit riche en ressources alimentaires.

3.2.2 Pheromones

Le terme « phéromone », proposé par Lüscher et Butenandt (1959), provient du grec « pherein » signifiant transporter et « hormōn » signifiant stimuler, exciter. Il désigne « toute substance ou mélange de substances qui, émise par un individu, est susceptible de modifier le comportement ou la physiologie du congénère qui perçoit le signal ». L'action des phéromones est contrastée par celle des hormones, qui sont les substances produites par une glande ou par un tissu et transportées dans le sang pour agir sur un organe ou sur un autre tissu situé à distance (Wyatt, 2003).

Les glandes exocrines sécrètent des mélanges très complexes, pouvant renfermer plus de trente phéromones différentes. On parle dès lors de « bouquet phéromonal ». Selon leur rôle, plusieurs catégories de phéromones sont établies.

3.2.2.1 Pheromones sexuelles

Ces substances agissent sur le comportement sexuel des insectes. Chez les lépidoptères par exemple, elles sont généralement émises par les femelles pour attirer les mâles et leur indiquer leur maturité (Arnaud *et al.*, 2003). Mais souvent, d'autres signaux chimiques

doivent être émis pour induire l'accouplement : phéromones ou aphrodisiaques produits par le mâle, odeur de la plante hôte (Brossut, 1996).

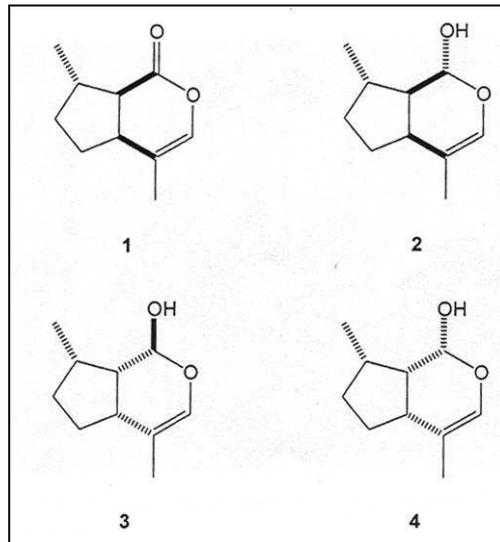


Figure 15 : Composants de la phéromone sexuelle de pucerons : (4aS, 7S, 7aR)-népétalactone (1) ; (1R, 4aS, 7S, 7aR)-népétalactol (2) ; (1S, 4aR, 7S, 7aS)-népétalactol (3) ; (1R, 4aR, 7S, 7aS)-népétalactol (4) (Campbell *et al.*, 1990).

Tableau 2: Ratios népétalactol : népétalactone observés chez différentes espèces de pucerons (appartenant toutes à la sous-famille des Aphidinae) (Stewart-Jones *et al.*, 2007)

nom scientifique	ratio (ol:one)	références
<i>Brevicoryne brassicae</i>	0:1	(Gabrys <i>et al.</i> , 1997)
<i>Sitobion fragariae</i>	0:1	(Hardie <i>et al.</i> , 1992)
<i>Sitobion avenae</i>	0:1	(Lilley <i>et al.</i> , 1995)
<i>Aphis spiraeicola</i>	1:2	(Jeon <i>et al.</i> , 2003)
<i>Tuberocephalus momonis</i>	1:4	(Boo <i>et al.</i> , 2000)
<i>Megoura viciae</i>	1:5-1:12 (en fonction de l'âge)	(Hardie <i>et al.</i> , 1990) (Dawson <i>et al.</i> , 1990)
<i>Aphis spiraeicola</i>	1:6-1:8 (en fonction de l'âge)	(Jeon <i>et al.</i> , 2003)
<i>Aphis fabae</i>	1:29	(Dawson <i>et al.</i> , 1990)
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	1:1	(Dawson <i>et al.</i> , 1990)
<i>Myzus persicae</i>	1,5:1	(Dawson <i>et al.</i> , 1990)
<i>Dysaphis plantaginea</i>	3,7:1-3,3:1 (en fonction de l'âge)	(Stewart-Jones <i>et al.</i> , 2007)
<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	4:1-2:1 (en fonction de l'âge)	(Goldansaz <i>et al.</i> , 2004)
<i>Schizaphis graminum</i>	8:1	(Dawson <i>et al.</i> , 1990)
<i>Cryptomyzus</i> spp.	30:1	(Guldemond <i>et al.</i> , 1993)
<i>Rhopalosiphum padi</i>	1:0	(Hardie <i>et al.</i> , 1994)
<i>Phorodon humuli</i>	1:0	(Campbell <i>et al.</i> , 1990)

Pettersson (1970) fut le premier à mettre en évidence l'existence des phéromones sexuelles de pucerons. La première identification chimique d'une telle phéromone a été réalisée par Dawson *et al.* (1987) sur *Megoura viciae* Buckton (Homoptera : Aphididae). L'utilisation de la spectrométrie de masse couplée à la chromatographie en phase gazeuse a permis d'identifier les molécules terpénoïdes suivantes : (4aS, 7S, 7aR)-népétalactone et (1R, 4aS, 7S, 7aR)-népétalactol (Figure 15) (Campbell *et al.*, 1990). Il a été démontré par la suite qu'un grand nombre d'espèces de pucerons utilise ces molécules comme phéromones sexuelles. La proportion de celles-ci varie en fonction de l'espèce, certains pucerons n'en produisant même qu'une des deux (Tableau 2). Cependant, les recherches effectuées sur les phéromones sexuelles de *Phorodon humuli* (Homoptera : Aphididae) ont démontré qu'elles ne comprenaient pas ces deux monoterpènes mais qu'elles étaient composées d'un mélange des deux diastéréoisomères : 1-(S)-népétalactol et (1R, 4aR, 7S, 7aS)-népétalactol (Figure 15) (Campbell *et al.*, 1990). Par la suite, des études comportementales effectuées en laboratoire et en champ ont permis de mettre en évidence la capacité de ces deux substances à attirer les mâles à longue distance (Gabrys *et al.*, 1997 ; Hardie *et al.*, 1999). De plus, le composant (4aS, 7S, 7aR)-népétalactone a la propriété, en plus de celle d'attirer les mâles de certaines espèces de pucerons, d'induire la ponte chez certains parasitoïdes de pucerons (Glinwood *et al.*, 1998).

3.2.2.2 Phéromones d'agrégation

Produites par tous les individus d'un groupe, elles assurent la cohésion de ce dernier (Brossut, 1996). Il s'agit généralement d'hydrocarbures cuticulaires présents sur l'entièreté du corps de l'insecte. Ils sont produits à la fois par les femelles et par les mâles. De plus, contrairement aux phéromones sexuelles, ils sont capables d'attirer les individus des deux sexes (Arnaud *et al.*, 2003). Elles peuvent enfin consister en de petites molécules volatiles, telles que la phéromone d'agrégation de *Tribolium confusum* (Coleoptera : Tenebrionidae) (Verheggen *et al.*, 2007b)

Au sein des populations d'individus de la même espèce, chaque groupe possède une odeur propre qu'il acquiert en fonction de son habitat et de son alimentation. Cette odeur vient s'ajouter à la phéromone d'agrégation lors de la reconnaissance du groupe (Brossut, 1996).

Une récente étude réalisée par Verheggen *et al.* (2007a) a permis l'identification d'un composant de la phéromone d'agrégation d'*H. axyridis* : la molécule sesquiterpène (-)- β -

caryophyllène. La sensibilité des coccinelles asiatiques à cette molécule varierait en fonction des saisons. En effet, une sensibilité plus importante pourrait être observée lors de conditions hivernales.

L'utilisation de cette phéromone peut être envisagée pour améliorer le contrôle des populations de pucerons par *H. axyridis* en maintenant ces coccinelles à l'endroit de leur introduction. Mais cette molécule pourrait également être utile pour combattre l'agrégation d'*H. axyridis* au sein des habitations pendant l'hiver en créant de nouveaux sites d'agrégation, non incommode pour l'habitant (Verheggen *et al.*, 2007a)

3.2.2.3 Phéromones de piste

Ces phéromones peuvent être émises pour diverses raisons. Certaines espèces, comme les fourmis et les termites, déposent ces substances dans le but de retrouver leur chemin lorsqu'elles quittent leur nid à la recherche de nourriture. Mais elles peuvent également être produites pour attirer des individus afin de participer au travail ou des soldats pour protéger les récoltes (Brossut, 1996).

3.2.2.4 Phéromones épideictiques ou phéromones d'espace

Ces phéromones, consistant en des substances répulsives, permettent de contrôler la dynamique des populations d'insectes. Elles sont émises par certaines espèces, lorsque la taille de leur population devient trop importante, afin d'éviter une surpopulation sur les plantes attaquées. De plus, certaines femelles peuvent également déposer de telles substances sur leurs œufs ou à proximité de ceux-ci pour éviter que l'ensemble des femelles pondent au même endroit. Des effets d'agrégation ou de dispersion peuvent être induits par une même substance lorsque celle-ci est produite en différentes concentrations (Arnaud *et al.*, 2003 ; Verheggen *et al.*, 2007b).

3.2.2.5 Phéromones d'alarme

Ces phéromones sont émises dans le but de signaler un danger aux autres membres du groupe. Ces substances peuvent être des produits issus d'une sécrétion défensive ou des produits libérés par une blessure (Brossut, 1996). Les réactions suscitées par celles-ci

diffèrent en fonction de la nature du signal, de la concentration en phéromones et de l'espèce considérée (Arnaud *et al.*, 2003).

L'(E)- β -farnésène (EBF) est le constituant majeur de la phéromone d'alarme de nombreux pucerons (Bowers *et al.*, 1972 ; Francis *et al.*, 2005b). La réaction des pucerons à la phéromone d'alarme est plus forte en fonction de la fréquence d'émission de la molécule qu'en fonction de la quantité émise (Kunert, 2005). Selon les espèces, cette phéromone d'alarme peut provoquer la fuite, la chute, ou l'arrêt de l'alimentation des pucerons récepteurs. Certaines études comportementales réalisées en laboratoire ont démontré que la sensibilité à l'EBF variait entre les espèces (Montgomery et Nault, 1977) et également au sein des espèces (Montgomery et Nault, 1978 ; Zhang *et al.*, 1989). Par exemple, les espèces myrmécophiles développent une réponse moindre que celles non myrmécophiles (Jing-Gong *et al.*, 2002).

Il convient de noter que, bien que l'(E)- β -farnésène entre dans la composition du mélange de phéromones d'alarme de nombreuses espèces de pucerons, ce composé n'est pas produit par toutes les espèces. Par exemple, les espèces *Euceraphis punctipennis* (Homoptera : Aphididae) et *Drepanosiphum platanooides* (Homoptera : Aphididae), dont les phéromones d'alarme principales sont respectivement le germacrène-D et le limonène, peuvent être citées (Francis *et al.*, 2005b).

L'effet répulsif du (E)- β -farnésène

Lors d'attaque par un prédateur comme la coccinelle ou la chrysope, les pucerons sécrètent via leurs cornicules des gouttelettes de substance défensive, dont la quantité produite est proportionnelle à l'activité du prédateur. En plus d'avoir un rôle défensif direct en collant les pièces buccales de l'insecte entre elles, ces gouttelettes contiennent une phéromone d'alarme qui est principalement, et parfois uniquement, composée d'EBF (Bowers *et al.*, 1972). Cette molécule provoque un comportement de fuite. Mais elle peut également induire la formation de morphes ailés capables de quitter la plante hôte. Elle n'est pas directement responsable de la production de telles morphes mais peut en être à l'origine (Kunert *et al.*, 2005). En effet, la phéromone d'alarme, provoquant un comportement de fuite, peut conduire à une augmentation du nombre de contacts physiques entre individus, stimuli responsables de la formation d'individus ailés (Sutherland, 1969).

La plupart du temps, les pucerons qui émettent la phéromone d'alarme sont tués mais les autres membres de la colonie peuvent échapper au prédateur. Ce sont donc ces derniers qui bénéficient de l'émission d'EBF.

L'(E)- β -farnésène est également sécrété par certaines espèces de plantes, comme le maïs (Bernasconi et Turlings, 1998), le coton (Rose *et al.*, 1998) ou la pomme de terre (Gibson et Pickett, 1983). L'émission de cette molécule constitue un mécanisme de défense pour ces plantes car elle leur permet de repousser les pucerons (Bernasconi et Turlings, 1998) mais également d'attirer leurs ennemis naturels (Rose *et al.*, 1998).

L'(E)- β -farnésène en tant que kairomone

L'(E)- β -farnésène possède un effet attractif sur divers prédateurs et parasitoïdes aphidiphages : *Episyrphus balteatus* (Francis *et al.*, 2005a), *Adalia bipunctata* (Francis *et al.*, 2004), *Coccinella septempunctata* (Han et Chen, 2002), *Aphidius ervi* (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae) (Guerrieri *et al.*, 1999), *Harmonia axyridis* (Verheggen *et al.*, 2007a),... Il induit également une augmentation de la ponte chez *E. balteatus* : les syrphes femelles sont capables de percevoir ce sesquiterpène et l'utilisent pour sélectionner leur site d'oviposition (Verheggen *et al.*, 2008). Il pourrait dès lors être envisagé d'utiliser ce composé dans des méthodes de contrôle biologique de pucerons.

Objectifs du travail

Ce travail de fin d'études a pour objectif de contribuer à l'évolution des connaissances concernant la compétitivité intragilde qui oppose la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* aux autres prédateurs aphidiphages et de tenter d'apporter des éléments expliquant son expansion en Belgique, et plus largement dans les pays où elle fut introduite. Les compétiteurs étudiés seront *Adalia bipunctata*, *Episyrphus balteatus* et *Chrysoperla carnea*, trois prédateurs de pucerons indigènes à la Belgique.

Suite à son introduction en Europe en tant qu'agent de lutte biologique pour réduire les populations de pucerons, la coccinelle asiatique s'est rapidement répandue sur le continent. L'étude de son comportement est essentielle pour comprendre d'où vient cette capacité d'expansion, ceci dans le but de stopper sa propagation et d'établir les facteurs qui auraient dû être pris en considération avant son introduction pour éviter de reproduire les mêmes erreurs.

Pour ce, divers facteurs liés à la prédation seront envisagés :

- Le nombre de pucerons requis par les prédateurs étudiés pour accomplir leur cycle de développement et l'évolution de leur consommation au cours du temps. La capacité à boucler son cycle de développement par la consommation d'un faible nombre de proies est un avantage certain au sein d'une guildes telle que celle des prédateurs aphidiphages ;
- Le temps nécessaire aux prédateurs pour devenir adultes et plus particulièrement la durée de leur stade pupal, stade le plus vulnérable après le stade œuf. Les adultes étant moins soumis à la prédation intragilde que les larves, la capacité d'un prédateur à effectuer rapidement son développement larvaire constitue un avantage face à ses compétiteurs ;
- La prédation intragilde développée par *H. axyridis* vis-à-vis des autres prédateurs ;
- La quantité de phéromone d'alarme produite par les pucerons lorsqu'ils sont attaqués par les divers prédateurs. En fonction de leur mode de prédation, certains prédateurs aphidiphages pourraient en effet parvenir à réduire l'émission de substances d'alarme par leurs proies, ce qui résulterait en une disponibilité en proies plus importante ;

- L'influence de la présence d'un compétiteur sur un site potentiel de ponte. La présence de prédateurs aphidiphages sur une plante infestée de pucerons influence-t-elle le choix du site d'oviposition d'*A. bipunctata* et d'*H. axyridis* ?



Figure 16: Elevage d'*Acyrtosiphon pisum*

Matériel et méthodes

4 Matériel biologique

4.1 Pucerons

Acyrtosiphon pisum est élevé sur des plants de fève de marais *Vicia faba* semés à raison de 9 graines dans des pots de 7 x 7 x 10 cm. Le substrat est constitué d'un mélange de perlite, permettant une bonne aération, et de vermiculite, possédant la propriété de retenir de grandes quantités d'eau, au rapport 1 : 1. Les pots sont placés par six dans des bacs de 30 x 20 x 6 cm. Afin d'éviter toute contamination avec les autres élevages, ces bacs sont placés au nombre de quatre dans des cages de 60 x 55 x 45 cm constituées d'une armature de tuyaux en plastique recouverte d'un tulle de fin maillage (Figure 16).

Les conditions d'élevage sont une température de $25 \pm 1^\circ\text{C}$, une photopériode de 16 heures de jour et 8 heures de nuit et une HR (humidité relative) de $75 \pm 5\%$. La luminosité est fournie par trois néons de 36 W espacés de 8 cm.

Les pucerons de tout âge sont transférés chaque semaine sur de nouveaux plants. Pour ce, les pucerons présents sur les anciennes plantes sont récupérés et déposés au pied de nouvelles pousses. Ils migrent par la suite d'eux-mêmes sur les tiges.

Myzus persicae est également élevé sur des plants de *V. faba*. Des bacs de plantes identiques à ceux décrits pour *A. pisum* sont préparés et disposés dans une salle dont les conditions d'élevage sont : une température de $22 \pm 1^\circ\text{C}$, une photopériode de 16 heures de jour et 8 heures de nuit et une HR de $80 \pm 5\%$. La luminosité est assurée par trois néons de 36 W espacés de 15 cm.

Les plantes sont remplacées chaque semaine. Le transfert est réalisé en coupant quelques tiges des anciennes plantes et en en plaçant une ou deux par pot, au pied des nouvelles plantes. Les pucerons se déplacent rapidement vers les nouvelles pousses et les anciennes tiges sont enlevées après deux jours.

Sitobion avenae est élevé sur le froment *Triticum aestivum* semé à raison de 30 ± 5 semences dans des pots de 7 x 7 x 10 cm. Le substrat utilisé est un terreau DCM[®] (De Ceuster Meststoffen, Grobbendonk, Belgique) composé de litière de tourbe, de tourbe horticole, de



Figure 17: Elevage de *Sitobion avenae*

lave, de tourteau de pépins de raisins, d'engrais à base de calcium et de magnésium et d'engrais. Les pots sont placés au nombre de six dans des bacs de 30 x 20 x 6 cm. Afin d'éviter toute contamination, chaque plant est isolé dans une bouteille de plastique de 22 cm de hauteur et de 8 cm de diamètre. Le sommet de ces bouteilles est couvert d'un morceau de tulle fixé à l'aide d'un élastique (Figure 17).

Les bacs sont placés dans une pièce dont la photopériode est réglée sur 16 heures de jour et 8 heures de nuit, la température sur $22 \pm 1^\circ\text{C}$ et l'HR sur $75 \pm 5\%$. La luminosité est maintenue grâce à trois néons de 36 W séparés de 15 cm.

Les pucerons sont transférés sur de nouveaux plants toutes les semaines. Pour ce faire, les pucerons sont récoltés en secouant les anciennes plantes au dessus d'un bac et sont déversés au sommet des nouveaux froments.

Des espèces différentes de puceron sont utilisées pour les diverses expériences, l'espèce étant choisie en fonction de la capacité de l'élevage et des besoins de l'expérimentation.

4.2 Prédateurs

4.2.1 Coccinelles

L'élevage d'*Harmonia axyridis* est mis en place à partir d'individus récoltés à Gembloux au cours des mois de février et de mars 2008. Celui d'*Adalia bipunctata* provient d'œufs fournis par la société Horpi System (Herstal, Belgique). Tous deux sont réalisés dans une étuve présentant une température de $23 \pm 1^\circ\text{C}$, une HR de $75 \pm 5\%$ et une photopériode de 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité. La luminosité est assurée par deux néons de 16 W espacés de 40 cm.

Les coccinelles adultes sont maintenues au nombre d'environ 20 individus (mâles et femelles confondus) dans des boîtes en plastique transparent de dimensions 36 x 15 x 8 cm dont deux des côtés ont été percés de deux trous de 2,5 cm de diamètre afin de permettre l'aération de la boîte. Ces derniers ont été recouverts d'un grillage pour éviter la fuite des insectes. Une éponge humidifiée est placée dans chacune des boîtes afin d'assurer le besoin en eau des coccinelles. Les larves sont élevées de façon identique mais en groupes plus restreints (15 individus environ) et sont séparées en fonction de leur stade dans le but d'éviter le cannibalisme.



Figure 18: Induction de la ponte chez *Adalia bipunctata*

La ponte est induite en fournissant une branche de *V. faba* infestée d'*A. pisum* aux adultes (Figure 18). Dès l'observation d'œufs sur les parois, les adultes mâles et femelles sont transférés dans de nouvelles boîtes afin d'isoler les œufs. Après leur éclosion, des pucerons *A. pisum* sont fournis aux larves pour assurer leur alimentation. Le nourrissage a lieu tous les jours. Les adultes, quant à eux, sont nourris à l'aide de pollen et de sucre.

4.2.2 Chrysopes

L'élevage de *Chrysoperla carnea* a été mis au point grâce à la capture d'adultes en avril 2008 dans les bois de Saint-Marc (Namur, Belgique). Ceux-ci, ainsi que les adultes obtenus par la suite, sont maintenus à raison d'environ 15 individus dans des boîtes en plastique transparent de 25 x 12 x 8 cm dont deux des côtés sont percés d'un trou de 4 cm de diamètre. Un des deux trous est recouvert d'un grillage, l'autre est obstrué à l'aide d'une éponge humidifiée grâce à laquelle l'eau est fournie aux chrysopes. Cette éponge est réhumectée tous les jours. Les boîtes sont placées dans une salle dont les conditions d'élevage sont : une température de 24 ± 1 °C, une HR de $75 \pm 5\%$ et une photopériode de 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité. La luminosité est fournie par trois néons séparés de 15 cm.

Les adultes sont nourris tous les deux jours avec une bouillie composée de 15 ml de lait concentré sucré, 50 ml d'eau distillée, 20 g de fructose, 50 g de germe de blé, 30 g de miel, 30 g de levure de bière, un œuf entier et un jaune d'œuf. Cette bouillie est conservée au réfrigérateur jusqu'à son utilisation.

Les adultes mâles et femelles sont transférés dans une nouvelle boîte toutes les semaines afin d'isoler les œufs déposés sur les parois de l'ancien contenant. Aucun élément extérieur ne doit être ajouté pour induire la ponte, celle-ci s'effectue automatiquement. L'éponge est enlevée et le trou qu'elle bouchait est bien calfeutré à l'aide de parafilm dans le but de rendre la boîte étanche et éviter ainsi la fuite des larves après leur éclosion. Ces dernières sont maintenues, également au nombre d'environ 15 individus, dans les boîtes dans lesquelles elles ont émergé et sont nourries essentiellement à l'aide d'*A. pisum*.

4.2.3 Syrphes

Les adultes d'*Episyrphus balteatus* sont maintenus dans des cages de 60 x 50 x 80 cm dont l'armature en bois est recouverte d'un fin tulle. Un morceau d'éponge plongé dans un Erlenmeyer rempli d'eau permet de répondre à leurs besoins en eau. Leur nourrissage est

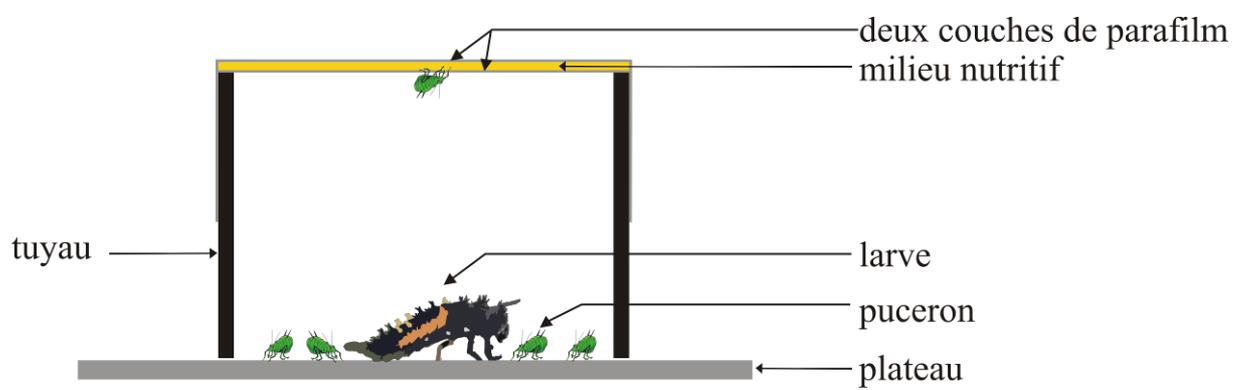


Figure 19: Schéma du dispositif de l'expérience étudiant la consommation des larves de prédateurs

assuré par du pollen et des morceaux de sucre disposés dans des boîtes de Pétri dont le couvercle est ôté.

La ponte est induite grâce à l'introduction d'un ou plusieurs pots de *V. faba* infestés d'*A. pisum* dans la cage. Les pots n'y sont laissés que durant trois heures afin d'obtenir un nombre d'œufs suffisant tout en n'affaiblissant pas excessivement les femelles. Ils sont ensuite placés dans une cage de 60 x 55 x 45 cm constituée d'une armature de tuyaux en plastique et de tulle dans une pièce dont les conditions sont : une photopériode de 16 heures de jour et de 8 heures de nuit, une température de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ et une HR de $75 \pm 5\%$. La luminosité est assurée par trois néons de 36 W séparés d'une distance de 8 cm. Lors de l'éclosion, certaines larves sont prélevées pour les expériences. Les autres sont conservées sur les plants et sont nourries à l'aide d'*A. pisum* jusqu'à l'obtention de pupes. Ces dernières sont maintenues sur les tiges jusqu'à l'émergence des adultes. Ceux-ci sont alors récoltés quotidiennement et sont regroupés en fonction de leur jour d'émergence.

5 Consommation au cours du cycle complet de développement

5.1 Déroulement de l'expérience

Un individu fraîchement éclos d'une espèce prédatrice et un nombre déterminé de pucerons *M. persicae* de stade 3 ou 4 sont déposés sur un sachet de milieu nutritif. Ce dernier est constitué de deux morceaux de parafilm étendus sur un tube de 4 cm de diamètre et emprisonnant 400 µl de milieu nutritif (composition en annexe 1). Les insectes sont placés à l'intérieur du tube et ce dernier est retourné sur un plateau de manière à présenter le milieu nutritif vers le haut (Figure 19). Le nombre de pucerons est toujours ajouté de manière à être excédent par rapport aux besoins de l'insecte. La quantité augmentera donc en fonction du stade.

Les dispositifs sont placés dans la même étuve que celle utilisée pour l'élevage des coccinelles. Les conditions de l'expérience sont donc identiques à celles décrites au paragraphe 4.2.1. Le nombre de pucerons consommés est relevé toutes les 24 heures et les pucerons manquants sont remplacés. Les pucerons consommés se distinguent aisément des pucerons morts car ils sont vidés de leurs fluides corporels.

Cette expérience est réalisée pour les stades larvaires des différents prédateurs de pucerons étudiés : *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, *Chrysoperla carnea* et *Episyrphus*

balteatus ; 10 répétitions étant effectuées pour chaque espèce. L'expérimentation est poursuivie pendant 5 jours avec les adultes d'*H. axyridis* et d'*A. bipunctata*, les adultes d'*E. balteatus* et de *C. carnea* n'étant pas aphidiphages.

5.2 Analyse statistique

Les variables utilisées lors de l'analyse sont :

- les quantités de pucerons consommées par les différents prédateurs au cours de leurs stades larvaires ;
- la consommation en pucerons d'*H. axyridis* et d'*A. bipunctata* pendant 5 jours de leur vie adulte ;
- le temps nécessité par les différentes espèces pour atteindre le stade pupal ;
- la durée du stade pupal des divers prédateurs.

Ces séries de données, ainsi que celles obtenues au cours des autres expériences, sont traitées grâce à l'utilisation du logiciel MINITAB 15.

Une analyse de la variance à un critère de classification (One way ANOVA) est effectuée afin de mettre en évidence une éventuelle différence au sein des moyennes des diverses variables. Ensuite, le test de Tukey ($\alpha = 0,05$) est réalisé dans le but de regrouper les moyennes analogues.

Les conditions d'application pour le test ANOVA ont été vérifiées avant d'effectuer l'analyse de la variance. Lorsque la condition d'égalité des variances n'était pas respectée, une transformation de variable (racine carrée ou logarithme en base 10) a été réalisée. Par la suite, ce sont ces variables transformées qui ont été utilisées pour l'analyse.

6 Compétition intraguilde

6.1 Déroulement de l'expérience

Une larve de stade 1 d'*H. axyridis* est mise en présence d'une autre larve de stade 1 d'un deuxième prédateur aphidiphage et de 100 larves de pucerons *S. avenae* de stade 2 à l'intérieur d'une boîte de Pétri de 5 cm de diamètre dont le fond est couvert d'un papier filtre. Afin de maintenir les pucerons en vie, un milieu nutritif, fourni par l'Université Catholique de Louvain et dont la composition est tenue secrète par cette dernière, est déposé sur le couvercle

de la boîte de Pétri et recouvert de parafilm. Ce couvercle est maintenu à l'envers sur son socle pour permettre aux pucerons de se nourrir en perçant le parafilm. Les boîtes sont disposées dans l'étuve dont les paramètres ont été décrits ci-avant au paragraphe 4.2.1. Après 24 heures, les pucerons survivants sont comptés et une observation sur la survie des larves de prédateurs est effectuée. Un nombre de 10 répétitions est réalisé pour chaque couple de prédateurs.

Les couples testés sont les suivants :

- *Harmonia axyridis* + *Adalia bipunctata* ;
- *Harmonia axyridis* + *Chrysoperla carnea* ;
- *Harmonia axyridis* + *Episyrphus balteatus* ;
- *Harmonia axyridis* + *Harmonia axyridis*.

Les témoins de cette expérience sont constitués d'un patch de 100 pucerons *S. avenae* sur lequel une larve de prédateur de stade 1 est placée pendant 24 heures. Un témoin est réalisé pour chaque prédateur (*A. bipunctata*, *C. carnea*, *E. balteatus* et *H. axyridis*).

6.2 Analyse statistique

Le but de l'expérience étant de mettre en évidence une différence de consommation lorsque les prédateurs sont seuls et lorsqu'ils sont mis en présence, une structuration des moyennes par les contrastes est employée.

L'équation utilisée est la suivante :

$$\frac{1}{2}m_A + \frac{1}{2}m_B - m_C = 0$$

Avec :

m_A : consommation du prédateur A

m_B : consommation du prédateur B

m_C : consommation du couple de prédateurs A et B ramenée à l'individu (donc divisée par 2)

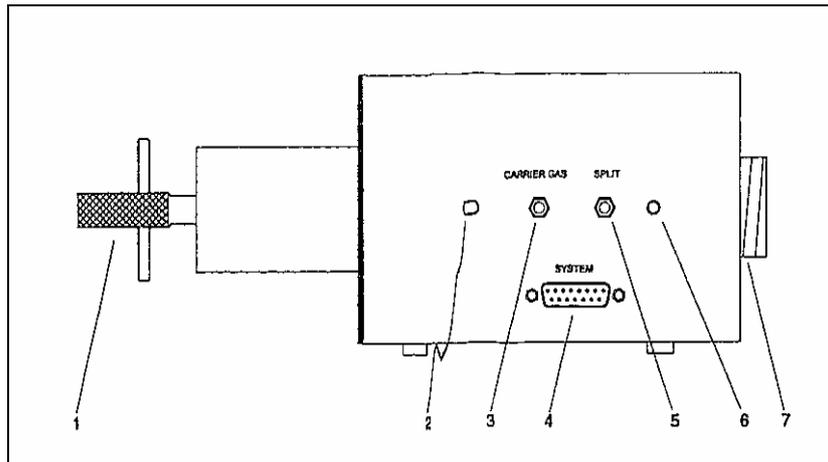


Figure 20: Schéma du dispositif de prélèvement d'odeurs (face gauche)

- 1 : verrouillage du cône
- 2 : sortie du liquide réfrigérant
- 3 : alimentation en air pur
- 4 : connexion avec le régulateur de température (Aux-Controller 163, lui-même relié à la prise d'alimentation électrique)
- 5 : Split relié à un tuyau grâce auquel le flux d'air peut être réglé (en lui appliquant une certaine pression)
- 6 : sortie du liquide réfrigérant
- 7 : vis permettant de maintenir la cartouche

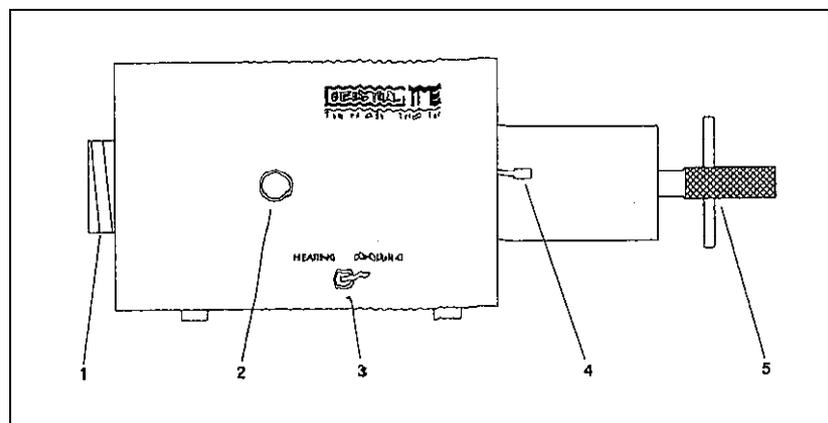


Figure 21: Schéma du dispositif de prélèvement d'odeurs (face droite)

- 1 : vis servant à maintenir la cartouche
- 2 : alimentation d'azote (non utilisée dans l'expérience décrite)
- 3 : interrupteur chauffage-refroidissement
- 4 : total flow permettant de régler le débit d'air entrant dans le système
- 5 : verrouillage du cône

Avant d'effectuer cette méthode de structuration, une vérification des conditions d'application est réalisée et la non-égalité des trois moyennes (m_A , m_B et m_C) est vérifiée grâce à l'utilisation du test de Tukey ($\alpha = 0,05$).

7 (E)- β -farnésène émis par des pucerons lors de leur consommation par les prédateurs

7.1 Description du dispositif

Le dispositif utilisé pour effectuer les prélèvements d'odeurs est le GERSTEL ThermoExtractor TE2 (GERSTEL GmbH & Co KG, Mülheim/Ruhr, Allemagne). Il est constitué d'un four thermostaté permettant de récolter les odeurs d'un échantillon (inerte ou vivant) placé entre deux grilles dans un tube en verre et soumis à un flux régulé d'air pur (Figures 20, 21 et 22). Le débit de cet air pur se règle via le total flow. Il s'agit d'une valve permettant la régulation du flux entrant dans le système. Le flux traversant l'échantillon peut être réglé plus précisément en déviant une partie du flux entrant vers l'extérieur par l'intermédiaire d'une vanne Split (Figure 22).

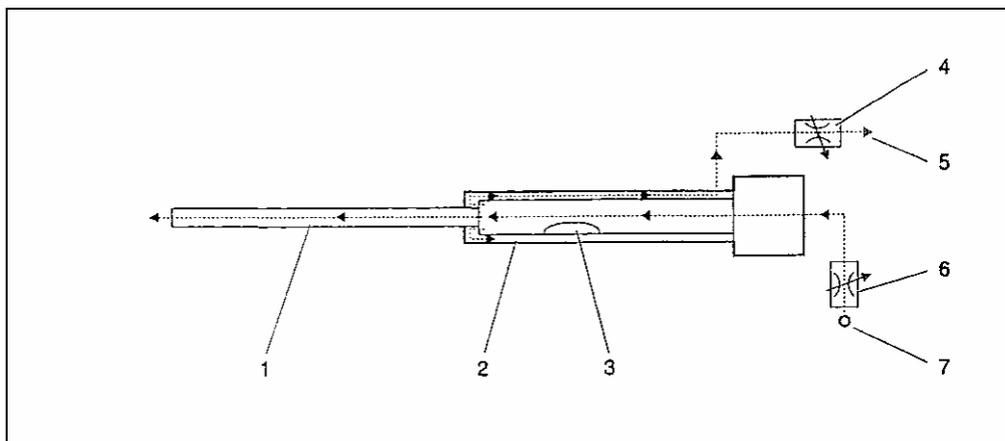


Figure 22: Schéma du tube à insérer dans le dispositif de prélèvement d'odeurs

- 1 : cartouche
- 2 : gaine au sein de laquelle circule le flux d'air
- 3 : échantillon à tester
- 4 : valve contrôlant le split
- 5 : split (réglage du flux d'air)
- 6 : valve contrôlant le flux total
- 7 : alimentation en air pur

Le flux d'air pur destiné à traverser l'échantillon parcourt tout d'abord la gaine entourant le tube en verre pour ensuite arriver dans ce dernier. Il circule sur toute la longueur du tube, emportant les molécules de l'échantillon au passage, pour finir récolté sur la phase adsorbante d'une cartouche. Celle-ci se fixe au dispositif à l'aide d'une vis (élément 7 de la Figure 20).

L'installation est connectée à un régulateur de température Aux-Controller 163 (GERSTEL GmbH & Co KG, Mülheim/Ruhr, Allemagne) à l'aide duquel la température est maintenue constante au sein du système. Le chauffage ou le refroidissement du dispositif est choisi grâce à un interrupteur présent sur la face avant de l'appareil (élément 3 de la Figure 21).

7.2 Déroutement de l'expérience

Le prélèvement d'odeurs s'effectue à une température de 24 ± 2 °C en faisant traverser l'échantillon par un flux d'air de 100 ± 5 ml/min. Chaque échantillon est constitué d'une larve de prédateur ainsi que de 5 larves de puceron *A. pisum*. Deux grilles sont placées de part et d'autre des insectes afin de restreindre l'aire de recherche du prédateur. Pour tout prélèvement effectué, elles sont espacées de 3 cm.

Des larves d'*A. pisum* sont préférées aux adultes pour cette expérience car les nymphes émettent une quantité plus importante de phéromone d'alarme (Mondor *et al.*, 2000 ; Schwartzberg *et al.*, 2008). L'utilisation de larves permet donc une détection plus facile lors de l'injection au chromatographe en phase gazeuse.

Cette expérience est réalisée avec les prédateurs aphidiphages suivants :

- Larves d'*Adalia bipunctata* de stade 3 ;
- Larves d'*Harmonia axyridis* de stade 3 ;
- Larves d'*Episyrphus balteatus* de stade 2 ;
- Larves d'*Episyrphus balteatus* de stade 3 ;
- Larves de *Chrysoperla carnea* de stade 2 ;
- Larves de *Chrysoperla carnea* de stade 3.

Cinq répétitions sont effectuées pour chacun d'entre eux.

Le stade précédant le dernier est choisi pour chaque prédateur afin d'éviter d'obtenir une réduction de la consommation due à l'entrée en pupaison. Mais le nombre de stades variant



Figure 23: Insert placé dans un vial utilisé pour récolter le produit de l'élution

entre les prédateurs, les stades 3 d'*E. balteatus* et de *C. carnea* sont également pris en compte dans le but de pouvoir comparer le même stade de tous les prédateurs.

Afin d'augmenter la voracité des larves, le nourrissage de celles-ci est stoppé 48 heures avant le début de l'expérience.

Les molécules émises par les insectes sont récoltées sur une cartouche. Celle-ci est composée d'une phase adsorbante Super Q (Alltech, Deerfield, IL, USA), de deux grilles métalliques et de fibre de verre. Afin d'analyser la quantité de phéromone d'alarme émise par les pucerons consommés, la cartouche est éluée avec 75 µl de dichlorométhane (Sigma-Aldrich Chemie GmbH, Steinheim, United Kingdom). Ceux-ci sont récoltés dans un insert de 0,1 ml (VWR international, Leuven, Belgique) placé dans un vial à chromatographie de volume 1,5 ml (VWR international, Leuven, Belgique) (Figure 23). Des essais préliminaires ont démontré que ces 75 µl de dichlorométhane permettaient de récupérer la totalité des molécules émises.

Avant chaque prélèvement, la cartouche est nettoyée à l'aide de 3 x 100 µl de dichlorométhane afin de récupérer toute molécule résiduelle. De même, le tube contenant l'échantillon est lavé avant chaque expérience : il est tout d'abord rincé avec de l'eau et ensuite avec du dichlorométhane.

Ultérieurement, le produit de l'éluion est analysé en chromatographie en phase gazeuse, les molécules émises étant séparées en fonction de leur polarité. Un chromatogramme est obtenu pour chaque prélèvement.

Afin de connaître le temps de rétention de la phéromone d'alarme, une injection d'EBF pur est effectuée.

Paramètres du chromatographe en phase gazeuse :

- Appareillage : Focus GC Interscience
- Injecteur : Inlet-SSL
- Colonne : Rxi-5ms apolaire 15 m x 0,25 mm
- Détecteur : Detector FID

- Paramètres de l'injecteur :

Mode	splitless
Inlet temperature	240°C
Split flow	60 ml/min
Splitless time	0,80 min

- Gaz vecteur : Hélium
- Débit de gaz vecteur : 1 ml/min
- Programme de température :

	Température	Maintien
1^{er} palier	40°C	30 sec
Montée en t°	20°C/min	
2^{ème} palier	180°C	0 min
Montée en t°	120°C/min	
3^{ème} palier	240°C	2 min

- Temps d'analyse : 10 minutes.

7.3 Traitement des données et analyse statistique

Les données obtenues à partir des chromatogrammes sont les aires des pics correspondant au temps de rétention de l'EBF pur. Une quantification par étalonnage externe est réalisée dans le but de convertir ces valeurs en concentrations d'(E)- β -farnésène. Pour ce faire, une droite de qualibration est ajustée à partir de 4 points : 3 obtenus grâce aux injections de 3 concentrations connues d'EBF et le zéro. Les concentrations exprimées en ng/ μ l, découlant de l'équation de cette droite, sont ensuite transformées pour obtenir les quantités récoltées dans les 75 μ l de solvant en effectuant une multiplication par 75. Les valeurs obtenues correspondent aux quantités d'(E)- β -farnésène émises par cinq pucerons. Pour terminer, ces résultats sont divisés par cinq afin d'obtenir la quantité émise par un puceron lorsqu'il se fait attaquer par le prédateur.



Figure 24: Dispositif mis en place pour tester l'influence de la présence d'un compétiteur sur un site potentiel de pont

Par la suite, une analyse de la variance à un critère de classification (One way ANOVA) suivie d'un test de Tukey est effectuée afin de comparer les moyennes des quantités d'EBF émises par puceron pour les divers prédateurs. L'égalité des variances des populations n'étant pas satisfaite, les données ont subi une transformation logarithmique de base 10 avant d'être utilisées pour l'analyse de la variance.

8 Sites de ponte

Les plantes *V. faba* utilisées lors de cette expérience ont une hauteur de 20 ± 5 cm. Les plantes destinées à porter les larves de prédateur sont préparées 24 heures avant le début de l'expérience en y plaçant deux larves d'*E. balteatus* de stade 2 ainsi que 30 pucerons *A. pisum*. Ceci est effectué dans le but de permettre l'installation des larves sur la plante.

Une quantité d'environ 100 pucerons, approximée à un poids de $0,105 \pm 0,005$ g, est placée au pied de chaque plante une heure avant de débiter l'expérimentation afin de permettre l'acclimatation des pucerons. Sur les plantes où sont présentes les larves de syrphes, les pucerons non consommés parmi ceux placés la veille sont enlevés avant l'ajout des 100 nouveaux pucerons.

Deux plants, un comprenant 100 pucerons et l'autre les 100 pucerons ainsi que les larves de syrphes, sont placés dans un aquarium en verre de 30 x 20 x 20 cm. Un second aquarium, identique au premier, est placé à l'envers au dessus de l'autre afin de constituer un système clos. Les deux aquariums sont attachés ensemble à l'aide d'une bande autocollante percée de trous pour assurer l'aération de l'enceinte (Figure 24).

Les aquariums sont disposés dans une pièce où la température est réglée sur 24 ± 1 °C, la luminosité est fournie par trois néons de 36 W espacés de 15 cm, la photopériode correspond à 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité et l'HR est maintenue à $75 \pm 5\%$. Entre deux utilisations, ils sont nettoyés au norvanol dans le but d'éliminer toute trace laissée par les syrphes.

Un couple d'*H. axyridis* ou d'*A. bipunctata* est placé à l'intérieur de l'aquarium, au centre des deux plantes séparées par une distance de 10 cm. Après 48 heures, le nombre et la localisation des œufs, la survie et la localisation des larves ainsi que la survie des coccinelles sont observés.

Les couples de coccinelles sont formés et isolés quelques jours avant l'expérience pour induire la ponte en leur fournissant des pucerons *A. pisum*. Pour ce faire, les mâles et les femelles d'*H. axyridis* et d'*A. bipunctata* ont été séparés grâce à l'observation de la forme du dernier sternite abdominal au binoculaire. Pour la coccinelle asiatique, la couleur du labre et celle du prosternum ont également été prises en compte.

Aucune distinction n'a été faite au niveau des morphes pour la formation des couples. Mais il a tout d'abord été vérifié que les critères de différenciation sexuelle mises en avant pour *H. axyridis* par McCornack *et al.* (2007) s'appliquaient également aux morphes mélaniques. Il s'est révélé que c'était bien le cas.

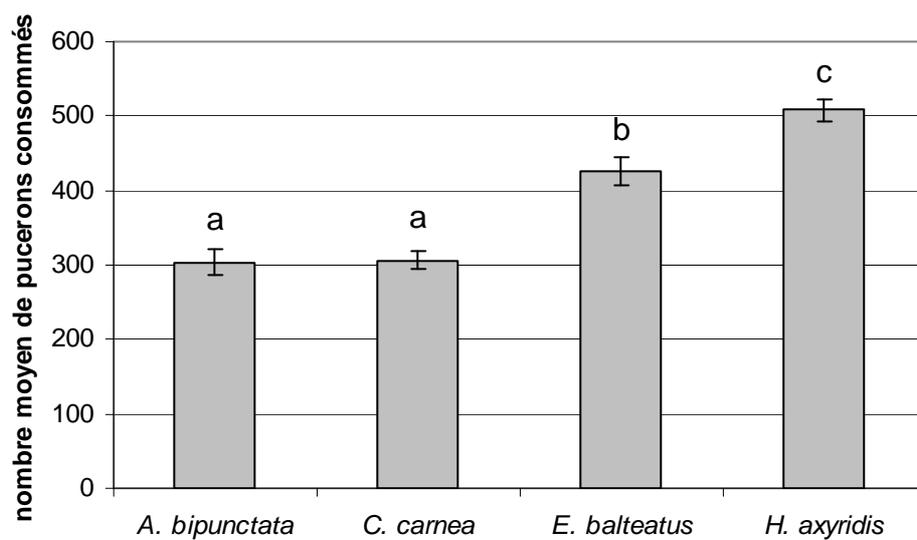


Figure 25: Comparaison des consommations moyennes des quatre prédateurs au cours de leur développement larvaire. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey)

Résultats et discussion

9 Consommation au cours du cycle complet de développement

Comparer les facteurs liés à la consommation de la coccinelle asiatique par rapport à ceux des autres prédateurs pourrait expliquer en partie sa plus grande compétitivité. En effet, une grande voracité, une faible demande en proies pour accomplir son cycle de développement et une faible durée des stades vulnérables à la prédation constituent des avantages certains pour un insecte lorsqu'il se retrouve en présence d'individus appartenant à la même guildes que lui.

9.1 Consommation des stades larvaires

Le Tableau 3 présente les nombres moyens de pucerons consommés par les prédateurs aphidiphages envisagés au cours de leur développement larvaire.

Tableau 3 : Consommations larvaires des prédateurs aphidiphages considérés (en nombre de *M. persicae* consommés)

	<i>Adalia bipunctata</i>	<i>Chrysoperla carnea</i>	<i>Episyrphus balteatus</i>	<i>Harmonia axyridis</i>
	367	295	474	478
	301	343	438	540
	238	310	476	445
	259	317	333	468
	263	277	473	512
	231	250	374	460
	336	334	414	553
	314	276	430	563
	379	352		553
	350			
moyenne	304	306	427	508
erreur standard	17,07	11,43	18,26	15,32

La réalisation de l'analyse de la variance sur ces données met en évidence une différence très hautement significative (One way ANOVA ; $F_{3,32} = 40,73$; $P < 0,001$) entre les quatre moyennes. L'observation de ces dernières révèle que la coccinelle asiatique est le prédateur aphidiphage qui mange le plus de pucerons au cours de son développement larvaire, suivie par *E. balteatus* et ensuite par *C. carnea* et *A. bipunctata* qui semblent présenter des consommations similaires. Une structuration des moyennes réalisée à l'aide du test de Tukey conforte cette dernière constatation (Figure 25).

Tableau 4 : Stades larvaires correspondant aux pics de consommation observés à la Figure 26

Prédateur	jour où le pic est observé	stade larvaire correspondant
<i>Adalia bipunctata</i>	7	4
<i>Chrysoperla carnea</i>	9	3
<i>Episyrphus balteatus</i>	4	2
<i>Harmonia axyridis</i>	6	4

La Figure 26 présente l'évolution au cours du temps de la consommation des différents prédateurs pendant leurs stades larvaires. Le détail des données qui ont servi à établir ce graphique est présenté en annexe 2. Les étoiles apparaissant sur cette figure signalent le nombre de jours qui séparent en moyenne l'émergence de la larve et la pupaison. Les valeurs qu'elles désignent sont les suivantes : 9,20 jours pour *A. bipunctata* (*); 9,89 jours pour *C. carnea* (*); 6,63 jours pour *E. balteatus* (*) et 8 jours pour *H. axyridis* (*). Ceci explique la diminution de la consommation des divers prédateurs entre les jours 8 et 10. En effet, certains individus pupent et donc ne consomment plus mais sont toujours pris en considération dans le calcul des moyennes pour les jours suivant leur pupaison. L'axe des abscisses s'arrête au dixième jour car à ce moment-là, toutes les larves ont pupé et plus aucune consommation n'est observée.

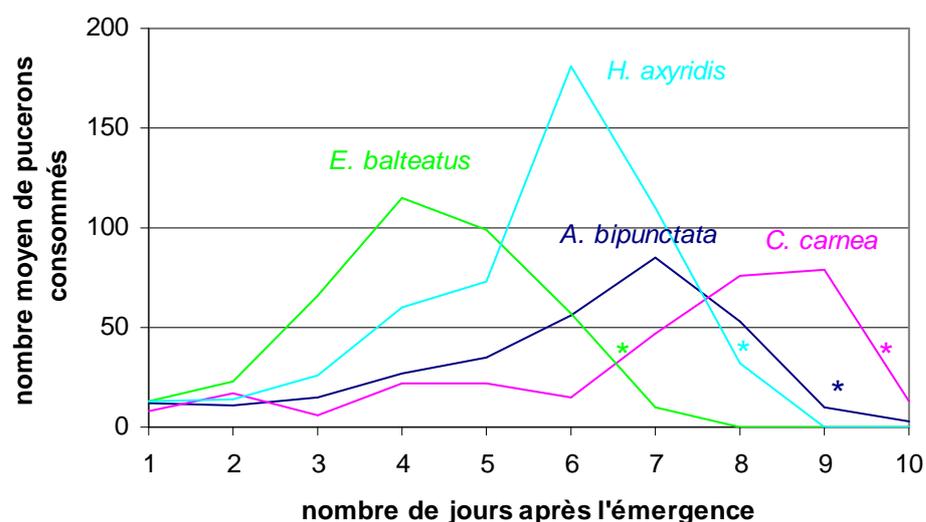


Figure 26 : Evolution de la consommation des larves de prédateurs au cours du temps jusqu'à atteindre le stade pupal. Les étoiles signalent le nombre de jours séparant en moyenne l'éclosion et la pupaison.

Le pic de consommation est observé durant le dernier stade larvaire pour tous les insectes, excepté pour *E. balteatus* où il est observé au stade 2 (Tableau 4). De plus, ce dernier consomme un nombre de pucerons important au cours des premiers jours suivant l'émergence par rapport aux autres espèces prédatrices. Ceci peut constituer un désavantage pour le syrphe car il nécessite une quantité plus élevée de proies à un stade où il est plus vulnérable et donc moins apte à faire face à une quelconque attaque. Qui plus est, la larve de syrphe est peu mobile, ce qui ne facilite en rien la recherche de nourriture.

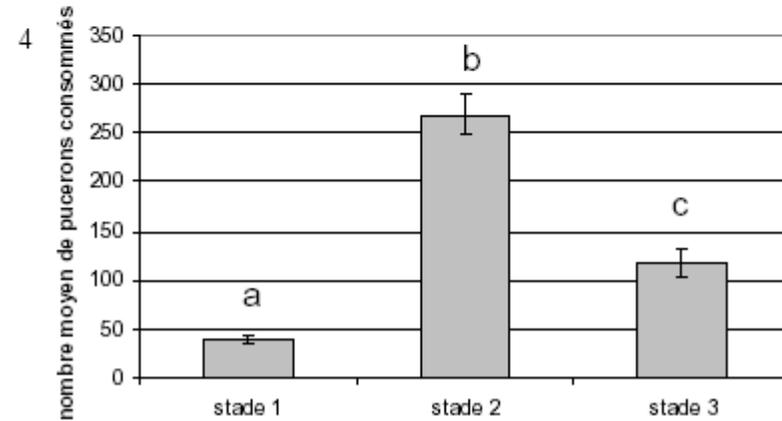
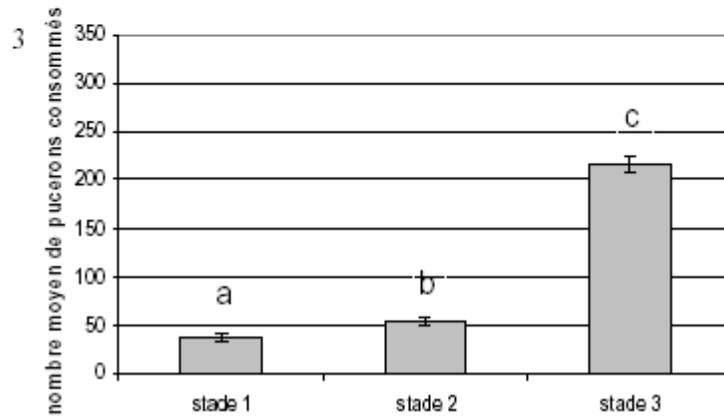
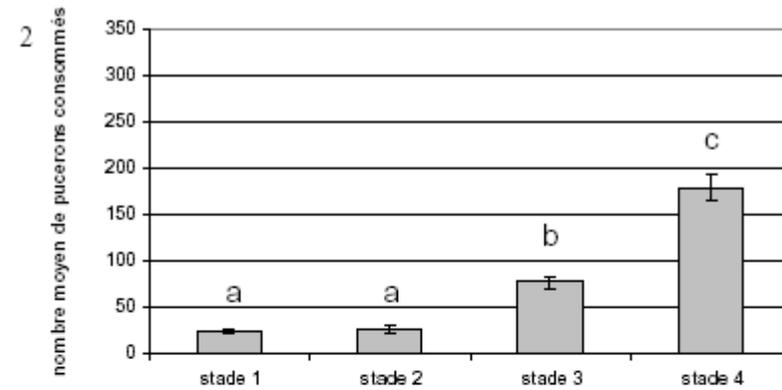
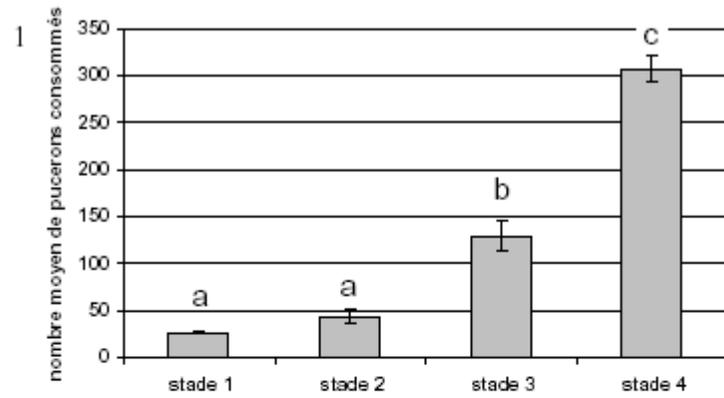


Figure 27: Consommation moyenne des divers stades larvaires des prédateurs étudiés (1 : *H. axyridis* ; 2 : *A. bipunctata* ; 3 : *C. carnea* ; 4 : *E. balteatus*). Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey), les lettres n'étant comparables qu'au sein d'un même graphique.

La Figure 27 représente l'évolution de la consommation au cours des stades larvaires successifs pour les diverses espèces aphidiphages considérées. Un test d'analyse de la variance est effectué pour chaque insecte. Les résultats indiquent qu'il existe une différence très hautement significative entre les différentes moyennes :

- Pour *A. bipunctata* : One way ANOVA ; $F_{3,36} = 91,94$; $P < 0,001$;
- Pour *C. carnea* : One way ANOVA ; $F_{2,24} = 222,64$; $P < 0,001$;
- Pour *E. balteatus* : One way ANOVA ; $F_{2,21} = 46,84$; $P < 0,001$;
- Pour *H. axyridis* : One way ANOVA ; $F_{3,32} = 116,20$; $P < 0,001$.

La réalisation d'un test de Tukey pour chaque compétiteur permet le regroupement des moyennes considérées comme étant similaires. Les groupes formés sont indiqués sur les graphiques de la Figure 27 par une même lettre. Les lettres ne sont comparables qu'au sein d'un même graphique et pas d'un graphique à l'autre.

L'observation des graphes révèle une augmentation du nombre de pucerons consommés lors du passage à un stade larvaire ultérieur, sauf en ce qui concerne le stade 3 d'*E. balteatus*. Cette augmentation a également été mise en évidence chez la coccinelle asiatique par Hukusima et Kamei (1970) et par Miura et Nishimura (1980).

La diminution de consommation observée pour le stade 3 d'*E. balteatus* peut s'expliquer par le fait que, contrairement aux autres prédateurs, la durée du dernier stade larvaire du syrphe ceinturé est légèrement inférieure à celle du stade le précédant (Tableau 5). De plus, la larve cesse de s'alimenter avant d'entrer en pupaison. Elle ne se nourrit donc pas pendant toute la durée du dernier stade larvaire.

Tableau 5 : Comparaison des durées moyennes du dernier stade larvaire et de celui le précédant pour tous les insectes aphidiphages envisagés (exprimées en jours)

	avant-dernier stade	dernier stade
<i>A. bipunctata</i>	2,0	2,7
<i>C. carnea</i>	2,7	3,9
<i>E. balteatus</i>	2,5	2,1
<i>H. axyridis</i>	1,7	2,9

La Figure 28 représente la comparaison des consommations de la coccinelle asiatique et de la coccinelle à deux points, stade larvaire par stade larvaire. Seule la comparaison d'*H. axyridis* à *A. bipunctata* a pu être réalisée étant donné que le syrphé et la chrysope présentent un nombre de stades différent de celui des coccinelles.

La différence de consommation entre les deux espèces de coccinelles s'accroît au fur et à mesure que la larve grandit. En effet, les résultats révèlent :

- Aucune différence significative entre les deux moyennes pour les stades 1 (One way ANOVA ; $F_{1,17} = 0,86$; $P = 0,368$) ;
- Une différence significative (*) entre les moyennes des stades 2 (One way ANOVA ; $F_{1,17} = 4,56$; $P = 0,048$) et 3 (One way ANOVA ; $F_{1,17} = 7,49$; $P = 0,014$) ;
- Une différence très hautement significative (***) entre les moyennes des stades 4 (One way ANOVA ; $F_{1,17} = 40,96$; $P < 0,001$).

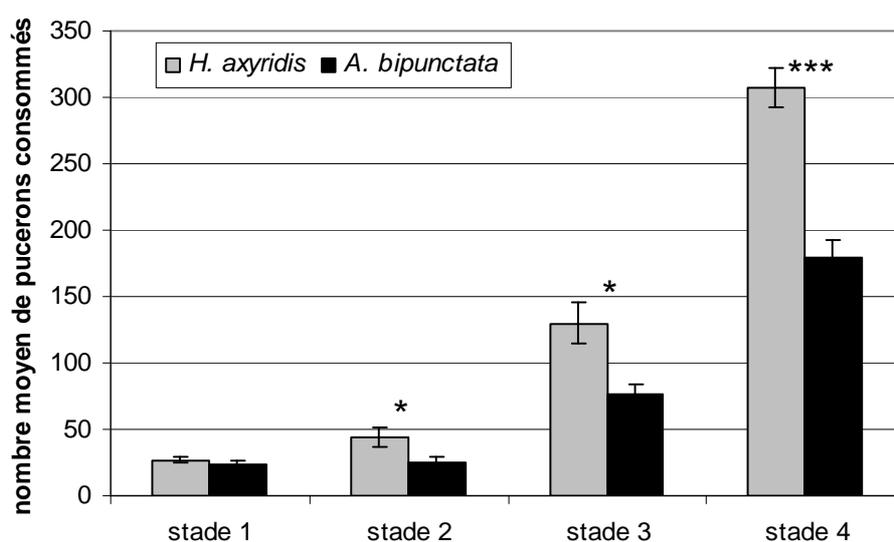


Figure 28: Comparaison des consommations moyennes des deux espèces de coccinelles pour chaque stade larvaire (* : différence significative ($P < 0,05$) ; * : différence très hautement significative ($P < 0,001$))**

La capacité à atteindre le stade pupal en consommant un faible nombre de proies constitue un avantage pour un prédateur lorsque la densité de proies est faible et/ou lorsqu'il se trouve en présence de prédateurs appartenant à la même guildes que lui.

Cette propriété aurait pu être une des sources de la plus grande compétitivité d'*H. axyridis*. Les résultats de cette expérience révèlent que ce n'est pas le cas. En revanche, ils appuient le fait qu'elle présente une voracité accrue, comme démontré par Soares *et al.* (2005). En effet, la larve de la coccinelle asiatique consomme un nombre plus important de

proies que ses compétiteurs mais son cycle de développement n'est pas plus long (Figures 26 et 28).

9.2 Consommation d'*A. bipunctata* et d'*H. axyridis* adultes

Chaque donnée reprise dans le Tableau 6 correspond à la consommation journalière moyenne d'un individu coccinelle adulte. Les consommations ayant servi à établir ces moyennes ont été relevées quotidiennement pendant cinq jours.

Tableau 6 : Consommations journalières moyennes d'un adulte *A. bipunctata* ou *H. axyridis*

	<i>Adalia bipunctata</i>	<i>Harmonia axyridis</i>
	73	102
	35	118
	79	109
	83	92
	52	112
	97	133
	67	134
	51	90
	67	
moyenne	67	111
erreur standard	6,00	5,83

Lors de la comparaison des consommations moyennes des deux coccinelles, il ressort qu'*H. axyridis* mange un nombre de proies beaucoup plus important en une journée que la coccinelle à deux points. Cette constatation est confortée par l'analyse de la variance qui conclut à une différence très hautement significative (One way ANOVA ; $F_{1,15} = 25,72$; $P < 0,001$) entre les deux moyennes.

Les consommations journalières pour la coccinelle asiatique obtenues dans le présent travail sont largement supérieures aux valeurs variant de 15 à 65 pucerons en moyenne obtenues dans d'autres études (Hokusima et Kamei, 1970 ; Lou, 1987 ; Hu *et al.*, 1989 ; Lucas *et al.*, 1997a). Ceci provient probablement de l'utilisation d'arènes de petite taille (4 cm de diamètre). En effet, Yasuda et Ishikawa (1999) ont démontré que la consommation de proies augmentait avec l'agrégation de celles-ci. Et les essais antérieurs cités précédemment (Hokusima et Kamei, 1970 ; Lou, 1987 ; Hu *et al.*, 1989 ; Lucas *et al.*, 1997a) ont été réalisés dans de plus grands espaces (sur de jeunes arbres par exemple).

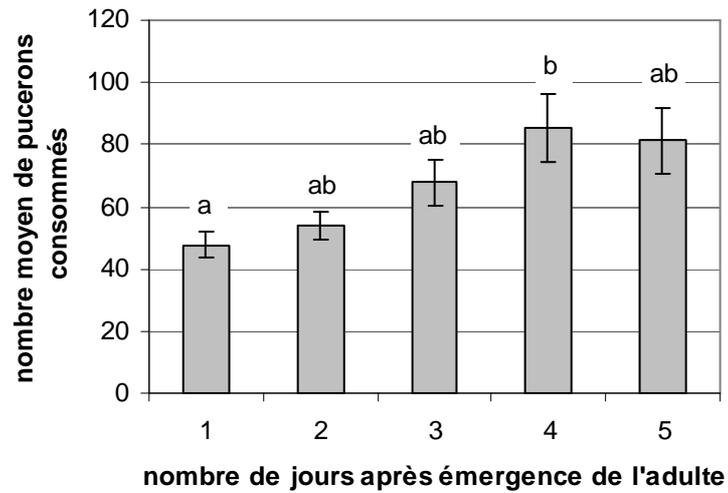


Figure 29: Evolution de la consommation journalière moyenne des individus *A. bipunctata* au cours des cinq premiers jours de leur vie d'adulte. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey).

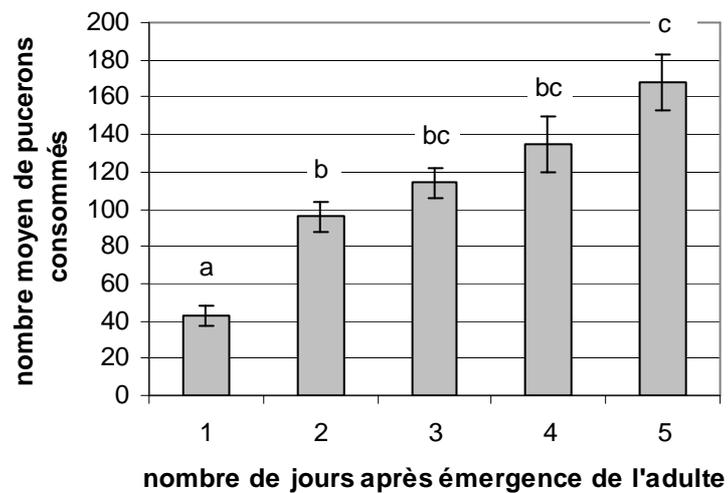


Figure 30: Evolution de la consommation journalière moyenne des individus *H. axyridis* au cours des cinq premiers jours de leur vie d'adulte. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey).

Les Figures 29 et 30 représentant l'évolution de la consommation journalière des deux prédateurs adultes met en évidence une augmentation de la consommation au fur et à mesure des jours pour les deux espèces de coccinelles. De plus, il semble que la consommation d'*H. axyridis* continue à augmenter au bout du cinquième jour tandis que celle d'*A. bipunctata* paraît devenir constante.

Le nombre de proies consommées par les deux espèces de coccinelles est similaire au départ mais par la suite, les moyennes se différencient (Figure 31), la consommation d'*H. axyridis* étant toujours supérieure à celle d'*A. bipunctata*. La réalisation d'une analyse de la variance pour chaque paire de moyennes aboutit aux résultats suivants :

- Pas de différence significative entre les moyennes au jour 1 : One way ANOVA ; $F_{1,15} = 0,43$; $P = 0,521$;
- Une différence très hautement significative entre celles du jour 2 : One way ANOVA ; $F_{1,15} = 24,01$; $P < 0,001$;
- Une différence hautement significative entre celles du jour 3 : One way ANOVA ; $F_{1,15} = 17,32$; $P = 0,001$;
- Une différence significative entre celles du jour 4 : One way ANOVA ; $F_{1,15} = 7,34$; $P = 0,016$;
- Une différence très hautement significative entre celles du jour 5 : One way ANOVA ; $F_{1,15} = 23,78$; $P < 0,001$.

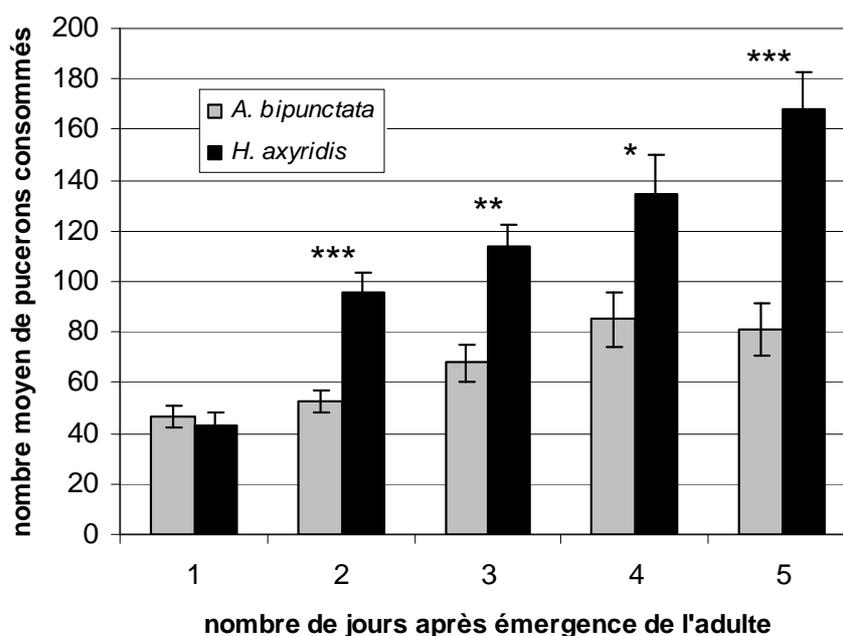


Figure 31 : Comparaison des consommations journalières des deux espèces de coccinelles au cours des cinq premiers jours de leur vie d'adulte (* : différence significative ($P < 0,05$) ; ** : différence hautement significative ($P < 0,01$) ; *** : différence très hautement significative ($P < 0,001$))

Tableau 7 : Nombres moyens de jours séparant l'émergence de la larve et la pupaison pour les divers prédateurs considérés

	<i>Adalia bipunctata</i>	<i>Chrysoperla carnea</i>	<i>Episyrphus balteatus</i>	<i>Harmonia axyridis</i>
	15	20	14	13
	15	20	13	13
	14	20	13	14
	13	21	12	13
	15	20	13	14
	15	19	12	14
	15	20	13	14
	14	21		14
	14			13
	16			
moyenne	14,6	20,1	12,9	13,6
erreur standard	0,27	0,23	0,26	0,18

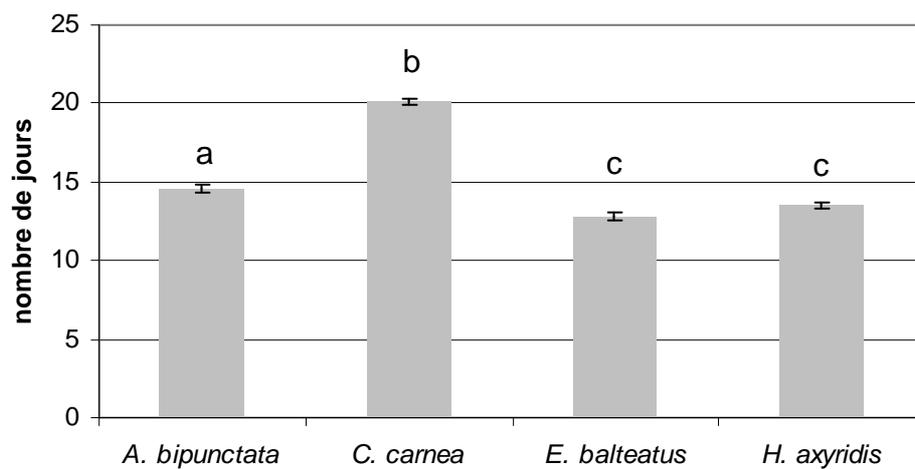


Figure 32 : Comparaison des temps moyens séparant l'éclosion et la pupaison entre les divers prédateurs considérés. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey)

Ces résultats démontrent également la plus grande voracité d'*H. axyridis*. Elle semble donc posséder ce caractère aussi bien durant ses stades larvaires qu'au cours de sa vie d'adulte.

Une diminution des populations de certains ennemis naturels a été observée après l'introduction de la coccinelle asiatique : Colunga-Garcia et Gage (1998) ont souligné un déclin de l'abondance des populations des coccinelles *Brachiacantha ursina*, *Cycloneda munda* et *Chilocorus stigma* dans les paysages agricoles du Michigan et Brown (1999) a mis en évidence le fait qu'*H. axyridis* a rapidement dominé la guildes des coccinelles aphidiphages à plus de 85% en Virginie. La réduction des compétiteurs peut provenir de deux mécanismes : la prédation intraguilde et la compétition pour les ressources nutritives. La prédation intraguilde engagée par *H. axyridis* sur *A. bipunctata* a déjà été démontrée par diverses études (Burgio *et al.*, 2005 ; Hautier *et al.*, 2008). Cette expérience montre que la coccinelle asiatique est plus vorace que la coccinelle à deux points. Ces deux caractéristiques peuvent expliquer pourquoi de moins en moins d'*A. bipunctata* sont rencontrées dans la nature en Belgique.

9.3 Durée du développement larvaire

Le Tableau 7 présente le temps séparant l'éclosion et le stade pupal pour les quatre prédateurs (*A. bipunctata*, *C. carnea*, *E. balteatus* et *H. axyridis*). L'analyse de la variance réalisée à partir de ces données conclut à une différence très hautement significative (One way ANOVA ; $F_{3,30} = 181,31$; $P < 0,001$) entre les quatre temps moyens. La réalisation du test de Tukey a permis de regrouper les moyennes relatives à *E. balteatus* et à *H. axyridis*, ces deux espèces présentant les plus faibles durées de développement (Figure 32).

Les larves sont plus souvent soumises à la prédation que les adultes. C'est pourquoi posséder un cycle de développement larvaire court constitue un avantage lorsque l'insecte se retrouve en présence de compétiteurs. *H. axyridis* et *E. balteatus* semblent posséder cet avantage. En revanche, cela ne paraît pas être le cas pour *C. carnea* qui nécessite de 5,5 à 7,2 jours supplémentaires au cours de cette expérience pour atteindre le stade pupal par rapport aux autres insectes aphidiphages testés.

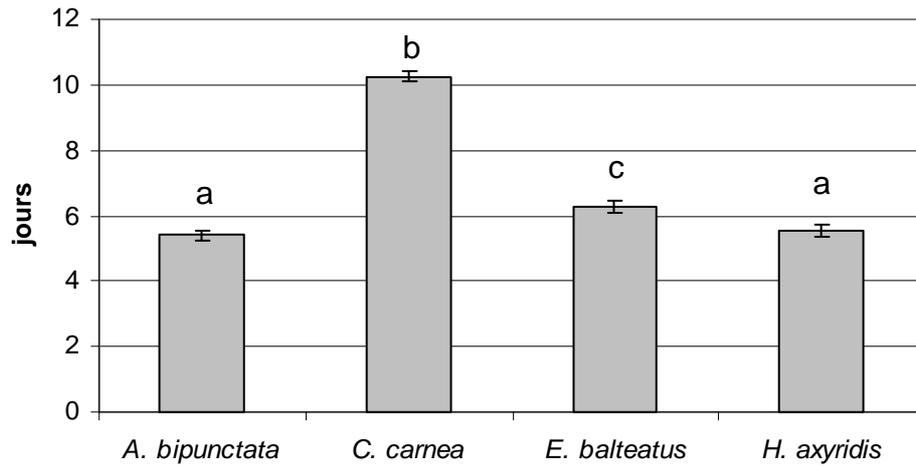


Figure 33 : Comparaison de la durée moyenne du stade pupal entre les différents prédateurs. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey)

9.4 Durée du stade pupal

Les données reprises au Tableau 8 correspondent aux nombres de jours pendant lesquels les espèces prédatrices restent au stade pupal. L'analyse de la variance conclut à l'existence d'une différence très hautement significative entre les moyennes (One way ANOVA ; $F_{3,30} = 72,92$; $P < 0,001$) et le test de Tukey permet de regrouper les moyennes d'*A. bipunctata* et d'*H. axyridis* (Figure 33).

Tableau 8: Durées du stade pupal observées pour les diverses espèces prédatrices envisagées (en jours)

	<i>Adalia bipunctata</i>	<i>Chrysoperla carnea</i>	<i>Episyrrhus balteatus</i>	<i>Harmonia axyridis</i>
	6	10	7	5
	6	10	7	5
	6	10	6	6
	5	11	6	5
	5	10	6	6
	5	10	6	6
	6	10	6	6
	5	11		6
	5			5
	5			
moyenne	5,4	10,3	6,3	5,6
erreur standard	0,16	0,16	0,18	0,18

Le stade pupal étant immobile, il constitue généralement un stade vulnérable du cycle de développement des insectes holométaboles (Lucas *et al.*, 2000). Les faibles valeurs obtenues pour *A. bipunctata* et *H. axyridis* pourraient leur conférer un avantage par rapport aux autres compétiteurs intraguildes envisagés, à savoir *E. balteatus* et *C. carnea*. Cependant, chez les syrphes (Lucas, 2005) et chez les chrysopes (Lucas *et al.*, 1998), le stade pupal ne semble pas être plus vulnérable à la prédation que les autres stades de l'insecte. La puppe de chrysope est protégée par un cocon composé de fils soyeux émis par l'anus de la larve et provenant d'une sécrétion produite par la partie antérieure des tubes de Malpighi (Canard et Principi, 1984). Celle d'*E. balteatus* est formée par durcissement des téguments larvaires mais ceci est également le cas des pupes de coccinelles, qui, elles, présentent une plus grande vulnérabilité à la prédation par rapport aux autres stades (Lucas *et al.*, 1998 ; 2000). Ceci pourrait s'expliquer par une induration plus importante des téguments du syrphe ou par la sécrétion de substances toxiques ou répulsives de la part de celui-ci.

9.5 *Remarques*

En Belgique, les températures moyennes extérieures obtenues pour le printemps, l'été ou l'automne sont inférieures à la température de 23°C fixée dans l'étuve (Institut Royal Météorologique). Les durées de développement observées dans les conditions naturelles sont donc probablement plus importantes que celles obtenues lors de cette étude. En effet, la vitesse de développement augmente avec la température. Il en ressort que les larves et les pupes seront sans doute plus exposées à la prédation dans la nature.

Les durées de développement observées au cours de cette expérience sont plus importantes que celles obtenues par LaMana et Miller en 1998. En effet, ceux-ci ont mis en évidence des durées de 10,2 jours et de 4,5 jours, respectivement pour le développement larvaire et pour le stade pupal. Ceci s'explique probablement par la différence de température entre les deux essais : notre expérience a été réalisée à 23°C tandis que celle de LaMana et Miller a été effectuée à 26°C.

9.6 *Biais possibles*

L'expérience a été menée en effectuant en même temps les 10 répétitions pour un même prédateur, les divers prédateurs étant traités à des moments différents. Certains biais auraient pu intervenir dus à de légères variations des conditions au cours du temps. En effet, la durée des divers stades et le nombre de proies consommées dépendent des conditions environnementales, notamment de la température. Etant donné que l'expérience a été réalisée dans une étuve dont les paramètres ont été fixés et vérifiés à intervalles réguliers, une comparaison entre les diverses données peut être effectuée. Cependant, afin d'éviter tout problème, l'expérience aurait dû être menée en effectuant des blocs constitués d'une répétition pour chaque prédateur. Ceci n'a pu être réalisé vu les difficultés à mettre en place les élevages de manière simultanée.

10 Compétition intraguilde

La prédation intraguilde développée par *H. axyridis* vis-à-vis de ses compétiteurs est généralement avancée pour expliquer sa rapide expansion. Mais les résultats aboutissant à cette conclusion abordent rarement les relations s'établissant entre les premiers stades larvaires des prédateurs. Cette expérience vise donc à étudier les interactions intervenant entre le premier stade larvaire de la coccinelle asiatique et celui des trois autres prédateurs aphidiphages considérés. L'étude de ces relations a raison d'être car les œufs de ces insectes sont déposés à la même période, à savoir au début du printemps. Il est donc probable que des larves de stade 1 de ces espèces prédatrices se rencontrent.

Le

Tableau 9 indique les consommations moyennes observées pour les divers prédateurs

Prédateur	Consommation individuelle du prédateur	Consommation individuelle d' <i>H. axyridis</i>	Consommation du couple
<i>A. bipunctata</i>	8,5 ± 1,54	17,3 ± 1,84	19,6 ± 0,98
<i>C. carnea</i>	34,0 ± 1,36	17,3 ± 1,84	11,4 ± 1,28
<i>E. balteatus</i>	16,1 ± 2,39	17,3 ± 1,84	25,0 ± 1,35
<i>H. axyridis</i>	17,3 ± 1,84	17,3 ± 1,84	18,11 ± 0,81

lorsqu'ils sont seuls et lorsqu'ils sont couplés avec la coccinelle asiatique. Les consommations obtenues lorsque l'une des deux larves est retrouvée morte ont été supprimées pour effectuer l'analyse car d'après les observations, leur mort n'est pas due à de la prédation intraguilde. En effet, quelques unes n'ont pas survécu car elles se sont noyées avec la condensation apparue sur le parafilm ou à cause du milieu nutritif qui a coulé et les autres parce qu'elles étaient trop faibles. La dernière cause citée est mise en avant par rapport à la prédation intraguilde car certaines larves mortes au cours de l'expérience décrite au paragraphe 5 présentaient les mêmes caractéristiques. Dans ce cas, seul un manque de résistance des larves peut l'expliquer vu que la larve n'est pas mise en présence de compétiteurs et qu'un nombre largement suffisant de pucerons lui est fourni.

Prédateur	Consommation individuelle du prédateur	Consommation individuelle d' <i>H. axyridis</i>	Consommation du couple
<i>A. bipunctata</i>	8,5 ± 1,54	17,3 ± 1,84	19,6 ± 0,98
<i>C. carnea</i>	34,0 ± 1,36	17,3 ± 1,84	11,4 ± 1,28
<i>E. balteatus</i>	16,1 ± 2,39	17,3 ± 1,84	25,0 ± 1,35

<i>H. axyridis</i>	$17,3 \pm 1,84$	$17,3 \pm 1,84$	$18,11 \pm 0,81$
--------------------	-----------------	-----------------	------------------

Tableau 9: Consommation moyenne des différents prédateurs lorsqu'ils sont seuls ou en couple (en nombre de pucerons consommés)

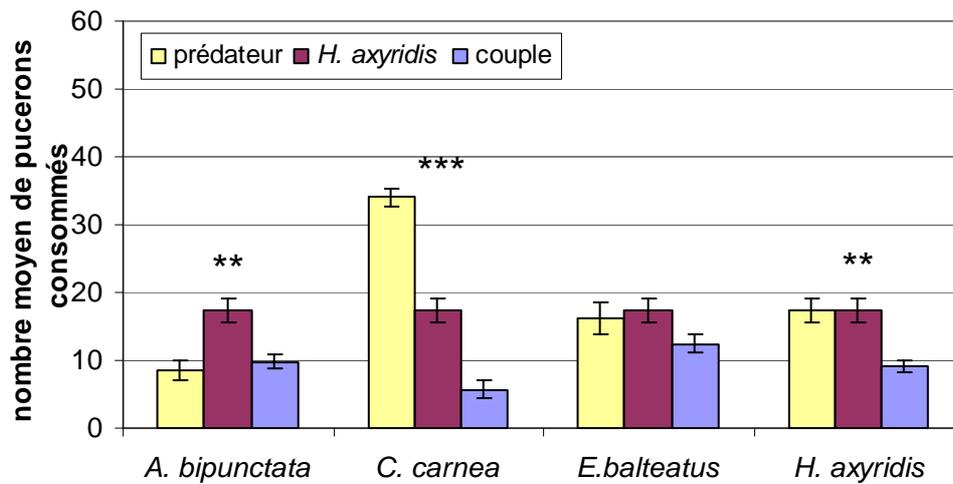


Figure 34: Comparaison entre les consommations individuelles du prédateur et d'*H. axyridis* et la consommation du couple ramenée à l'individu (** : différence hautement significative ($P < 0,01$) ; *** : différence très hautement significative ($P < 0,001$))

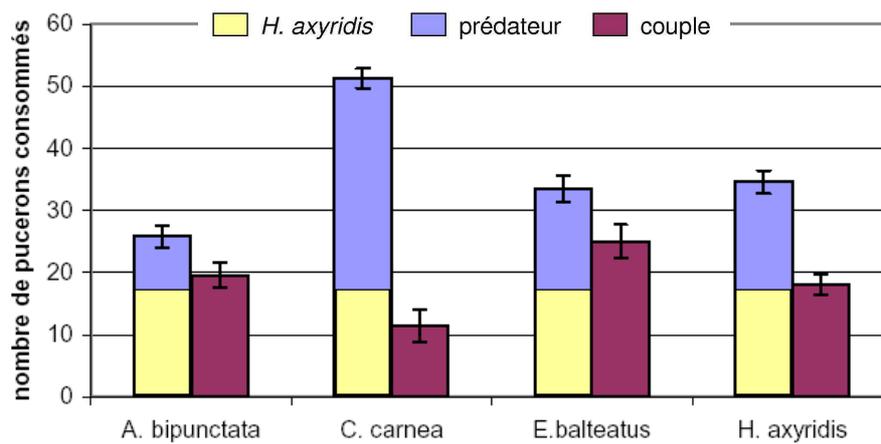


Figure 35: Comparaison entre la somme des consommations individuelles (celle d'*H. axyridis* et celle du prédateur) et la consommation du couple (*H. axyridis* + le prédateur)

Une analyse de la variance est réalisée pour chaque couple de prédateurs afin de déterminer s'il existe une différence entre la consommation individuelle du prédateur, celle d'*H. axyridis* et la consommation du couple ramenée à l'individu. Les résultats de ces tests repris dans la Figure 34 indiquent :

- Une différence très hautement significative entre les trois consommations pour le couple *H. axyridis* et *C. carnea* (One way ANOVA ; $F_{2,27} = 88,18$; $P < 0,001$) ;
- Une différence hautement significative entre les moyennes des couples *H. axyridis/A. bipunctata* (One way ANOVA ; $F_{2,24} = 9,39$; $P = 0,001$) et *H. axyridis/H. axyridis* (One way ANOVA ; $F_{2,26} = 6,11$; $P = 0,007$) ;
- Aucune différence significative pour le couple *H. axyridis/ E. balteatus* (One way ANOVA ; $F_{2,26} = 1,59$; $P = 0,222$).

Une structuration des moyennes par la méthode des contrastes, dont l'équation est reprise au paragraphe 6.2, est effectuée pour chaque paire de compétiteurs, à l'exception de celle faisant intervenir *E. balteatus*, étant donné la conclusion tirée de l'analyse de la variance. La valeur du F observé (F_{obs}) doit être inférieure à la valeur du F théorique (F_{th}) pour que l'équation soit vérifiée. Les résultats obtenus démontrent que la consommation observée pour le couple de prédateurs ne correspond pas à la somme des consommations individuelles sauf en ce qui concerne le couple *H. axyridis/A. bipunctata*. En effet, les résultats obtenus sont les suivants :

- Pour le couple *H. axyridis / C. carnea* : $F_{\text{obs}(2,27)} = 115,363$ et $F_{\text{th}(2,27)} = 3,355$;
- Pour le couple *H. axyridis/A. bipunctata* : $F_{\text{obs}(2,24)} = 2,158$ et $F_{\text{th}(2,24)} = 3,40$;
- Pour le couple *H. axyridis/H. axyridis* : $F_{\text{obs}(2,26)} = 16,67$ et $F_{\text{th}(2,26)} = 3,37$.

La comparaison entre la somme des consommations individuelles et la consommation du couple (Figure 35) révèle que tous les prédateurs (y compris *A. bipunctata*) consomment un nombre de proies moins important lorsqu'ils sont mis en présence de la coccinelle asiatique. La même expérience, ne faisant intervenir que les acteurs suivants : *A. bipunctata*, *C. carnea* et *E. balteatus*, a été réalisée antérieurement par l'Unité d'écologie et de biogéographie de l'Université de Louvain-la-Neuve. Bien que les mêmes stades larvaires soient testés, elle aboutit au comportement opposé : la présence d'un autre prédateur (de même espèce ou d'espèce différente) stimule la consommation de pucerons par les prédateurs.

La consommation moindre obtenue dans cette expérience pourrait s'expliquer par l'induction de stress par l'une des deux larves sur l'autre ou par une induction de stress mutuelle. Des effets sub-létaux auraient pu être infligés. Les larves auraient donc dû être conservées après l'expérimentation afin d'observer leur développement et d'établir si celui-ci se déroulait normalement.

Cette expérience pourrait mettre en évidence une compétition intraguilde indirecte exercée par *H. axyridis* sur ses compétiteurs. Il ne ressort pas que la coccinelle asiatique soit un prédateur intraguilde asymétrique, comme démontré par diverses études. En effet, il a été prouvé qu'elle pouvait consommer les œufs (Phoofolo et Obrycki, 1998) et les larves de *C. carnea* (Gardiner et Landis, 2007), ainsi que les œufs et les larves d'*A. bipunctata* (Burgio *et al.*, 2005 ; Hautier *et al.*, 2008). Cependant, les stades de la coccinelle asiatique utilisés lors de ces expériences se situent dans les derniers stades larvaires. Aucune étude, jusqu'à présent, ne s'est intéressée aux interactions faisant intervenir le premier stade larvaire de la coccinelle exotique.

Certaines études (Hironori et Katsuhiko, 1997 ; Yasuda *et al.*, 2004) avancent qu'en règle générale, les plus vieilles larves interagissent plus intensément les unes avec les autres que les larves plus jeunes. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les premiers stades larvaires possèdent moins de ressources énergétiques que les stades ultérieurs, ils les conserveraient donc pour s'alimenter.

Les consommations obtenues au cours de cette expérience sont comparées aux nombres de pucerons consommés au cours des premières 24 heures de l'expérience du paragraphe 5. Les insectes sont classés en fonction de leur voracité. L'ordre obtenu diffère entre les deux expérimentations :

Expérience précédente : *A. bipunctata* < *C. carnea* < *E. balteatus* < *H. axyridis*

Cette expérience : *A. bipunctata* < *E. balteatus* < *H. axyridis* < *C. carnea*

Il est surprenant que la chrysope soit un des insectes consommant le moins au cours d'une expérience et celui qui consomme le plus dans l'autre. Ceci pourrait être dû à la préférence du prédateur pour une certaine espèce de pucerons. En effet, les deux expérimentations ont mis en œuvre des espèces de proies différentes : *M. persicae* pour la première et *S. avenae* pour la deuxième. Une variation du taux de consommation de *C. carnea* en fonction de l'espèce de puceron considérée a déjà été observée par Liu et Chen (2001). En effet, ils ont

Tableau 10: Aires des pics correspondant au temps de rétention de l'EBF pur obtenus pour les divers prédateurs considérés, ainsi que la conversion de celles-ci en concentrations en EBF, en quantités d'(E)- β -farnésène émises par les 5 pucerons lorsqu'ils sont attaqués par le prédateur en question et en quantités d'EBF émises par puceron

Prédateurs	Aires du pic	concentration en EBF (en ng/ μ l)	quantités/5pucerons (en ng)	quantités/puceron (en ng)
<i>H. axyridis</i> L3	14602 \pm 1554,86	1,09 \pm 0,12	81,44 \pm 8,67	16,29 \pm 1,73
<i>A. bipunctata</i> L3	42336 \pm 6426,86	3,15 \pm 0,48	236,11 \pm 35,84	47,22 \pm 7,17
<i>C. carnea</i> L2	79224 \pm 18496,42	5,89 \pm 1,38	441,84 \pm 103,16	88,37 \pm 20,63
<i>C. carnea</i> L3	52359 \pm 10659,55	3,89 \pm 0,79	292,01 \pm 59,45	58,40 \pm 11,89
<i>E. balteatus</i> L2	41614 \pm 5580,35	3,09 \pm 0,41	232,08 \pm 31,12	46,42 \pm 6,22

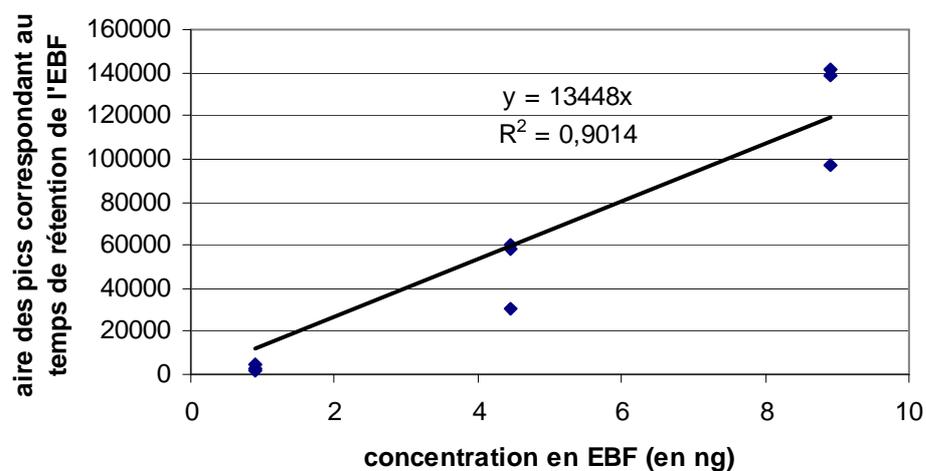


Figure 36: Droite de calibration exprimant les aires des pics correspondant au temps de rétention de l'EBF pur en fonction des concentrations en (E)- β -farnésène

démontré que la chrysope commune mangeait un nombre plus important d'*Aphis gossypii* Glover (Homoptera : Aphididae) et de *M. persicae* que de *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach) (Homoptera : Aphididae).

Les larves utilisées pour une série de 10 répétitions proviennent d'œufs issus d'une même ponte. Certaines pontes peuvent peut-être donner naissance à des individus possédant une meilleure fitness¹⁴ et de ce fait, consommant de plus grandes quantités de proies.

Une autre explication pourrait être une variation non détectée des conditions expérimentales survenue au cours de l'essai. Afin d'éviter l'obtention de biais dus à celle-ci, l'expérience aurait dû être menée en effectuant des blocs, un bloc étant constitué d'une répétition de chaque combinaison d'espèces prédatrices et de chaque témoin. En effet, si un paramètre avait été modifié au cours de l'expérimentation, cela se serait répercuté sur tous les couples et tous les témoins et cela n'en aurait pas affecté qu'un seul, comme cela a pu être le cas.

11 (E)- β -farnésène émis par des pucerons lors de leur consommation par les prédateurs

Lorsqu'il est attaqué par un prédateur, un puceron sécrète via ses cornicules des gouttelettes contenant une phéromone d'alarme. Celle-ci est constituée essentiellement, ou en totalité comme c'est le cas pour *A. pisum* (Francis *et al*, 2005b), d'(E)- β -farnésène. L'analyse de la quantité de cette molécule émise par un puceron informe donc sur sa capacité à prévenir les autres membres du groupe du danger. La quantité de phéromone d'alarme émise pourrait être différente d'un prédateur à l'autre en fonction de son mode de prédation. Une plus faible quantité d'EBF émise constituerait un avantage pour le prédateur aphidiphage car la dispersion des proies serait réduite et la disponibilité en pucerons serait plus importante.

Le Tableau 10 présente les aires des pics correspondant au temps de rétention de l'(E)- β -farnésène pur ainsi que la conversion de celles-ci en concentrations d'EBF via la droite de calibration (Figure 36), en quantités de phéromone d'alarme émise par les cinq pucerons attaqués et en quantités émises par puceron.

¹⁴ contribution génétique d'individu à la génération suivante (à travers la production de descendants qui vont eux-mêmes se reproduire). Elle est relative et dépend de la situation particulière de l'environnement.

Aucune donnée n'est malheureusement disponible pour le stade 3 d'*E. balteatus*. En effet, lors de la réalisation de l'expérience avec ce stade larvaire, les larves se transformaient en pupes avant de consommer les pucerons. Ceci s'explique par la courte durée de ce stade : une moyenne de 2,1 jours a été obtenue lors de l'expérience décrite au paragraphe 5. De plus, le jeûne des larves pendant 48 heures force celles-ci à entrer en pupaison.

L'analyse de la variance, effectuée sur les données correspondant aux quantités de phéromone d'alarme émise par un puceron, aboutit à la conclusion qu'il existe une différence très hautement significative entre les moyennes obtenues pour les divers stades larvaires considérés (One way ANOVA ; $F_{4,20} = 10,63$; $P < 0,001$). La réalisation du test de Tukey permet de regrouper les moyennes d'*A. bipunctata* L3, de *C. carnea* L2 et L3 et d'*E. balteatus* L2 (Figure 37).

Il ressort que la quantité de phéromone d'alarme émise par un puceron se faisant attaquer par la coccinelle asiatique est inférieure à celles émises lors d'une attaque par les autres prédateurs (aux stades larvaires considérés). Ceci constitue un avantage compétitif certain pour *H. axyridis* car les autres pucerons du groupe perçoivent moins le danger et le prédateur bénéficie de ce fait d'un nombre plus élevé de proies.

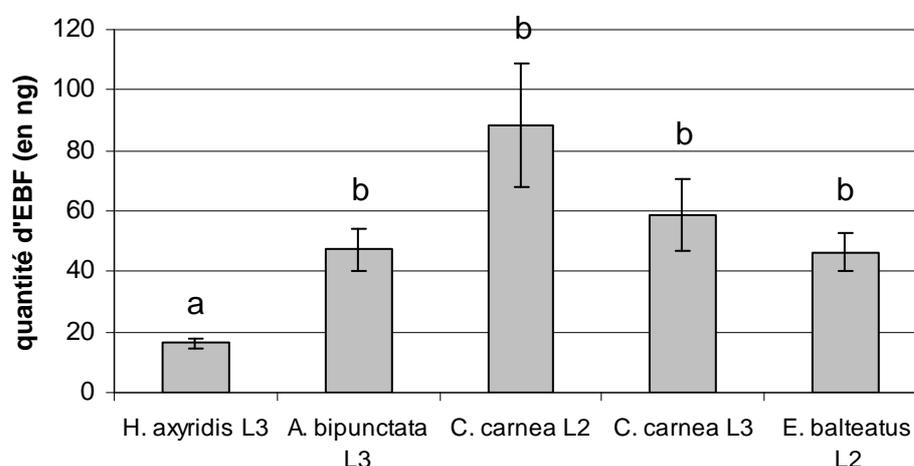


Figure 37 : Comparaison des quantités moyennes d'(E)-β-farnésène émises par un puceron *A. pisum* lorsqu'il est attaqué par un individu du stade larvaire envisagé. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont considérées comme différentes (via le test de Tukey)

Cette caractéristique d'*H. axyridis* pourrait s'expliquer par une consommation plus rapide des proies. Cette hypothèse est en accord avec les résultats précédents et avec ceux de Soares *et al.* (2005), démontrant la plus grande voracité présentée par la coccinelle asiatique.

Une autre explication pourrait être que la coccinelle asiatique consommerait en premier lieu les cornicules des pucerons. Ceci démontrerait qu'elle aurait subi une évolution adaptative, contournant le comportement de défense mis au point par sa proie.

Les quantités d'EBF émises par un individu *A. pisum* obtenues au cours de cette expérience sont supérieures aux résultats obtenus par Mondor *et al.* (2000) et Schwartzberg *et al.* (2008). Le premier obtient les données suivantes : $1,5 \pm 0,6$ ng pour le stade 1 ; $11,2 \pm 3,7$ ng pour le stade 2 ; $12,8 \pm 3$ ng pour le stade 3,0 et $11,0 \pm 3,7$ ng pour le stade 4. Le second, quant à lui, arrive à des valeurs comprises entre 1,18 et 48,85 ng en utilisant *C. carnea* comme prédateur.

Les valeurs plus élevées obtenues pourraient s'expliquer par le fait que, généralement, les 75 μ l de solvant n'ont pas été récupérés dans leur intégralité lors de l'éluat. Il en résulte que les solutions analysées peuvent présenter une concentration plus élevée en phéromone d'alarme que celle supposée en considérant que l'entièreté de l'éluat a été récoltée. Ceci fournit donc une source de variabilité supplémentaire pour l'interprétation des résultats. Cependant, la même technique a été appliquée pour tous les prédateurs, les résultats sont donc comparables. En revanche, les valeurs sont à considérer avec précaution. Afin d'éviter ce problème, un étalon interne aurait dû être ajouté à l'éluat.

Le dispositif GERSTEL[®] a été testé pour la première fois avec la mise en place de cette expérience. L'utilisation de celui-ci n'est pas très convaincante pour cette application. Tout d'abord, l'étanchéité du système n'est pas bien assurée. En effet, la cartouche utilisée pour capturer les molécules volatiles présente un diamètre légèrement inférieur à celui de la vis dans laquelle elle vient s'insérer. Il est donc difficile de bien la fixer. Ceci signifie que la phéromone d'alarme émise n'est probablement pas récoltée dans son intégralité. Mais cette faille ne pose pas vraiment problème dans ce cas car ici, ce n'est pas la quantification qui est importante mais la comparaison entre prédateurs des quantités d'EBF émises. Et celle-ci est réalisable car le biais intervient dans tous les échantillons.

Ensuite, les chromatogrammes obtenus révèlent un nombre de pics important. L'analyse de ceux-ci aboutit à la constatation que les temps de rétention de la quasi totalité des pics sont les mêmes pour tous les insectes testés. La source de ces molécules est donc probablement externe à l'échantillon. Ceci signifie que le bruit de fond est grand à cause d'une contamination par des éléments du dispositif GERSTEL[®], ou d'une trop faible pureté de l'air. Un système de filtre devrait donc être mis en place pour résoudre ce problème. Cet

Tableau 11: Comparaison du nombre et de la localisation des œufs déposés par les deux espèces de coccinelle en tenant compte du nombre de coccinelles vivantes, du nombre de larves de syrphes vivantes, ainsi que de la localisation de ces dernières au bout de 48 heures

Aquarium	Coccinelles	Nombre de coccinelles vivantes	Nombre de larves vivantes	Localisation des larves	Nombre d'œufs	Localisation des œufs
1	<i>H. axyridis</i>	2	1	plante avec	0	-
2	<i>H. axyridis</i>	2	0	-	14 27	verre plante avec
3	<i>H. axyridis</i>	2	0	-	19 86	plante sans pot de la plante avec
4	<i>H. axyridis</i>	2	1	plante avec	20 48	pot de la plante sans pot de la plante avec
5	<i>H. axyridis</i>	2	2	plante sans	24	verre
6	<i>H. axyridis</i>	2	1	sous la plante sans	23 16	pot de la plante sans pot de la plante avec
7	<i>H. axyridis</i>	2	1	plante avec	42 45	verre pot de la plante avec
8	<i>H. axyridis</i>	2	1	pot de la plante sans	0	-
9	<i>A. bipunctata</i>	2	0	-	32 11	verre pot de la plante sans
10	<i>A. bipunctata</i>	1	0	-	0	-
11	<i>A. bipunctata</i>	2	2	plante sans	0	-
12	<i>A. bipunctata</i>	2	2	plante sans	12	verre
13	<i>A. bipunctata</i>	1	1	pot de la plante avec	10	plante sans
14	<i>A. bipunctata</i>	2	2	verre + sous la plante avec	0	-
15	<i>A. bipunctata</i>	2	2	sous la plante sans + plante avec	12	pot de la plante sans
16	<i>A. bipunctata</i>	2	2	plante sans + plante avec	72	plante sans

inconvenient ne porte pas préjudice à l'expérience car dans le cas traité, seul le pic correspondant à la phéromone d'alarme est considéré.

Finalement, la température à l'intérieur de l'appareil semble dépendre fortement de la température de la pièce où il est placé. Ceci signifie que le système de régulation associé au dispositif de prélèvement d'odeurs n'est pas suffisamment efficace. Le nombre de proies consommées dépendant de la température, la vitesse de consommation pourrait dès lors aussi être influencée par celle-ci.

12 Sites de ponte

Harmonia axyridis étant un superprédateur au sein de la guildes des insectes aphidiphages, l'hypothèse avançant qu'elle pourrait être plus encline à pondre à un endroit où un prédateur serait présent peut être envisagée. En effet, ce comportement serait susceptible d'expliquer en partie sa plus grande compétitivité car il lui permettrait d'éliminer plus rapidement ses compétiteurs. L'expérience abordée dans ce travail (décrite en détails au paragraphe 8) pourrait fournir des éléments qui confirmeraient ou infirmeraient cette hypothèse.

Le Tableau 11 indique le nombre et la localisation des œufs, le nombre de coccinelles toujours vivantes, ainsi que le nombre de syrphes vivants et leur localisation au bout des 48 heures. Les dénominations « plante sans » et « plante avec » reprises dans ce tableau correspondent respectivement à la plante sur laquelle seuls les pucerons sont présents et à la plante infestée de pucerons où les larves de syrphe ont été placées.

Aucune analyse statistique n'a été réalisée sur les données obtenues car l'expérience n'a pas été concluante. En effet, les œufs sont retrouvés sur les deux types de plantes mais également sur le verre et sur les pots en plastique. Aucun site préférentiel de ponte n'a donc pu être mis en évidence. Néanmoins, il se pourrait que les œufs ne soient pas déposés au hasard. Des traces laissées par les larves de syrphe ont été observées sur les parois en verre. Les coccinelles auraient donc pu pondre aux endroits de passage des syrphes. Cependant, cette hypothèse n'est en rien prouvée au cours de l'expérience car aucun groupe d'œufs n'a été remarqué à l'emplacement de ces traces.

Certains biais sont survenus au cours de l'expérience. Tout d'abord, l'aquarium n'étant pas suffisamment aéré, la condensation a provoqué la mort de certaines coccinelles. *Harmonia axyridis* semble néanmoins être plus résistante qu'*A. bipunctata*, aucun individu de la coccinelle asiatique n'étant mort au cours de l'expérience. De plus, le nombre d'œufs pondus est plus important chez *H. axyridis* (46 œufs en moyenne par répétition) que chez *A. bipunctata* (19 œufs en moyenne par répétition). Ceci démontre que la coccinelle asiatique est plus prolifique que notre coccinelle indigène. Ces deux avantages compétitifs peuvent expliquer en partie sa rapide expansion lors de son introduction en Europe.

Ensuite, le nombre de pucerons déposés aux pieds des plantes était trop faible par rapport aux besoins des deux larves de syrphé. Ce paramètre explique les traces de larves retrouvées un peu partout sur l'aquarium. Les larves de syrphes avaient été choisies comme compétiteur pour l'expérience à cause de leur faible mobilité. Mais le manque de proies sur leurs plantes de départ les a poussés à explorer les environs. Ceci complique la mise en évidence d'un site préférentiel de ponte. Cette expérience aurait nécessité des essais préliminaires mais ceux-ci n'ont pu être réalisés.

De nombreux paramètres viennent influencer l'hypothèse de départ. Il n'est pas évident de maintenir les larves sur la plante sur laquelle elles ont été placées, étant donné que la plante dépourvue de prédateur est également infestée de pucerons. Une expérience plus simple à mettre en place aurait dû être réalisée. Une expérimentation possible est développée en détails dans la partie « perspectives ».

Conclusions

Au terme de ce travail, plusieurs caractéristiques présentées par *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae) ont été mises en évidence afin d'expliquer en partie sa plus grande compétitivité. Les résultats obtenus sont issus de diverses comparaisons ont été effectuées entre cette espèce exotique et certains prédateurs aphidiphages indigènes à la Belgique : *Adalia bipunctata* (Linné) (Coleoptera : Coccinellidae), *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) et *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera : Syrphidae).

Tout d'abord, une plus grande voracité de la coccinelle asiatique a été observée lors de l'étude des paramètres liés à la consommation et au développement. En effet, l'expérience a démontré qu'elle était capable de consommer un plus grand nombre de proies que les autres prédateurs sur une même période de temps, et ce aussi bien pendant le développement larvaire qu'au stade adulte.

La même expérience a également permis de mettre en évidence chez *H. axyridis* une plus faible durée du développement larvaire ainsi que du stade pupal. Ceci présente un avantage pour l'espèce exotique considérée car les larves sont plus soumises à la prédation que les adultes et les pupes présentent généralement une grande vulnérabilité à la prédation.

Ensuite, l'observation des interactions entre le premier stade larvaire de la coccinelle asiatique et celui des autres espèces aphidiphages envisagées dans ce travail a souligné l'existence d'une compétition intragilde indirecte. En effet, une consommation moindre est observée lorsque les prédateurs (*A. bipunctata*, *C. carnea*, *E. balteatus* et *H. axyridis*) sont mis en présence d'*H. axyridis*. Ceci pourrait s'expliquer par l'induction de stress par l'un des deux prédateurs sur l'autre ou par l'induction mutuelle d'un stress.

Enfin, l'étude de la quantité de phéromone d'alarme émise par un puceron lorsqu'il se fait attaquer par un des prédateurs envisagés dans ce travail aboutit à une valeur plus faible pour la coccinelle asiatique que pour les autres espèces. Ceci constitue un avantage compétitif pour *H. axyridis* car les pucerons appartenant au reste du groupe perçoivent moins le danger, ce qui résulte en une plus grande disponibilité en proies pour le prédateur.

Tous ces résultats permettent de compléter les connaissances concernant les comportements de la coccinelle asiatique et aident à la compréhension du succès de cette espèce invasive.

Perspectives

Compétition intragilde

Cette expérience a permis de mettre en évidence l'existence d'une compétition intragilde indirecte entre le premier stade des prédateurs testés et celui d'*H. axyridis*. Les boîtes de Pétri utilisées pour l'expérimentation présentaient un diamètre de 5 cm. Ceci signifie que le contact entre les deux insectes aphidiphages était en quelque sorte un peu forcé. Il serait donc intéressant de renouveler l'expérience avec des arènes de tailles plus grandes. Les résultats pourraient être différents de ceux obtenus et se rapprocher de ce qu'il se passe réellement dans la nature.

Afin de vérifier les hypothèses émises dans ce travail sur les interactions entre le premier stade larvaire de la coccinelle asiatique et les prédateurs aphidiphages de stade 1, il serait nécessaire de mettre en place une expérience similaire à celle exposée au paragraphe 6 en filmant ce qu'il se passe.

Cette expérience indique que les larves de stade 1 de la coccinelle asiatique ne consomment pas le premier stade larvaire des trois prédateurs de pucerons indigènes envisagés. Mais elle ne donne aucune information sur la prédation intragilde ayant lieu entre les autres stades. Diverses études ont déjà abordé les interactions survenant entre *H. axyridis* et *A. bipunctata* (Burgio *et al.*, 2005 ; Sato *et al.*, 2005 ; Hautier *et al.*, 2008) ou entre *H. axyridis* et *C. carnea* (Phoofolo et Obrycki, 1998 ; Gardiner et Landis, 2007 ; Fremlin, 2007) mais il existe peu d'informations sur celle entre *H. axyridis* et *E. balteatus*. Des essais testant la prédation intragilde ayant lieu entre les stades plus avancés des prédateurs considérés pourraient être mis en place. Ceux-ci pourraient être menés de manière identique à l'expérience décrite au paragraphe 6 mais le comportement des insectes pourrait en plus être enregistré.

La comparaison des résultats obtenus au cours de cet essai avec ceux de l'expérience s'intéressant aux paramètres liés à la croissance et au développement aboutit à des classements différents des insectes selon leur voracité. Un essai devrait être mis en place pour voir si la voracité des prédateurs est fonction de l'espèce de puceron envisagée ou si la différence obtenue n'est due qu'aux conditions expérimentales.

Prélèvements d'odeurs

Vu le nombre de biais pouvant intervenir au cours des prélèvements d'odeurs réalisés grâce à l'installation GERSTEL[®], il serait intéressant de renouveler l'expérience avec le dispositif zNose[™]. Il s'agit d'un analyseur GC en temps réel capable de déterminer en 10 secondes les molécules de C4 à C24. Cet appareil permettrait d'éviter les problèmes cités précédemment dus à la récolte des molécules volatiles sur une cartouche. En effet, ce système permet à la fois le prélèvement et la quantification des molécules volatiles (<C15) et semi-volatiles (>C15).

Les hypothèses émises dans ce travail pouvant expliquer le fait qu'un puceron émet moins de phéromone d'alarme quand il se fait attaquer par la coccinelle asiatique pourraient être vérifiées. Ceci pourrait être effectué en réalisant :

- une comparaison des temps de consommation des différents prédateurs pour éventuellement confirmer qu'*H. axyridis* consomme les proies plus rapidement que les autres ;
- une observation de la façon dont le puceron se fait attaquer par les divers compétiteurs afin de déterminer quelle partie de la proie est consommée en premier lieu.

Sites de ponte

L'hypothèse avançant que la coccinelle asiatique serait plus susceptible de pondre à un endroit où un compétiteur serait déjà présent devrait continuer à être exploitée. Il serait tout d'abord intéressant de voir si *H. axyridis* préfère pondre à l'endroit de passage d'un prédateur, le syrphe par exemple. Mais, auparavant, il faudrait vérifier que la coccinelle asiatique est capable de se nourrir des larves d'*E. balteatus*. Des larves de syrphes seraient déposées dans la moitié d'une boîte séparée en deux par une paroi et y seraient laissées pendant 24 ou 48 heures. Elles auraient ainsi le temps de se déplacer et de laisser des traces. La paroi serait ensuite retirée et un couple de coccinelles serait introduit dans la boîte. Après 24 ou 48 heures (temps déterminé par des tests préliminaires), le nombre et la localisation des œufs seraient relevés pour déterminer si les couples pondent préférentiellement dans une partie ou dans l'autre. La ponte des couples serait, tout comme pour l'expérience abordée au paragraphe 8, induite quelques jours avant le début de l'expérimentation.

Place d'*H. axyridis* dans les relations de mutualisme pucerons-fourmis

Plusieurs études ont démontré le rôle protecteur des fourmis envers certaines espèces de pucerons (Bristow, 1984 ; Vinson et Scarborough, 1991 ; Itioka et Inoue, 1996). Il serait intéressant de comparer le comportement de la coccinelle exotique et celui de notre coccinelle indigène *A. bipunctata* face aux attaques de ces hyménoptères afin de mettre éventuellement en évidence une meilleure résistance ou une meilleure défense d'*H. axyridis*. Diverses expériences pourraient être menées :

- la comparaison du nombre de pucerons consommés par les deux prédateurs adultes lorsque les pucerons sont protégés par des fourmis ;
- l'observation du comportement des deux espèces de coccinelles adultes lorsque celles-ci sont placées sur une plante infestée de pucerons protégés par une colonie de fourmis. Ceci pourrait se réaliser grâce à l'utilisation du logiciel d'analyses comportementales Noldus The Observer 5.0 (Noldus Information Technology bv, Wageningen, Pays-Bas).

Expérimentations sur le terrain

L'essentiel des données expliquant la plus grande compétitivité d'*H. axyridis* provient d'expérimentations réalisées en laboratoires. Des expériences effectuées au champ devraient être mises en place car les observations en conditions contrôlées peuvent parfois être très différentes de ce qu'il se passe en conditions réelles. En effet, la réalité est très complexe et il est impossible d'envisager tous les facteurs en laboratoire.

Références bibliographiques

- Adriaens T. (2007). *Harmonia axyridis*. Veelkleurig Aziatisch lieveheersbeetje. Instituut voor Natuur- en bosonderzoek. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <http://www.inbo.be/content/page.asp?pid=FAU_INS_LHB_VER_haraxy>, consulté le 27 novembre 2007
- Adriaens T., San Martin y Gomez G., Maes D. (2007). Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. *BioControl*.
- Agarwala B.K., Dixon A.F.G. (1992). Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. *Ecological Entomology*. **17**: 303-309.
- Alam N., Choi I.S., Song K.S., Hong J., Lee C.O., Jung J.H. (2002). A new alkaloid from two coccinellid beetles *Harmonia axyridis* and *Aiolocaria haexapilota*. *B.Kor. Chem. Soc.* **23**: 497-499.
- Almohamad R., Verheggen F.J., Francis F., Haubruge E. (2007). Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **125** (1) : 13-21.
- Ankersmit G.M., Dijkman H., Keuning N.J., Mertens H., Sins A., Tacoma H.M. (1986). *Episyrphus balteatus* as predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **42**: 271-277.
- Anonyme. (2005). Missouri Commercial Grape Pest Management Guide. Southwest Missouri State University, Mountain Grove Campus.
- Arnaud L., Detrain C., Gaspar C., Haubruge E. (2003). Insectes et communication. *Journal Des Ingénieurs*. **87** : 25-28.
- Banaigs B. (2002). La communication chimique dans le monde vivant. Perspectives, Conférences et débats de l'Université de Perpignan, PUP. **2** : 133-146.
- Barreau G. (2003). Dynamique spatio-temporelle d'*Episyrphus balteatus* dans la forêt fragmentée des coteaux de Gascogne. Diplôme d'études approfondies : écologie des systèmes continentaux. INRA. pp 33.
- Bernasconi M.L., Turlings C.J. (1998). Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol. Exp. Appl.* **87**: 133-142.
- Boo K.S., Choi M.Y., Chung I.B., Eastop V.F., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (2000). Sex pheromone of the peach aphid, *Tuberocephalus momonis* and optimal blends for trapping males and females in the field. *J. Chem. Ecol.* **26**: 601-609.
- Bowers W.S., Nault L.R., Webb R.E., Dutky S.R. (1972). Aphid alarm pheromone : isolation, identification, synthesis. *Science*. **177** : 1121-1122.
- Branquart E. (1998). Production industrielle de coccinelles. Rapport final. Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux. U.E.R. de Zoologie générale et appliquée, pp.127
- Bristow C.M. (1984). Differential benefits from ant attendance to two species of homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* **53**: 751-726.
- Brodeur J., Rosenheim J.A. (2000). Intraguild perdition in aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* **97** : 93-108.
- Brossut R. (1996). Pheromones. La communication chimique chez les animaux. CNRS Editions, Paris. pp.143.
- Brown M.W. (1999). Effect of *Harmonia axyridis* (Coleoptera Coccinellidae) invasion on the aphidophagous coccinellid guild on apple in West Virginia, USA. *IOBC/WPRS Bulletin*. **22**(2): 7.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář, Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedved O., Pedersen J.,

- Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. (2008). *Harmonia axyridis* in Europe : spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl*. **53** (1): 5-21.
- Budenberg W.J., Powell, W. (1992). The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomologia Experimentalis & Applicata*. **64** : 57-61.
- Budenberg, W.J., Powell, W. and Clark, S.J. (1992). The influence of aphids and honeydew on the leaving rate of searching aphid parasitoids from wheat plants. *Entomologia Experimentalis & Applicata*. **63** : 259-264.
- Burgio G., Santi F., Maini S. (2002). On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*. **24**: 110-116.
- Burgio G., Santi F., Maini S. (2005). Intra-guild predation and cannibalism between *Harmonia axyridis* and *Adalia bipunctata* adults and larvae : laboratory experiments. *Bulletin of Insectology*. **58** (2): 135-140.
- Campbell C.A.M., Dawson G.W., Griffiths D.C., Pettersson J., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1990). The sex attractant pheromone of the damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera, Aphididae). *Journal of Chemical Ecology*. **16**: 3455-3465.
- Canard M., Principi M. (1984). Development of chrysopidae, p.57-76 in Canard M., Séméria Y., New T. (1984). *Biology of Chrysopidae*, Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 245 pp.
- Caron DM. (1996). Multicolored Asian lady beetles: a “new” honey bee pest. *American Bee Journal*. **136**: 728-729.
- Carter T. (2005). Alien invasion : The Harlequin Ladybird. *Anglia Ruskin University. Department of Life Sciences*. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <http://web.apu.ac.uk/appsci/lifesci/lifestaff/harlequin_01.htm>, consulté le 9 février 2008
- Chandler A.E.F. (1968). Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. Appl. Biol.* **61**: 415-423.
- Chapin J.B., Brou V.A. (1991). *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae). *Proceedings of the Entomological Society Washington*. **93**: 630-635.
- Chase J.M., Abrams P.A., Grover J.P., Diehl S., Chesson P., Holt R.D., Richards S.A., Nisbet R.M., Case T.J. (2002). The interaction between predation and competition : a review and synthesis. *Ecology Letters*. **5**: 302-315.
- 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. *Biological Control*. **44**: 259-270.
- Colunga-Garcia M., Gage S.H. (1998). Arrival, establishment, and habitat use of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a Michigan landscape. *Environ Entomol.* **27**:1574-1580.
- Cottrell T.E., Yeargan K.V. (1998). Intraguild predation between an introduced lady beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), and a native lady beetle, *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. **71**: 159-163.
- Cottrell T.E. (2004). Suitability of exotic and native lady beetle eggs (Coleoptera: Coccinellidae) for development of lady beetle larvae. *Biol. Control*. **31**: 362-371.
- Cottrell T.E. (2007). Predation by adult and larval lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) on initial contact with lady beetles eggs. *Environ. Entomol.* **36**: 390-401.

- Dami I., Bordelon B., Ferree D.C., Brown M., Ellis M.A., Williams R.N., Doohan D. (2005). Midwest grape production guide. The Ohio state university. **919** : 104-105.
- Dawson G.W., Griffiths D.C., Janes N.F., Mudd A., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1987). Identification of an aphid sex pheromone. *Nature*. **325**: 614-616.
- Dawson G.W., Griffiths D.C., Merritt L.A., Mudd A., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1990). Aphid semiochemicals- a review, and recent advances on the sex pheromone. *J. Chem. Ecol.* **16**: 3019-3030.
- de Almeida L.M., da Silva V.B. (2002). First record of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) : a lady beetle native to the Palaeartic region. *Rev Bras Zool.* **19**: 941-944.
- De Clercq P., Peeters I., Vergauwe G., Thas O. (2003). Interaction between *Podisus maculiventris* and *Harmonia axyridis*, two predators used in augmentative biological control in greenhouse crops. *BioControl.* **48**: 39-55.
- Dixon A.F.G. (2000). Insect Predator-Prey Dynamics: Ladybird beetles and Biological Control. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. pp. 257
- Dobzhansky T. (1933). Geographical variation in ladybeetles. *The American Naturalist.* **67**: 97-126.
- Duke C.V. (2006). All about Hover Flies. *Micscape Magazine*. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artmay07/cd-hoverflies.html>>, consulté le 11 février 2008.
- Ejbich K. (2003). Producers in Ontario and northern U.S. bugged by bad odors in wine. *Wine Spectator*. 15 May: 16.
- El-Sebaey I.I.A., El-Gantiry A.M. (1999). Biological aspects and description of different stages of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Cairo University.* **50**: 87-97.
- Erbilgin N., Dahlsten D.L., Chen P.Y. (2004). Intraguild interactions between generalist predators and an introduced parasitoid of *Glycaspis brimblecombei* (Homoptera: Psylloidea). *Biological Control.* **31**: 329-337.
- Fadeur G. (2007). *La coccinelle asiatique fait des siennes chez nous*. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <http://www.waterloo-village.be/index_layout1.php?action=viewsite&sitemenu_id=1159&header=1112>, consulté le 8 décembre 2007.
- Febvay G., Liadouze I., Guillaud J., Bonnot G. (1995). Analysis of energetic amino acid metabolism in *Acyrtosiphon pisum*: a multidimensional approach to amino acid metabolism in aphids. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* **29**: 45-49.
- Ferran A., El-Arnaouty S., Beyssat-Arnaouty V., Galal H. (2000). Introduction and release of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas for controlling *Aphis craccivora* Koch on faba beans in Egypt. *Egypt J Biol Pest Control.* **10**:129-136.
- Francis F. (2003). Interactions tritrophiques : étude du modèle *Brassicaceae*-Pucerons-Coccinelle prédatrice. Thèse de doctorat. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Gembloux. pp 256.
- Francis F., Lognay G., Gaspar C., Haubruge E. (2004). Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases : (E)- β -farnesene an effective allomone for the predator *Adalia bipunctata*. *J. Chem. Ecol.* **30**: 741-755.
- Francis F., Martin T., Lognay G., Haubruge E. (2005a). Role of (E)- β -farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* **102**: 431-436.
- Francis F., Vandermoten S., Verheggen F., Lognay G., Haubruge E. (2005b). Is the (E)- β -farnesene only volatile terpenoid in aphids? *Blackwell Verlag, Berlin.* **129**(1): 6-11.

- Fréchette B., Alauzet C., Hemptinne J.L. (2003). Oviposition behaviour of the two-spot ladybird beetle *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) on plants with conspecific larval tracks. *Arquipelago, Life Mar. Sci. (Supple.)* **5**: 73-77.
- Fréchette B., Rojo S., Alomar O., Lucas E. (2007). Intraguild predation between syrphids and mirids : who is the prey ? Who is the predator? *BioControl*. **52** : 175-191.
- Fremlin M. (2007). Intra-guild predation of harlequin ladybird larvae by lacewing larvae. *Bull. Amat. Entomol. Soc.* **66**: 110-116.
- Gabrys B.J., Gadomski H.J., Klukowski Z., Pickett J.A., Sobota G.T., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1997). Sex pheromone of cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* : identification and field trapping of male aphids and parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*. **23**: 1881-1890.
- Gardiner M.M., Landis D.A. (2007). Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biological Control*. **40**: 386-395.
- Gibson R.W., Pickett J.A. (1983). Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature* (Lond). **302**: 608-609.
- Glinwood R.T., Powell W., Tripathi C.P.M. (1998). Increased parasitism of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiinae) on trap plants baited with aphid sex pheromone, and effective range of aphid sex pheromone lures. *Biocontrol Science and Technology*. **8**: 607-614.
- Goldansaz S.H., Dewhurst S., Birkett M.A., Hooper A.M., Smiley D.W.M., Pickett J.A., Wadhams L., McNeil J.N. (2004). Identification of two sex pheromone components of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *J. Chem. Ecol.* **30**: 819-834.
- Gordon R.D. (1985). The Coleoptera (Coccinellidae) of America north of Mexico. *J. New York Entomol. Soc.* **93**: 1-912.
- Griffiths D. (1992). Interference competition in ant-lion (*Macroleon quiquemaculatus*) larvae. *Ecol. Entomol.* **17**, 219-226.
- Guerrieri E., Poppy G.M., Powell W., Tremblay E., Pennacchio F. (1999). Induction and systemic release of herbivore induced plant volatiles mediating in flight orientation of *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Chem. Ecol.* **28**: 1247-1261.
- Guldmond J.A., Dixon A.F.G., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1993). Specificity of sex pheromones, the role of host plant odour on the olfactory attraction of males, and mate recognition in the aphid *Cryptomyzus*. *Physiol. Entomol.* **18**: 137-143.
- Han B., Chen Z. (2002). Behavioural and electrophysiological responses of natural enemies to synomones from tea shoots and kairomones from tea aphids, *Toxoptera aurantii*. *J. Chem. Ecol.* **28**: 2203-2220.
- Hardie J., Holyoak M., Nicholas J., Nottingham S.F., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1990). Aphid sex pheromone components: age-dependent by females and species specific male response. *Chemoecology*. **1**: 63-68.
- Hardie J., Nottingham S.F., Dawson G.W., Harrington R., Pickett J.A., Wadhams L.J. (1992). Attraction of field-flying aphid males to synthetic sex pheromone. *Chemoecology*. **3**: 113-117.
- Hardie J., Storer J.R., Nottingham S.F., Peace L., Harrington R., Merritt L.A., Wadhams L.J., Wood D.K. (1994). The interaction of sex pheromone and plant volatiles for field attraction of male bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Proc. Brighton Crop Prot. Conf. Pests Diseases*. **3**, 1223-1230.
- Hardie J., Pickett J.A., Pow E.M., Smiley D.W.M. (1999). Aphids. Dans: Hardie R.J., Minks A.K. Pheromones of Non-Lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants. CAB International, Wallingford U.K. pp 250-277.

- Harmel N., Almohamad R., Fauconnier M-L, Du Jardin P., Verheggen F., Marlier M., Haubruge E., Francis F. (2007). Role of terpenes from aphid-infested potato on searching and oviposition behavior of the hoverfly predator *Episyrphus balteatus*. *Insect Science*. **14**: 57-6.
- Hautier L., Grégoire J.C., de Schauwers J., San Martin G., Callier P., Jansen J.P., de Biseau J.C. (2008). Intraguild predation by *Harmonia axyridis* on coccinellids revealed by exogenous alkaloid sequestration. *Chemoecology*. Pas encore publié.
- He J.L., Ma E.P., Shen Y.C., Chen W.L., Sun X.Q. (1994). Observations of the biological characteristics of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of the Shanghai Agricultural College*. **12**: 119-124.
- Hemptinne J-L. (1989). Ecophysiologie d'*Adalia bipunctata* (L.), (Coleoptera, coccinellidae). Thèse. Université libre de Bruxelles, Bruxelles. pp 156.
- Hemptinne J-L., Dixon A.F.G., Coffin J. (1992). Attack strategy of ladybird beetles (Coccinellidae): factors shaping their numerical response. *Oecologia*. **90**: 238-245.
- Hemptinne J-L., Lognay G., Gauthier C., Dixon A.F.G. (2000). Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology*. **10**: 123-128.
- Hemptinne J-L, Magro A., Majerus M. (2005). Les Coccinelles. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Hindayana D., Meyhöfer R., Scholz D., Poehling H-M. (2001). Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological control*. **20** : 236-246.
- Hironori Y., Katsuhiko S. (1997). Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga*. **42**: 153-163.
- Hodek I. (1973). Life history and biological properties. In: Hodek I, editor. *Biology of Coccinellidae*. The Hague, Holland: Dr. W. Junk N. V., Publishers. 260 p.
- Hodek I. (1996). Food relationships. In: Hodek I, Honek A, editors. *Ecology of Coccinellidae*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp.143-238.
- Hodge M.A. (1999). The implications of intraguild predation for the role of spiders in biological control. *J. Arachnol.* **27**: 351-362.
- Hoelmer K.A., Osborne L.S., Yokomi R.K. (1994). Interactions of the Whitefly Predator *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae) with Parasitized Sweetpotato Whitefly (Homoptera : Aleyrodidae). *Environ. Entomol.* **23** (1): 136-139.
- Honek A. (1996). Variability and genetic studies In: Hodek I, Honek A, editors. *Ecology of Coccinellidae*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Press.
- Hood Henderson D.E. (1981). Oviposition responses of some hoverflies to aphids. Ph.D.thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- Hood Henderson D.E. (1982). Fine structure and neurophysiology of a gustatory sensillum on the ovipositors of *Metasyrphus venaablesi* and *Eupeodes volucris* (Diptera: Syrphidae). *Can. J. Zool.* **60**: 3187-3195.
- Hough-Goldstein J., Cox J., Armstrong A. (1996). *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) predation on ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Fla. Entomol.* **79**: 64-68.
- Hu Y.S., Wang Z.M., Ning C.L., Pi Z.Q., Gao G.Q. (1989). The functional response of *Harmonia (Leis) axyridis* to their prey of *Cinara* sp. *Natural Enemies of Insects*. **11**: 164-168.
- Huelsman M.F., Kovach J., Jasinski J., Young C., Easley B. (2002). Multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) as a nuisance pest in households in Ohio. In: Jones S.C., Zhai J., Robinson W.H., editors. *Proceedings of 4th International Conference on Urban Pests*, 243-250.

- Hukusima S., Kamei M. (1970). Effects of various species of aphids as food on development, fecundity and longevity of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University*. **29**: 53-66.
- Hukusima S., Ohwaki T. (1972). Further notes on feeding biology of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University*. **33**: 75-82.
- Institut Bruxellois pour la Gestion de l'Environnement. *La coccinelle asiatique (Harmonia axyridis)*. Bruxelles. Ed. resp. Hannequart J-E et Schamp E. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <<http://www.jeunesetnature.be/activites/gts/coccinula/files/FolderHaraxyIBGE.pdf>>, consulté le 8 février 2008
- Institut Royal Météorologique. (2008). Bilan climatologique saisonnier. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <<http://www.kmi.be/meteo/view/fr/1124472-Bilan+climatologique+saisonnier.html>>, consulté le 10 août 2008.
- Itioka T., Inoue T. (1996). The consequences of ant-attendance to the biological control of the red wax scale insect *Ceroplastes rubens* by *Anicetus beneficus*. *J. Appl. Ecol.* **33**: 609-618.
- Jeon H., Han K.S., Boo K.S. (2003). Sex pheromone of *Aphis spiraecola* (Homoptera: Aphididae): composition and circadian rhythm in release. *J. Asia Pac. Entomol.* **6**: 159-165.
- Jing-Gong X., Feng Z., Yu-Ling F., Wei K., Guang-Xue Z., Zhong-Ning Z. (2002). Behavioural response of aphids to the alarm pheromone component (E)- β -farnesene in the field. *Physiological Entomology*. **27**: 307-311.
- Kajita Y., Takano F., Yasuda H., Agarwala B.K. (2000). Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera : Coccinellidae) on the survival of an species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology*. **35**: 473-479.
- Kan E. (1988). Assessment of aphid colonies by Hoverflies. I Maple aphids and *Episyrphus balteatus* (de Geer) (Diptera: Syrphidae). *J. Ethol.* **6**: 39-48.
- Kaneko S. (2002). Aphid-attending ants increase the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoids and hyperparasitoids by repelling intraguild predators. *Entomol. Sci.* **5**: 131-146.
- Kawauchi S. (1979). Effects of temperatures on the aphidophagous Coccinellids. *Kurume University Journal*. **28**: 47-52.
- Kidd K.A., Nalepa C.A., Day E.R., Waldvogel M.G. (1995). Distribution of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in North Carolina and Virginia. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. **97**: 729-731.
- Koch R.L. (2003). The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis* : A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*. **3** (32) : 1-16.
- Koch R.L., Hutchison W.D. (2003). Phenology and blacklight trapping of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a Minnesota agricultural landscape. *Journal of Entomological Science*. **38**: 477-480.
- Koch R.L., Hutchison W.D., Venette R.C., Heimpel G.E. (2003). Susceptibility of immature monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae), to predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*. **28**: 265-270.
- Korschefsky R. (1932). Coccinellidae. Pages In: Schenkling S., editor. *Coleopterorum Catalogus*, 439-447. Berlin.

- Krafsur E.S., Kring T.J., Miller J.C., Nariboli P., Obrycki J.J., Ruberson J.R., Schaefer P.W. (1997). Gene flow in the exotic colonizing ladybeetle *Harmonia axyridis* in North America. *Biol. Control*. **8**: 207-214.
- Kunert G., Otto S., Röse U.S.R., Gershenson J., Weisser W.W. (2005). Alarm pheromone mediates production of winged dispersal morphs in aphids. *Ecology Letters*. **8**: 596-603.
- Kuznetsov V.N. (1997). Lady beetles of Russian Far East. Gainesville, FL: Memoir Seis Editor, CSE.
- LaMana M.L., Miller J.C. (1996). Field observations on *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in Oregon. *Biological Control*. **6**: 232-237.
- LaMana M.L., Miller J.C. (1998). Temperature-dependant development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*. **27**: 1001-1005.
- Lang A. (2003). Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia*. **134**: 144-153.
- Lilley R., Hardie J., Merritt L.A., Pickett J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (1995). The sex pheromone of the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fab.) (Homoptera, Aphididae). *Chemoecology*. **6**: 43-46.
- Liu T.X., Chen T.Y. (2001). Effects of three aphid species (Homoptera: Aphididae) on development, survival and predation of *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Appl. Entomol. Zool.* **36** (3): 361-366.
- Lou H.H. (1987). Functional response of *Harmonia axyridis* to the density of *Rhopalosiphum prunifoliae*. *Natural Enemies of Insects*. **9**: 84-87.
- Lucas E., Coderre D., Vincent C. (1997a). Voracity and feeding preferences of two aphidophagous coccinellids on *Aphis citricola* and *Tetranychus urticae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **85**: 151-159.
- Lucas E., Coderre D., Brodeur J. (1997b). Instar-specific defense of *Coleomegilla maculata lengi* (Coccinellidae) : influence on attack success of the intraguild predator *Chrysoperla rufilabris* (Crysopidae). *Entomophaga*. **42**: 3-12.
- Lucas E., Coderre D., Brodeur J. (1998). Intraguild predation among aphid predators : characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*. **79** (3): 1084-1092.
- Lucas E., Coderre D., Brodeur J. (2000). Selection of molting and pupating site by *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera : Coccinellidae) : Avoidance of intraguild predation ? *Environ. Entomol.* **29**: 454-459;
- Lucas E., Alomar O. (2001). *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an intraguild prey for the zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae). *Biol. Control*. **20**: 147-152.
- Lucas E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.* **102**: 351-364.
- Lynch L.D., Hokkanen H.M.T., Babendreier D., Bigler F., Burgio G., Gao Z.H., Kuske S., Loomans A., Menzler-Hokkanen I., Thomas M.B., Tommasini G., Waage J.K., Lenteren J.Cv., Zeng Q.Q. (2001). Insect biological control and non-target effects: a European perspective. In: Wajnberg E, Scott JK, Quinby PC, editors. Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control, 99-125. Wallingford, Oxon, UK: CABI Publishing.
- Mahr S. (1996). Know your friends: multicolored Asian ladybeetle. Midwest Biological Control News, Online. 2.
- Marriott C.G., Holloway J.C. (1997). Colour pattern plasticity in the hoverfly, *Episyrphus balteatus*: The critical immature stage and reaction norm on developmental temperature. *Journal of Insect Physiology*. **44**: 113-119.

- McClure M.S. (1986). Role of predators in regulation of endemic populations of *Matsucoccus matsumaruae* (Homoptera: Margarodidae) in Japan. *Environmental Entomology*. **15**: 976-983.
- McCornack B.P., Koch R.L., Ragsdale D.W. (2007). A simple method for in-field sex determination of the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis*. *Journal of Insect Science*. **7**: 10-12.
- Meyhöfer R. (2001). Intraguild predation by aphidophagous predators on parasitised aphids : the use of multiple video cameras. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **100**: 77-87.
- Michaud J.P. (2001). Numerical response of *Olla V-nigrum* (Coleoptera: Coccinellidae) to infestations of Asian Citrus Psyllid, (Hemiptera: Psyllidae) in Florida. *Florida Entomologist*. **84**: 608-612.
- Michaud J.P. (2002). Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology*. **31**: 827-835.
- Miura T., Nishimura S. (1980). The larval period and predacious activity of an aphidophagous coccinellid, *Harmonia axyridis* Pallas. *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Shimane University*. **14**: 144-148.
- Mondor E.B., Baird D.S., Slessor K.N., Roitberg B.D. (2000). Ontogeny of alarm pheromone secretion in pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Chemical Ecology*. **26** (12): 2875-2882.
- Montgomery M.E., Nault L.R. (1977). Comparative response of aphids to alarm pheromone, (E)- β -farnesene. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **22**: 236-242.
- Montgomery M.E., Nault L.R. (1978). Effects of age and wing polymorphism on the sensitivity of *Myzus persicae* to alarm pheromone. *Annals of the Entomological Society of America*. **71**: 788-790.
- Müller C.B., Godfray H.C.J. (1999). Indirect interactions in aphid-parasitoid communities. *Res. Popul. Ecol.* **41**: 93-106.
- Obata S. (1986). Determination of hibernation site in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyu*. **54**: 218-223.
- Obricky J.J., Tauber M.J. (1981). Phenology of three coccinellid species : thermal requirements for development. *An. Entomol. Soc. Anim.* **74** : 31-36.
- Ongagna P., Giuge L., Iperiti G., Ferran A. (1993). Cycle de développement d'*Harmonia axyridis* (Col. Coccinellidae) dans son aire d'introduction: le sud-est de la France. *Entomophaga*. **38**: 125-128.
- Osawa N. (2000). Population field studies on the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): resource tracking and population characteristics. *Population Ecology*. **42**: 115-127.
- Osawa N., Nishida T. (1992). Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): the role of non-random mating. *Heredity*. **69**: 297-307.
- Pell J.K., Baverstock J., Roy H.E., Ware R.L., Majerus M.E.N. (2008). Intraguild predation involving *Harmonia axyridis* : a review of current knowledge and future perspectives. *BioControl*. **53**: 147-168.
- Peters R.H. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Univ. Press, London.
- Pettersson J. (1970). An aphid sex attractant, 1. Biological studies. *Entomol. Scand.* **1**: 63-73.
- Phoofolo M.W., Obrycki J.J. (1998). Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **89**: 47-55.
- Picimbon J-F. (2002). Les péri-récepteurs chimiosensoriels des insectes. *Medecine/Sciences*. **18** : 1089-1094.

- Polis G.A., Myers C.A., Holt R.D. (1989). The ecology and evolution of intra-guild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Entomol.* **20**: 297-330.
- Ratcliffe S. (2002). National pest alert: Multicolored Asian lady beetle. *USDA CSREES Regional Integrated Pest Management Program and the Pest Management Centers*.
- Rhoades, M.H. (1996). Key to first and second instars of six species of Coccinellidae (Coleoptera) from alfalfa in Southwest Virginia. *Journal of the New York Entomological Society*, **104**: 83-88.
- Riddick E.W., Aldrich J.R., Milo A.D., Davis J.C. (2000). Potential for modifying the behavior of the multicolored Asian ladybeetle (Coleoptera: Coccinellidae) with plant-derived natural products. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **93**: 1314-1321.
- Rose U.S.R., Lewis W.J., Tumlinson J.H. (1998). Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist parasitic wasps. *J. Chem. Ecol.* **24**: 303-319.
- Rosenheim J.A. (1998). Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* **43** : 421-447.
- 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.
- Rosenheim J.A., Limburg D.D., Colfer R.G. (1999). Impact of generalist predators on a biological control agent, *Chrysoperla carnea*: Direct observations. *Ecol. Appl.* **9**: 409-417.
- Roy H.E., Brown P., Majerus M.E.N. (2006). *Harmonia axyridis*: a successful biocontrol agent or an invasive threat? In Eilenberg J., Hokkanen H. (eds) An ecological and societal approach to biological control. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Saintenoy-Simon J. (2003). Les plantes exotiques naturalisées et les espèces invasives de Wallonie. *Parcs et Réserves*. **58**(1) : 23-39.
- Sakai T., Uehara Y., Matsuka M. (1974). The effect of temperature and other factors on the expression of elytral pattern in lady beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Tamagawa University*. **14**: 33-39.
- Sakurai H., Kawai T., Takeda S. (1992). Physiological changes related to diapause of the lady beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology*. **27**: 479-487.
- Sakurai H., Kumada Y., Takeda S. (1993). Seasonal prevalence and hibernating-diapause behavior in the lady beetle, *Harmonia axyridis*. *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University*. **58**: 51-55.
- Sakuratani Y., Marsumoto Y., Oka M., Kubo T., Fuji A., Uotani M., Teraguchi T. (2000). Life history of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Japan. *European Journal of Entomology*. **97**: 555-558.
- San Martin G., Adriaens T, Hautier L., Ottart N. (2005). *Harmonia axyridis*, la coccinelle asiatique. *Insectes* **136** (1): 7-11.
- Sasaji H. (1971). Fauna Japonica, Coccinellidae (Insecta: Coleoptera). Tokyo: Academic Press Japan.
- Sasaji H. (1977). Larval characters of Asian Species of the Genus *Harmonia* Mulsant. *Memoir of the Faculty of Education Fukui University Series II Natural Science*. **27**: 1-17
- Sato S., Yasuda H., Evans E.W. (2005). Dropping behaviour of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, *Adalia bipunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (L.), and the intraguild predator, *Harmonia axyridis* Pallas. *Ecological Entomology*. **30**: 220-224.

- Savoiskaya G.I. (1970a). Coccinellids of the Alma-Ata reserve. *Trudy Alma Atinskogo Gosudarstvennogo Zapovednika*. **9**: 163-187.
- Savoiskaya G.I. (1970b). Introduction and acclimatisation of some coccinellids in the Alma-Ata reserve. *Trudy Alma Atinskogo Gosudarstvennogo Zapovednika*. **9**: 138-162.
- Savoiskaya G.I., Klausnitzer B. (1973). Morphology and taxonomy of the larvae with keys for their identification. In: Hodek I, editor. *Biology of Coccinellidae*. The Hague, Holland: Dr. W. Junk N. V., Publishers. 36-55.
- Scholz D., Poehling H.M. (2000). Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis & Applicata*. **94** : 149-158.
- Schwartzberg E.G., Kunert G., Stephan C., David A., Röse U.S.R., Gershenson J., Boland W., Weisser W.W. (2008). Real-time analysis of alarm pheromone emission by the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) under predation. *J. Chem. Ecol.* **34**(1): 76-81.
- Sengonca C., Frings B. (1985). Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. *Entomophaga*. **30** (3): 245-251.
- Sih A., Crowley P., McPeck M., Petrancka J., Strohmeier K. (1985). Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **16**: 269-311.
- Snyder W.E., Clevenger G.M., Eigenbrode S.D. (2004a). Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird species. *Oecologia*. **140**: 559-565.
- Snyder W.E., Ballard S.N., Yang S., Clevenger G.M., Miller T.D., Ahn J.J., Hatten T.D., Berryman A.A. (2004b). Complementary biocontrol of aphids by the ladybird beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Aphelinus asychis* on greenhouse roses. *Biol. Control*. **30**: 229-235.
- Soares A.O., Coderre D., Schanderl H. (2005). *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **114**: 227-232.
- Soares A.O., Serpa A. (2007). Interference competition between ladybird beetle adults (Coleoptera: Coccinellidae): effects on growth and reproductive capacity. *Popul. Ecol.* **49**: 37-43.
- Stathas G.J., Eliopoulos P.A., Kontodimas D.C., Giannopapas J. (2001). Parameters of reproductive activity in females of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*. **98**: 547-549.
- Stewart-Jones A., Dewhurst S.Y., Durrant L., Fitzgerald J.D., Hardie J., Hooper A.M., Pickett J.A., Poppy G.M. (2007). Structure, ratios and patterns of release in the sex pheromone of an aphid, *Dysaphis plantaginea*. *The Journal of Experimental Biology*. **210**: 4335-4344.
- Stuart R.J., Michaud J.P., Olsen L., McCoy C.W. (2002). Lady beetles as potential predators of the root weevil *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) in Florida citrus. *Florida Entomologist*. **85**: 409-416.
- Sutherland O.R.W. (1969). The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J. Insect Physiol.* **15**: 1385-1410.
- Takahashi K. (1987). Differences in oviposition initiation and sites of lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant and *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the field. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. **31**: 253-254.
- Takahashi K. (1989). Intra- and interspecific predations of lady beetles in spring alfalfa fields. *Japanese Journal of Entomology*. **57**: 199-203.
- Takizawa T., Yasuda H., Agarwala B.K. (2000a). Effect of three species of predatory ladybirds on oviposition of aphid parasitoids. *Entomological Science*. **3**: 465-469.

- Takizawa T., Yasuda H., Agarwala B.K. (2000b). Effects of parasitized aphids (Homoptera: Aphididae) as food on larval performance of three predatory ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology*. **35**: 2000.
- Taylor A.J., Müller C.B., Godfray H.C.J. (1998). Effect of aphid predators on oviposition behaviour of aphid parasitoids. *J. Insect Behav.* **11**: 297-302.
- Thierry D., Rat-Morris E., Caldumbide C. (2002). Selective attractivity of artificial overwintering chambers for the common green lacewing species of the *Chrysoperla carnea* (Stephens) complex in western Europe (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. **48** (2): 351-357.
- Ulhaq M.M., Sattar A., Salihah Z., Farid A., Usman A., Khattak S.U.K. (2006). Effect of different artificial diets on the biology of adult green lacewing (*Chrysoperla carnea* Stephens.) *J. Sci. Technol.* **28** (1): 1-8.
- Verheggen F., Fagel Q., Heuskin S., Lognay G., Francis F., Haubruge E. (2007a). Electrophysiological and Behavioral Responses of the Multicolored Asian Lady Beetle, *Harmonia axyridis* Pallas, to sesquiterpene Semiochemicals. *J Chem Ecol.*
- Verheggen F., Ryne C., Olsson C., Arnaud L., Lognay G., Hogberg H.E., Persson D., Haubruge E., Löfstedt C. (2007b). Electrophysiological and behavioral activity of secondary metabolites in the confused flour beetle, *Tribolium confusum*. *Journal of Chemical Ecology*. **33** (3): 525-539.
- Verheggen F.J., Arnaud L., Bartram S., Gohy M., Haubruge E. (2008). Aphid and plant secondary metabolites induce oviposition in an aphidophagous hoverfly. *Journal of Chemical Ecology*. **34**(3): 301-307.
- Verlinden L. (1994). Faune de Belgique. *Syrphides (Syrphidae)*. Edition de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, 298 pp.
- Vinson S.B., Scarborough T.A. (1991). Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae). *ANN. Entomol. Soc. Am.* **84**: 158-164.
- Wang L.Y. (1986). Mass rearing and utilization in biological control of the lady beetle *Leis axyridis* (Pallas). *Acta Entomologica Sinica*. **29**: 104.
- Ware R.L., Majerus M.E.N. (2007). Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl*.
- Ware R.L., Majerus M.E.N., Roy H.E., Symington F. (2005). The harlequin ladybird arrives in Britain: a threat to our native species? *Bull Amateur Entomol Soc.* **64**: 175-186.
- Ware R.L., Ramon-Portugal F., Magro A., Ducamp C., Hemptinne J.L., Majerus M.E.N. (2007). Chemical protection of *Calvia quatuordecimguttata* eggs against intraguild predation by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Biocontrol*.
- Ware R.L., Evans N., Malpas L., Michie L.J., O'Farrell K., Majerus M.E.N. (2008). Intraguild predation by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*: 1. British and Japanese coccinellid eggs. Neobiota (In press).
- Weeden C.R., Shelton A.M., Hoffmann M.P. (2007). *Chrysoperla* (= *Chrysopa*) *carnea*, *C. rufilabris* (Neuroptera : Chrysopidae). *Biological Control. Cornell University*. [en ligne]. Disponible sur World Wide Web <<http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/predators/chrysoperla.html>>, consulté le 18 février 2008.
- Whittaker R.H., Feeny P. P. (1971). Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*. **171**: 757-770.
- Wyatt T.D. (2003). *Pheromones and animal behaviour.: communication by smell and taste*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Yasuda H., Ishikawa H. (1999). Effects of prey density and spatial distribution on prey consumption of the adult predatory ladybird beetle. *Journal of Applied Entomology*. **123**: 585-589.
- Yasuda H., Ohnuma N. (1999). Effect of cannibalism and predation on the larval performance of two ladybird beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **93**: 63-67.
- Yasuda H., Kimura T. (2001). Interspecific interactions in tritrophic arthropod system: effects of a spider on the survival of larvae of three predatory ladybirds in relation to aphids. *Entomol. Exp. Appl.* **98**: 17-25.
- Yasuda H., Kikuchi T., Kindlmann P., Sato S. (2001). Relationships between attack and escape rates, cannibalism, and intraguild predation in larvae of two predatory ladybirds. *Journal of Insect Behavior*. **14**: 373-384.
- Yasuda H., Evans E.W., Kajita Y., Urakawa K., Takizawa T. (2004). Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia*. **141**: 722-731.
- Yasumatsu K., Watanabe C. (1964). A Tentative Catalogue of Insect Natural Enemies of Injurious Insects in Japan — Part 1. Parasite-Predator Host Catalogue. Fukuoka, Japan: Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture Kyushu University.
- Zhang Z.N., Cheng X.S., Zhang G.X., Liu X. (1989). Synthesis of the aphid alarm pheromone and analogues and their influence on the setting behaviour of *Myzus persicae*. *Acta Entomologica Sinica*. **32**: 376-379.

ANNEXES

Annexe 1 - Composition du milieu artificiel standard adapté pour *M. persicae* (d'après Febvay *et al.*, 1995)

Les vitamines sont pesées dans un bécher. Après ajout de 150 ml d'eau et de 5 mg de riboflavine (dissoute dans 1 ml d'eau en chauffant à 50 °C), le volume est porté à 200 ml.

Les acides aminés, le sucre, les métaux et autres sont pesés, portés à 400 ml et mis à dissoudre pendant 2-3 heures. Le pH est ensuite ajusté à 7 avec une solution de KOH 1M avant d'ajouter 2,5 g de KH_2PO_4 . Le tout est ajusté à 1 litre et à pH 7,5.

Acides aminés	mg	Vitamines	mg
alanine	1787,0	acide amino benzoïque	100,00
D-β-alanine	62,2	acide ascorbique	1000,00
arginine	2449,0	biotine	1,00
asparagine	2985,0	CaCl ₂	50,00
acide aspartique	882,5	choline chloride	500,00
cystéine	295,9	acide folique	10,00
acide glutamique	1493,0	myo-inositol	420,00
glutamine	4456,0	acide nicotinique	100,00
glycine	1665,0	pyroxidine	25,00
histidine	1360,0	thiamine	25,00
isoleucine	1647,0	Saccharose	200g
leucine	2315,0	Traces métaux	mg
lysine	3510,0	CuSO ₄ .5H ₂ O	4,7
méthionine	723,5	FeCl ₃ .6H ₂ O	44,5
ornithine	94,1	MnCl ₂ .4H ₂ O	6,5
phénylalanine	2930,0	NaCl	25,4
proline	1293,0	ZnCl ₂	8,3
sérine	1242,0	Autres	mg
thréonine	1271,0	CaCl ₂	30
tryptophane	427,5	acide citrique	58
tyrosine	386,3	cholesterol benzoate	25
valine	1908,0	MgSO ₄ .7H ₂ O	2420

Annexe 2 – Consommations journalières des larves des divers prédateurs étudiés*Adalia bipunctata*

	jour 1	jour 2	jour 3	jour 4	jour 5	jour 6	jour 7	jour 8	jour 9	jour 10
	10	9	26	25	29	59	127	82	0	0
	10	9	12	27	27	51	104	61	0	0
	18	16	16	22	35	66	65	0	0	0
	19	17	17	38	50	70	48	0	0	0
	8	7	11	15	25	37	76	83	1	0
	4	7	8	25	29	44	65	47	2	0
	13	10	17	26	28	64	129	49	44	0
	14	10	13	43	49	69	78	38	0	0
	14	18	17	38	50	70	104	68	0	0
	15	10	10	15	24	33	58	98	58	29
moyenne	13	11	15	27	35	56	85	53	11	3
erreur standard	1,45	1,30	1,62	3,02	3,42	4,46	9,10	10,51	6,83	2,90

Chrysoperla carnea

	jour 1	jour 2	jour 3	jour 4	jour 5	jour 6	jour 7	jour 8	jour 9	jour 10
	9	21	2	21	21	9	49	77	77	9
	11	11	7	24	30	18	50	80	99	13
	7	19	6	23	24	17	50	64	83	17
	9	18	5	20	27	10	50	69	96	13
	5	19	5	8	25	9	38	75	77	16
	6	13	6	19	16	21	38	70	61	0
	6	16	7	29	18	20	50	88	80	20
	7	11	9	32	17	18	50	72	47	13
	12	27	8	21	21	17	50	86	94	16
moyenne	8	17	6	22	22	15	47	76	79	13
erreur standard	0,80	1,72	0,68	2,25	1,59	1,59	1,75	2,65	5,63	1,93

Episyrphus balteatus

	jour 1	jour 2	jour 3	jour 4	jour 5	jour 6	jour 7
	6	3	14	11	5	3	0
	16	19	39	107	142	131	20
	7	29	86	144	134	38	0
	4	13	56	137	135	91	40
	28	26	89	135	42	13	0
	9	27	66	121	135	101	14
	16	26	67	112	93	46	14
	20	37	90	137	83	47	0
	10	26	90	134	119	47	4
moyenne	13	23	66	115	99	57	10
erreur standard	2,59	3,31	8,83	13,69	16,00	13,99	4,51

Harmonia axyridis

	jour 1	jour 2	jour 3	jour 4	jour 5	jour 6	jour 7	jour 8
	15	21	41	49	90	196	57	9
	13	14	37	68	88	182	88	50
	10	9	19	56	36	171	114	30
	10	19	22	62	89	191	68	7
	16	13	18	70	71	166	122	36
	13	14	26	70	74	184	76	3
	11	9	21	44	56	139	170	107
	14	7	20	63	62	200	183	14
	17	17	30	59	87	196	115	32
moyenne	13	14	26	60	73	181	110	32
erreur standard	0,85	1,59	2,77	3,05	6,18	6,46	14,59	10,73