

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PRÉDATION INTRAGUILDE ENTRE PRÉDATEURS ACTIF ET FURTIF  
AU SEIN D'UNE GUILDE APHIDIPHAGE

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
LOUISE VOYNAUD

JUIN 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

*Je désire dédier ce mémoire tout d'abord à ma tante Marie-José Houle sans qui je n'aurais probablement pas autant développé mon amour des insectes, puis à mes parents Luc Voynaud & Hélène Houle Voynaud qui ont su faire de moi une personne réfléchie, travailleuse et fonceuse, à mon conjoint Olivier Thinel qui, malgré toutes les irritations vécues, a pris son mal en patience et m'a épaulée tout au long de ce projet, et finalement, à mes deux gros chiens Cayène et son fils Nigel pour avoir été là, tout simplement.*

## AVANT PROPOS

Ce mémoire comprend une introduction, un chapitre faisant une revue littéraire, deux chapitres sous forme d'article ainsi qu'une conclusion générale, tous rédigés en français. Je suis la première auteure de l'ouvrage en son entier, ceci comprend les deux articles formant les chapitres II et III qui seront soumis pour publication ultérieure à des revues scientifiques. Mon directeur, Éric Lucas, et mon codirecteur, Jacques Brodeur, seront les deuxième et troisième auteurs respectivement des deux articles dont ils ont supervisé la rédaction en y apportant des suggestions correctives. Quant aux expériences, je les ai élaborées, préparées puis réalisées. Je me suis occupée de l'installation et du suivi des élevages nécessaires à la réalisation de cette étude, et j'ai également participé à leur entretien. J'ai créé de toutes pièces le matériel ayant servi aux élevages (cages et chambres de mousseline) ainsi que le matériel ayant servi à la réalisation des expériences (cylindre en acétate et pinces-réceptacle). Je me suis procuré les tubercules et les graines des plants ayant servi de support aux expériences et j'ai également participé à leur plantation ainsi qu'à l'entretien. J'ai ensuite compilé et classé les données, puis réalisé les analyses statistiques qui m'ont permis de rédiger le présent mémoire. Dans un souci de clarté, un glossaire comprenant quelques termes spécifiques au champ d'étude a été incorporé juste avant le résumé général.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS.....	iii
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
GLOSSAIRE.....	viii
RÉSUMÉ .....	ix
INTRODUCTION.....	1
PROBLÉMATIQUE.....	1
OBJECTIFS .....	2
CHAPITRE I	
REVUE DE LITTÉRATURE .....	5
SECTION I – LA PRÉDATION .....	5
<i>Prédation intragilde (IGP)</i> .....	5
<i>Prédation active</i> .....	8
<i>Prédation furtive</i> .....	9
<i>Effets directs et indirects</i> .....	10
SECTION II – STRATÉGIES DÉFENSIVES.....	11
SECTION III – LES APHIDIDAE .....	13
<i>Acyrtosiphon pisum (Harris) et Myzus persicae (Sulzer)</i> .....	14
SECTION IV – LES CECIDOMYIIDAE (PROIE INTRAGUILDE / PRÉDATEUR FURTIF).....	16
<i>Aphidoletes aphidimyza (Rondani)</i> .....	16
SECTION V – LES COCCINELLIDAE (PRÉDATEUR INTRAGUILDE / PRÉDATEUR ACTIF) .....	19
<i>Harmonia axyridis (Pallas)</i> .....	19
CHAPITRE II	
EFFETS DIRECTS ET INDIRECTS DU PRÉDATEUR INTRAGUILDE <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (PALLAS) (COLEOPTERA : COCCINELLIDAE) SUR LE PRÉDATEUR FURTIF <i>APHIDOLETES</i> <i>APHIDIMYZA</i> (RONDANI) (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE).....	23
RÉSUMÉ.....	23
INTRODUCTION.....	24
MÉTHODOLOGIE.....	26
<i>Organismes</i> .....	26
<i>Interactions en présence de pucerons</i> .....	27
<i>Interactions en absence de pucerons</i> .....	28

<i>Trichomes</i> .....	29	
RÉSULTATS .....	30	
<i>Interactions en présence de pucerons</i> .....	30	
<i>Interactions en absence de pucerons</i> .....	31	
<i>Trichomes</i> .....	32	
DISCUSSION .....	32	
CHAPITRE III		
INCIDENCE DES COMPORTEMENTS DÉFENSIFS DES PUCERONS SUR LA PRÉDATION		
INTRAGUILDE ENTRE UN PRÉDATEUR FURTIF ET UN PRÉDATEUR ACTIF .....		39
RÉSUMÉ .....	39	
INTRODUCTION .....	40	
MÉTHODOLOGIE .....	42	
<i>Organismes</i> .....	42	
<i>Incidence de la chute (en petri)</i> .....	43	
<i>Incidence de l'espèce de puceron (sur plant)</i> .....	45	
RÉSULTATS .....	47	
<i>Incidence de la chute (en petri)</i> .....	47	
<i>Incidence de l'espèce de puceron (sur plant)</i> .....	49	
DISCUSSION .....	50	
DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES .....	57	
BIBLIOGRAPHIE .....	67	

## LISTE DES FIGURES

FIGURE 1	Pince-réceptacle .....	27
FIGURE 2	Taux d'IGP cumulatif en présence de pucerons aux deux sites testés.....	30
FIGURE 3	Impact de <i>H. axyridis</i> sur la proportion de pucerons disponibles à l'effet de dilution (A, C) et à la consommation (B, D) aux deux sites traités. ....	31
FIGURE 4	Nombre moyen de trichomes par mm <sup>2</sup> sur <i>S. tuberosum</i> var. Norland.....	32
FIGURE 5	<i>Aphidoletes aphidimyza</i> LIV sur bouton foliaire apical de <i>Solanum tuberosum</i> var. Norland. ....	36
FIGURE 6	Orientation des petris. ....	43
FIGURE 7	Comparaison des taux d'IGP après une heure entre les traitements "chute" et "non chute" .....	47
FIGURE 8	Nombre moyen de pucerons restant sur la foliole uniquement en absence d'IGP ainsi qu'à l'IGP après 1h.....	48
FIGURE 9	Nombre moyen de pucerons restant disponibles pour un effet de dilution à travers le temps (en petri) .....	48
FIGURE 10	Taux d'IGP cumulatif en fonction du temps (sur plant).....	50
FIGURE 11	Nombre moyen de pucerons restant disponibles pour un effet de dilution à travers le temps (sur plant, sans <i>A. aphidimyza</i> ) .....	50
FIGURE 12	Répartition sur le plant des pucerons restants après 8h (en présence de <i>H. axyridis</i> et <i>A. aphidimyza</i> ).....	59

## LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 Comportement des pucerons en présence de <i>H. axyridis</i> , en petri et sur plant (traitements "coccinelle-pucerons"). .....	49
TABLEAU 2 Allocation du temps moyen de recherche de <i>H. axyridis</i> pour chaque position sur le plant en absence de pucerons .....	61
TABLEAU 3 Comparatif entre petri et plant des comportement des pucerons en présence de <i>H. axyridis</i> (traitements "coccinelle-pucerons"). .....	63



## GLOSSAIRE

**Anholocyclique :**

Se dit d'un cycle vital chez les Aphididae ayant une reproduction perpétuellement parthénogénétique.

**Campodéiforme:**

Qualifie une larve d'insecte ayant la forme d'un campode (insecte entognathe diploure, sans ailes, muni de rudiments de pattes abdominales et d'une paire de cerques).

**Cynégétique :**

Relatif à la chasse.

**Hétéroécique :**

Se dit d'un cycle vital chez les Aphididae dont deux espèces végétales non apparentées botaniquement (une plante hôte primaire et une secondaire) sont nécessaires pour accomplir la totalité du cycle.

**Holocyclique :**

Dont le cycle est complet; se dit des Aphididae qui alternent reproduction parthénogénétique et reproduction sexuée.

**Kairomone :**

Médiateur chimique pertinent à la biologie d'un organisme (organisme 1) et qui, lorsqu'il entre en contact avec un organisme d'une autre espèce (organisme 2), provoque une réponse physiologique ou comportementale adaptative favorable à l'organisme 2, mais non à l'organisme 1.

**Trichomes :**

Du grec signifiant "croissance de poils"; en botanique : fines excroissances ou appendices de plantes.

## RÉSUMÉ

La prédation intragilde (IGP) est maintenant reconnue comme courante et affecte la distribution, l'abondance et l'évolution des populations d'une communauté d'insectes. Les guildes aphidiphages constituent un modèle intéressant pour l'étude de l'IGP puisqu'elles incluent bon nombre de prédateurs, parasitoïdes et organismes pathogènes qui, étant donné la distribution contagieuse dans le temps et l'espace de leurs proies, peuvent facilement se retrouver en relation d'IGP. Nombreuses sont maintenant les études portant sur cette relation. Toutefois, il reste un mode de prédation dont les caractéristiques par rapport à l'IGP demeurent encore méconnues : la prédation furtive (permet de conserver la cohésion de la colonie en ne provoquant pas ou peu de réactions défensives chez les proies). Le but de cette étude a donc été de caractériser deux aspects pouvant influencer une relation d'IGP entre un prédateur actif, un des modes de prédation les plus fréquents au sein des guildes aphidiphages, et un prédateur furtif.

Cette étude présente par conséquent trois chapitres. Le premier chapitre effectue une revue de littérature afin d'introduire et d'expliquer les concepts nécessaires à la compréhension du système étudié. Ce système se compose du prédateur actif *Harmonia axyridis* Pallas (Coléopt. : Coccinellidae), du prédateur furtif *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Dipt. : Cecidomyiidae), et de deux proies extraguildes, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) et *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemipt. : Aphididae). Le deuxième chapitre explore les effets directs (IGP) et indirects (pucerons disponibles à la consommation et pucerons disponibles à un effet de dilution) occasionnés par la présence du prédateur actif sur le prédateur furtif au sein d'une colonie de pucerons. Les résultats obtenus démontrent qu'*A. aphidimyza* est hautement vulnérable à la présence d'un prédateur intragilde actif. Finalement, le troisième chapitre étudie l'impact du comportement défensif de chute, retrouvé chez certaines espèces de pucerons, sur la relation d'IGP entre les prédateurs actif et furtif. Les résultats obtenus montrent que le comportement de chute augmente les risques d'IGP, mais que d'autres comportements défensifs, tels que le retrait, peuvent entraîner des taux d'IGP similaires.

Cette étude explore donc deux aspects de l'IGP entre agents de lutte biologique pouvant influencer le contrôle des populations d'insectes indésirables. Plusieurs questions, qui nécessiteront des études complémentaires, sont soulevées.

**Mots clés** : prédation intragilde, prédateur furtif, prédateur actif, comportements défensifs, cécidomyie du puceron, coccinelle asiatique, puceron du pois, puceron vert du pêcher.

---

# INTRODUCTION

## Problématique

La prédation intragilde (IGP), mise en évidence par Polis *et al.* en 1989, est maintenant reconnue comme courante (Arim et Marquet, 2004) et affecte la distribution, l'abondance et l'évolution des populations d'une communauté (Polis *et al.*, 1989; Holt & Polis, 1997). Il s'agit en fait d'une interaction se distinguant de la compétition et de la prédation classique par le fait qu'elle implique la mort et/ou la consommation d'un compétiteur potentiel. Outre l'IGP *sensu stricto*, la présence de plus d'un prédateur en un même lieu peut mener à deux autres résultantes : 1) la mort sans consommation de l'un des deux prédateurs, et 2) l'implication d'effets indirects (Lucas, 2005) affectant l'abondance et la densité de l'un des deux prédateurs (Lima, 1998; Schmitz, 1998; Okuyama, 2002). En fait, les effets indirects se produisent lorsqu'une espèce a un effet sur l'interaction entre deux autres espèces (Miller et Kerfoot, 1987). Par exemple, un prédateur peut avoir une influence positive sur une proie en réduisant la pression de prédation produite par un second prédateur (Hulbert *et al.*, 1971; Wissinger et McGrady, 1993). Bien que de plus en plus étudiées, ces interactions indirectes sont rarement considérées dans les études d'IGP.

Les guildes aphidiphages, de leur côté, incluent bon nombre de prédateurs, parasitoïdes et organismes pathogènes (Lucas, 2005) qui, étant donné la distribution contagieuse dans le temps et l'espace de leurs proies, peuvent facilement se retrouver en relation d'IGP. Face à cette abondance de prédateurs, les pucerons ont su développer une multitude de comportements défensifs parmi lesquels la ruade, la contorsion, le retrait par la marche et la chute au sol peuvent être observés (Dixon, 1998). En raison de la diversité de leurs comportements défensifs, les pucerons sont donc utiles pour observer comment les différents comportements défensifs peuvent agir sur la prédation (Losey et Denno, 1998b). Ceci est d'autant plus vrai que pour certains prédateurs aphidiphages la présence de la colonie est un facteur vital. C'est le cas, entre autres, de la cécidomyie du puceron, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), prédateur aphidiphage stricte et dont la faible capacité de dispersion à la naissance

(tout au plus 63mm linéaire; Markkula et Tiittanen, 1985) requiert la présence de proies à proximité. Elle possède d'ailleurs un mode de prédation dite "furtive" lui permettant de conserver la cohésion de la colonie en ne provoquant pas ou peu de réactions défensives chez les proies. Chez *A. aphidimyza*, cette stratégie de prédation est caractérisée par des déplacements lents et du camouflage qui lui permettent de compléter son cycle vital au sein d'une colonie de pucerons (Lucas *et al.*, 1998). D'ailleurs, selon Lucas et Brodeur (2001), elle usurpe l'effet de groupe créé par la colonie (effet de dilution) pour se protéger. Au contraire, la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* (Pallas), est un prédateur généraliste dit "actif" dont les déplacements déclenchent des réactions défensives telles que celles mentionnées précédemment. La présence d'un tel prédateur au sein d'une colonie pourrait donc avoir un impact non négligeable, autant direct qu'indirect, sur un prédateur furtif d'autant plus que certaines espèces de pucerons sont plus promptes à manifester un comportement défensif que d'autres (Klingauf, 1967).

En somme, la cécidomyie du puceron est un prédateur furtif particulièrement vulnérable à la disparition de sa ressource. La coccinelle asiatique, en plus d'être un prédateur pour la cécidomyie et un compétiteur vorace, stimule les comportements défensifs des pucerons et peut ainsi nuire à la cécidomyie en limitant l'effet de dilution, effet protecteur pour cette dernière. Les effets directs et indirects de la présence d'un tel prédateur actif sur la prédation intragilde au sein d'une colonie de pucerons ont été peu étudiés jusqu'à maintenant. De même, l'impact des comportements défensifs des pucerons sur la relation de prédation intragilde entre un prédateur actif et un prédateur furtif n'a pas encore fait l'objet d'études. Pell *et al.* (2008) mentionnent d'ailleurs à ce sujet que plus d'études sur les comportements défensifs induits par la présence d'*H. axyridis* au sein des guildes sont nécessaires, car des comportements tels que la chute et la fuite pourraient avoir un impact très important pour certaines espèces.

## Objectifs

Notre étude couvre donc ces deux aspects pouvant affecter la relation d'IGP entre un prédateur actif et un prédateur furtif. Dans un premier temps, nous avons cherché à savoir si

un prédateur actif avait un impact direct et indirect significatif sur un prédateur furtif et si le site de nutrition pouvait influencer cette relation. Nos hypothèses, à cet effet, sont 1) qu'un prédateur actif aura un impact direct et indirect significatif sur la cécidomyie du puceron en réduisant son potentiel de survie par relation d'IGP ainsi que par une réduction de la taille de la colonie de pucerons, et 2) que la densité de trichomes liée au site de colonisation des pucerons affecte de façon négative l'intensité de la relation d'IGP. Dans un deuxième temps, nous avons cherché à savoir si le comportement de chute des pucerons, comportement défensif exprimé plus promptement chez certaines espèces et possédant un potentiel élevé de désagrégation d'une colonie, pouvait influencer le taux d'IGP entre un prédateur actif et un prédateur furtif. Nos hypothèses, à ce sujet, sont 1) qu'un taux de chute élevé augmente l'intensité d'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif et 2) qu'une espèce de pucerons présentant une forte propension à la chute induit, entre un prédateur actif et un prédateur furtif, un taux d'IGP plus élevé qu'une espèce dont la propension à la chute est plus faible.

## CHAPITRE I – REVUE DE LITTÉRATURE

### SECTION I – La prédation

Dans toutes les communautés, la prédation constitue la plus manifeste des relations entre populations. En son sens le plus large, la prédation inclut l'herbivorisme, le parasitisme ainsi que le cannibalisme, et constitue un processus écologique essentiel de contrôle des populations et/ou de l'évolution des espèces : les populations de proies conditionnent le taux de croissance de leurs espèces prédatrices et inversement, les populations de prédateurs peuvent réduire le taux de croissance des populations de leurs proies. Sous sa forme classique, elle se définit comme étant la consommation d'un organisme vivant par un autre (Smith, 1986) et se divise, en son sens le plus strict, en trois catégories principales 1) la prédation extragilde : impliquant une relation de nutrition entre deux espèces ne consommant pas les mêmes ressources, 2) la prédation intragilde : impliquant une relation de nutrition entre deux espèces consommant au moins une même ressource, et 3) le cannibalisme : impliquant une relation de nutrition au sein d'une même espèce. Elle présente de plus différentes stratégies dont les plus connues sont la prédation active, la prédation furtive, la prédation à l'affût et le trappage.

#### *Prédation intragilde (IGP)*

Parmi les différents types de prédation qui peuvent être observés, la prédation intragilde (IGP) en est un d'importance (Arim et Marquet, 2004). Une guildé étant définie comme l'ensemble des organismes exploitant une même ressource (appelée proie extragilde; Rosenheim *et al.*, 1995), l'IGP correspond à l'événement où un membre d'une guildé pose un acte de prédation sur un membre de la même guildé (Polis *et al.*, 1989) ; ce premier étant défini comme le prédateur intragilde (prédateur intragilde) et le second, comme la proie intragilde (proie intragilde). Or, il faut faire attention à ne pas inclure aux événements d'IGP le cannibalisme et la prédation secondaire obligée (prédation extragilde; Rosenheim *et al.*, 1995), car ces deux relations n'impliquent pas une compétition directe pour une même

ressource, bien que le cannibalisme puisse être considéré par certains comme une forme extrême de compétition (Phoofolo et Obrycki, 1998). Toutefois, d'autres argumenteront qu'il est également important de distinguer l'IGP du cannibalisme étant donné que ce dernier implique des coûts génétiques qui sont absents dans l'IGP (Amarasekare, 2006).

En soit, l'IGP peut être bidirectionnelle ou unidirectionnelle (symétrique ou asymétrique) selon que la proie intragilde peut devenir à son tour prédateur intragilde ou non. Dans certains cas plutôt rares, la proie extragilde peut même devenir le prédateur du prédateur intragilde ou de la proie intragilde (Girault, 1908), mais ces cas sont considérés comme exceptionnels et sont encore mal expliqués. La situation la plus fréquente selon Rosenheim *et al.* (1995) semble être *ipso facto* lorsque les stades les plus avancés de deux espèces se nourrissent des stades antagonistes plus jeunes (relation bidirectionnelle). Considérant cet élément, il devient donc important d'évaluer l'IGP en fonction, non seulement de son intensité (taux d'IGP entre une combinaison de prédateurs déterminée), mais aussi de sa symétrie.

L'intérêt de cette interaction provient du fait qu'elle fournit non seulement une source alimentaire additionnelle au prédateur intragilde, mais peut également servir à réduire la compétition ainsi que les risques de prédation par l'élimination d'un compétiteur ou d'un prédateur potentiel. Dans ces situations, la consommation de la proie demeure bien souvent facultative. Lucas (2005) propose donc quatre types d'IGP :

1. **IGP protectrice** : le prédateur tue la proie intragilde dans le but de se protéger avant une période de haute vulnérabilité, la consommation de la proie est facultative;
2. **IGP compétitive** : le prédateur tue la proie intragilde afin d'éliminer un compétiteur, la consommation de la proie est facultative;
3. **IGP nutritionnelle** : la valeur nutritive de la proie intragilde excède celle de la proie alternative;
4. **IGP opportuniste** : le prédateur sélectionne sa proie en fonction de sa grosseur, peu importe la guilda à laquelle elle appartient.

Plusieurs facteurs inhérents aux organismes eux-mêmes peuvent toutefois venir exercer une influence sur l'IGP, même au sein d'un groupe d'individus. Parmi ceux-ci, on observe notamment le stade de développement des différents organismes (expérience, vitesse et grosseur des individus; Polis *et al.*, 1989; Lucas *et al.*, 1998; Phoofolo et Obrycki, 1998 ; Yasuda *et al.*, 2001), leur spécialisation alimentaire (spécialiste ou généraliste; Lucas *et al.*, 1998), le degré de satiété et la stratégie de prédation du prédateur (Yasuda *et al.*, 2001), la densité des différents acteurs (Lucas *et al.*, 1998), la présence d'une proie extraguilde alternative (Rosenheim *et al.*, 1995) ainsi que le mode de distribution et les stratégies défensives des proies extraguildes (Lucas, 1998). D'ailleurs, il a été démontré que la présence et la densité d'une proie alternative pouvaient grandement influencer les résultats d'un contrôle de la proie extraguilde : quelques études ont effectivement fait ressortir une constance de même qu'une réduction du taux d'IGP lorsque la densité de proies extraguilde augmente (Lucas *et al.*, 1998), mais d'autres ont aussi révélé que le contrôle des proies extraguilde pouvait être diminué par la présence d'IGP en raison d'un favoritisme face à une proie intraguilde, et ce, indépendamment de la densité de proies extraguilde (Rosenheim *et al.*, 1995). Selon Lucas *et al.* (1998), il existe quatre scénarios possibles entre le taux d'IGP et la densité de proies :

1. l'IGP demeure constante sans égard à la densité de proies extraguilde;
2. l'IGP répond à l'introduction de proies extraguilde en décroissant de façon exponentielle;
3. l'IGP diminue de façon constante avec une augmentation de la densité de proies extraguilde;
4. l'IGP demeure constante et élevée à de faibles densités de proies extraguildes, mais décroît à des densités très élevées de ces mêmes proies.

Les caractéristiques de l'environnement immédiat peuvent également jouer un rôle important dans le succès et l'intensité de prédation. En effet, la structure et les particularités de la plante hôte demeurent des facteurs limitants majeurs en ce sens que, d'un côté, la complexité de la structure peut créer des refuges pour la proie intraguilde, ce qui vient moduler le succès cynégétique du prédateur intraguilde (Finke et Denno 2002; Lucas, 2005), et d'un autre côté, la présence ou le type de cure foliaire ainsi que la densité de trichomes sont susceptibles de



réduire la mobilité des organismes - les trichomes pouvant servir également de refuge ontogénique aux proies potentielles (Carter *et al.*, 1984; Roda *et al.*, 2000; Lucas, 2005). Janssen *et al.* (2007) ont de plus démontré qu'un accroissement de la complexité structurale d'un milieu expérimental affaiblissait l'impact du prédateur intragilde sur la proie intragilde, ce qui avait le potentiel de mener à une stabilisation de l'interaction qui, autrement, disparaîtrait. Ces résultats viennent donc appuyer ceux de Finke et Denno (2002; Denno et Finke, 2006) qui démontrent qu'une végétation à structure complexe expliquerait une meilleure co-occurrence d'espèces d'une même gilde en augmentant la quantité de refuges disponibles, ce qui, par conséquent, contribuerait à réduire l'IGP.

En somme, un impact positif ou négatif de l'IGP (IGP régulatrice ou perturbatrice; Lucas, 2005) dépendra de la structure de la gilde et de sa dynamique avec les facteurs intrinsèques et extrinsèques à la gilde (hôte, ennemis naturels, facteurs abiotiques et anthropiques).

### ***Prédation active***

Deux modes de recherche de prédation active peuvent être relevés lors d'une séquence de prédation, soit la recherche extensive et la recherche intensive. La première est caractérisée par un déplacement rapide et un parcours peu sinueux (Curio, 1976); elle est utilisée, a priori, pour permettre au prédateur de couvrir un grand territoire en relativement peu de temps. À la suite de la consommation de sa première proie, le prédateur passe à une recherche intensive, particularisée par un déplacement beaucoup plus lent et plus sinueux, lui permettant de concentrer sa recherche autour du lieu de la première rencontre permettant ainsi d'augmenter ses chances de rencontre avec une proie. Cependant, un prédateur doit aussi savoir échantillonner un habitat et adapter ses stratégies de recherche en fonction de la qualité des ressources retrouvées dans son environnement, et ceci, en raison de la grande variabilité de cet environnement et des différentes qualités de proies disponibles (Roger *et al.*, 2001). À cet effet, plusieurs prédateurs de pucerons effectuent avant tout une recherche le long des zones saillantes des plants telles que les veines et le contour des feuilles (Carter *et al.*, 1984; Coll *et al.*, 1997). En fait, la structure de la plante hôte et ses caractéristiques intrinsèques peuvent influencer les taux de prédation en affectant la mobilité, l'adhésion, et la méthode de recherche des insectes (Coll *et al.*, 1997); la structure et la densité des trichomes (Carter *et*

*al.*, 1984; Coll *et al.*, 1997), la structure de la cuticule cireuse (Carter *et al.*, 1984; Coll *et al.*, 1997; Eigenbrode *et al.*, 1996), le degré de proéminence des veines (Carter *et al.*, 1984) et l'architecture de la plante (Clark et Messina, 1998) en sont quelques-unes. D'ailleurs, l'architecture a été trouvée responsable d'affecter les procédés par lesquels les prédateurs localisent et capturent leurs proies : les veines et le contour des feuilles sont souvent utilisés pour effectuer la prospection (Dixon, 1958). Clark et Messina (1998) jugent que la tige, la dimension des feuilles, la ramification du plant ainsi que le type de surface et de canopée pourraient également guider les prédateurs tout en affectant la durée de leur résidence sur un emplacement ou leur efficacité de recherche de proies. Finalement, la plante hôte agit également sur la proie en définissant sa répartition et ses qualités nutritionnelles ainsi que par l'émission de signaux chimiques (e.g. kairomones) qui peuvent également servir de repère aux prédateurs (Coll *et al.*, 1997). D'ailleurs, l'exploitation spatiale de la plante hôte par la proie et le prédateur constitue une dynamique fondamentale pour la survie de l'un et l'autre de ces organismes, et chacun d'eux verra sa distribution altérée par l'autre. Par exemple, Coll *et al.* (1997) ont démontré que les thrips modifient leur distribution verticale au sein de la plante en présence de prédateur.

La taille relative du prédateur par rapport à celle de sa proie est également un facteur limitant de sa diète : elle dicte entre autres l'interaction comportementale et les mécanismes défensifs employés par la proie face au comportement cynégétique du prédateur et influe sur l'issue de la confrontation (Rosenheim *et al.*, 1995). Il est connu que la capacité de dispersion ainsi que la vigueur d'un insecte augmentent avec sa taille (Lucas *et al.*, 1997) et que les stades sessiles ou à mouvements lents (œufs, mues et pupes) sont ceux les plus souvent attaqués par les prédateurs mobiles, car les plus vulnérables (Lucas *et al.*, 1998, 2000). D'autres facteurs, comme la vitesse de réaction du prédateur face à sa proie et les facultés visuelles peuvent aussi jouer sur le taux de succès de capture.

### ***Prédation furtive***

Outre la prédation active et l'embuscade largement connue chez les arthropodes, un type de prédation supplémentaire semble vouloir émerger : la prédation furtive. Lucas et Brodeur (2001), la définissent comme une attitude de recherche cynégétique qui permettrait au

prédateur de duper les moyens de détection de ses proies (e.g. mouvements lents, camouflage) et ainsi éviter les réponses défensives qui pourraient s'en suivre. Relevé pour la première fois chez les larves d'*A. aphidimyza* au sein d'une colonie de pucerons (Lucas et Brodeur, 2001), ce comportement a également été noté dernièrement par Fréchette *et al.* (2007) chez la mouche prédatrice *Leucopis annulipes* (Dipt. : Chamaemyiidae). Cette tactique permettrait à ses utilisateurs de profiter d'une protection contre l'IGP par l'effet de dilution et de rencontre (voir Section II - Stratégies défensives).

### ***Effets directs et indirects***

La théorie indique qu'en raison du lien étroit et dynamique existant entre les espèces, une perturbation peut être responsable d'une variété d'effets directs et indirects (Yodzis, 1988; Schoener, 1993; Wootton, 1994). La prédation intragilde, maintenant reconnue comme courante au sein des communautés animales (Arim et Marquet, 2004), se produit lorsque deux prédateurs, compétitionnant pour une même ressource, interagissent également entre eux par l'intermédiaire d'une relation prédateur-proie. La relation d'IGP réfère donc à une relation tritrophique au sein de laquelle les effets directs et indirects peuvent être importants.

Les effets directs sont le résultat d'une interaction physique entre deux espèces et se produisent lorsqu'une espèce consomme, interfère ou bénéficie physiquement d'une autre espèce (Wootton, 1994). Parmi ces effets, la mort de l'individu est le plus important en terme de coût vital. Les effets indirects quant à eux se produisent en général soit à travers une chaîne d'interactions directes, soit lorsqu'une espèce modifie l'interaction entre d'autres espèces. Deux mécanismes principaux sont à la base des effets indirects : (1) une variation dans l'abondance d'une première espèce peut affecter l'abondance d'une troisième espèce en faisant varier l'abondance d'une espèce intermédiaire pouvant interagir avec les deux espèces précédentes ("density-mediated indirect effect"; Schmitz, 1998, Schoener 1993; Wootton 1994; Abrams *et al.* 1996); (2) une première espèce peut également affecter l'abondance d'une seconde espèce en modifiant l'interaction entre cette seconde espèce et une troisième espèce ("trait-mediated indirect effect"; Huang et Sih, 1991; Moran *et al.* 1996; Schmitz *et al.* 1997). Les effets indirects générés par l'IGP peuvent donc jouer un rôle important dans la structuration des guildes de prédateurs. Par exemple, Werner et Anholt (1996) ont démontré

que la présence de la libellule *Anax junius* Drury réduit à la fois la croissance et la survie des petits individus de grenouille verte *Rana clamitans* Latr. et de ouaouarons *Rana catesbeiana* Shaw. Par contre, la présence de cette libellule possède un effet contraire sur le taux de croissance ainsi que la taille de métamorphose des ouaouarons de plus grande taille. Okuyama (2002) a également démontré qu'au sein des communautés d'araignées sauteuses, le risque d'IGP diminuait l'activité d'exploration de la proie intragilde, relâchant du même coup le contrôle effectué sur la proie extragilde. D'un autre côté, Snyder *et al.* (2004) ont démontré que malgré une diminution du parasitoïde *Aphelinus asychis* Walker par une relation d'IGP avec *Harmonia axyridis* (Pallas), le contrôle de l'espèce extragilde était amélioré en raison d'un changement dans la diète de *H. axyridis*, cette dernière préférant les pucerons non momifiés. En affectant l'abondance, la distribution ou même le comportement des prédateurs, les effets indirects associés aux risques d'IGP peuvent donc influencer le contrôle d'une espèce extragilde.

## SECTION II – Stratégies défensives

Tout acte de prédation suscite une défense. Les tactiques primaires déployées *ipso facto* opèrent indépendamment de la présence du prédateur et visent à réduire les probabilités de rencontre. L'éventail des moyens de détection d'un prédateur dépend, selon Grostal et Dicke (2000), de la pression de prédation et des divers indices laissés par les organismes. La détection visuelle et mécanique en sont deux largement connus (Dixon, 1998; Mansour, 1975; Harmon *et al.*, 1998), bien que nouvellement documentés chez certains groupes d'arthropodes. Les signaux chimiques semblent également jouer un rôle important dans la détection de prédateurs potentiels. D'ailleurs, une source fort probable d'indices résiderait au niveau des excréments fécaux et de la présence de congénères blessés (Grostal et Dicke, 2000). Par exemple, l'usage de signaux chimiques anti-oviposition, lesquels peuvent être transmis sous forme d'indices fécaux ou laissés sous forme de traces, a été rapporté chez certains prédateurs aphidiphages tels que les chrysopes, coccinelles et cécidomyies

(Agarwala *et al.*, 2003). Ce stratagème diminuerait les probabilités d'IGP et de cannibalisme en détournant la ponte des endroits déjà occupés par des larves prédatrices.

Viennent ensuite les tactiques secondaires qui n'entrent en fonction que lorsque le prédateur est présent. Les adaptations varient alors en fonction du stade de prédation (plus le prédateur se rapproche, plus les techniques sont spécifiques) et se regroupent souvent sous des caractères morphologiques particuliers ou encore dans des comportements et des toxines spécifiques. Lucas (2005) donne un bon aperçu des différentes stratégies possibles selon les différentes lignes de défense des proies intraguïdes. Par exemple, lors de l'approche (3<sup>e</sup> ligne de défense), la proie intraguïde peut s'envoler, chuter, se déplacer (*displacing*) ou se retirer, alors qu'à la 5<sup>e</sup> ligne de défense (consommation), les stratégies défensives sont plutôt de type chimique afin, entre autres, de se rendre indigeste.

Le stade de développement des organismes influence également les mécanismes de défense; par exemple, les stades prépupaux semblent choisir des sites de pupaison qui leur permettent de réduire les probabilités de prédation et d'hyperparasitisme (Dixon, 1998). Parallèlement, la propension à la chute chez les larves de puceron s'accroît lors du vieillissement de la larve. Cette attitude semble en fait concorder avec l'augmentation des chances de survie de la larve puisque celle-ci voit sa capacité motrice augmenter avec l'âge lui permettant ainsi de trouver plus facilement un nouveau site de nutrition tout en étant plus apte à éviter la prédation terrestre ainsi que la dessiccation (Roitberg et Myers, 1979; Losey et Denno, 1998a); on observe d'ailleurs ce type de comportement chez d'autres espèces d'insectes également dont les doryphores de la pomme de terre (M.J. Houle, comm. pers. 2005).

Lucas (2005) a de plus noté que dans les systèmes aphidiphages, certaines proies intraguïdes semblent pouvoir utiliser le comportement grégaire des aphidés afin de profiter des tactiques défensives passives suivantes :

- **Effet de rencontre** : lorsque la probabilité individuelle d'être détecté au sein du groupe n'augmente pas de façon directement proportionnelle à la dimension du groupe (Mooring et Hart, 1992; Shiojiri et Takabayashi, 2003);

- **Effet de dilution** : lorsque, pour une proie, la probabilité individuelle d'être attaquée par un prédateur au sein d'un groupe est plus faible que lorsqu'elle est seule et que cette probabilité n'augmente pas de façon proportionnelle avec la taille du groupe (Turner et Pitcher, 1986; Mooring et Hart, 1992; Riipi *et al.*, 2001);
- **Effet de la horde égoïste** : lorsque la probabilité d'être attaqué est moindre en position centrale qu'en périphérie d'un groupe (Hamilton, 1971; Mooring et Hart, 1992).

Toutefois, l'efficacité de ces mécanismes demeure influencée par la nature et le comportement cynégétique du prédateur de telle sorte que chez certains pucerons, l'approche du prédateur dérange et déloge ces derniers de leur site de nutrition (défenses actives), éliminant par le fait même la stratégie défensive induite par l'effet de groupe (Dixon, 1998).

### SECTION III – Les Aphididae

Les pucerons sont d'importants vecteurs de virus et comme ils peuvent bâtir d'énormes populations en peu de temps en raison de leur mode de reproduction parthénogénétique, ils peuvent induire des dommages économiques importants lors de présences non contrôlées. En agriculture, outre les virus et maladies, ils provoquent également le flétrissement et l'enroulement des feuilles, produisent un miellat pouvant tacher les fruits et feuilles (développement de fumagine) et laissent des exuvies indésirables pour l'attrait du produit cultivé.

La parthénogenèse permet aux pucerons de produire des populations de haute densité en très peu de temps durant la période la plus favorable à leur développement; en fait, une seule femelle parthénogénétique peut produire plus de 50 immatures et leur viviparité permet aux générations de se chevaucher, augmentant ainsi radicalement le potentiel de multiplication des individus (Dixon, 1998). La dynamique des populations est associée à la fois à la phénologie des plantes hôtes (e.g. âge des feuilles, Jansson et Smilowitz, 1985), la

photopériode et la densité de la population (Jansson et Smilowitz, 1985 ; Finke et Denno, 2002). Les sites les plus fréquemment colonisés sont les jeunes pousses ou les feuilles sénescentes ainsi que le dessous des feuilles et les tiges; à l'opposé, le dessus des feuilles sera un des sites les plus rarement utilisés probablement en raison d'une exposition accrue aux intempéries et aux prédateurs.

### ***Acyrtosiphon pisum* (Harris) et *Myzus persicae* (Sulzer)**

*Acyrtosiphon pisum* (Harris) se retrouve principalement sur les légumineuses des tribus Genisteeae, Trifoleae, Fabeae et Hedysareae (Blackman et Eastop, 2000). En Amérique du Nord, il possède un cycle holocyclique. Son corps piriforme mesure de 2.5 à 4.4 mm à l'état adulte et peut être observé sous deux morphes : vert ou rose, le vert étant le plus fréquent. Étant un vecteur de plus de 30 virus persistants et non persistants (Blackman et Eastop, 2000), son importance économique demeure non négligeable.

Possédant des similarités avec *A. pisum* dans sa version aptère, *Myzus persicae* (Sulzer) mesure de 1.2 à 2.1 mm à l'état adulte et sa couleur varie du vert blanchâtre au noir, en passant par le jaune-vert, le vert, le vert-gris et le rose ou le rouge (Blackman et Eastop, 2000). *Myzus persicae* est également très polyphage, sinon plus que *A. pisum*, colonisant plus de 40 familles de plantes. Espèce généralement hétéroécique holocyclique, mais pouvant tout aussi bien se retrouver sous un biotype anholocyclique sur l'hôte secondaire dans les régions où le pêcher (*Prunus sp.*) est absent et où le climat permet la survie des stades actifs durant la saison hivernale. Il est de plus, le plus important vecteur de virus végétaux, avec une possibilité de transmission de plus de 100 virus persistants et non persistants (Kennedy *et al.*, 1962). Son importance économique demeure donc particulièrement appréciable.

### **Exploitation spatiale**

Les pucerons démontrent généralement une distribution spatiale et temporelle contagieuse caractérisée par une grande densité sur une courte période (Lucas, 2005). La densité des colonies peut toutefois varier selon l'espèce; certaines seront lâches alors que d'autres très denses. Leur distribution sur la plante dépend surtout de la qualité nutritionnelle de la partie

colonisée ainsi que de l'intensité de la compétition pour cette ressource (Dixon, 1998). Le choix du site de nutrition se fera donc en fonction de l'espèce végétale colonisée et de l'espèce de puceron observée. *M. persicae* se retrouve principalement sur les feuilles basses du plant et sa fécondité est positivement corrélée au contenu en azote (Jansson et Smilowitz, 1985).

### **Stratégies défensives**

Les pucerons possèdent une diversité de prédateurs impressionnante dont, parmi les principaux, se trouvent les coccinelles, les chrysopes et les larves de quelques espèces de diptères, dont les cécidomyies (Triplehorn et Johnson, 2004). Ils bénéficient d'un certain nombre de moyens de défense dont l'éloignement par la marche, la ruade, la chute, le saut et/ou de sécrétions corniculaires, le tout souvent accompagné d'une phéromone d'alarme (Dixon, 1998)

La nature, fréquence et efficacité de ces moyens défensifs varient en fonction de la grosseur relative du prédateur. Par exemple, les stades III et IV de *Microlophium evansi* (Theobald) ne chutent pas en présence d'un stade I de coccinelle, mais le font en face de stades plus avancés (Dixon, 1958). De même, l'émission de phéromones d'alerte, des vibrations ou de grandes ombres à proximité de certaines espèces de pucerons déclenchent immédiatement le phénomène de chute ou de saut comme chez *A. pisum* (Dixon, 1958; Braendle et Weisser, 2001). Chez d'autres espèces, comme *M. persicae*, la ruade et l'éloignement par la marche semblent être favorisés lorsque le ratio prédateur-proie est faible, autrement, le saut ou la chute semble demeurer la meilleure alternative (Klingauf, 1967; Lucas *et al.*, 1997). Cette dernière semble toutefois être réservée aux derniers recours en raison des risques et coûts métaboliques élevés : risques de prédation accrus au sol, température et humidité au sol impropres à la survie, probabilités de retour sur une plante et sur un site de nutrition adéquats limités (Evans, 1976; Roitberg et Myers, 1979). Ainsi, la propension à la chute reflète un compromis entre le bénéfice d'une réduction du risque de prédation et le coût associé à la stratégie défensive (Braendle et Weisser, 2001).



## SECTION IV – Les Cecidomyiidae (proie intraguilde / prédateur furtif)

Il existe approximativement 3000 espèces de Cecidomyiidae décrites à travers le monde, dont près de 38 % se retrouve en Amérique du Nord (Gagné, 1981; Triplehorn et Johnson, 2004). Cette famille de diptères se subdivise en trois sous-familles : Lestemiinae, Porricondylinae et Cecidomyiinae. Les deux premières sont principalement mycophages, vivant dans de la matière organique en décomposition. La dernière regroupe les phytophages ainsi que les prédateurs et se sépare en deux supertribu, les Cecidomyiidi et Lasiopteridi. C'est cette première qui réunit, outre la tribu des Asphondyliini (galligènes), les Cecidomyiini, tribu plus diversifiée qui inclue les prédateurs de pucerons, de cochenilles et d'autres arthropodes (e.g. *Aphidoletes*, *Arthrocnodax*, *Coccodiplosis*, *Coccomyza*, *Diadiplosis*, *Dicrodiplosis*, possiblement *Heterocontarinia*, *Kalodiplosis*, *Lestodiplosis* et *Trisopsis*; Gagné, 2007).

### *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani)

Décrite pour la première fois en 1847 sous le nom de *Cecidomyia aphidimyza* par Rondani, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) se retrouve pratiquement partout à travers l'hémisphère nord (Harris, 1973). La première note concernant son importance dans le contrôle des Aphididae remonte à 1916, avec J. J. Davis. Toutefois, il a fallu attendre le début des années 70 pour voir apparaître les premiers essais d'élevage en vue de l'utiliser comme auxiliaire en lutte biologique (Meadow, 1984). Outre une production de masse qui demeure bon marché, cette espèce possède plusieurs avantages dont une tolérance élevée au transport, un faible coût d'implantation en culture, une aphidiphagie stricte à l'état larvaire, aucune propension au cannibalisme ainsi qu'une faible susceptibilité aux maladies (Meadow, 1984). Havelka et Zemek (1999) ont toutefois noté qu'il existait une large variation dans les paramètres biologiques entre les populations de zones géographiques différentes. Par exemple, le temps de génération moyen variait entre 18,48 jours (Prague) et 23,38 jours (Ceské Budějovice). Au sein de la littérature, on retrouve plusieurs types de cultures sur lesquels le traitement s'est avéré un succès et parmi celles-ci se trouvent le concombre, la pomme, le coton, le bleuet, la tomate et le poivron (Meadow *et al.*, 1985).

### **Exploitation spatiale**

Il semble exister une forte corrélation entre un haut degré d'humidité sous les feuilles et la mobilité des larves d'*A. aphidimyza*, ce qui laisse croire que le fait de pondre de façon prédominante sous les feuilles proviendrait également de la sélection d'un microclimat plus propice à la progéniture (Meadow, 1984). De plus, les femelles semblent pouvoir discriminer les espèces ou variétés de plantes pour l'oviposition (avec une préférence pour les variétés sur lesquelles elles sont nées), de même que les substrats artificiels et la présence d'aphididés ou non (Mansour, 1975). Les œufs, pondus en quantité proportionnelle à la grosseur de la colonie (Meadow, 1984), sont placés seuls ou en petites masses près ou au sein même de cette dernière (Lucas, 1998). Mansour (1976) a su déceler une préférence de l'insecte pour les feuilles basses du plant, lesquelles couvent souvent un environnement plus humide et plus sombre. La luminosité joue également fortement sur le choix d'un site, les intensités les plus favorables à l'oviposition se situant entre 280 et 380 lux (Mansour, 1976). Finalement, Lucas (1998) mentionne qu'une densité de trichomes élevée pourrait influencer le choix d'un site puisqu'elle réduirait la pression de prédation sur les œufs.

### **Prédation**

Comme mentionné précédemment, seules les larves sont prédatrices. Elles sont de plus strictement aphidiphages ; Harris listait, en 1973, 61 espèces de pucerons attaquées par *A. aphidimyza* et Dunn, en 1949, trois espèces non mentionnées par Harris.

L'intérêt qu'on leur porte en terme d'auxiliaires en lutte biologique provient entre autres du fait qu'elles ne déclenchent aucune ou que très peu de réactions chez leurs proies; caractéristique principale de la prédation furtive. En effet, il a été observé par Lucas et Brodeur (2001) que même après 24hrs suivant l'introduction de larves au sein de colonies de *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), la cohésion était maintenue, bien que certains individus aient arrêté de se nourrir pour s'éloigner quelque peu. Le fait de pouvoir paralyser leurs proies demeure un élément d'importance dans la mesure où la larve se nourrit au sein de la colonie sans déclencher de réaction d'alarme, neutralisant dès le départ les réactions défensives.

*A. aphidimyza* perçoit ses proies principalement par olfaction (Meadow, 1984; Lucas, 1998), bien que des stimuli visuels, tels qu'un grain de sable de la même grosseur qu'un puceron, peuvent provoquer des réactions de prédation (Markkula et Tiittanen, 1985). Lorsqu'elles attaquent, les larves atteignent une zone de moindre résistance, telle la jonction d'une articulation, puis se nourrissent une fois le puceron paralysé. Toutefois, *A. aphidimyza* semble tuer plus que nécessaire lorsque les proies sont abondantes (Harris, 1973; Markkula et Tiittanen, 1985), situation qui demeure inexpliquée jusqu'à présent. Par contre, il est deux facteurs qui peuvent venir influencer le nombre de pucerons mangés : la température et l'humidité. En effet, comme ce premier influence le temps de développement de la larve, des températures plus basses induiront indubitablement un temps de résidence plus long au sein de la colonie (Meadow, 1984). L'humidité joue, de son côté, un rôle semblable puisque les cécidomyies tirent leurs liquides des pucerons; donc, une humidité plus basse accroîtra le taux de prédation (Meadow, 1984).

### **Stratégies défensives**

Les stratégies défensives, de même que les ennemis naturels d'*A. aphidimyza* sont peu connus. Principalement attaquée par des hyménoptères parasitoïdes et des Coccinellidae prédateurs, quelques comportements de la larve pourraient néanmoins posséder un potentiel défensif actif : les toxines paralysantes notamment utilisées pour la prédation, la nymphose au sol qui jouerait le rôle de refuge durant un des stades les plus vulnérables et la possibilité pour la larve âgée de sauter jusqu'à 15 cm de haut (Lucas, 1998). De plus, cette mouche prédatrice pourrait exploiter différentes particularités de son environnement afin de se protéger. Parmi celles-ci se trouvent les trichomes et la population de pucerons elle-même. En effet, il a été noté par Lucas (1998) que les femelles avaient tendance à choisir des sites avec une densité de trichomes élevée. Les raisons possibles quant à ce choix proviendraient du fait que 1) les trichomes diminuent les capacités locomotrices des prédateurs tout en n'ayant qu'un faible impact sur la motricité de la larve et 2) qu'ils peuvent servir de barrière physique entre l'œuf ou la larve et le prédateur (détection ou capture). De plus, il a été remarqué par Lucas et Brodeur (2001) que le taux de mortalité des œufs et des larves diminuait lorsqu'ils étaient confinés au sein d'une colonie de pucerons. L'attitude de ponte de la femelle laisserait donc penser à une exploitation de l'effet de dilution et de rencontre. Il

n'en reste pas moins qu'en raison de sa petite taille, de sa spécificité nutritionnelle et de sa mobilité réduite, *A. aphidimyza* demeure une proie hautement vulnérable. Ceci se reflète d'ailleurs en situation d'IGP : elle se rencontre toujours comme proie intraguilde, rendant relation nettement asymétrique (Lucas *et al.*, 1998).

## **SECTION V – Les Coccinellidae (Prédateur intraguilde / Prédateur actif)**

Les Coccinellidae sont parmi les plus visibles et les plus connus des prédateurs d'insectes. Il en existe en fait plus de 475 espèces seulement en Amérique du Nord, certaines indigènes et d'autres introduites, réparties en 57 genres (Triplehorn et Johnson, 2004); deux seules connues sont phytophages : *Epilachna varivestis* Mulsant et *Epilachna borealis* (Fab.) (Weeden *et al.*, 2008).

### ***Harmonia axyridis* (Pallas)**

De la tribu des Coccinellini, famille des Coccinellidae, *Harmonia axyridis* (Pallas) est une espèce introduite en Amérique du Nord. Les premières tentatives d'introduction dans le cadre de recherche en lutte biologique ont eu lieu aux États-Unis au début des années 1900, sans succès visible, puis furent reprises entre 1978 et 1981 par le Département de l'agriculture des États-Unis (USDA). C'est en 1988, en Louisiane, que le premier établissement de la coccinelle asiatique a été mentionné. Le premier spécimen rapporté au Québec a été récolté dans un verger de Frelishburg en 1994; la présence d'*H. axyridis* est maintenant connue jusqu'à Dolbeau-Mistassini (G. Labrie, comm. pers. 2005).

### **Exploitation spatiale**

La morphologie des feuilles de même que l'architecture de la plante influencent les déplacements des Coccinellidae (Clark et Messina, 1998). Leur distribution spatiale est donc marquée de prime abord par l'attitude d'oviposition des adultes (choix de sites appropriés) ainsi que le comportement de recherche des larves (Shah, 1982). Ipert (1966) mentionne que

différents stimulus mèneraient les femelles à sélectionner les sites d'oviposition; parmi ceux-ci se retrouvent le géotropisme, le phototropisme, l'hygrotropisme ainsi que l'irrégularité de la surface. D'ailleurs, Shah (1982) avance que la texture de la couche cireuse sur les feuilles ainsi que la présence, la densité, la distribution et la morphologie des trichomes sont des caractéristiques importantes ayant une influence certaine sur la mobilité des larves de Coccinellidae. En effet, lorsque la couche de cire est épaisse et glissante, les larves de premier stade, au contraire de celles de quatrième stade, semblent ne pouvoir se mouvoir que sur la marge des feuilles ainsi que sur les veines protubérantes, réduisant ainsi les probabilités de contact avec des proies situées en zones interveinaires. D'un autre côté, les trichomes semblent nuire de façon uniforme au déplacement des larves, quel que soit leur stade de développement (Shah, 1982). Quant à la morphologie des trichomes, l'influence qu'elle exerce se situe davantage au niveau des espèces de Coccinellidae que des stades de développement. Carter *et al.* (1984) ont démontré qu'*Adalia bipunctata* (L.) et *Cycloneda sanguinea* (L.) ne sont pas irrités par les trichomes glandulaires du concombre qui, en contrepartie, portent *Coleomegilla maculata* DeGeer à tomber du plant. Fleschner (1950), Banks (1957), Dixon (1959), Vohland (1996), Cisneros et Rosenheim (1998), Clark et Messina (1998b) et Ghershon et Gerling (1999) ont d'ailleurs exploré plus en détail l'influence de la nervation des feuilles, de la ramification des branches et d'autres caractères morphologiques des plantes sur le comportement des Coccinellidae.

Aucune étude n'a par contre discuté jusqu'à présent de l'influence de la plante hôte sur l'IGP pour *H. axyridis*.

### **Prédation**

Autant la larve que l'adulte se nourrissent principalement de pucerons et de cochenilles (Triplehorn et Johnson, 2004), mais elle peut s'attaquer à plusieurs autres espèces (Koch, 2003) y compris la sienne (Hodek et Honek, 1996). Bien qu'*H. axyridis* semble percevoir certains composés chimiques volatils, elle ne semble pas attirée, contrairement à *Adalia bipunctata* (L.), par les phéromones d'alarme des Aphididae (Koch, 2003). Par contre, selon Obata (1997) ainsi que Harmon *et al.* (1998), elle utiliserait tout de même ses capacités olfactives pour détecter ses proies ainsi que des indices visuels sur de courtes distances. En

effet, *H. axyridis* demeure plus longtemps sur une feuille ayant été infestée de pucerons, qu'une feuille saine (Obata, 1997). Elle semble également repérer aisément les pucerons possédant un fort contraste avec la surface sur laquelle ils se trouvent; de cette façon, les pucerons rouges sur fond vert sont plus facilement détectés que les verts sur fond vert (Harmon *et al.*, 1998).

Le nombre total de pucerons consommés durant le stade larvaire peut varier de 90 à 370 individus selon l'espèce d'aphidés et la moyenne d'individus consommés par jour, tous stades confondus, est de 23.3, quoique les premiers stades d'*H. axyridis* en consomment habituellement moins que les derniers (Koch, 2003).

## CHAPITRE II – EFFETS DIRECTS ET INDIRECTS DU PRÉDATEUR INTRAGUILDE *HARMONIA* *AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA : COCCINELLIDAE) SUR LE PRÉDATEUR FURTIF *APHIDOLETES* *APHIDIMYZA* (RONDANI) (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE)

Louise Voynaud<sup>1</sup>, Jacques Brodeur<sup>2</sup> et Éric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Montréal (Qc) H3C 3P8

<sup>2</sup> Institut de recherche en biologie végétale (IRBV), 4101 Sherbrooke Est, Montréal (QC) H1X 2B2

### Résumé

La cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Dipt. : Cecidomyiidae) est un prédateur furtif vivant au sein des colonies de pucerons sans y provoquer de réactions défensives. Au contraire, la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (Coleopt. : Coccinellidea), qualifiée de prédateur à recherche active, induit des réactions défensives chez ses proies. Les effets directs (prédation intraguilde, IGP) et indirects (densité des pucerons) de la présence de *H. axyridis* sur *A. aphidimyza* ont été étudiés en laboratoire, sur plants de pommes de terre. Les résultats obtenus démontrent clairement un impact négatif de la présence de *H. axyridis* sur la survie d'*A. aphidimyza* par des effets directs et indirects, soit (1) par IGP, (2) par une réduction du nombre de pucerons disponibles pour la consommation et (3) par une réduction du nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution. En effet, la pression d'IGP par *H. axyridis* diminue de plus de 58 % la survie de la cécidomyie furtive sur une période de huit heures, avec un taux d'IGP atteignant près de 40 % dès la deuxième heure. De même, le prédateur actif réduit de plus de 80 % le nombre de pucerons disponibles à la consommation ou pour un effet de dilution sur une période de huit heures, avec une réduction atteignant près de 50 % dès la deuxième heure. Les résultats obtenus viennent donc démontrer qu'*A. aphidimyza* est hautement vulnérable à la présence d'un prédateur intraguilde actif.

**Mots clés :** Prédation intraguilde, prédation furtive, *Aphidoletes aphidimyza*, *Harmonia axyridis*, effets directs, effets indirects, effet de dilution, trichomes.

---

## Introduction

Au sein des communautés animales, les relations trophiques complexes comme le cannibalisme, le parasitisme et la prédation intraguilde (IGP) sont des facteurs déterminants pour la structuration des communautés et la dynamique des populations (Polis *et al.*, 1989; Polis et Holt, 1992; Holt et Polis, 1997). Par exemple, le cannibalisme et l'IGP jouent un rôle structurant important au sein des communautés d'araignées en diminuant entre autres la compétition (e.g. matriphagie) et en favorisant les individus avec un potentiel reproductif plus important (Wise, 2006). De la même manière, le cannibalisme et l'IGP sont des facteurs structurants majeurs pour les communautés d'odonates (Spence et Carcamo, 1991; Johansson, 1993; Fincke, 1994; Wissinger *et al.*, 1996).

L'IGP, maintenant reconnue comme courante au sein des communautés animales (Arim et Marquet, 2004), affecte la distribution, l'abondance et l'évolution des populations (Polis *et al.*, 1989; Holt et Polis, 1997). Elle génère des effets directs et indirects sur les prédateurs impliqués. Parmi les effets directs, la mort de l'individu est le plus important en terme de coût vital. Les effets indirects quant à eux se produisent en général soit à travers une chaîne d'interactions directes, soit lorsqu'une espèce modifie l'interaction entre d'autres espèces; par exemple, lorsqu'un changement d'abondance d'une espèce C affecte l'espèce B par une modification dans l'abondance d'une espèce A ("density-mediated indirect effect"; Schoener, 1993; Wootton, 1994; Abrams *et al.*, 1996; Schmitz, 1998); ou lorsqu'une espèce C modifie l'interaction entre deux autres espèces (A et B), e.g. en induisant un changement de diète ou d'habitat dû à un risque de prédation plus élevé ("trait-mediated indirect effect"; Turner et Mittelbach 1990; Huang et Sih, 1991; Moran *et al.*, 1996; Schmitz *et al.*, 1997). Les effets indirects générés par l'IGP peuvent donc jouer un rôle important dans la structuration des guildes de prédateurs. En effet, Werner et Anholt (1996) ont démontré que la présence de la libellule *Anax junius* Drury réduit à la fois la croissance et la survie de la grenouille verte *Rana clamitans* Latr. et des ouaouarons *Rana catesbeiana* Shaw de petite taille. Par contre, sa présence possède un effet contraire sur le taux de croissance ainsi que sur la taille de métamorphose des ouaouarons de plus grande taille.



La cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae) est aphidiphage stricte durant son stade larvaire (Markkula et Tiittanen, 1985). Néonate, elle est vermiforme et ne peut se déplacer tout au plus que sur 63 mm linéaires sans nourriture (Markkula et Tiittanen, 1985). Sa mobilité réduite la rend d'autant plus susceptible à l'IGP que les risques de prédation varient en fonction de la densité de la colonie au sein de laquelle elle se trouve (Lucas *et al.*, 1998). Elle utilise donc une tactique de prédation dite "furtive" pour accéder à sa nourriture. Lucas et Brodeur (2001) définissent ce comportement comme étant une technique de prédation permettant au prédateur de s'immiscer au sein d'une colonie de proies (e.g. par mouvements lents et camouflage) sans y provoquer de réactions défensives et de conserver la cohésion de la colonie. Ce comportement permet d'ailleurs à la cécidomyie d'usurper, selon Lucas et Brodeur (2001), l'effet de dilution occasionnée par la colonie. Cet effet de dilution se rencontre lorsque, pour une proie, la probabilité individuelle d'être attaquée par un prédateur au sein d'un groupe est plus faible que lorsqu'elle est seule et que cette probabilité n'augmente pas de façon proportionnelle avec la taille du groupe (Turner et Pitcher, 1986; Mooring et Hart, 1992; Riipi *et al.*, 2001). Toutefois, cet effet varie selon la nature et le comportement du prédateur. Par exemple, chez certains pucerons, l'approche d'un prédateur peut déloger ces derniers, éliminant par le fait même la stratégie défensive induite par l'effet de groupe (Dixon, 1998). Étant confinée sur une seule plante, et parfois même sur une seule colonie, pour compléter son cycle vital, une réduction importante du nombre de pucerons disponibles pourrait donc réduire le fitness d'*A. aphidimyza*. Il a de plus été noté par Lucas et Brodeur (1999) qu'*A. aphidimyza* a tendance à choisir des sites de ponte dont la densité de trichomes est élevée, car ils diminuent les capacités locomotrices de certains prédateurs et peuvent servir de barrière physique quant à la détection ou la capture de l'individu.

Au contraire, la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae), prédateur campodéiforme à l'état larvaire, est mobile et véloce et possède la capacité de se déplacer d'une colonie de pucerons à l'autre, d'un plant à l'autre. Ce prédateur de type "chercheur-actif", principalement aphidiphage, est fréquemment impliqué dans des relations de cannibalisme ou d'IGP (Hodek et Honek, 1996). Contrairement à la cécidomyie, la

coccinelle asiatique induit des réactions défensives importantes chez ses proies telles que la fuite, la chute et la ruade (Dixon, 1958). Passant d'une recherche extensive à intensive lorsqu'elle a contacté une première proie, les caractéristiques de la plante hôte (nervation, irrégularité des surfaces, architecture, type de cuticule cireuse, type et densité de trichomes, etc.) sont reconnues pour influencer sa recherche et son succès de prédation (Shah, 1982; Carter *et al.*, 1984; Coll *et al.*, 1997; Clark et Messina, 1998; Finke et Denno, 2002).

Afin de comprendre la structuration et la dynamique des guildes de prédateurs, il est nécessaire de déterminer l'effet que ces derniers exercent les uns sur les autres. L'IGP ayant lieu principalement au site d'alimentation des prédateurs, i.e. en présence d'une proie extragilde commune, l'objectif de cette étude est donc d'évaluer 1) si un prédateur intragilde actif, comme *H. axyridis*, a un impact direct et/ou indirect significatif sur une proie intragilde furtive, telle qu'*A. aphidimyza*, et 2) si le site de nutrition peut influencer cette interaction. À la lumière des éléments exposés, nous émettons l'hypothèse que le prédateur actif réduit significativement les probabilités de survie du prédateur furtif de façon directe (prédation) et indirecte (réduction des ressources). La présence de trichomes pouvant influencer le succès de prédation, nous émettons également l'hypothèse que la densité de trichomes liée au site de colonisation des pucerons affecte de façon négative l'intensité de la relation d'IGP.

## Méthodologie

### *Organismes*

Tous les organismes utilisés ont été élevés en laboratoire sous une photopériode de 16L : 8O (lumière : obscurité), une température de 22-25°C et à 30±5 % d'humidité relative. Le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Sulzer), constituait la proie extragilde et a été élevé sur pomme de terre (*Solanum tuberosum* L. var. Norland). Les larves de la cécidomyie prédatrice *A. aphidimyza* ont été élevées durant quelques générations sur puceron noir de la fève, *Aphis fabae* Scopoli, lui-même élevé sur gourgane (*Vicia faba* L.). Finalement, les

larves de coccinelle asiatique, *H. axyridis* ont été élevées sur œufs de *Sitotroga cerealella* Olivier, pollen, diète artificielle (Firlej *et al.*, 2006) et eau sucrée.

### ***Interactions en présence de pucerons***

Sur plant de pommes de terre possédant de 12 à 14 feuilles bien développées (hauteur moyenne de 25 cm), deux sites fréquemment colonisés par les pucerons et différents morphologiquement (relief de la surface et densité de trichomes) ont été testés : (1) sur la surface abaxiale d'une feuille et (2) sur bourgeon foliaire apical. Chaque plant, installé dans un cylindre d'acétate fermé aux extrémités (diamètre = 20 cm; hauteur = 45 cm) et aéré par des ouvertures couvertes de mousseline, ne portait qu'une seule colonie de 30 pucerons, de même



**FIGURE 1 Pince-réceptacle** –  
Forme cylindrique en plastique  
dont les arêtes sont recouvertes  
de mousse. Échelle : 10 mm

taille (LII) et même couleur, installée à l'aide d'une pince-réceptacle (figure 1) laissée en place 14 heures (Hopkins et Dixon, 1997). Chaque colonie était composée de pucerons sélectionnés à l'aide d'un individu étalon conservé dans l'alcool glycéiné. Ce procédé a permis d'uniformiser la colonie en éliminant l'influence de la taille (Woodward et Hildrew, 2002) et de la couleur (Harmon *et al.*, 1998) des individus sur la relation prédateur-proie. Un dénombrement était ensuite effectué juste avant l'introduction des prédateurs afin de s'assurer du nombre de pucerons en place. Si le nombre de pucerons vivants était inférieur à 25, le plant était rejeté. La proie intragilde (*A. aphidimyza*, LIV) était ensuite déposée au sein de la colonie en évitant toute perturbation. Puis, lorsqu'*A. aphidimyza* avait contacté et était en train de consommer un puceron, le prédateur intragilde (*H. axyridis*, LIII) était introduit sur la tige à la base du plant. Un jeûne de 14 heures a été imposé aux larves de coccinelle avant leur mise sur plant afin d'uniformiser leur réponse. Chaque combinaison de protagonistes (pucerons, cécidomyie-pucerons, coccinelle-pucerons, coccinelle-cécidomyie-pucerons) a été testée de 15 à 17 fois, et ce, sur huit heures. Un intervalle de dix (10) minutes était alloué pour l'observation de chaque répliquat aux périodes 0h, 0.5h, 1h, 2h, 4h et 8h.

L'expérience se terminait lorsqu'il y avait IGP ou, en absence d'IGP, à la période 8h. À chacune des périodes, un inventaire visuel des pucerons vivants restants était fait et leur nombre ainsi que leur position sur le plant étaient notés. Aucun contact avec le plant n'était permis lors de l'observation afin d'éviter toute perturbation du système.

Une colonie était définie par les individus demeurés au site d'implantation initial, i.e. sur la surface abaxiale de la 8e feuille ou sur l'apex. Les proportions ( $p$ ) de pucerons disponibles à la consommation (surfaces abaxiales et adaxiales de la feuille) et disponibles à l'effet de dilution (surface abaxiale de la feuille uniquement) ont été calculées pour ensuite être transformées ( $\arcsin\sqrt{p}$ ) avant d'être analysées statistiquement. L'apex étant de forme ovoïde, i.e. comportant virtuellement une seule surface, aucune distinction n'a donc été faite entre les pucerons disponibles à la consommation et les pucerons disponibles à l'effet de dilution. La valeur "pucerons disponibles" est, par conséquent, demeurée la même dans les deux cas. Les différents traitements (pucerons, pucerons-cécidomyie, pucerons-coccinelle, pucerons-cécidomyie-coccinelle) ont été comparés les uns aux autres pour chacun des sites à l'aide d'un test de Wilcoxon (JMP IN 5.1.2). Ensuite, pour un même traitement, la comparaison entre les sites a été réalisée à l'aide d'un test de Wilcoxon. Une table de contingence comparant la fréquence d'IGP entre les deux sites a été de plus analysée à l'aide d'un test exact de Fisher. Dans tous les cas, chaque période d'observation a été analysée de façon indépendante.

### ***Interactions en absence de pucerons***

Afin de déterminer si la fréquence de visite du site par la coccinelle est la même pour les deux sites et si le site peut avoir une influence sur l'interaction entre les deux prédateurs, 15 réplicats ont été réalisés en observation continue sans pucerons. Deux cécidomyies mortes par congélation (10 minutes au congélateur) puis décongelées (10 minutes à la température de la pièce) étaient déposées simultanément sur un plant : une sur le bouton foliaire apical et l'autre sur la surface abaxiale de la 8e feuille; des prétests ont démontré que la cécidomyie morte par brève congélation s'inscrivait comme proie acceptable pour *H. axyridis*. Ce procédé a permis de maintenir les cécidomyies à l'endroit désiré malgré l'absence de pucerons, tout en évitant l'introduction de substance chimique (e.g. colle) qui aurait pu venir biaiser les résultats ou être inefficace à retenir la cécidomyie en place. Le prédateur

intraguilde était ensuite introduit à la base du plant et durant une heure, ses déplacements (position sur le plant : no. feuille, tige ou bouton foliaire apical) ainsi que ses interactions avec les proies intraguilides (prédation) étaient chronométrés. L'expérience se terminait lorsque l'une des deux cécidomyies était consommée, lorsque la coccinelle quittait le plant ou lorsqu'une heure s'était écoulée. Un réplicat était considéré comme valable lorsque la coccinelle avait visité la 8e feuille au moins une fois ou une feuille située au-delà; une visite étant constituée de la présence de plus d'une seconde de l'individu sur un site.

Un test de t apparié a été utilisé pour comparer les taux de visites (équation 1; p) de la feuille et de l'apex (proportions au préalable transformées par  $\arcsin\sqrt{p}$ ). Quant à la comparaison des taux d'IGP entre les sites, un test exact de Fisher a été utilisé.

$$\text{taux de visites}_{x,y} = \frac{\text{nb de visites}_{x,y}}{\text{nb total de visites}_x} \quad (1)$$

où     x = no. réplicat  
        y = position sur la plante

### ***Trichomes***

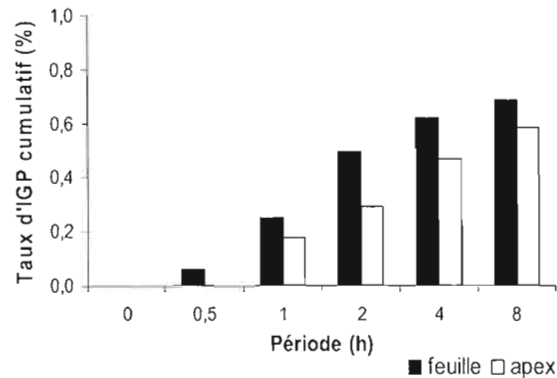
Sur 17 plants de pommes de terre, ayant entre 12 et 14 feuilles bien développées, la 8e feuille à partir de la base du plant et le bouton foliaire apical ont été échantillonnés afin d'évaluer la densité en trichomes des deux sites testés. À l'aide d'un embout de pipette capillaire en verre au diamètre de 1,5 mm, une empreinte a été réalisée sur le tissu végétal afin de délimiter une zone de dénombrement (Lucas et Brodeur, 1999); tous les trichomes intacts contenus au sein de cette zone étaient comptés sous un grossissement de 64X. Les deux types de trichomes retrouvés sur *S. tuberosum* (glandulaire et unciné) ont été dénombrés séparément étant donné leur impact différent sur la faune entomologique (Kowalsky *et al.*, 1992; Malakar et Tingey, 2000; Simmons et Gurr, 2005). La comparaison statistique entre les sites a été ensuite effectuée à l'aide d'un test de t.

## Résultats

### *Interactions en présence de pucerons*

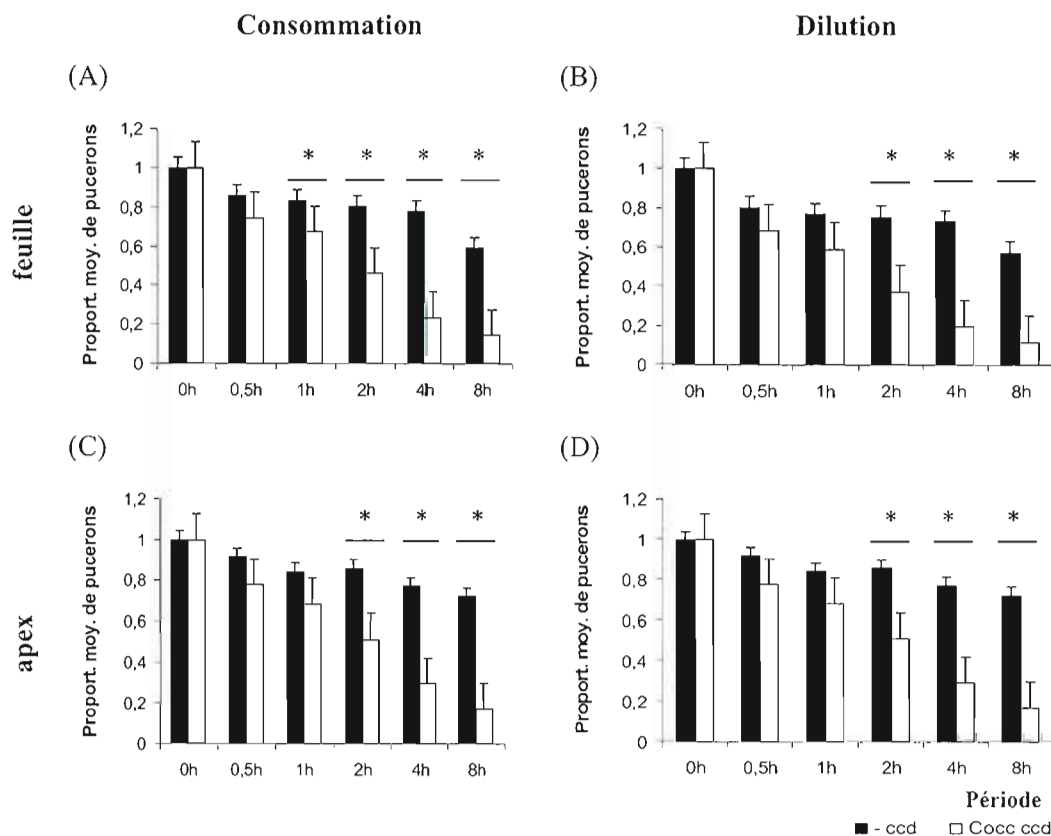
Dès deux heures, les résultats démontrent un taux d'IGP cumulé atteignant 50 % sur la surface abaxiale et de près de 30 % à l'apex. Après une période de huit heures, ce taux atteint plus de 58 % (58,8 % à l'apex et 73,3 % à la feuille). Toutefois, aucune différence significative entre les sites n'est décelée, et ce, bien que le taux

d'IGP cumulé à l'apex soit toujours inférieur au taux d'IGP cumulé sur la surface abaxiale de la feuille (Fisher,  $P_{0,5h} = 0,4688$ ;  $P_{1h} = 0,4243$ ;  $P_{2h} = 0,1554$ ;  $P_{4h} = 0,2246$ ;  $P_{8h} = 0,3136$ ; figure 2).



**FIGURE 2 Taux d'IGP cumulé en présence de pucerons aux deux sites testés** – On ne distingue aucune différence du taux d'IGP entre les deux sites pour chaque période d'observation bien que le taux à l'apex soit toujours inférieur à la feuille.

Les résultats démontrent de plus que la présence de la coccinelle diminue de façon importante le nombre de pucerons disponibles dès deux heures avec une réduction de près de la moitié de la proportion de pucerons initiaux (consommation : réduction moyenne de 51,4 %; dilution : réduction moyenne de 55,9 %; figure 3), alors qu'avec la cécidomyie, cette réduction se situe entre 16,7 % dans le cas de pucerons disponibles à la consommation et 19,4 % dans le cas de pucerons disponibles pour un effet de dilution (consommation : réduction de 22,2 %; dilution : réduction de 24,9 %). Ces résultats n'indiquent toutefois pas si la réduction est due à la dispersion ou à la mortalité de pucerons. Par contre, il est clair que la réduction du nombre de pucerons occasionnée par la coccinelle diffère de celle occasionnée par la cécidomyie dès une période de deux heures généralement (cette différence s'observe dès 1h dans le cas des pucerons disponibles pour la consommation sur la feuille; figure 3). De



**FIGURE 3** Impact de *H. axyridis* sur la proportion de pucerons disponibles à l'effet de dilution (A, C) et à la consommation (B, D) aux deux sites traités – - ccd : cécidomyie + pucerons; Cocc ccd : Coccinelle + cécidomyie + pucerons (\* indique une différence significative).

plus, sur une période de huit heures, la présence de la coccinelle induit une réduction de plus de 84 % du nombre de pucerons quel que soit le site de colonisation (consommation : 84,1%; dilution; 85,5%). Le site de colonisation ne semble toutefois pas avoir d'influence sur le nombre de pucerons disponibles à la consommation (Wilcoxon,  $P_{0,5h} = 0,2989$ ;  $P_{1h} = 0,9098$ ;  $P_{2h} = 0,9396$ ;  $P_{4h} = 0,3382$ ;  $P_{8h} = 0,2345$ ) ou à un effet de dilution (Wilcoxon,  $P_{0,5h} = 0,1043$ ;  $P_{1h} = 0,1216$ ;  $P_{2h} = 0,2477$ ;  $P_{4h} = 0,2182$ ;  $P_{8h} = 0,2028$ ).

### *Interactions en absence de pucerons*

Le taux de visites du site par la coccinelle en absence de pucerons est supérieur pour la 8e feuille (test de t apparié,  $t = -2,4031$ ,  $P = 0,0153$ ), soit 11,7 % pour la 8e feuille et 5,7 % pour l'apex. Le taux d'IGP, même si relativement faible en absence de pucerons (feuille = 26,7 %, apex = 6,7 %), ne présente toutefois pas de différence statistiquement significative (Fisher,

$P = 0,1433$ ). Par contre, une tendance semble se dessiner vers un plus haut taux d'IGP sur la feuille, comme le laisse transparaître les résultats en présence de pucerons (figure 2).

### Trichomes

Les deux sites possèdent une densité de trichomes différente, et ce, pour les deux types de trichomes trouvés sur *S. tuberosum* var. Norland ( $P_{\text{unciné}} = 0,0010$ ;  $P_{\text{glandulaire}} < 0,0001$ ; figure 4). La 8e feuille possède en moyenne 25,7 trichomes/mm<sup>2</sup> sur sa surface abaxiale (moyenne de 10,9 trichomes glandulaires; 14,8 trichomes uncinés) alors que le bouton foliaire apical en possède trois fois plus, soit en moyenne 65,1 trichomes/mm<sup>2</sup> (moyenne de 40.0 trichomes glandulaires et 34,2 trichomes uncinés). Cette différence est principalement influencée par les trichomes glandulaires qui sont près de quatre fois plus nombreux à l'apex.

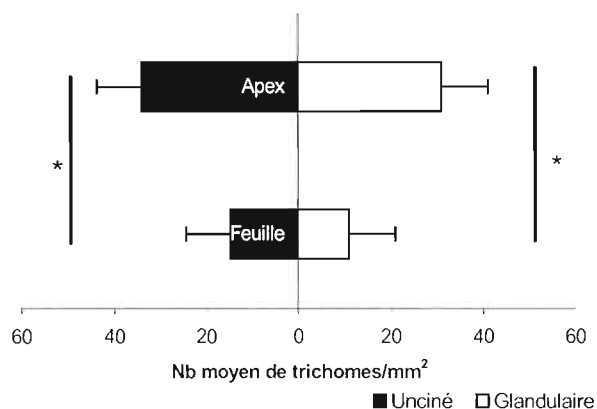


FIGURE 4 Nombre moyen de trichomes par mm<sup>2</sup> sur *S. tuberosum* var. Norland (n = 17) – les plants échantillonnés possédaient 12 à 14 feuilles bien développées; la 8<sup>e</sup> feuille à partir de la base ainsi que le bouton foliaire apical ont été utilisés (le \* indique une différence significative).

### Discussion

L'examen des résultats confirme notre hypothèse et indique que *H. axyridis* possède effectivement un impact majeur sur la survie de la cécidomyie *A. aphidimyza*, de façon directe (IGP) et possiblement indirecte (diminution du nombre de pucerons disponibles pour la consommation et pour l'effet de dilution). Bien que la densité de trichomes diffère au niveau des sites de colonisation, cet impact demeure semblable aux deux sites testés.



*Harmonia axyridis* possède un impact direct significatif sur *A. aphidimyza*, car elle réduit d'au moins 66 % la survie de la cécidomyie par IGP sur une période de huit heures et de près de 40 % après deux heures au sein d'une petite colonie. Provost *et al.* (2006) ont déjà démontré que la sélection de proies par *H. axyridis* est principalement affectée par l'activité de celles-ci, favorisant les moins mobiles lorsqu'en présence de proies actives. De plus, quelques études ont déjà également démontré qu'une forte mobilité des proies décroît leur profitabilité en augmentant le temps de recherche du prédateur ainsi que le temps de manipulation (e.g. Allan *et al.*, 1987; Nordlund et Morrison, 1990). Or, la présence de *H. axyridis* entraîne une augmentation des déplacements des pucerons (Narayandas et Alyokhin, 2006) et réduit par le fait même la mobilité relative d'*A. aphidimyza*. Pareille situation pourrait alors favoriser l'IGP, car (1) la faible mobilité de l'un (*A. aphidimyza*) et la plus grande mobilité de l'autre (*H. axyridis*) augmentent les chances de rencontre et les probabilités d'attaque (Rosenheim et Corbett, 2003), (2) la profitabilité de la proie intragilde (*A. aphidimyza*) augmente, car elle devient relativement moins mobile que les autres proies potentielles (pucerons) et (3) *H. axyridis* sélectionne ses proies entre autres sur la base de leur mobilité (Provost *et al.*, 2006).

De surcroît, *Harmonia axyridis* possède un potentiel important pour affecter indirectement la cécidomyie par (1) une réduction du nombre de pucerons disponibles pour la consommation et (2) une réduction du nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution. En effet, par la réduction de plus de 80 % de la proportion de pucerons initiaux disponibles à la consommation (figures 3A, 3C), la présence de *H. axyridis* diminue fortement les probabilités de survie d'*A. aphidimyza*, car la spécificité alimentaire d'*A. aphidimyza* conjuguée à son faible potentiel de locomotion la rend particulièrement vulnérable à la disparition de la colonie. En fait, les impacts indirects potentiels vont de l'augmentation du risque de mortalité par inanition (Abrams, 1984; Mangel et Clark, 1986; Ludwig et Rowe, 1990; Wootton, 1994), à l'altération du comportement ou du temps de développement (Huang et Sih, 1990; Ludwig et Rowe, 1990; Rowe et Ludwig, 1991; Werner, 1991). De plus, une réduction importante du nombre de pucerons disponibles à la consommation peut impliquer des effets non létaux comme un ralentissement de la croissance de la larve (e.g. Lawton *et al.* 1980, Baker 1982., Ball et Baker, 1995; Anholt et Werner, 1998) pouvant par ailleurs accroître la fenêtre de

vulnérabilité de la larve aux prédateurs intraguïdes (Lucas, 2005), ou accroître le temps de génération (Athhan *et al.*, 2004). Toutefois, par son comportement de gaspillage lorsque les proies sont en grande quantité (Harris, 1973 ; Markkula et Tiittanen, 1985), i.e. qu'elle paralyse plus de pucerons que nécessaire, *A. aphidimyza* pourrait prolonger l'effet de dilution et augmenter ses chances de survie en se créant un "garde-manger", ce qui réduirait les impacts indirects induits par la présence et la prédation de *H. axyridis*. En effet, l'immobilisation de pucerons rend ces derniers disponibles à la fois à la larve elle-même et aux prédateurs intraguïdes potentiels. Nous avons d'ailleurs noté que les pucerons paralysés sont des proies acceptables pour *H. axyridis*. En augmentant la mobilité relative de la cécidomyie, les pucerons immobiles accroissent non seulement leur profitabilité pour *H. axyridis*, ils participent également à conserver un effet de dilution malgré la présence d'un prédateur perturbateur et réduisent la profitabilité d'*A. aphidimyza*.

En plus d'atteindre près de 40 % dès la deuxième heure (figure 2), le taux d'IGP se combine à une réduction de plus de 60 % de la proportion de pucerons au site de colonisation pour la même période et de plus de 80 % pour une période de 8h (figure 3B, 3D). Deux facteurs pourraient expliquer ce phénomène. D'un côté, *H. axyridis* étant un prédateur vorace, surtout au niveau de ses deux derniers stades larvaires (Koch, 2003), elle réduirait trop rapidement le nombre de pucerons (Turchin et Kareiva, 1989) pour permettre de conserver, par reproduction ou immigration, un nombre de pucerons suffisant pour un effet de dilution. D'un autre côté, l'efficacité des mécanismes de défense demeure influencée par la nature et le comportement de recherche intensive et extensive du prédateur. En fait, pour la plupart des espèces de pucerons, l'approche du prédateur dérange et déloge ces derniers de leur site de nutrition, affectant par le fait même la stratégie défensive de groupe (Dixon, 1998; Lucas et Brodeur, 2001). La vitesse des derniers stades larvaires de coccinelle induit une telle perturbation chez *M. persicae* (Clark et Messina, 1998) et entraîne une dispersion des individus en dehors du site de colonisation initial comme démontré par nos résultats. L'impact est d'autant plus significatif lorsque huit heures se sont écoulées : il reste alors moins de 18 % de la proportion des pucerons initiaux au site de colonisation, réduisant ainsi presque à néant un effet de dilution potentiel (Lucas et Brodeur, 2001).

L'effet de dilution se rencontre lorsque, pour une proie, la probabilité d'être attaquée par un prédateur au sein d'un groupe est plus faible que lorsqu'elle est seule et que cette probabilité n'augmente pas de façon proportionnelle avec la taille du groupe (Turner et Pitcher, 1986; Mooring et Hart, 1992; Riipi *et al.*, 2001). Lucas et Brodeur (2001) ont démontré qu'*A. aphidimyza* pouvait profiter d'un tel effet de dilution, mais que cet effet était fonction de la taille de la colonie et de la nature du prédateur. Par exemple, en présence de larves de troisième stade de *Chrysoperla rufilabris* (Burmeister), l'effet de dilution était annulé quelle que soit la taille de la colonie testée en raison de la grande mobilité et voracité de ce prédateur à recherche active. De leur côté, Turchin et Kareiva (1989) ont noté une diminution invariable de la taille des colonies de pucerons lorsqu'en présence d'un prédateur. En fait, uniquement 12 % des colonies d'*Aphis varians* Patch composées initialement de 10 pucerons demeuraient toujours présentes après trois jours d'étude et environ 17 % des colonies de plus de 1000 individus avaient disparues en l'espace de 3 jours lorsqu'en présence de *Hippodamia convergens* Guerin. De plus, ils mentionnent que très peu de colonies étaient demeurées vierges de visite par la coccinelle durant leur étude. Alors sachant que 1) *A. aphidimyza* est vulnérable à la disparition de la colonie de pucerons au sein de laquelle elle se trouve en raison de son aphidiphagie stricte et sa faible mobilité et que 2) la présence de *H. axyridis* réduit invariablement et de façon significative le nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution (tel que démontré par nos résultats et ceux de Turchin et Kareiva, 1989), nous suggérons que la protection attendue par effet de dilution pour *A. aphidimyza* pourrait s'avérer inexistante en présence d'un stade III de *H. axyridis*, ou d'un stade postérieur. De plus, l'espèce de puceron pourrait également jouer un rôle significatif au sein de l'effet de dilution (voir chapitre III).

*Harmonia axyridis* a par conséquent un impact direct significatif et possiblement un impact indirect important sur la survie de la cécidomyie *A. aphidimyza*. Elle semble d'ailleurs posséder un impact équivalent quel que soit le site de colonisation des pucerons, et ce, bien que les sites diffèrent en densité de trichomes et en morphologie. En fait, la structure et les particularités de la plante hôte demeurent habituellement des facteurs limitants majeurs en ce sens que, d'un côté, la complexité de la structure peut créer des refuges pour la proie intraguilde, ce qui vient réduire le succès de prédation du prédateur intraguilde (Messina et

Hanks, 1998; Finke et Denno, 2002; Lucas, 2005), et d'un autre côté, la présence ou le type de cire foliaire ainsi que la densité de trichomes sont susceptibles de réduire la mobilité des organismes (Shah, 1982; Carter *et al.*, 1984; Cortesero *et al.*, 2000; Lucas, 2005). Toutefois, cette réduction ne s'exprime pas au sein de la relation *A. aphidimyza* LIV x *H. axyridis* LIII. Par contre, étant donné que le taux de visites est plus élevé à la 8<sup>e</sup> feuille (11,7% versus 5,7%) et que le taux d'IGP est similaire aux deux sites, la cécidomyie semble plus vulnérable en position apicale du plant lorsque le prédateur a contacté le site. En revanche, il se pourrait également que dans le cas d'une larve âgée de cécidomyie, les trichomes ne jouent plus le rôle protecteur mentionné par Lucas et Brodeur (1999) en raison de la taille relative de la larve par rapport à son environnement. En effet, il a été remarqué qu'à l'apex, là où les trichomes sont en densité presque trois fois plus grande que sur la surface abaxiale d'une feuille (figure 4), la larve d'*A. aphidimyza* se promène sur les trichomes et non pas entre eux-ci, ces derniers créant un tapis difficilement pénétrable pour une larve de 3 mm (moyenne de 65,0 trichomes / mm<sup>2</sup>; figure 5). De plus, ces trichomes, par leur densité élevée, réduisent la profondeur des interstices créés par le repliement des feuilles sur le bouton foliaire apical, ce qui diminue la quantité de refuges potentiels. Ceci pourrait expliquer l'absence de différence d'IGP au niveau des sites. Les résultats pourraient toutefois être différents avec des larves plus jeunes ou plus petites. En effet, une larve de cécidomyie plus petite pourrait trouver plus facilement des espaces libres d'ennemis étant donné son ratio "taille corporelle-environnement" plus petit, e.g. dans les cavités créées par les feuilles repliées de l'apex ou en bordure de nervures. Pour mieux comprendre l'impact de ces caractéristiques sur l'IGP, il faudrait toutefois avoir plus d'information sur les patrons d'exploration de *H. axyridis* sur



FIGURE 5 *Aphidoletes aphidimyza* LIV sur bouton foliaire apical de *Solanum tuberosum* var. Norland – L'agrandissement permet de noter la densité du tapis de trichomes et la position de la larve sur le dessus de ce tapis.

plant de pommes de terre.

En somme, en regard des résultats obtenus, nous pouvons dire que la présence des derniers stades de croissance de la larve de la coccinelle *H. axyridis* au sein d'une colonie de pucerons affecte de façon négative la survie de la cécidomyie furtive *A. aphidimyza*, que ce soit par (1) prédation intragilde, (2) réduction du nombre de pucerons disponibles pour sa consommation, ou (3) réduction du nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution. Nos résultats supportent donc ceux de Lucas *et al.* (1998) et de Lucas et Brodeur (2001) qui démontrent que la cécidomyie *A. aphidimyza* est hautement susceptible à l'IGP en raison de sa petite taille, de sa faible mobilité et de la spécificité de son régime. En raison des conditions artificialisées de cette expérience, il serait plus prudent de seconder les résultats par des expérimentations en milieu naturel. Comme l'IGP représente une force écologique importante au sein des guildes aphidiphages et comme la mobilité, la grosseur et la spécificité nutritionnelle des prédateurs déterminent la prévalence et la symétrie des relations d'IGP, il importe d'étudier plus profondément les effets indirects liés à l'IGP, car encore trop peu d'études ont été réalisées en ce sens.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions le CRSNG pour le support financier octroyé à Éric Lucas, les aides de laboratoire s'étant appliquées à entretenir les élevages entre 2005 et 2006 (avec un merci particulier à Jennifer De Almeida, Karine Gauthier, France de Montigny et Geneviève Labrie), les collègues du laboratoire LutteBio de l'UQAM, ainsi que les réviseurs pour avoir labouré ce travail afin de le rendre acceptable.

# CHAPITRE III – INCIDENCE DES COMPORTEMENTS DÉFENSIFS DES PUCERONS SUR LA PRÉDATION INTRAGUILDE ENTRE UN PRÉDATEUR FURTIF ET UN PRÉDATEUR ACTIF

Louise Voynaud<sup>1</sup>, Jacques Brodeur<sup>2</sup> et Éric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Montréal (Qc) H3C 3P8

<sup>2</sup> Institut de recherche en biologie végétale (IRBV), 4101 Sherbrooke Est, Montréal (QC) H1X 2B2

## Résumé

Le retrait et la chute font partie des stratégies défensives les plus fréquentes chez les pucerons. La cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Dipt. : Cecidomyiidae), prédateur furtif vivant au sein des colonies de pucerons, est vulnérable à la prédation intraguilde en raison de son aphidiphagie stricte, de sa taille et de sa faible mobilité. Elle perturbe très peu les colonies et n'induit pas de comportements défensifs chez ses proies. Ceci lui permet d'usurper l'effet de dilution créé par la colonie pour se protéger. La présence d'un prédateur actif peut provoquer une réduction du nombre de pucerons par le déclenchement de ces réactions défensives, et réduire ainsi l'effet de dilution. L'incidence du comportement de chute sur la prédation intraguilde (IGP) a donc été étudiée en laboratoire afin de déterminer si 1) un taux de chute élevé augmente l'intensité d'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif, et si 2) une espèce de puceron présentant une forte propension à la chute induit, entre un prédateur actif et un prédateur furtif, un taux d'IGP plus élevé qu'une espèce dont la propension à la chute est plus faible. Les résultats obtenus montrent que le comportement de chute augmente les risques d'IGP de 6,7 % à 46,7 % sur une heure. Par contre, d'autres comportements défensifs aphidiens, comme le retrait, peuvent engendrer des taux d'IGP similaires sans que le nombre de pucerons n'en soit autant affecté. En effet, pour des taux d'IGP atteignant 31,2 % et 33,3 % sur une heure (en absence de chute et en présence de chute respectivement), la proportion moyenne de pucerons restants en absence de chute (retrait) est de 0,40, alors qu'en présence de chute elle est de 0,05. Finalement, nous concluons que l'incidence des comportements défensifs aphidiens réside, non pas dans le mécanisme du comportement défensif lui-même, mais plutôt dans la conséquence du comportement, i.e. les déplacements et la réorganisation des individus au sein de la colonie.

**Mots-clés :** *Aphidoletes aphidimyza*, *Harmonia axyridis*, IGP, *Acyrtosiphon pisum*, *Myzus persicae*, comportement défensif, pucerons, prédateur actif, prédateur furtif, chute, effet de dilution.

---

## Introduction

La prédation est reconnue comme une force majeure de l'évolution du comportement défensif des insectes (Price, 1997). En réponse aux risques de prédation, les espèces herbivores ont développé une vaste gamme de stratégies défensives autant morphologiques que comportementales (Montgomery et Nault, 1978; Gross, 1993; Dixon, 1998). Chez les pucerons, les stratégies défensives comportementales regroupent deux catégories : les comportements de groupe et les comportements individuels. Parmi ces premiers, se trouvent entre autres les phéromones d'alarme (Kunert *et al.*, 2007), l'association avec les fourmis (Dixon, 1958; Nault *et al.*, 1976) et les castes de soldats (Aoki et Kurosu, 1986). Le regroupement en colonie constitue également une force défensive par le fait qu'il induit un effet de rencontre et de dilution (Taylor, 1977; Inman et Krebs, 1987, Turchin et Kareiva, 1989) et qu'il peut également faire naître un effet de horde égoïste (Hamilton, 1971; Mooring et Hart, 1992). La ruade, le retrait, la contorsion (Dixon, 1958; Roitberg et Myers, 1978, 1979; Losey et Denno, 1998a), la chute (Roitberg et Myers 1978; Dixon 1998) et même l'attaque (Arakaki, 1989) s'inscrivent, de leur côté, au sein des comportements individuels. Le retrait et la chute font partie des stratégies défensives les plus fréquentes chez les pucerons (Montgomery et Nault, 1977; Dixon, 1998). Elles sont induites par contact direct avec le prédateur, par les vibrations dues aux déplacements du prédateur, par la détection d'une phéromone d'alarme émise par un congénère ou par une combinaison de ces facteurs (Montgomery et Nault, 1977; Roitberg et Myers, 1978; Clegg et Barlow, 1982; McConnell et Kring, 1990). Par la diversité de leurs réponses défensives ainsi que par leur comportement de regroupement dans l'espace et le temps, les pucerons maximisent les probabilités de rencontres entre prédateurs et proies et créent donc un modèle d'étude intéressant pour observer les interactions entre les comportements défensifs et la prédation (Losey et Denno, 1998b). Turchin et Kareiva (1989) ont d'ailleurs démontré que l'agrégation des prédateurs est tout aussi importante que celles des proies dans le risque de prédation. Mais de toutes les tactiques défensives retrouvées chez les pucerons, la chute demeure l'une des stratégies rapportant le plus de bénéfices immédiats en terme de réduction du risque de prédation (Dill *et al.*, 1990; Losey et Denno, 1998b), et ce, même si des coûts subséquents sont présents : présence de prédateurs au sol et risques de dessiccation et d'inanition (Tamaki *et al.*, 1970;

Roitberg et Myers, 1978, 1979; Dill *et al.*, 1990; Winder, 1990). En fait, selon Losey et Denno (1998a), trois facteurs modulent le comportement de chute : 1) le risque de prédation sur la plante, 2) la qualité nutritive de la ressource et 3) les risques de mortalité au sein du nouveau microhabitat (e.g. prédation, dessiccation). *Acyrtosiphon pisum* (Harris) est reconnue pour chuter fréquemment (Lowe et Taylor, 1964; Nelson et Rosenheim, 2006).

Il existe une stratégie de prédation qui perturbe très peu les colonies de pucerons et n'induit pas le comportement de chute. Il s'agit de la prédation furtive définie comme étant une technique permettant de conserver la cohésion de la colonie en ne provoquant pas ou peu de réactions défensives chez les proies (e.g. par mouvements lents et camouflage; Lucas et Brodeur, 2001). En se mouvant lentement au sein des colonies de pucerons et en paralysant leurs proies, deux prédateurs aphidiphages sont, à ce jour, considérés comme étant furtifs : *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae) et *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Diptera : Chamaemyiidae; Fréchette *et al.*, 2007). La cécidomyie *A. aphidimyza* est considérée vulnérable à la prédation en raison de son aphidiphagie stricte, de sa taille et de sa faible mobilité (Lucas *et al.*, 1998). En fait, néonate, elle ne peut se déplacer tout au plus que sur 63 mm linéaires sans nourriture (Markkula et Tiittanen, 1985). Sa mobilité réduite la rend d'autant plus susceptible à la prédation que les risques varient en fonction de la densité de la colonie au sein de laquelle elle se trouve (Lucas *et al.*, 1998). En effet, bien que son comportement furtif lui permette de profiter d'une protection induite par la colonie de pucerons, i.e. par un effet de dilution (Lucas et Brodeur, 2001), une réduction du nombre de pucerons pourrait la rendre plus vulnérable à la présence de prédateurs potentiels. De plus, Lucas et Brodeur (2001) ont démontré que l'efficacité de l'effet de dilution dépendait de la nature et du nombre de prédateurs ainsi que de leur comportement d'exploration, e.g. la présence de larves âgées de chrysope déloge les pucerons de leur site de nutrition. Les stratégies défensives impliquant la fuite des pucerons pourraient donc affecter substantiellement la survie de la cécidomyie.

Or, une colonie de pucerons constitue un environnement propice aux relations interspécifiques comme la prédation intragilde (IGP), car les prédateurs et parasitoïdes tendent à se regrouper au sein des colonies de pucerons (Brodeur et Rosenheim, 2000). La



coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera : Coccinellidae), prédateur campodéiforme à l'état larvaire, est fréquemment impliquée dans des relations de cannibalisme ou de prédation intragilde (Pell *et al.*, 2008). C'est de plus un prédateur mobile, dit "chercheur-actif", qui possède la capacité de se déplacer d'une colonie à l'autre, d'un plant à l'autre. Par sa taille, sa mobilité et sa voracité, elle induit les stratégies défensives discutées précédemment (Losey et Denno, 1998a).

Sachant que la chute implique une disparition immédiate de proies alternatives (extraguildes) et que la cécidomyie est un organisme furtif à faible mobilité qui bénéficie d'un effet protecteur dû à la présence de la colonie (Lucas et Brodeur, 2001), nous avons donc émis l'hypothèse 1) qu'un taux de chute élevé augmente l'intensité d'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif. De plus, comme ce ne sont pas toutes les espèces de pucerons qui expriment le comportement de chute avec la même intensité, nous avons donc émis également l'hypothèse 2) qu'une espèce de pucerons présentant une forte propension à la chute induit, entre un prédateur actif et un prédateur furtif, un taux d'IGP plus élevé qu'une espèce dont la propension à la chute est plus faible.

## Méthodologie

### *Organismes*

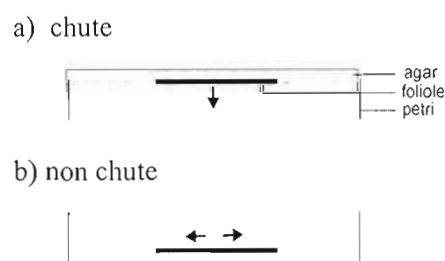
Tous les insectes ont été élevés en laboratoire sous une photopériode de 16L : 8O (lumière : obscurité), une température entre 22-25 °C et à 25 % d'humidité relative. Le puceron du pois, *A. pisum*, et le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Sulzer), constituaient les proies extraguildes. Le puceron du pois a été choisi pour sa forte propension à la chute. Le puceron vert du pêcher, possédant une anatomie similaire à *A. pisum*, a quant à lui été choisi pour représenter *A. pisum* en absence de chute. Tous les pucerons ont été élevés sur gourgane (*Vicia faba* L.). Les larves de la cécidomyie du puceron, *A. aphidimyza*, prédateur furtif et proie intragilde, ont été élevées durant quelques générations sur le puceron noir de la fève, *Aphis fabae* Scopoli, lui-même élevé sur gourgane. Finalement, les larves de la coccinelle

asiatique, *H. axyridis*, prédateur actif intragilde, ont été élevées sur œufs de *Sitotroga cerealella* Olivier, pollen, diète artificielle (Firlej *et al.*, 2006) et eau sucrée.

### *Incidence de la chute (en petri)*

Afin de supprimer le comportement de chute d'*A. pisum*, mais tout en conservant la mobilité des individus, une première expérience a été réalisée en petri où une foliole de gourgane était déposée sur gel d'agar neutre (surface abaxiale à découvert) pour conserver la turgescence du tissu (Brodeur et Cloutier, 1992). Quinze (15) pucerons du pois de même taille (LI) et même couleur étaient ensuite inoculés sur la foliole et étaient laissés de côté durant 14 heures pour permettre la cohésion de la colonie sur la foliole (Hopkins et Dixon, 1997). Puis, une cécidomyie de dernier stade larvaire était introduite au sein de la colonie à l'aide d'un pinceau humide et lorsqu'elle avait contacté un puceron, une larve de coccinelle (*H. axyridis*, LIII) était introduite sur le gel, toujours au même endroit par rapport à la feuille. Ensuite, durant une (1) heure, les déplacements, chutes, arrêts ainsi qu'interactions de prédation entre acteurs étaient recensés et chronométrés. Un dessin de la position des protagonistes était également effectué à intervalle de 15 minutes. Seuls les pucerons se trouvant directement sur la foliole ou le gel d'agar étaient considérés comme disponibles à un effet de dilution, i.e. faisant partie de la colonie. La surface du gel d'agar a été incluse à la colonie parce qu'elle formait une continuité avec la surface de la foliole et parce que la coccinelle pouvait facilement interagir avec un organisme se situant sur le gel d'agar tout en demeurant sur la foliole.

Deux positions du petri ont été utilisées afin de permettre ou d'empêcher la chute d'*A. pisum* : a) "chute" : ouverture du petri vers le bas, orientant la surface exposée de la foliole vers le bas et permettant la chute des pucerons, et b) "non chute" : ouverture du petri vers le haut, orientant la surface exposée de la foliole vers le haut et empêchant la chute des pucerons (figure 6). Quinze réplicats ont été réalisés pour chacune des positions et pour chacune des combinaisons de protagonistes



**FIGURE 6 Orientation des petris** – a) orientation de la foliole vers le bas, permettant la chute des pucerons; b) orientation de la foliole vers le haut, empêchant la chute des pucerons.

suivantes : pucerons, cécidomyie-pucerons, coccinelle-pucerons et coccinelle-cécidomyie-pucerons (total de 120 réplicats). Les folioles déposées sur gel d'agar étaient toutes de taille similaire, i.e.  $5,0 \pm 0,3$  cm de long.

Le réplicat était considéré terminé lorsqu'il y avait IGP ou lorsque l'un des deux prédateurs avait quitté le gel d'agar. De même, un puceron ayant quitté le gel d'agar était considéré comme ayant quitté la colonie et était retiré du petri. D'ailleurs, une fois la colonie quittée, aucun puceron ne pouvait y revenir.

Afin de comparer les taux de chute moyens, un test de Wilcoxon a été utilisé (JMP IN 5.1.2). Un taux de chute était calculé selon l'équation suivante :

$$\text{Taux de chute} = \frac{\text{nb de pucerons ayant chuté}}{\text{nb de pucerons initial}} \quad (2)$$

Les taux d'IGP entre "chute" et "non chute" ont été comparés à l'aide d'un test exact de Fisher. Le nombre de pucerons restant au sein de la colonie a de plus été comparé par période de 10 minutes entre les variables "chute" et "non chute" à l'aide d'un test de Wilcoxon. Finalement, une comparaison du nombre de pucerons restant sur la foliole (excluant le gel d'agar) en présence d'IGP et en absence d'IGP a été réalisé pour les deux variables à l'aide d'un test de Wilcoxon. Le nombre de pucerons restant sur la foliole est approximatif puisqu'il a été déterminé à l'aide du dernier schéma de la position des protagonistes (réalisés aux 15 minutes) avant la fin du réplicat.

Étant donné que l'orientation de la colonie de pucerons par rapport au sol est une variable dont l'effet demeure inconnu sur le système utilisé, nous avons donc utilisé nos traitements "coccinelle-pucerons" afin de comparer les déplacements des pucerons en présence de *H. axyridis* entre les variables "chute" et "non chute". À cette fin, un test de Wilcoxon a été utilisé pour comparer chacune des valeurs suivantes entre les variables :

- a) Nombre d'événements de prédation d'un puceron par *H. axyridis* (prédation);

- b) Nombre d'événements de déplacement d'un puceron par la marche au sein de la colonie (marche);
- c) Nombre d'événements où un puceron quitte la colonie par la marche sans retour (désertion);
- d) Nombre d'événements où un puceron quitte la colonie par la chute (chute);
- e) Nombre d'événements où un puceron quitte la colonie sans retour (départ = désertion + chute);
- f) Nombre de déplacements effectués par les pucerons (déplacement = désertion + chute + marche).

### ***Incidence de l'espèce de puceron (sur plant)***

Alors que les tests en petri permettent de vérifier si la chute proprement dite affecte le taux d'IGP, les tests sur plant permettent de vérifier si, entre deux espèces de pucerons similaires, mais possédant des propensions à la chute différentes, le taux d'IGP se trouve atténué par une propension plus faible. Sur plant de gourganes (environ 20 cm), ayant 3 feuilles bien développées, 15 pucerons étaient placés sur la surface abaxiale d'une foliole de la 2e feuille à l'aide d'une pince-réceptacle. Chaque foliole sélectionnée pour accueillir une colonie possédait une taille similaire. Deux espèces de pucerons ont été comparées : le puceron du pois (*A. pisum*, LI) et le puceron vert du pêcher (*M. persicae*, LII); le premier est reconnu pour chuter facilement en présence d'un prédateur alors que le deuxième chute rarement (Klingauf, 1967; Nelson et Rosenheim, 2006). Les pucerons des deux espèces ont été sélectionnés de façon à avoir une grosseur et une couleur semblables et ont été comparés à un individu étalon conservé dans l'alcool glycérolé. Cette façon de procéder a permis d'uniformiser la colonie et d'éliminer l'influence de la grosseur et de la couleur des individus sur la relation prédateur-proie (Woodward et Hildrew, 2002). Selon Lanzoni *et al.* (2004), ces deux espèces de pucerons possèdent une qualité nutritive similaire pour *H. axyridis*. Après 14 heures, pour permettre la cohésion de la colonie sur la feuille (Hopkins et Dixon, 1997), la pince réceptacle était retirée et le nombre de pucerons était compté afin de s'assurer du nombre en place. Advenant un nombre d'individus inférieur à 15, sans être inférieur à 11, des pucerons supplémentaires étaient rajoutés à l'aide d'un pinceau humide pour obtenir une

colonie de 15 pucerons et le plant était mis de côté jusqu'à l'établissement de ces derniers. Une cécidomyie (*A. aphidimyza*) de dernier stade larvaire était ensuite introduite au sein de la colonie à l'aide d'un pinceau humide. Lorsque cette dernière avait contacté un puceron, la larve de coccinelle (*H. axyridis*, LIII) était introduite à la base du pétiole de la 2<sup>e</sup> feuille et durant une heure, tous les déplacements, chutes, arrêts ainsi qu'interactions entre acteurs étaient recensés et chronométrés. Seuls les pucerons se trouvant sur la face abaxiale de la foliole étaient considérés comme disponibles à un effet de dilution, i.e. faisant partie de la colonie.

Quinze réplicats ont été réalisés pour chacune des espèces de puceron et pour chacune des combinaisons de protagonistes suivantes : pucerons, cécidomyie-pucerons, coccinelle-pucerons et coccinelle-cécidomyie-pucerons (total de 120 réplicats). Pour qu'un réplicat soit retenu, *H. axyridis* devait entrer en contact avec la colonie durant plus d'une minute. Un réplicat était considéré terminé lorsque l'une des situations suivantes se concrétisait : lorsqu'il y avait IGP, lorsque l'un des deux prédateurs quittait la foliole ou après une période d'une heure. De plus, une fois chuté, le dispositif ne permettait pas le retour des pucerons sur le plant.

Afin de comparer les taux de chute moyens (équation 1), un test de Wilcoxon a été utilisé. Les taux d'IGP entre les variables *A. pisum* et *M. persicae* ont été comparés à l'aide d'un test exact de Fisher. Le nombre de pucerons restant au sein de la colonie a de plus été comparé par période de 10 minutes entre *A. pisum* et *M. persicae* à l'aide d'un test de Wilcoxon. Finalement, une comparaison du nombre de pucerons restant dans la colonie en présence d'IGP et en absence d'IGP a été réalisé pour chacun des pucerons à l'aide d'un test de Wilcoxon.

Puisque chaque espèce de puceron possède une propension différente au retrait, à la fuite ou à toutes autres stratégies défensives, nous avons comparé les déplacements des pucerons en présence de *H. axyridis* entre les variables ("*A. pisum*" vs "*M. persicae*") à l'aide du traitement "coccinelle-pucerons" afin de caractériser nos résultats. Les valeurs a) à f)

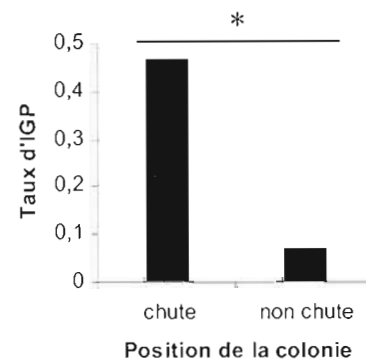
calculées sur les variables en petri ont donc été comparées entre les deux espèces de pucerons sur plant à l'aide d'un test de Wilcoxon.

## Résultats

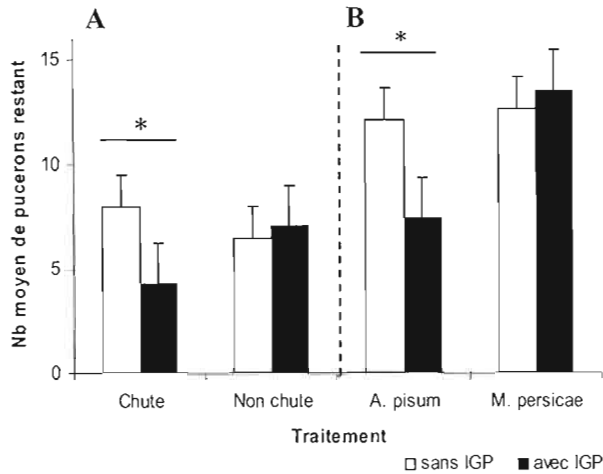
### *Incidence de la chute (en petri)*

En absence de coccinelle (traitements "pucerons" et "cécidomyie-pucerons"), le taux de chute d'*A. pisum* entre la position "chute" et "non chute" est similaire pour le traitement "pucerons", i.e. nul (taux de chute = 0%). De même, la différence entre "chute" et "non chute" est non significative pour le traitement "cécidomyie-pucerons" (taux de chute moyen = 0,4%; Wilcoxon,  $P = 0,3506$ ). Par contre, les traitements avec coccinelle ("coccinelle-pucerons" et "coccinelle-cécidomyie-pucerons") démontrent un taux de chute significativement plus grand en position "chute" qu'en position "non-chute" (Wilcoxon :  $P < 0,0001$  dans les deux cas), avec un taux de chute moyen atteignant 32,6% sur une heure (traitement "coccinelle-pucerons").

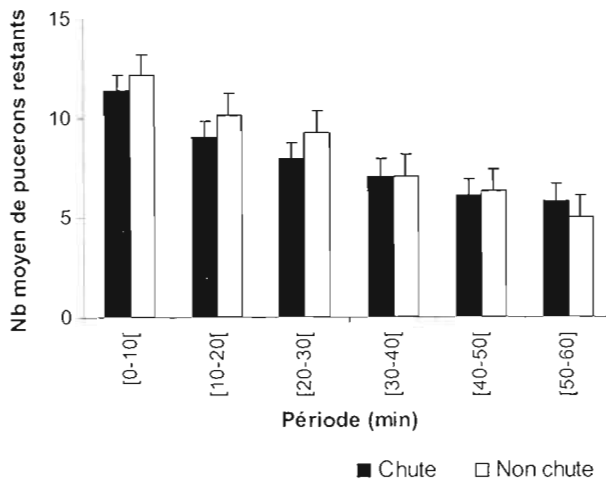
Le traitement "coccinelle-cécidomyie-pucerons" présente un taux d'IGP en position "chute" qui atteint près de sept fois celui de la position "non-chute" avec un taux de 46,7 % (IGP "non-chute" = 6,7%; Fisher,  $P = 0,0176$ ; figure 7). La comparaison entre le nombre de pucerons restants "avec IGP" et le nombre de pucerons restants "sans IGP" (données sans agar), dénote d'ailleurs un plus faible nombre de pucerons en présence d'IGP pour le traitement "chute" (Wilcoxon,  $P = 0,0312$ ), alors que le traitement "non chute" ne présente pas cette différence ( $P = 0,7919$ ; figure 8).



**FIGURE 7** Comparaison des taux d'IGP après une heure entre les traitements "chute" et "non chute"



**FIGURE 8** Nombre moyen de pucerons restant sur la foliole uniquement en absence d'IGP ainsi qu'à l'IGP après 1h – A) résultats obtenus en petri en excluant les pucerons situés sur l'agar; B) résultats obtenus sur plant (\* indique une différence significative).



**FIGURE 9** Nombre moyen de pucerons restant disponibles pour un effet de dilution à travers le temps (en petri)

Le nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution (agar et foliole) à travers le temps demeure toutefois similaire entre les deux positions (Wilcoxon,  $P_{[0-10\text{min}[} = 0,7945$ ;  $P_{[10-20\text{min}[} = 0,3362$ ;  $P_{[20-30\text{min}[} = 0,4021$ ;  $P_{[30-40\text{min}[} = 0,9333$ ;  $P_{[40-50\text{min}[} = 0,8188$ ;  $P_{[50-60\text{min}[} = 0,7707$ ; figure 9). La décroissance observée du nombre de pucerons atteint plus de 60 % au bout d'une heure, laissant une moyenne de 5,9 pucerons disponibles pour un effet de dilution en position "chute" et de 5,0 pucerons en position "non chute" à la fin de la période.

Enfin, les résultats obtenus à l'aide des traitements "coccinelle-pucerons" démontrent qu'en petri, *A. pisum* a un déplacement total équivalent dans les deux positions, i.e. "chute" et "non-chute" (Wilcoxon,  $P = 0,1506$ ; tableau 1A<sub>(f)</sub>). De même, un nombre non différent d'individus quitte la colonie quelle que soit la position du petri ( $P = 0,1503$ ; tableau 1A<sub>(e)</sub>). Le nombre d'individus désertant la colonie demeure également équivalent au nombre d'individus chutant ( $P = 0,1503$ ).

**TABEAU 1 Comportement des pucerons en présence de *H. axyridis*, en petri et sur plant (traitements "coccinelle-pucerons")** – (a) *prédation* : événements de consommation d'un puceron par *H. axyridis*; (b) *marche* : événements de déplacement d'un puceron par la marche au sein de la colonie; (c) *désertion* : événements où un puceron quitte la colonie par la marche; (d) *chute* : événements où un puceron quitte la colonie par la chute; (e) *départ* : événements de désertion et de chute combinés; (f) *déplacements* : somme des événements de déplacements effectués par les pucerons (désertion + chute + marche); la valeur de *P* provient d'un test de Wilcoxon; les valeurs en gras indiquent une valeur plus élevée lorsque la différence entre les deux variables est significative.

	A) en petri ( <i>A. pisum</i> )			B) sur plant ( <i>A. pisum</i> vs <i>M. persicae</i> )		
	Nombre moyen d'événements		<i>P</i>	Nombre moyen d'événements		<i>P</i>
	Non-chute	Chute		<i>M. persicae</i>	<i>A. pisum</i>	
a) prédation	2,8	2,9	0,8149	1,7	1,2	0,2334
b) marche	<b>6,3</b>	2,3	0,0099	<b>1,6</b>	0,5	<b>0,0129</b>
c) désertion	<b>3,5</b>	1,0	0,0180	<b>2,3</b>	0,1	<b>0,0004</b>
d) chute	0,8	<b>4,9</b>	< 0,0001	0,1	<b>11,4</b>	< 0,0001
e) départ (c+d)	4,3	5,9	0,1503	2,5	<b>11,5</b>	< 0,0001
f) déplacements (b+c+d)	10,6	8,2	0,1506	4,1	<b>12,0</b>	< 0,0001

### *Incidence de l'espèce de puceron (sur plant)*

En absence de menace d'un prédateur actif, les traitements "puçerons" et "cécidomyie-pucerons" montrent des taux de chute nuls, et ce, pour *A. pisum* et *M. persicae*. Par contre, en présence de *H. axyridis*, *A. pisum* possède une propension à la chute au moins 20 fois plus élevée que *M. persicae* : au sein du traitement "coccinelle-cécidomyie-pucerons", *A. pisum* présente un taux de chute atteignant 44,4 % sur une heure, alors que *M. persicae* ne chute qu'à 2,1 % (Wilcoxon,  $P < 0,0001$ ). En absence de cécidomyie (traitement "coccinelle-pucerons"), le taux de chute d'*A. pisum* atteint 78,3%, alors que celui de *M. persicae* est de 2,2% ( $P < 0,0001$ ).

Les taux d'IGP après une heure sont similaires pour les deux espèces de pucerons, avec des taux de 40,00 % pour *A. pisum* et 31,25 % pour *M. persicae* (Fisher,  $P = 0,6017$ ; figure 10). Toutefois, la comparaison entre le nombre de pucerons restants en présence d'IGP et le nombre de pucerons restants en absence d'IGP montre un nombre de pucerons restants significativement plus faible pour le traitement *A. pisum* en présence d'IGP (Wilcoxon,  $P = 0,0480$ ), alors que le traitement *M. persicae* ne présente pas cette différence ( $P = 0,2080$ ; figure 8). De plus, le nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution à travers le



temps est inférieur pour *A. pisum*, et ce, tout au long de la période d'une heure (Wilcoxon,  $P_{[0-10\text{min}[} = 0,0001$ ;  $P_{[10-20\text{min}[} = 0,0018$ ;  $P_{[20-30\text{min}[} = 0,0002$ ;  $P_{[30-40\text{min}[} = 0,0004$ ;  $P_{[40-50\text{min}[} = 0,0012$ ;  $P_{[50-60\text{min}[} = 0,0045$ ; figure 11). En fin de période, le nombre moyen de pucerons restants est de 2,6 pour *A. pisum* et de 7,6 pour *M. persicae*.

Enfin, les résultats obtenus à l'aide des traitements "coccinelle-pucerons" démontrent qu'*A. pisum* se déplace (marche + désertion + chute) davantage que *M. persicae* ( $P < 0,0001$ ; tableau 1B<sub>(f)</sub>) et quitte (désertion + chute) également davantage le site de colonisation ( $P < 0,0001$ ; tableau 1B<sub>(e)</sub>). Par contre, il effectue moins de déplacements par la marche au sein de la colonie et déserte également moins la colonie que *M. persicae* ( $P_{\text{marche}} = 0,0129$ ;  $P_{\text{désertion}} = 0,0004$ ; tableau 1B<sub>(b)</sub> et 1B<sub>(c)</sub>).

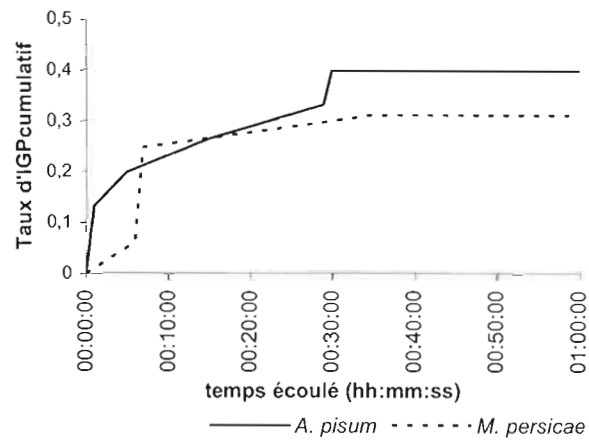


FIGURE 10 Taux d'IGP cumulatif en fonction du temps (sur plant)

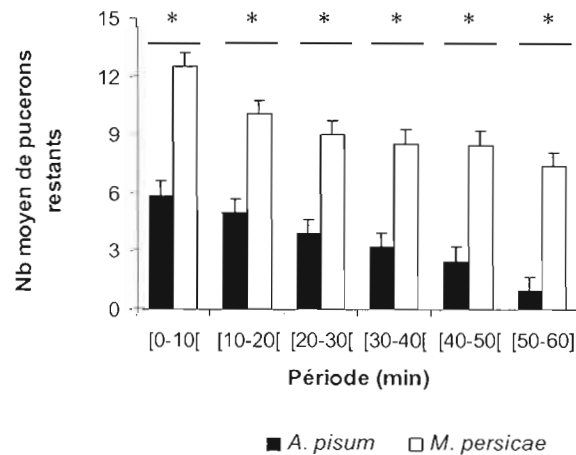


FIGURE 11 Nombre moyen de pucerons restants disponibles pour un effet de dilution à travers le temps (sur plant, sans *A. aphidimyza*)

## Discussion

Les résultats obtenus en petri supportent notre première hypothèse en démontrant qu'un taux de chute élevé chez les pucerons augmente de façon significative l'intensité d'IGP entre un prédateur actif et un prédateur furtif. De plus, la comparaison effectuée entre le nombre de

pucerons restants "avec IGP" et le nombre de pucerons restants "sans IGP" révèle un nombre moindre de pucerons pour les situations "avec IGP" (figure 8). Par contre, la diminution du nombre de pucerons dans le temps n'explique pas cette différence puisque le nombre de pucerons considérés disponibles pour un effet de dilution est demeuré similaire tout au long de l'expérience entre les positions "chute" et "non chute" (figure 9), et ce, en raison d'une équivalence entre le nombre de pucerons désertant en position "non chute" et le nombre de pucerons chutant en position "chute" (traitement "coccinelle-pucerons").

Plusieurs facteurs peuvent influencer le comportement de chute chez les pucerons. Les principaux sont : l'espèce, le génotype et la température (Brodsky et Barlow, 1986; Braendle et Weisser, 2001), la qualité de la plante hôte, l'âge et la densité des individus (McConnell et Kring, 1990; Stadler *et al.*, 1994), la qualité et la quantité de phéromones d'alarme (Losey et Denno, 1998b), et les caractéristiques liées à l'ennemi telles que la taille et la mobilité (Evans, 1976). Bien que nos résultats montrent que la chute engendre, dans le temps, une diminution du nombre de pucerons similaire à celle occasionnée par la désertion (figure 9), nos résultats montrent également que ce comportement peut occasionner une décroissance plus importante du nombre de pucerons pouvant mener à un taux d'IGP plus élevé (figure 8). En effet, la comparaison du nombre de pucerons restants "avec IGP" et "sans IGP" révèle un nombre de pucerons plus faible lors d'événements d'IGP. Mais l'évaluation du nombre de pucerons disponibles à un effet de dilution est peut-être biaisée. L'inclusion de la surface d'agar dans le dénombrement des pucerons considérés disponibles à un effet de dilution dans le temps peut avoir nui à l'évaluation. En fait, les résultats de l'analyse dans le temps (avec agar; figure 9) comparés à ceux de l'analyse réalisée à partir du nombre de pucerons restants sur la foliole "avec" ou "sans IGP" (sans agar; figure 8) suggèrent que la proximité des individus jouerait un rôle plus important que présumé dans l'effet de dilution et pourrait impliquer un effet de horde égoïste (Hamilton, 1971 – dynamique intragroupe par laquelle les individus, en raison de leur proximité et de leur situation au sein d'un groupe, partagent leur risque de prédation et diminuent ainsi leur risque individuel d'être attaqué). En effet, l'exclusion du gel d'agar élimine les individus éloignés, restreint le nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution à ceux qui se situent plus près de la proie intragilde et permet de déceler une différence entre le nombre de pucerons restants en absence d'IGP et en présence d'IGP (figure

8A). Ceci pourrait donc expliquer pourquoi nous retrouvons des taux d'IGP différents (figure 7) pour un nombre de pucerons semblable dans le temps (figure 9). En fait, la règle d'inclusion des pucerons au sein de l'effet de dilution devrait être restreinte, i.e. qu'au lieu de considérer la foliole dans son ensemble pour circonscrire la colonie impliquée dans l'effet de dilution, une échelle prenant en considération la proximité des individus devrait être utilisée. En fait, nous suggérons que la distance entre les individus soit calculée lors d'études portant sur l'effet de dilution entre un prédateur actif et un prédateur furtif.

Sur plant, les résultats obtenus ne supportent pas notre hypothèse énonçant qu'une espèce de pucerons présentant une forte propension à la chute induit un taux d'IGP plus élevé qu'une espèce dont propension à la chute est plus faible. Ils tendent plutôt à démontrer qu'une faible propension à la chute des pucerons n'implique pas nécessairement une diminution de l'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif. L'analyse des résultats met plutôt en évidence une influence similaire sur l'IGP de la chute chez *A. pisum* et du retrait chez *M. persicae*. En effet, comme en témoigne la comparaison des taux d'IGP et du nombre de pucerons restants, ce dernier n'est pas garant du premier : pour des taux d'IGP similaires, *A. pisum* présente un nombre de pucerons restants significativement plus bas "avec IGP", alors que pour *M. persicae*, ce nombre demeure élevé que ce soit "avec" ou "sans IGP" (figure 8). De plus, bien que le nombre de pucerons des deux espèces décroisse dans le temps et qu' *A. pisum* présente une décroissance significativement plus importante que *M. persicae* (figure 11), le taux d'IGP obtenu, pour un nombre de *M. persicae* significativement plus élevé, est similaire (figure 10).

Une variation dans la taille, la valeur nutritive ou le comportement des pucerons pourrait avoir influencé les résultats. Toutefois, comme la taille des protagonistes a été gardée constante et que, selon Lanzoni *et al.* (2004), la valeur nutritive de ces deux espèces de pucerons est similaire, le comportement des pucerons demeure le facteur explicatif alternatif le plus probable. La différence obtenue entre petri et plant pourrait résulter des aptitudes développées par *M. persicae* pour la marche et lui permettrait d'échapper plus aisément à un prédateur tout en demeurant à l'endroit où se trouve sa ressource. Ce faisant, la réorganisation des individus au sein de la colonie, causée par le comportement de déplacement par la marche (retrait), exposerait davantage le prédateur furtif et réduirait ainsi l'effet de dilution.

Ceci pourrait expliquer également l'absence de différence entre les taux d'IGP, et ce, même si le nombre de pucerons restants diverge entre *A. pisum* et *M. persicae*. En fait, la comparaison du nombre de pucerons restants "avec IGP" et "sans IGP" révèle qu'en présence d'*A. pisum*, i.e. en présence du comportement de chute, les événements d'IGP se produisent lorsqu'il y a moins d'individus (figure 8). Ces résultats concordent avec ceux obtenus en petri et annoncent qu'une réduction importante du nombre de pucerons occasionnée par la chute augmente le taux d'IGP. Toutefois, les résultats obtenus avec *M. persicae* sont différents. Ils tendent plutôt à démontrer qu'un taux d'IGP similaire à celui obtenu en présence de chute peut également survenir en présence d'une quantité importante de pucerons. Dès lors, serait-il possible d'associer une valeur de dilution propre à chaque espèce de puceron? Nous savons que les réponses défensives des pucerons sont exprimées de façon inégale entre les espèces (Dixon, 1998). Par exemple, bien qu'*A. pisum* et *A. kondoi* puissent adopter un comportement de chute, la propension à la chute d'*A. kondoi* est moindre que dans le cas d'*A. pisum* (Losey et Denno, 1998b). Nos résultats le démontrent également : *M. persicae* possède une propension plus faible à la chute qu'*A. pisum* (tableau 1B<sub>(d)</sub>). Nous savons de plus qu'il est possible d'observer une inégalité de l'efficacité des stratégies en fonction du risque pour une même espèce. Par exemple, Evans (1976) a déterminé que le comportement de ruade chez *A. pisum* était plus efficace lorsque le ratio de taille prédateur-proie était faible, alors que la chute était le comportement le plus efficace en présence d'un ratio élevé. Mais dans les deux cas, le retrait occupait une position intermédiaire et avait généralement une plus faible probabilité de succès. Bien que jamais démontré, deux espèces pourraient par conséquent réagir de façon différente face au même risque de prédation, mais avec une efficacité similaire. Ce faisant, si l'une des espèces utilise la marche de façon prépondérante et qu'une autre espèce favorise plutôt la chute, la première devrait présenter un plus grand nombre d'individus restant au sein de la colonie que la seconde. L'effet de dilution étant principalement basé sur le nombre d'individus avec lequel un individu peut partager son risque de prédation, une valeur de dilution pourrait être octroyée *ipso facto* à chaque espèce. Cette valeur pourrait prendre la forme d'un rapport entre le taux d'IGP et le nombre de proies extraguildes restantes. Afin d'étayer davantage cette prémisse, des expériences supplémentaires sont toutefois requises. Par exemple, il faudrait comparer plus de deux

espèces possédant des comportements défensifs différents face à un même risque de prédation.

D'un autre côté, afin d'évaluer la cohésion de la colonie de pucerons, nous avons établi les limites de la surface abaxiale de la foliole comme étant celles de la colonie et, par conséquent, celles des pucerons disponibles pour un effet de dilution. Le taux de marche significativement plus élevé observé chez *M. persicae* (tableau 1B<sub>(b)</sub>), la faible réduction du nombre de pucerons restants sur la foliole et le taux d'IGP élevé (similaire à celui obtenu en présence d'*A. pisum*) portent à croire que la cohésion d'une colonie devrait être évaluée à une échelle plus restreinte. Bien que cette hypothèse ne puisse être vérifiée dans le cadre de cette étude, elle nous porte à suggérer, tout comme en petri, que la proximité des individus devrait être calculée lors d'études impliquant l'effet de dilution pour un prédateur furtif.

En regard des résultats obtenus, nous pouvons donc conclure que le comportement de chute des pucerons augmente le taux d'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif. Toutefois, l'observation seule du comportement de chute chez les pucerons demeure insuffisante pour évaluer le préjudice porté à la proie intraguilde. En effet, nos résultats indiquent que certains comportements défensifs, tel le retrait, peuvent avoir une incidence équivalente à celui de la chute. Nos résultats suggèrent également que la densité des pucerons au sein d'une colonie devrait être évaluée en parallèle au nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution, et ce, sur une échelle restreinte. En fait, le comportement de retrait observé chez les pucerons induit un taux d'IGP similaire à celui de la chute, mais sans réduire de façon aussi significative le nombre d'individus au sein de la colonie. Dès lors, la véritable incidence des comportements défensifs des proies extraguilides sur les risques d'IGP d'un prédateur furtif ne réside peut-être pas dans le mécanisme du comportement défensif, mais plutôt dans sa conséquence, i.e. dans le déplacement et la réorganisation des individus au sein d'une colonie. Enfin, comme *A. aphidimyza* fait preuve d'une grande capacité discriminatoire dans le choix d'un site d'oviposition (Lucas et Brodeur, 1999), nous posons la question : est-ce que l'espèce de puceron pourrait influencer la décision de ponte au même titre que la plante hôte, la présence de prédateurs et la taille de la colonie ?

**REMERCIEMENTS**

Nous remercions le CRSNG pour le support financier octroyé à Éric Lucas, les aides de laboratoire s'étant appliquées à entretenir les élevages entre 2005 et 2006 (avec un merci particulier à Jennifer de Almeida et Karine Gauthier), les collègues du laboratoire LutteBio de l'UQAM ainsi que ceux qui ont révisé ce travail afin de le rendre convenable.

## DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES

Suite aux analyses, nous constatons que notre hypothèse énonçant que le prédateur actif réduit significativement les probabilités de survie du prédateur furtif de façon directe (prédation) et indirecte (réduction des ressources) est supportée par nos résultats. De même, l'hypothèse postulant qu'une forte propension des pucerons au comportement de chute augmente l'intensité d'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif est également supportée par nos résultats. Toutefois, les deux hypothèses suivantes ne sont pas étayées par nos résultats : 1) la densité de trichomes liée au site de colonisation des pucerons affecte de façon négative l'intensité de la relation d'IGP, et 2) une espèce de pucerons présentant une forte propension à la chute induit, entre un prédateur actif et un prédateur furtif, un taux d'IGP plus élevé qu'une espèce dont la propension à la chute est plus faible.

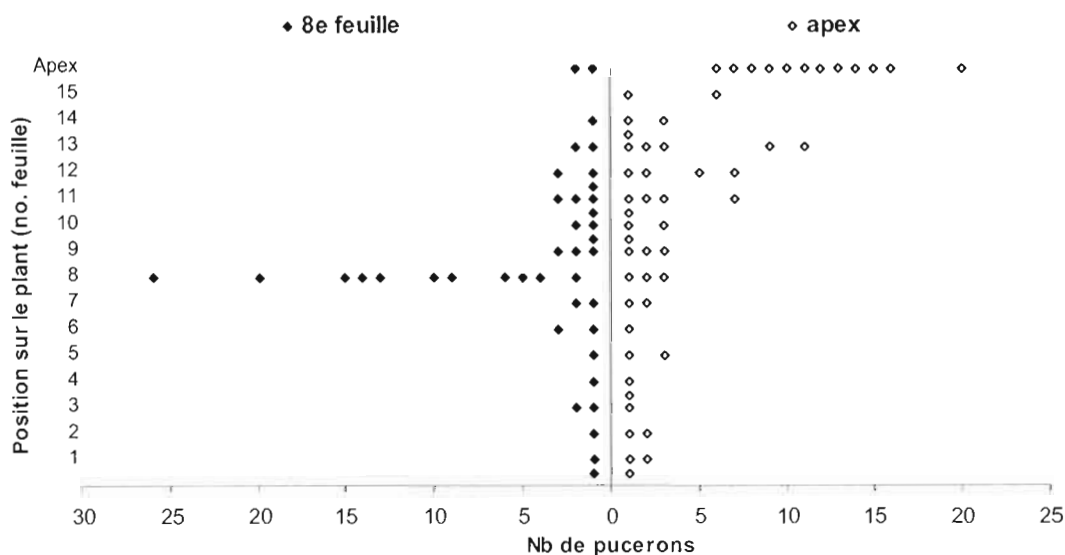
En somme, un prédateur actif possède effectivement un impact direct significatif sur un prédateur furtif (IGP). Bien que nous n'ayons pas démontré les effets indirects, nos résultats suggèrent fortement que la présence d'un prédateur actif possède également un effet indirect significatif sur un prédateur furtif en diminuant le nombre de pucerons disponibles pour la consommation et pour l'effet de dilution. Nous avons également remarqué qu'une densité très élevée de trichomes ne joue pas le rôle protecteur supposé par Lucas et Brodeur (1999) pour les larves d'*A. aphidimyza* de dernier stade, ayant même potentiellement un effet contraire. Finalement, le comportement de chute des pucerons augmente le taux d'IGP entre un prédateur furtif et actif. Toutefois, des espèces exprimant d'autres comportements défensifs peuvent avoir une incidence similaire sur le taux d'IGP entre ces deux prédateurs.

*H. axyridis* se retrouve régulièrement comme prédateur intragilde au sein de relations fortement asymétriques (Yasuda *et al.*, 2001, 2004; Felix & Soares, 2004; Pell *et al.*, 2008). Les principaux traits fonctionnels lui permettant de se distinguer ainsi sont sa taille, son comportement agressif (Yasuda *et al.*, 2004), sa grande polyphagie ainsi que ses stratégies de défenses chimiques et physiques (Hodek et Honek, 1996).

À l'inverse, la cécidomyie du puceron, *A. aphidimyza*, est un prédateur furtif aphidiphage strict et possède un potentiel de locomotion relativement faible. Usurpant l'effet de dilution induit par la colonie de pucerons pour se protéger de ses prédateurs, elle possède peu de stratégies défensives autres, si ce n'est la fuite par reptation, le saut chez les larves de dernier stade et une pupaison au sol (Milne, 1960) ainsi que des toxines paralysantes (Laurema *et al.*, 1986). Ces caractéristiques la rendent vulnérable, non seulement à l'IGP, mais également à la disparition de la colonie de pucerons dans laquelle elle doit évoluer pour atteindre le stade adulte. En fait, dans le cas où la colonie de pucerons venait à disparaître, la mort par inanition serait une conséquence probable puisque, contrairement à d'autres prédateurs furtifs vermiformes comme *Leucopis ninae* Tanasijtshuk et *L. gaimarii* Tanasijtshuk, aucune étude ne mentionne un déplacement possible entre les colonies. En effet, Gaimari et Turner (1997) mentionnent que ces deux dernières espèces peuvent se déplacer entre les colonies de pucerons à partir de leur 3<sup>e</sup> stade larvaire. D'un autre côté, une réduction du nombre de pucerons disponibles à la consommation pourrait également impliquer des effets indirects non létaux comme un ralentissement de la croissance de la larve (e.g. Lawton *et al.*, 1980; Baker, 1982.; Ball et Baker, 1995; Anholt et Werner, 1998), ce qui pourrait (1) accroître le temps de génération (Athhan *et al.*, 2004), et (2) accroître la fenêtre de vulnérabilité de la larve aux prédateurs intraguïdes (Lucas, 2005).

Bien que nos résultats ne démontrent pas directement ces effets indirects, ils démontrent toutefois que *H. axyridis* possède un impact significatif sur la réduction du nombre de pucerons disponibles pour un effet de dilution ainsi que sur le nombre de pucerons disponibles à la consommation pour la cécidomyie au sein d'une petite colonie. Deux scénarios peuvent expliquer cette réduction : 1) la prédation des pucerons par la coccinelle et 2) la dispersion des pucerons due à la présence de la coccinelle. En fait, il est connu que les pucerons réagissent à la présence d'un prédateur en exprimant une suite de comportements défensifs allant de la ruade à la chute, en passant par l'émission de phéromones (Dixon, 1958). Les derniers stades larvaires de coccinelle peuvent induire de telles perturbations chez les pucerons (Clark et Messina, 1998), entraînant une dispersion des individus en dehors du site de colonisation initial comme observé dans nos résultats (figure 12). En réduisant ainsi le





**FIGURE 12 Répartition sur le plant des pucerons restants après 8h (en présence de *H. axyridis* et *A. aphidimyza*)** – Chaque no. en position verticale correspond à la position d'une feuille à partir de la base du plant (1 étant la première feuille à partir de la base); chaque point correspond aux données d'un répliquat après 8h; les points situés entre deux lignes correspondent au nombre de pucerons présents sur la portion de tige située entre les deux no. de feuille correspondants.

nombre de proies servant à la subsistance et à la protection de la cécidomyie, nous pouvons par conséquent avancer que *H. axyridis* influence également de façon négative la survie d'*A. aphidimyza* par les effets indirects énoncés précédemment. En effet, étant donné sa faible capacité de dispersion, il est hautement improbable qu'une larve de cécidomyie puisse se relocaliser au sein d'une nouvelle colonie suite à la disparition de la sienne. Il sera toutefois nécessaire de vérifier concrètement ces impacts au sein d'expériences ultérieures. Ces expériences pourront entre autres comporter une évaluation, après disparition d'une colonie de pucerons, du taux de mortalité d'*A. aphidimyza* à différents stades de croissance, de son taux de croissance, et ses capacités de déplacement entre colonies ainsi qu'entre plants. Ces expériences devront également tenir compte de la présence potentielle de fourmis. Effectivement, en milieu naturel, il arrive qu'une colonie de pucerons puisse être exploitée par les fourmis. Cette relation mutualiste fournit à ces dernières une sécrétion riche en hydrate de carbone ou en acides aminés et, en retour, les pucerons reçoivent des bénéfices variés tels qu'une meilleure protection contre les pathogènes (Buckley, 1987) et les ennemis

naturels (Stadler *et al.*, 2001). Guénard (2007) a démontré qu'*A. aphidimyza* survivait au sein des colonies de pucerons exploitées par les fourmis, et ce, en raison de son mode de prédation furtif. Au contraire, la majorité des prédateurs aphidiphages sont régulièrement attaqués par ces dernières (Bartlett, 1961; Banks, 1962; Renault *et al.*, 2005). En émettant la prémisse que la cécidomyie bénéficie, au même titre que les pucerons, de la protection des fourmis, la présence de fourmis pourrait donc modifier l'influence négative de la coccinelle sur la survie de la cécidomyie.

Plusieurs études ont démontré que la structure et les particularités de la plante hôte peuvent créer des refuges pour la proie intragilde (Messina et Hanks, 1998; Finke et Denno 2002; Lucas, 2005) ou encore entraver le déplacement des organismes (Shah, 1982; Carter *et al.*, 1984; Cortesero *et al.*, 2000; Lucas, 2005). Nous nous attendions alors à ce que la densité de trichomes élevée de l'apex combinée aux anfractuosités créées par le repliement des feuilles du bouton foliaire réduisent le taux d'IGP en entravant la recherche cynégétique et les déplacements de la coccinelle tout en fournissant des refuges pour la cécidomyie. Cette réduction du taux d'IGP ne s'exprime toutefois pas directement à travers nos résultats. Nous avons en fait observé qu'à l'apex, la coccinelle inspectait les anfractuosités créées par le repliement des feuilles en y enfonçant la tête, éliminant la potentialité d'un refuge pour la cécidomyie. Par contre, bien que nous n'ayons pas observé de différence entre les taux d'IGP aux deux sites, il se pourrait que la cécidomyie puisse tirer un avantage à se retrouver sous la 8<sup>e</sup> feuille. En fait, le temps moyen passé par visite par la coccinelle en recherche active sur la 8<sup>e</sup> feuille est près de 5 fois plus élevé qu'à l'apex (tableau 2). Ainsi, la coccinelle tend, en absence de pucerons, à prendre plus de temps pour trouver la cécidomyie sous la 8<sup>e</sup> feuille. Ceci nous porte à émettre l'hypothèse que la cécidomyie est moins bien protégée sur le bouton foliaire apical que sous la 8<sup>e</sup> feuille. Afin de valider cette hypothèse, il faudrait, entre autres, refaire des observations en continu en faisant varier la densité de trichomes pour un même site et en incluant des pucerons puisque, comme l'ont démontré Mondor et Roitberg (2000), les pucerons possèdent un pouvoir attractif sur *H. axyridis*.

Actuellement, les pucerons sont connus pour exhiber un large éventail de stratégies défensives (Dixon, 1958; Nault *et al.*, 1976; Aoki et Kurosu, 1986). Les plus répandues sont

TABLEAU 2 Allocation du temps moyen de recherche de *H. axyridis* pour chaque position sur le plant en absence de pucerons – Les temps (hh:mm:ss) en gras sont les valeurs les plus élevées pour une colonne donnée et les valeurs en noir sur fond gris sont les sites ayant été observés.

Position sur le plant	Temps moy de recherche / visite	Temps moy de repos / visite	Temps moy d'une visite
apex	00:00:27 ±00:00:30	00:00:04 ±00:00:10	00:00:31 ±00:00:35
11	00:00:40 ±00:00:35	00:00:03 ±00:00:11	00:00:43 ±00:00:44
10	00:00:46 ±00:01:03	00:00:00 ±00:00:00	00:00:46 ±00:01:03
9	00:01:17 ±00:01:18	00:00:46 ±00:02:20	00:02:03 ±00:03:22
8	00:02:29 ±00:02:34	<b>00:02:02</b> ±00:04:21	00:04:31 ±00:04:41
7	00:04:48 ±00:03:43	00:00:32 ±00:01:08	00:05:21 ±00:04:24
6	00:04:16 ±00:05:49	00:00:12 ±00:00:40	00:04:28 ±00:06:23
5	00:04:01 ±00:03:45	00:01:40 ±00:03:41	00:05:41 ±00:05:38
4	<b>00:05:50</b> ±00:05:21	00:00:23 ±00:01:04	<b>00:06:13</b> ±00:05:40
3	00:03:57 ±00:03:33	00:00:34 ±00:01:29	00:04:31 ±00:04:42
2	00:00:37 ±00:00:26	00:00:00 ±00:00:00	00:00:37 ±00:00:26
1	00:00:43 ±00:00:12	00:00:00 ±00:00:00	00:00:43 ±00:00:12
tige	00:00:42 ±00:00:57	00:00:02 ±00:00:15	00:00:44 ±00:01:04

cependant le retrait et la chute (Dixon, 1958; Klingauf, 1967). La chute demeure toutefois le comportement présentant le meilleur bénéfice en terme de réduction immédiate du risque de prédation, bien que les coûts subséquents, une fois au sol, puissent mener à un potentiel de mortalité plus élevé encore (Dill *et al.*, 1990).

La cécidomyie du puceron, *A. aphidimyza*, de par son comportement furtif, a la possibilité d'usurper l'effet de dilution créé par la colonie de pucerons (Lucas et Brodeur, 2001). Toutefois, la chute de pucerons en périphérie immédiate de la cécidomyie devrait augmenter sa vulnérabilité face à l'IGP du fait que le nombre d'individus avec lequel elle peut partager son risque de prédation se voit soudainement réduit, et ce, par la présence d'un prédateur intragilde. Bien que nos résultats avec une seule espèce de puceron (en petri) supportent cette hypothèse et révèlent un taux d'IGP plus élevé lorsque les pucerons peuvent chuter, notre comparaison entre deux espèces de pucerons (sur plant) montre que les probabilités d'IGP pour un prédateur furtif sont similaires pour des comportements défensifs différents. En effet, nous n'avons pas obtenu de différence significative de taux d'IGP entre les pucerons à forte propension à la chute (*A. pisum*) et de pucerons à forte propension au retrait (*M. persicae*).

Nous avons observé que la période de temps utilisée par la coccinelle pour consommer une proie permettait aux pucerons se trouvant immédiatement à côté de la proie et ne chutant pas de se disperser par la marche, induisant ainsi un effet similaire à la chute quant à la création de trouées dans la colonie. Ce temps écoulé entre la fin de l'activité de recherche cynégétique et la reprise de l'activité pourrait en partie expliquer cette absence de différence des taux d'IGP.

D'un autre côté, il est connu que la taille des protagonistes influence le choix d'une proie ainsi que l'issue des relations de prédation (Wilbur, 1988; Woodward et Hildrew, 2002; Lucas, 2005). Or, dans notre système, la taille de la cécidomyie était plus importante que celle des pucerons (3 mm vs 1,5 mm). Ceci a donc pu faire augmenter la profitabilité de la cécidomyie pour la coccinelle, d'autant plus que les deux espèces de pucerons utilisées possèdent, selon Lanzoni *et al.* (2004), une qualité nutritive similaire.

Nous avons également observé que le puceron paralysé par la cécidomyie pouvait créer un bouclier entre cette dernière et son prédateur intragilde. En effet, dans 43,5 % des cas où nous avons observé une rencontre entre la coccinelle et le complexe cécidomyie-puceron, c'est la proie de la cécidomyie (puceron paralysé) qui a été la cible de l'attaque de la coccinelle, permettant ainsi à la cécidomyie de fuir suite au contact (taux de fuite dû à la proie : *A. pisum* = 45,4 %; *M. persicae* = 41,7 %). Ce principe du bouclier pourrait donc réduire la pression d'IGP sur la cécidomyie quelle que soit l'espèce de puceron en présence, bien qu'il implique également une augmentation la compétition directe. Pour connaître le potentiel réel de réduction de l'IGP de ce phénomène, il faudrait réaliser, en observation continue, d'autres expériences ciblant le nombre de rencontres, le nombre de fuites dues à la présence d'un "bouclier" et le nombre de morts par IGP dues à l'absence de bouclier à différents stades de croissance des deux prédateurs.

Bien que les résultats obtenus en petri démontrent qu'il existe un impact de la chute des pucerons sur la relation d'IGP (avec un taux d'IGP près de sept fois plus grand en position "chute"), la comparaison du comportement d'*A. pisum* entre petri et plant nous porte à user de

réserve en raison d'une altération de son comportement entre les deux milieux. En effet, le tableau 3 met en évidence un nombre de déplacements par la marche (3A<sub>(b)</sub>) ainsi qu'un nombre d'événements de désertion (3A<sub>(c)</sub>) plus élevé en petri que sur plant. Au contraire, sur plant, le nombre d'événements de chute (3A<sub>(d)</sub>) est plus élevé qu'en petri de même que le nombre de départ (désertion + chute; 3A<sub>(e)</sub>) et de déplacements au total (marche + désertion + chute; 3A<sub>(f)</sub>). Le petri étant un milieu hautement artificiel, les interprétations doivent donc faire preuve de pondération. D'ailleurs, plusieurs auteurs, dont Fréchette *et al.* (2007), émettent une recommandation similaire sur les milieux hautement artificiels, conseillant que les expériences sur l'IGP effectuées dans de tels environnements doivent être interprétées avec circonspection. Les résultats de ces derniers présentaient des divergences dans les taux de prédation entre mirides : dans une arène sans plant, les mirides étaient hautement vulnérables à la prédation par les larves de syrphes, alors que sur plant, le taux de prédation par les syrphes était très faible.

**TABLEAU 3 Comparatif entre petri et plant des comportements des pucerons en présence de *H. axyridis* (traitements "coccinelle-pucerons")** – (a) *prédation* : événements de consommation d'un puceron par *H. axyridis*; (b) *marche* : événements de déplacement d'un puceron par la marche au sein de la colonie; (c) *désertion* : événements où un puceron quitte la colonie par la marche; (d) *chute* : événements où un puceron quitte la colonie par la chute; (e) *départ* : événements de désertion et de chute combinés; (f) *déplacements* : somme des événements de déplacements effectués par les pucerons (désertion + chute + marche); la valeur de *P* provient d'un test de Wilcoxon; les valeurs en gras indiquent une valeur plus élevée lorsque la différence entre les deux variables est significative.

A) petri vs plant (avec chute)				B) petri vs plant (sans chute)			
	Nombre moyen d'événements		<i>P</i>	Nombre moyen d'événements		<i>P</i>	
	Petri <i>A. pisum</i> chute	Plant <i>A. pisum</i>		Petri <i>A. pisum</i> non-chute	Plant <i>M. persicae</i>		
a) prédation	<b>2,9</b>	1,2	< 0,0001	2,8	1,7	0,1085	
b) marche	<b>2,3</b>	0,5	0,0016	<b>6,3</b>	1,6	0,0006	
c) désertion	<b>1,0</b>	0,1	0,0230	3,5	2,3	0,2381	
d) chute	4,9	<b>11,4</b>	< 0,0001	0,8	0,1	0,3173	
e) départ (c+d)	5,9	<b>11,5</b>	0,0002	4,3	2,5	0,2643	
f) déplacements (b+c+d)	8,2	<b>12,0</b>	0,0064	<b>10,6</b>	4,1	0,0006	

Il existe un nombre important de caractéristiques qui déterminent la direction, la symétrie et l'intensité d'une relation d'IGP. Parmi celles-ci se trouvent les stratégies de prédation, la structure des mandibules (Yasuda *et al.*, 2001), la taille relative des protagonistes (Majerus, 1994; Evans, 2000), la mobilité, les stratégies défensives, le degré de polyphagie et de spécificité de l'habitat ainsi que l'abondance des proies extraguildes (Polis *et al.*, 1989; Lucas *et al.*, 1998; Roy *et al.*, 2006). Par l'IGP, le prédateur intragilde bénéficie non seulement de la valeur nutritive de la proie, mais également de la suppression d'un compétiteur. La taille relative et la mobilité du prédateur et de la proie intragilde influencent par contre la mortalité des protagonistes : lorsque la taille et la mobilité augmentent, le taux de mortalité généralement diminue (Sengonca et Frings, 1985; Rosenheim *et al.*, 1995; Lucas *et al.*, 1998; Provost *et al.*, 2006). Dans nos deux systèmes, *A. aphidimyza* était de taille plus grande (3,0 mm vs 1,5 mm) et de plus faible mobilité que les pucerons (moyenne de 19,4 déplacements par *M. persicae* et de 90,1 déplacements par *A. pisum* sur une heure, contre une moyenne de 0,5 déplacement par *A. aphidimyza*). Ces deux facteurs combinés à la faible densité de nos colonies (N = 15) ont pu favoriser l'IGP et faire augmenter les taux observés. En fait, en milieu naturel, les colonies de pucerons sont composées d'individus de taille variable, pouvant égaler et même dépasser celle de la cécidomyie à des stades différents de sa croissance. De plus, Sato *et al.* (2003) mentionne qu'une faible abondance de proies en milieu naturel entraîne généralement une dispersion des larves de coccinelles, réduisant ainsi la fréquence de cannibalisme et d'IGP. Afin de généraliser nos résultats obtenus en laboratoire, il faudrait par conséquent reproduire nos expériences en milieu naturel avec des colonies de différentes tailles.

Des espèces ou des morphes de pucerons de couleur différente auraient également pu engendrer des résultats différents. En effet, certaines espèces de coccinelle semblent discerner les contrastes de couleur et utiliser cette faculté pour trouver leurs proies (Harmon *et al.*, 1998). Ce faisant, un puceron magenta (morphe de *M. persicae*) ou noir (*Aphis fabae* Scop.) dont le contraste avec le vert de la feuille est plus accentué que les pucerons vert jaune utilisés, pourrait attirer davantage le prédateur actif et réduire ainsi la pression de prédation sur le prédateur furtif. De plus, Braendle et Weisser (2001) ont démontré que des morphes d'*A. pisum* de couleur différente présentaient des propensions à la fuite différente. Nous

avons, de notre côté, démontré qu'une propension à la chute plus faible pour une même espèce réduisait le taux d'IGP. Une question émerge alors : la combinaison d'une couleur de puceron au contraste plus accentué et d'une propension à la fuite plus faible pourraient-ils réduire le taux d'IGP entre un prédateur furtif et un prédateur actif? Cette question reste à résoudre.

En somme, nos résultats supportent ceux de Lucas *et al.* (1998) et de Lucas et Brodeur (2001) qui démontrent que la cécidomyie *A. aphidimyza* est hautement susceptible à l'IGP en raison de sa petite taille, de sa faible mobilité et de la spécificité de son régime. En raison des conditions artificielles de cette étude, il serait toutefois plus prudent de seconder les résultats par des expérimentations en milieu naturel. De plus, un effectif d'échantillonnage plus important permettrait de vérifier certaines tendances observées et apporterait probablement une meilleure précision aux résultats.

En raison de leur similitude au niveau de leur stratégie de prédation, les résultats obtenus au sein de la présente étude avec *A. aphidimyza* devraient pouvoir également s'observer avec *Leucopis annulipes* Zetterstedt, à quelques différences près. En fait, une comparaison entre ces deux prédateurs furtifs permettrait d'obtenir certaines précisions quant aux questions soulevées ici. Par exemple, si la mobilité de *L. annulipes* aux derniers stades de sa croissance larvaire s'avère effectivement plus grande que celle de la cécidomyie (Fréchette *et al.*, 2007), la comparaison des résultats permettrait de mettre en évidence une survie des larves plus faible pour la cécidomyie due aux effets indirects causés par la présence d'un prédateur actif.

Finalement, puisqu'elle se déroule au site de nutrition du prédateur furtif, la relation d'IGP entre un prédateur actif et un parasitoïde ressemble davantage à une relation d'IGP entre prédateurs actif et furtif qu'à une relation d'IGP entre deux prédateurs actifs. Bien entendu, des divergences importantes existent entre ces deux types de relations intraguïdes, telles que l'absence de possibilité de fuite pour le parasitoïde confiné à l'intérieur de sa momie. Toutefois, les parasitoïdes pourraient bénéficier d'un effet de dilution (Meyhöfer et Hindayana, 2000), tout comme *A. aphidimyza*. Brodeur et Rosenheim (2000) mentionnent également qu'en raison de leur mode de développement spécialisé, les parasitoïdes sont

désavantagés lors d'interactions directes avec des prédateurs intraguïdes généralistes. Dès lors, il y a lieu de se demander si les résultats obtenus dans la présente étude peuvent se transposer au sein d'interactions mettant en cause des parasitoïdes et des prédateurs actifs.



## BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMS, P. A. 1984. Foraging Time Optimization and Interactions in Food Webs. *American Naturalist*, 124 : 80-96.
- ABRAMS, P., B. A. MENGE, G. G. MITTELBACH, D. SPILLER, ET P. YODZIS. 1996. The Role of Indirect Effects in Food Webs. In *Food webs: Integration of Patterns and Dynamics*. G. Polis and K. Winemiller (eds). p. 371–395. New York : Chapman & Hall.
- AGARWALA, B. K., H. YASUDA ET Y. KAJITA. 2003. Effect of Conspecific and Heterospecific Feces on Foraging and Oviposition of Two Predatory Ladybirds : Role of Fecal Cues in Predator Avoidance. *Journal of Chemical Ecology*, 29(2) : 357-76
- ALLAN, J. D., FLECKER, A. S., ET N. L. MCCLINTOCK. 1987. Prey Preference of Stoneflies: Sedentary vs Mobile Prey. *Oikos*, 49 : 323–331.
- AMARASEKARE, P. 2006. Productivity, Dispersal and the Coexistence of Intraguild Predators and Prey. *Journal of Theoretical Biology*, 243 : 121-133.
- ANHOLT, B. R. ET E. E WERNER. 1998. Predictable Changes in Predation Mortality as a Consequence of Changes in Food Availability et Predation Risk. *Evolutionary Ecology*, 12 : 729-738.
- AOKI, S. ET U. KUROSU. 1986. Soldiers of a European Gall Aphid, *Pemphigus spyrotecae* (Homoptera: Aphidoidea): Why Do They Molt? *Journal of Ethology*, 4 : 97-104.
- ARAKAKI, N. 1989. Alarm Pheromone Eliciting Attack and Escape Response in the Sugar Cane Woolly Aphid, *Ceratovacuna lanigera* (Homoptera, Pemphigidae). *Journal of Ethology*, 7 : 83-90.
- ARIM, M. ET P. A. MARQUET. 2004. Intraguild Predation: A Widespread Interaction Related to Species Biology. *Ecology Letters*, 7 : 557–564.
- ATHHAN, R., B. KAYDAN, ET M. S. ÖZGÖKÇE. 2004. Feeding Activity and Life History Characteristics of the Generalist Predator, *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) at Different Prey Densities. *Journal of Pest Science*, 77 : 17-21.
- BAKER, R. L. 1982. Effects of Food Abundance on Growth, Survival and Use of Space by Nymphs of *Coenagrion resolutum* (Zygoptera). *Oikos*, 38 : 47-51.

- BALL, S. L. ET R. L. BAKER.** 1995. The Non-Lethal Effects of Predators and the Influence of Food Availability on Life History of Adult *Chironomus tentans* (Diptera: Chironomidae). *Freshwater Biology*, 34 (1) : 1-12.
- BANKS, C. J.** 1957. The Behaviour of Individual Coccinellid Larvae on Plants. *British Journal of Animal Behaviour*, 5 : 12-24
- BANKS, C. J.** 1962. Effect of the Ant, *Lasius niger*, on Insects Preying on Small Populations of *Aphis fabae* Scop. on Bean Plants. *Annals of Applied Biology*, 50 : 669-679.
- BARTLETT, B. R.** 1961. The Influence of Ants Upon Parasites, Predators, and Scale Insects. *Annals of the Entomological Society of America*, 54 : 543-551.
- BLACKMAN, R. L. ET V. F. EASTOP.** 2000. *Aphids on the World's Crops. An Identification and Information Guide. 2nd Ed.* New York. : John Wiley et Sons Publishers, 466p.
- BRAENDLE, C. ET W. W. WEISSER.** 2001. Variation in Escape Behavior of Red and Green Clones of the Pea Aphid. *Journal of Insect Behavior*, 14 (4) : 497-509.
- BRODEUR, J. ET C. CLOUTIER.** 1992. A Modified Leaf Disk Method for Rearing Predaceous Mites (Acarina: Phytoseiidae). *Phytoprotection*, 73 : 69-72.
- BRODEUR, J. ET J. A. ROSENHEIM.** 2000. Intraguild Interactions in Aphid Parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97 : 98-108.
- BRODSKY, L. M. ET C. A. BARLOW.** 1986. Escape Responses of the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris): Influence of Predator Type and Temperature. *Canadian Journal of Zoology*, 64 : 937-939.
- BUCKLEY, R. C.** 1987. Ant-Plant-Homopteran Interactions. *Advances in Ecological Research*. 16 : 53-85.
- CARTER, M. C., D. SUTHERLAND ET A. F. G. DIXON.** 1984. Plant Structure and the Searching Efficiency of Coccinellid Larvae. *Oecologia*, 63 : 394-397.
- CHARNOV, E. L.** 1976. Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology*, 9 : 129-136.
- CISNEROS, J. J. ET J. A. ROSENHEIM.** 1998. Changes in the Foraging Behavior, Within-plant Vertical Distribution, and Microhabitat Selection of a Generalist Insect Predator : An Age Analysis. *Environmental Entomology*, 27(4) : 949-57.
- CLARK, T. L. ET F. J. MESSINA.** 1998. Plant Architecture and the Foraging Success of Ladybird Beetles Attacking the Russian Wheat Aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86 : 153-161.

- CLEGG, J. M. ET C. A. BARLOW.** 1982. Escape Behaviour of the Pea Aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) in Response to Alarm Pheromone and Vibration. *Canadian Journal of Zoology*, 60 : 2245–2252.
- COLL, M., L. A. SMITH ET R. L. RIDGWAY.** 1997. Effect of Plants on the Searching Efficiency of a Generalist Predator: The Importance of Predator-prey Spatial Association. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83 : 1-10.
- CORTESERO, A. M., J. O. STAPEL, ET W. J. LEWIS.** 2000. Understanding and Manipulating Plant Attributes to Enhance Biological Control. *Biological Control*, 17 : 35-49.
- CURIO, E.** 1976. *The Ethology of Predation : Zoophysiology and Ecology*, vol. 7. Berlin : Springer-Verlag , 249 p.
- DAVIS, J. J.** 1916. *Aphidoletes meridionalis*, an Important Dipterous Enemy of Aphids. *Journal of Agronomy Research*, 6 : 883-8.
- DENNO, R. F. ET D. L. FINKE.** 2006. Multiple Predator Interactions and Food Web-connectance: Implications for Biological Control. In *Progress in Biological Control: Trophic and Guild Interactions in Biological Control*. G. Boivin et J. Brodeur (eds). P. 45-70. New York : Springer Verlag.
- DILL, L. D., A. FRASER ET B. D. ROITBERG.** 1990. The Economics of Escape Behaviour in the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oecologia*, 83 : 473-478.
- DIXON, A. F. G.** 1958. The Escape Responses Shown by Certain Aphids to the Presence of the Coccinellid *Adalia decempunctata*. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 110 (11) : 319-34.
- DIXON, A. F. G.** 1959. An Experimental Study of the Searching Behaviour of the Predatory Coccinellid Beetle *Adalia decempunctata* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 28 : 259-281.
- DIXON, A. F. G.** 1998. *Aphid Ecology, an optimization approach, 2nd Edition*. New York : Chapman et Hall, 300 p.
- DUNN, J. A.** 1949. The Parasites and Predators of Potato Aphids. *Bulletin of Entomological Research*, 40 : 97-122.
- EIGENBRODE, S. D., T. CASTAGNOLA, M.-B. ROUX ET L. STELJES.** 1996. Mobility of Three Generalist Predators is Greater on Cabbage With Glossy Leaf Wax than on Cabbage with a Wax Bloom. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81 : 335-43.
- EVANS, E. W.** 2000. Morphology of Invasion: Body Size Patterns Associated with Establishment of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Western North America. *European Journal of Entomology*, 97 : 469-474.

- EVANS, H. F.** 1976. The Role of Predator-prey Size Ratio in Determining the Efficiency of Capture by *Anthocoris nemorum* and the Escape Reactions of its Prey, *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology*, 1 : 85-90.
- FÉLIX, S. ET A.O. SOARES.** 2004. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of body weight. *European Journal of Entomology*, 101 : 237-242.
- FINCKE, O. M.** 1994. Population Regulation of a Tropical Damselfly in the Larval Stage by Food Limitation, Cannibalism, Intraguild Predation and Habitat Drying. *Oecologia*, 100 : 118-127.
- FINKE, D. L. ET DENNO R. F.** 2002. Intraguild Predation Diminished in Complex-Structured Vegetation : Implications for Prey Suppression. *Ecology*, 83 (3) : 643-52.
- FIRLEJ, A., G. CHOUINARD ET D. CODERRE.** 2006. A Meridic Diet for the Rearing of *Hyaliodes vitripennis* (Hemiptera: Miridae), a Predator of Mites in Apple Orchards. *BioControl Science and Technology*, 16 (7-8) : 743-751.
- FLESCHNER, C. A.** 1950. Studies on the Searching Capacity of the Larvae of Three Predators of the Citrus Red Mite. *Hilgardia*, 20 : 233-265.
- FRÉCHETTE, B., F. LAROUCHE ET É. LUCAS.** (sous presse). *Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies. *European Journal of Entomologie*.
- GAGNÉ, R. J.** 1981. Cecidomyiidae. In *Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1*. McAlpine, J. F., B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth, and D. M. Wood (eds.). p. 257-292. Hull (Qc) : Research Branch, Agriculture Canada,
- GAGNÉ, R. J.** 2007. Australasian/Oceanian Diptera Catalog : 12. Family Cecidomyiidae. Bishop Museum.  
<http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/cecido.html> accédé (janv. 2008).
- GAIMARI S.D. & TURNER W.J.** 1997. Behavioral observations on the adults and larvae of *Leucopis ninae* and *Leucopis gaimarii* (Diptera: Chamaemyiidae), predators of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Kansas Entomological Society*, 70 : 153-159.
- GHERSHON, M. ET D. GERLING.** 1999. Predatory Behavior of *Delphastus pusillus* in Relation to the Phenotypic Plasticity of *Bemisia tabaci* Nymphs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92 : 239-48.
- GIRAULT, A.** 1908. An Aphid Feeding on Coccinellid Eggs. *Entomological News*, 19 : 132-133.

- GROSS, P. 1993. Insect Behavioural and Morphological Defences Against Parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 38 : 251–273.
- GROSTAL, P. ET M. DICKE. 2000. Recognising One's Enemies : A Functional Approach to Risk Assessment by Prey. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 47 : 258-64.
- GUENARD, B. 2007. Mutualisme fourmis pucerons et guildes aphidiphage associée : Le cas de la prédation furtive. Mémoire de maîtrise. Montréal (Qué) : Université du Québec à Montréal. 122 p.
- HAMILTON, W. D. 1971. Geometry for the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31 : 295-311.
- HARMON, J. P., J. E. LOSEY ET A. R. IVES. 1998. The Role of Vision and Color in the Close Proximity Foraging Behavior of Four Coccinellid Species. *Oecologia*, 115 : 287-92.
- HARRIS, K. M. 1973. Aphidophagous Cecidomyiidae (Diptera) : Taxonomy, Biology and Assessments of Field Populations. *Bulletin of Entomological Research*, 63 (2) : 305-325.
- HAVELKA, J. ET R. ZEMEK. 1999. Life table parameters and oviposition dynamics of various populations of the predacious gall-midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91 : 481-484.
- HODEK, I. ET A. HONEK. 1996. *Ecology of Coccinellidae*. Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 464 p.
- HOLT, R. D. & G. A. POLIS. 1997. A Theoretical Framework for Intraguild Predation. *American Naturalist*, 149 : 745–764.
- HOPKINS, G. W. ET A. F. G. DIXON. 1997. Enemy-Free Space and the Feeding Niche of Aphids. *Ecological Entomology*, 22 (3) : 271-274.
- HUANG, C., ET A. SIH. 1990. Experimental Studies on Behaviorally Mediated, Indirect Interactions through a Shared Predator. *Ecology*, 71 : 1515-1522.
- HUANG, C., ET A. SIH. 1991. Experimental Studies on Direct and Indirect Interactions in a Three Trophic-level System. *Oecologia*, 85 : 530–536.
- HULBERT, S. H., J. ZEDLER ET D. FAIRBANKS. 1971. Ecosystem Alteration by Mosquitofish (*Gambusia affinis*) Predation. *Science*, 178 : 639-641.
- INMAN, A. J. ET J. KREBS. 1987. Predation and Group Living. *Trends in Ecology, and Evolution*, 2 : 31-32.

- IPERTI, G.** 1966. The Choice of Oviposition Sites in Aphidophagous Coccinellidae. In *Ecology of Aphidophagous Insects*. I. Hodek (ed.). p.121-122. Prague : Academia, Publ. House of the Czechoslovak Academy of Sciences.
- JANSSEN, A., M. W. SABELLIS, S. MAGALHAES, M. MONTSERRATAND ET T. VAN DER HAMMEN.** 2007. Habitat Structure Affects Intraguild Predation. *Ecology*, 88 (11) : 2713-2719.
- JANSSON, R. K. ET Z. SMILOWITZ.** 1985. Development and Reproduction of the Green Peach Aphid *Myzus persicae* (Homoptera : Aphididae) on Upper and Lower Leaves of Three Potato Cultivars. *The Canadian Entomologist*, 177 : 247-52.
- JMP IN 5.1.2.** Copyright © 1989-2004 SAS Institute Inc., SAS Campus Drive, Cary, North Carolina 27513, USA.
- JOHANSSON, F.** 1993. Intraguild Predation and Cannibalism in Odonate Larvae: Effects of Foraging Behaviour and Zooplankton Availability. *Oikos*, 66: 80-87.
- KENNEDY, J. S., M. F. DAY ET V. F. EASTOP.** 1962. *A conspectus of aphids as vectors of plant Viruses*. London : Commonwealth Institute of Entomology, 114 p.
- KLINGAUF, F.** 1967. Protective and Avoidance Reactions of Aphids when Threatened by Predators and Parasites. / Abwehr-und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 60 : 269-317.
- 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.
- KOWALSKI, S. P., N. T. EANNETTA, A. T. HIRZEL ET J. C. STEFFENS.** 1992. Purification and Characterization of Polyphenol Oxidase from Glandular Trichomes of *Solanum berthaultii*. *Plant Physiology*, 100 : 677-684.
- KUNERT, G., J. TRAUTSCH ET W. W. WEISSER.** 2007. Density Dependence of the Alarm Pheromone Effect in Pea Aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Sternorrhyncha: Aphididae). *European Journal of Entomology*, 104 : 47-50.
- LANZONI, A., G. ACCINELLI, G. G. BAZZOCCHI, ET G. BURGIO.** 2004. Biological Traits and Life Table of the Exotic *Harmonia axyridis* Compared with *Hippodamia variegata*, and *Adalia bipunctata* (Col., Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*, 128 (4) : 298-306.
- LAUREMA, S., G. B. HUSBERG ET M. MARKKULA.** 1986. Composition and Functions of the Salivary Gland of the Larva of the Aphid Midge *Aphidoletes aphidimyza*. In *Ecology of*

*Aphidophaga : Proceedings of the 2nd symposium held at Zvikovske podhradi*, I. Hodek (ed.), p. 113-118. Dordrecht (Pays-Bas) : Academia Prague & Dr. W.

- LAWTON, J. H., B. A. THOMPSON. ET D. J. THOMPSON. 1980. The Effects of Prey Density on Survival and Growth of Damselfly Larvae. *Ecological Entomology*, 5 : 39-51.
- LIMA, S. L. 1998. Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions: What are the Ecological Effects of Antipredator Decision Making? *BioScience*, 48: 25-34.
- LOSEY, J. E. ET R. F. DENNO. 1998a. The Escape Response of Pea Aphids to Foliar-Foraging Predators: Factors Affecting Dropping Behaviour. *Ecological Entomology*, 23 : 53-61.
- LOSEY, J. E. ET R. F. DENNO. 1998b. Interspecific Variation in the Escape Response of Aphids : Effect on Risk of Predation from Foliar-Foraging and Ground Foraging Predators. *Oecologia*, 115: 245-252.
- LOWE, H. J. B. ET L. R. TAYLOR. 1964. Population Parameters, Wing Production and Behaviour in Red and Green *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homopters: Aphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 7 : 287-295.
- LUCAS, É. 2005. Intraguild Predation among Aphidophagous Predators. *European Journal of Entomology*, 102 : 351-64.
- LUCAS, É., D. CODERRE ET J. BRODEUR. 1997. Instar-Specific Defense of *Coleomegilla Maculata* Lengi (Col.: Coccinellidae) : Influence on Attack Success of the Intraguild Predator *Chrysoperla rufilabris* (Neur.: Chrysopidae). *Entomophaga*, 42 (1/2) : 3-12.
- LUCAS, É., D. CODERRE ET J. BRODEUR. 1998. Intraguild Predation Among Aphid Predators : Characterization and Influence of Extraguild Prey Density. *Ecology*, 73 (3) : 1084-1092.
- LUCAS, É., D. CODERRE ET J. BRODEUR. 2000. Selection of Molting and Pupation Sites by *Coleomegilla maculata* (Coleopt. : Coccinellidae) : Avoidance of Intraguild Predation. *Entomological Society of America*, 29 (3) : 454-459.
- LUCAS, É. ET J. BRODEUR. 1999. Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28 (4) : 622-627.
- LUCAS, É. ET J. BRODEUR. 2001. A Fox in Sheep's Clothing : Furtive Predator Benefit from the Communal Defense of their Prey. *Ecology*, 82 (11) : 3246-3250.
- LUDWIG, D., ET L. ROWE. 1990. Life History Strategies for Energy Gain and Predator Avoidance under Time Constraints. *American Naturalist*, 135 : 686-707.

- MAJERUS, M. E. N.** 1994. *Ladybirds*. London : HarperCollins, 320 p.
- MALAKAR, R. ET W. M. TINGEY.** 2000. Glandular Trichomes of *Solanum berthaultii* and its Hybrids with Potato Deter Oviposition and Impair Growth of Potato Tuber Moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94 : 249-257.
- MANGEL, M., ET C. W. CLARK.** 1986. Toward a Unified Foraging Theory. *Ecology*, 67 : 1127-1138.
- MANSOUR, M. H.** 1975. The Role of Plants as a Factor Affecting Oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 18 : 173-179.
- MANSOUR, M.H.** 1976. Some Factors Influencing Extragilde Laying and Site of Oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* (Dipt. : Cecidomyiidae). *Entomophaga*, 21 (3) : 281-8.
- MARKKULA, M. ET K. TIITTANEN.** 1985. Biology of the Midge *Aphidoletes* and its Potential for Biological Control. In *Biological Pest Control : The Glasshouse experience*, N.W. Hussey et N. Scopes (eds). p.74-81. Ithaca (N. Y.) : Cornell University Press.
- MCCONNELL, J. A. ET T. J. KRING.** 1990. Predation and Dislodgement of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae), by Adult *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 19 : 1798–1802.
- MEADOW, R. H.** 1984. The Effect of the Aphid Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) on Populations of the Peach Aphid (*Myzus persicae* (Sulz.)) on Tomatoes and Bell Peppers. Mémoire de maîtrise, New York : Cornell University. 65p.
- MEADOW, R. H., W. C. KELLY ET A. M. SHELTON.** 1985. Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* (Dip : Cecidomyiidae) for Control of *Myzus persicae* (Hom : Aphididae) in Greenhouse and Field Experiments in the United States. *Entomophaga*, 30 (4) : 385-92.
- MEYHÖFER, R. ET D. HINDAYANA.** 2000. Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 115–122.
- MESSINA, F. J. ET J.B. HANKS.** 1998. Host Plant Alters the Shape of the Functional Response of an Aphid Predator (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 27 (5) : 1196-1202.
- MILLER, T. E., ET W. C. KERFOOT.** 1987. Redefining Indirect Effects. In *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities*. Kerfoot W. C., Sih A. (eds). p. 33-37. Hanover (USA) : University Press of New England.



- MILNE, D. L. 1960. The gall midge (Diptera : Cecidomyiidae) of clover flower-heads. *Transaction of the Royal Entomological Society of London*, 112 : 73-108.
- MONDOR, E. B. ET B. D. ROITBERG. 2000. Has the Attraction of Predatory Coccinellids to Cornicle Droplets Constrained Aphid Alarm Signaling Behavior? *Journal of Insect Behavior*, 13(3) : 321-329.
- MONTGOMERY, M. E. ET L. R. NAULT. 1977. Comparative Response of Aphids to the Alarm Pheromone, (E)-B-farnesene. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 22 : 236-242.
- MONTGOMERY, M. E. ET L. R. NAULT. 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.
- MOORING, M. S. ET B. L. HART. 1992. Animal Grouping for Protection from Parasites : Selfish Herd and Encounter-Dilution Effects. *Behaviour*, 123 (3-4) : 173-193.
- MORAN, M. D., T. P. ROONEY, ET L. E. HURD. 1996. Top-Down Cascade from a Bitrophic Predator in an Old-Field Community. *Ecology*, 77 : 2219-2227.
- NARAYANDAS, G. K. ET A. V. ALYOKHIN. 2006. Interplant Movement of Potato Aphid (Homoptera: Aphididae) in Response to Environmental Stimuli. *Environmental Entomology*, 35 : 733-739.
- NAULT, L. R., M. E. MONTGOMERY ET W. S. BOWERS. 1976. Ant-Aphid Association: Role of Aphid Alarm Pheromone. *Science*, 192 : 1349-1351.
- NELSON, E. H. ET J. A. ROSENHEIM. 2006. Encounters Between Aphids and their Predators: The Relative Frequencies of Disturbance and Consumption. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118 : 211-219.
- NORDLUND, D. A., ET MORRISON, R. K. 1990. Handling Time, Prey Preference, and Functional Response for *Chrysoperla rufilabris* in the Laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 57 : 237-242.
- OBATA, S. 1997. The influence of aphids on the behaviour of adults of the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Col. : Coccinellidae). *Entomophaga*, 42 (1/2) : 103-106.
- OKUYAMA, T. 2002. The Role of Antipredator Behavior in an Experimental Community of Jumping Spiders with Intraguild Predation. *Population Ecology*, 44 : 121-125.
- PELL, J. K., J. BAVERSTOCK, H. E. ROY, R. L. WARE ET M. E. N. MAJERUS. (2008). Intraguild Predation Involving *Harmonia axyridis*: A Review of Current Knowledge and Future Perspectives. *BioControl*, 53 : 147-168.

- PHOFOLO, M. W. ET J. J. OBRYCKI.** 1998. Potential for Intraguild Predation and Competition among Predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89 : 47-55.
- POLIS, G. A. ET R. HOLT.** 1992. Intraguild Predation: The Dynamics of Complex Trophic Interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 151-154.
- POLIS, G. A., C. A. MYERS, ET R. D. HOLT.** 1989. The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors that Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20 : 297-33.
- PRICE, P. W.** 1997. *Insect Ecology. 3rd Edition.* New York : John Wiley et Sons (Eds), 888 p.
- PROVOST, C., É. LUCAS, D. CODERRE ET G. CHOUINARD.** 2006. Prey Selection by the Lady Beetle *Harmonia axyridis*: The Influence of Prey Mobility and Prey Species. *Journal of Insect Behavior*, 19 (2) : 265-277.
- RENAULT, C. K., L. M. BUFFA ET M. A. DELFINO.** 2005. An Aphid-Ant Interaction: Effects on Different Trophic Levels. *Ecological Research*, 20 : 71-74.
- RIIPI, M., R.V. ALATALO, L. LINDSTROM ET J. MAPPES.** 2001. Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413[6855] : 512-514.
- RODA, A., J. NYROP, M. DICKE, G. ENGLISH-LOEB.** 2000. Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia*, 125 : 428-435
- ROGER, C., D. CODERRE, C. VIGNEAULT ET G. BOIVIN.** 2001. Prey Discrimination by a Generalist Coccinellid Predator: Effect of Prey Age or Parasitism? *Ecological Entomology*, 26 : 163-72.
- ROITBERG, B. D. ET J. H. MYERS.** 1978. Adaptation of Alarm Pheromone Responses of the Pea Aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Canadian Journal of Zoology*, 56 : 103-108.
- ROITBERG, B. D. ET J. H. MYERS.** 1979. Behavioural and Physiological Adaptations of Pea Aphids (Homoptera: Aphididae) to High Ground Temperatures and Predator Disturbance. *The Canadian Entomologist*, 111 : 515-519.
- ROITBERG, B. D., J. H. MYERS ET B. D. FRAZER.** 1979. The Influence of Predators on the Movement of Apterous Pea Aphids between Plants. *Journal of Animal Ecology*, 48 (1) : 111-122.

- ROSENHEIM J. A., H.K.KAYA, L. E. EHLER, J. J. MAROIS ET B. A. JAFFEE. 1995. Intraguild Predation among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control*, 5 : 303-335.
- ROSENHEIM, J. A. ET A. CORBETT. 2003. Omnivory and the Indeterminacy of Predator Function: Can a Knowledge of Foraging Behavior Help? *Ecology*, 84 : 2538–2548.
- ROWE, L., ET D. LUDWIG. 1991. Size and Timing of Metamorphosis in Complex Life Cycles: Time Constraints and Variation. *Ecology*, 72 : 413-427.
- ROY, H. E., P. BROWN ET M. E. N. MAJERUS. 2006. *Harmonia axyridis*: A Successful Biocontrol Agent or an Invasive Threat? In *An ecological and societal approach to biological control*. Eilenberg J, Hokkanen H (eds). p. 295-309. Netherlands : Kluwer Academic Publishers.
- RUZICKA, Z. ET J. HAVELKA. 1998. Effects of Oviposition-Detering Pheromone and Allomonas on *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *European Journal of Entomology*, 95 : 211-216.
- SATO, S., A. F. G. DIXON ET Y. HIRONORI. 2003. Effect of Emigration on Cannibalism and Intraguild Predation in Aphidophagous Ladybirds. *Ecological Entomology*, 28 : 628–633.
- SCHMITZ, O. J. 1998. Direct and Indirect Effects of Predation and Predation Risk in Old-Field Interaction Webs. *American Naturalist*, 151(4) : 327-342.
- SCHMITZ, O. J., A. P. BECKERMAN, AND K. M. O'BRIEN. 1997. Behaviorally-Mediated Trophic Cascades: The Effects of Predation Risk on Food Web Interactions. *Ecology*, 78 : 1388–1399.
- SCHOENER, T. W. 1993. On the Relative Importance of Direct vs. Indirect Effects in Ecological Communities. In *Mutualism and community organization: behavioral, theoretical, and food-web approaches*. H. Kawanabe, J. E. Cohen, et K. Iwasaki (eds). p. 365–411. Oxford : Oxford University Press.
- SEGONCA, C. ET B. FRINGS. 1985. Interference and Competitive Behaviour of the Aphid Predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata*, in the Laboratory. *Entomophaga*, 30 : 245-251.
- SHAH, M. 1982. The Influence of Plant Surfaces on the Searching Behaviour of Coccinellid larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31 : 377-80.
- SHIOJIRI, K. ET J. TAKABAYASHI. 2003. Effects of Specialist Parasitoids on Oviposition Preference of Phytophagous Insects : Encounter-Dilution Effects in a Tritrophic Interaction. *Ecological Entomology*, 28 : 573-8.

- SIMMONS, A. T. ET G. M. GURR. 2005. Trichomes of *Lycopersicon* Species and their Hybris: Effects on Pests and Natural Enemies. *Agricultural and Forest Entomology*, 7 : 265-276.
- SMITH, R. L. 1986. *Elements of Ecology, 2nd Edition*. New York : Harper et Row Publishers, 677 p.
- SNYDER, W. E., S. N. BALLARD, S. YANG, G. M. CLEVINGER, T. D. MILLER, J. J. AHN, T. D. HATTEN ET A. A. BERRYMAN. 2004. Complementary BioControl of Aphids by the Ladybird Beetle *Harmonia axyridis* and the Parasitoids *Aphelinus asychis* on Greenhouse Roses. *Biological Control*, 30: 229-235.
- SPENCE, J. R. ET H. A. CARCAMO. 1991. Effects of Cannibalism and Intraguild Predation on Pondskaeters (Gerridae). *Oikos*, 62 : 333-341.
- STADLER, B., K. FIEDLER, T. J. KAWECKI, AND W. W. WEISSER. 2001. Costs and Benefits for Phytophagous Myrmecophiles: When Ants are not Always Available. *Oikos*, 92 : 467-478.
- STADLER, B., W. W. WEISSER ET A. I. HOUSTON. 1994. Defence Reactions in Aphids: The Influence of State and Future Reproductive Success. *Journal of Animal Ecology*, 63 : 419-30.
- TAMAKI, G., J. E. HALFHILL ET D. O. HATHAWAY. 1970. Dispersal and Reduction of Colonies of *A. pisum* by *Aphidius smithi*. *Annals of the Entomological Society of America*, 63 : 973-980.
- TAYLOR, R. J. 1977. The Value of Clumping to Prey. *Oecologia*, 30 : 285-294.
- TRIPLEHORN, C. A. ET N. F. JOHNSON. 2004. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects, 7th Edition*. Montréal (Qué) : Saunders College Publishing. 864 p.
- TURCHIN, P. ET P. KAREIVA. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: An Effective Strategy for Reducing Predation Risk. *Ecology*, 70 (4) : 1008-1016.
- TURNER, A. M. ET G. G. MITTELBACH. 1990. Predator Avoidance and Community Structure: Interactions Among Piscivores, Planktivores and Plankton. *Ecology*, 71 : 2241-2254.
- TURNER, G.E. ET T.J. PITCHER. 1986. Attack Abatement: A Model for Group Protection by Combined Avoidance and Dilution. *The American Naturalist*, 128 : 228-240
- VOHLAND, K. 1996. The Influence of Plant Structure on Searching Behaviour in the Ladybird, *Scymnus nigrinus* (Coleoptera : Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 93 : 151-60.

- WEEDEN, C. R., A. M. SHELTON ET M. P. HOFFMAN. Biological Control: A Guide to Natural Enemies in North America. Cornell University.  
<http://www.nysaes.cornell.edu/ent/BioControl/> accédé (janv. 2008).
- WEISSER, W. W. 1994. Age-Dependent Foraging Behaviour and Host-Instar Preference of the Aphid Parasitoid *Lysiphlebus cardui*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 70 : 1-10.
- WERNER, E. E. 1991. Nonlethal Effects of a Predator on Competitive Interactions between Two Anuran Larvae. *Ecology*, 72 : 1709-1720.
- WERNER, E. E. ET B. R. ANHOLT. 1996. Predator-Induced Behavioral Indirect Effects : Consequences to Competitive Interactions in Anuran Larvae. *Ecology*, 77 : 157-169.
- WILBUR, H. M. 1988. Interactions Between Growing Predators and Growing Prey. In *Size-Structured Populations*. B. Ebenman & L. Persson (eds). p. 157-172. Berlin : Springer-Verlag.
- WINDER, L. 1990. Predation of the Cereal Aphid *Sitobion avenae* by Polyphagous Predators on the Ground. *Ecological Entomology*, 15 : 105-110.
- WISE, D. H. 2006. Cannibalism, Food Limitation, Intraspecific Competition, and the Regulation of Spider Populations. *Annual Review of Entomology*, 51 : 441-465.
- WISSINGER, S. A., G. B. SPARKS ET G. L. ROUSE. 1996. Intraguild Predation and Cannibalism among Larvae of Detritivorous Caddisflies in Subalpine Wetlands. *Ecology*, 77: 2421-2430.
- WISSINGER, S. ET J. MCGRADY. 1993. Intraguild Predation and Competition Between Larval Dragonflies : Direct and Indirect Effects on Shared Prey. *Ecology*, 207-218.
- WOODWARD, G. ET A. G. HILDREW. 2002. Body-Size Determinants of Niche Overlap and Intraguild Predation within a Complex Food Web. *Journal of Animal Ecology*, 71 : 1063-1074.
- WOOTTON, J. T. 1994. The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 443-466.
- YASUDA H., T. KIKUCHI, P. KINDLMANN ET S. SATO. 2001. Relationships Between Attack and Escape Rates, Cannibalism, and Intraguild Predation in Larvae of Two Predatory Ladybirds. *Journal of Insect Behavior*, 14(3) : 373-84.
- YASUDA, H., E.W. EVANS, Y. KAJITA, K. URAKAWA ET T. TAKIZAWA. 2004. Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia*, 141 : 722-731.

**YODZIS, P.** 1988. The Indeterminacy of Ecological Interactions as Perceived through Perturbation Experiments. *Ecology*, 69:508–515.