

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE

par

ÉRIC LUCAS

ÉVALUATION DE L'EFFICACITÉ DE PRÉDATION DES
COCCINELLES, *Coccinella septempunctata* L. ET *Harmonia axyridis*
PALLAS (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) EN TANT QU'AUXILIAIRES
DE LUTTE BIOLOGIQUE EN VERGERS DE POMMIERS.

DÉCEMBRE 1993

REMERCIEMENTS

J'aurais milles raisons de remercier mon directeur de recherche, Daniel Coderre (Université du Québec à Montréal). Il a su manifester une confiance sans limite dans mon travail, et un optimisme à toute épreuve, qu'il a été capable de me faire partager dans les moments difficiles. J'ai pu bénéficier de ses compétences scientifiques, particulièrement lors de la mise en oeuvre du projet de maîtrise, ainsi que de son esprit critique tout au long de ces deux ans.

Je tiens également à remercier mon co-directeur, Charles Vincent (Agriculture-Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu), qui m'a notamment fait profiter de sa connaissance du milieu pomicole, et qui m'a particulièrement aidé lors de l'étape de rédaction des articles scientifiques de ce mémoire.

Une des choses primordiales pour moi était de travailler dans une bonne ambiance, c'est pourquoi je tiens à remercier particulièrement l'équipe du laboratoire. Cette équipe, dont plusieurs membres sont devenus bien plus que des collègues de travail s'est avérée à la fois attachante et dynamique. Je remercie particulièrement Martin Veilleux (le Grand prédicateur), Claude Labrecque (le Franco) et Sylvia Yvanova Totrova Pacheva (la Bulgare), ainsi que toute le reste de l'équipe (Fernand, Bernard, Caro, Sophie 750, Sophie St.III, Alain, Stéphan, Nathalie,...).

Je remercie les membres de mon comité de maîtrise qui m'ont donné des commentaires très constructifs lors de la correction de mon projet de mémoire, soit le Dr. Naomi Capuccino et le Dr. Bill Vickery (Université du Québec à Montréal).

Je tiens à remercier les personnes qui m'ont aidé lors de l'expérimentation, soit en 1992, Claude Labrecque, Isabelle St-Germain, Claude Godin, Marie-Christine Dubé et Caroline Roger; et en 1993, Sophie Lapalme, Huguette Massé et Natalie Dauphinais.

Je remercie également le Dr. Henrique Schanderl (Université des Açores) pour nous avoir fourni la souche du prédateur *Harmonia axyridis* Pallas, le Dr. Noubar Bostanian (Agriculture-Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu) pour nous avoir donné accès à son élevage de tétranyques à deux points, les techniciens Benoît Rancourt et Gaëtan Racette (Agriculture-Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu) pour leurs judicieux conseils lors de la conception de la cage expérimentale et lors de la manipulation des tétranyques. Je tiens à remercier particulièrement le Dr. Conrad Cloutier (Université Laval) pour avoir effectué l'identification des différentes espèces de pucerons qui lui ont été soumises. Mme Lise Pelletier (Jardin Botanique) de Montréal a identifié plusieurs plantes hôtes des pucerons de l'étude. Je remercie le personnel de la station de recherche d'Agriculture-Canada à Saint-Jean-sur-Richelieu pour avoir entretenu mes plantations de pommiers ainsi que la direction pour m'avoir donné

accès à la station. Merci également à M. Paul André Veilleux de Longueuil qui m'a donné l'autorisation d'utiliser ses pommiers et les colonies de pucerons qui s'y trouvaient.

La partie statistique du travail n'aurait pu se faire sans les précieux conseils de Bertrand Fournier du service de consultation statistique de l'université (SCAD, Université du Québec à Montréal).

Je remercie également le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada et de la Société d'Entomologie du Canada qui m'ont octroyé une bourse. Cette étude a également bénéficié d'une subvention du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada, octroyée à Daniel Coderre.

Enfin, mon plus grand remerciement va à ma compagne Isabelle qui a fait que tout ceci soit possible, et à mes deux filles, Chloé et Anaïs, qui m'ont parfois laissé travailler.

RÉSUMÉ

La pomiculture est la culture qui reçoit le plus de traitements chimiques au Canada. Face aux problèmes occasionnés par ces utilisations massives et répétées de produits chimiques dans l'environnement, il est nécessaire de mettre au point des alternatives de lutte contre les ravageurs des vergers de pommiers. La solution passe par un système de lutte intégrée basée en grande partie sur l'utilisation d'auxiliaires biologiques. Dans cette étude, deux agents de lutte biologique ont été testés en laboratoire. L'une des coccinelles dominantes en vergers de pommiers, la coccinelle à sept points *Coccinella septempunctata* L., et une coccinelle exotique originaire d'extrême-orient *Harmonia axyridis* Pallas ont été évaluées lors de la prédation de deux ravageurs d'importance des vergers de pommiers, soit le tétranyque à deux points *Tetranychus urticae* Koch et le puceron de la spirée *Aphis citricola* Van der Goot.

Dans le premier chapitre, la voracité et les préférences alimentaires des prédateurs ont été évaluées. Les deux coccinelles consomment les deux proies. *H. axyridis* est significativement plus vorace que *C. septempunctata* sur *T. urticae*, tandis que la différence en faveur de la coccinelle exotique est non significative sur *A. citricola*. Dans des tests de choix utilisant plusieurs ratios différents de proies, les deux prédateurs ont marqué une préférence significative pour le puceron de la spirée en présence du tétranyque à deux points. Cette préférence est significativement plus forte chez *C. septempunctata* que chez *H. axyridis*.

Le second chapitre traitait de la complémentarité des deux coccinelles prédatrices. La compétition intra- et interspécifique ont été évaluées lors de la prédation des deux ravageurs.

Lors de la prédation de *T. urticae*, une stimulation à la consommation a été observée chez *C. septempunctata* lorsqu'on augmentait le nombre d'individus, tandis que chez *H. axyridis* au contraire une forte compétition intraspécifique était observable. L'utilisation conjointe des deux espèces a donné lieu à une compétition interspécifique.

Lors de la prédation de *A. citricola*, nous n'avons mesuré ni compétition intraspécifique chez les deux prédateurs, ni compétition interspécifique, ni stimulation à la consommation significative. Dans tous les cas, l'espèce *H. axyridis* supplantait *C. septempunctata*, ou ne subissait pas d'effet négatif dû à sa présence.

Les perturbations dans la répartition des proies ont également été mesurées. L'impact des deux prédateurs était similaire aussi bien lors de la prédation de *T. urticae*, que de *A. citricola*. Le pourcentage de tétranyques présents sur le plant de pommier diminuait avec l'augmentation du nombre de prédateurs, tandis que la présence de prédateurs faisait diminuer le pourcentage de pucerons présents sur le plant.

Aux vus de l'ensemble des résultats, la coccinelle exotique *H. axyridis* s'avère très supérieure à la coccinelle à sept points *C. septempunctata*. Cette étude qui devra être complétée par des tests en cage sur le terrain pourrait, si les résultats se confirment, mener à l'introduction de *H. axyridis* dans les vergers québécois.

Des études telles que celle-ci visent à optimiser l'impact des auxiliaires de lutte biologique en vergers de pommiers, et devraient donc contribuer à mettre en place une pomiculture moins dépendante des pesticides chimiques et plus en harmonie avec l'environnement.

TABLE DES MATIERES

	pages
REMERCIEMENTS	ii
RÉSUMÉ	iv
TABLE DES MATIERES	vi
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	x
INTRODUCTION	1
A- Le Contexte	1
A.1- Économie et Agriculture	1
A.2- Le cas des vergers de pommiers	3
B- L'alternative biologique	5
B.1- La lutte biologique	5
B.2- Les Coccinellidae	9
B.3- <i>Coccinella septempunctata</i> L.	9
B.4- <i>Harmonia axyridis</i> Pallas	14
C- Les ravageurs	17
C.1- Le tétranyque à deux points	17
C.2- Le puceron de la spirée	22
D- L'évaluation des auxiliaires de lutte biologique	24
D.1- La voracité des prédateurs	24
D.2- Les préférences alimentaires des prédateurs	25
D.3- La complémentarité des prédateurs	32
D.3.1- Contre l'emploi de plusieurs auxiliaires	33
D.3.2- Pour l'emploi de plusieurs auxiliaires	35
D.3.3- Les coccinelles prédatrices	37
CHAPITRE I: Voracité et préférences alimentaires de <i>Coccinella septempunctata</i> L. et de <i>Harmonia axyridis</i> Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) sur <i>Tetranychus urticae</i> Koch (Acarina: Tetranychidae), et sur <i>Aphis citricola</i> van der Goot (Homoptera: Aphididae)	40
I.1 Introduction	41
I.2 Matériel et méthodes	44
I.3 Résultats	48
I.4 Discussion	53

CHAPITRE II: Évaluation de la complémentarité de <i>Harmonia axyridis</i> Pallas et de <i>Coccinella septempunctata</i> L. (Coleoptera: Coccinellidae) sur plants de pommiers.	58
.....	
I.1 Introduction	59
I.2 Matériel et méthodes	61
I.3 Résultats	64
I.4 Discussion	73
.....	
CONCLUSION	79
.....	
BIBLIOGRAPHIE	87
.....	

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I.	Nombre de traitements pesticides en vergers de pommiers au Québec en 1990 (Tiré de Savoie <i>et al.</i> , 1992), et coûts associés (Tiré de Roy & Vincent, 1988a) 4
Tableau II.	Pourcentages moyens de dommages causés à la récolte par dix classes de ravageurs de 1977 à 1984 (Tiré de Vincent & Mailloux, 1985) 8
Tableau III.	Liste des proies de la coccinelle <i>C. septempunctata</i> 12
Tableau IV.	Liste des proies de la coccinelle <i>H. axyridis</i> 15
Tableau V.	Voracité moyenne individuelle des imagos de <i>C. septempunctata</i> et <i>H. axyridis</i> (en 24 heures) 26
Tableau VI.	Liste des Coccinellidae présents dans les vergers de pommiers nord-américains 38
Tableau VII.	Voracité des adultes de <i>H. axyridis</i> et de <i>C. septempunctata</i> lors de la prédation sur <i>T. urticae</i> et sur <i>A. citricola</i> sur plants de pommiers pendant 24 heures 49
Tableau VIII.	Ratio de <i>T. urticae</i> sur proies totales consommé en 24 heures par <i>C. septempunctata</i> et <i>H. axyridis</i> sur plants de pommiers. 52
Tableau IX.	Compétition intra- et interspécifique entre des adultes de <i>H. axyridis</i> et de <i>C. septempunctata</i> lors de la prédation sur <i>T. urticae</i> et sur <i>A. citricola</i> , sur plants de pommiers, pendant 24 heures. 67
Tableau X.	Consommation brute et individuelle par 1 ou 2 individus de <i>H. axyridis</i> et de <i>C. septempunctata</i> lors de la prédation sur <i>T. urticae</i> et sur <i>A. citricola</i> sur plant de pommier après 24 heures de test selon le nombre de prédateurs présents dans le milieu 68
Tableau XI.	Pourcentage de <i>T. urticae</i> et de <i>A. citricola</i> présents sur le plant de pommier après 24 heures selon le type de prédateurs présents dans le milieu. 70
Tableau XII.	Pourcentage de <i>T. urticae</i> et de <i>A. citricola</i> présents sur le plant de pommier après 24 heures selon le nombre de prédateurs présents dans le milieu. 71
Tableau XIII.	Comparaison de plusieurs paramètres biologiques de <i>C. septempunctata</i> et de <i>H. axyridis</i> d'après la littérature. **

Tableau XIV.	Récapitulatif des principaux résultats obtenus dans cette étude.	81
--------------	--	----

LISTE DES FIGURES

Figure I.	A) adulte de <i>C. septempunctata</i> , B) adulte de <i>H. axyridis</i>	10
Figure II.	A) adulte du tétranyque à deux points <i>T. urticae</i> , B) adulte du puceron de la spirée <i>A. citricola</i>	18
Figure III.	Comportements alimentaires théoriques d'un prédateur soumis à différents ratios de deux proies	28
Figure IV.	Dispositif expérimental	46
Figure V.	Ratio de <i>T. urticae</i> consommés en 24 heures sur plants de pommiers, avec intervalles de confiance. A) par <i>C. septempunctata</i> . B) par <i>H. axyridis</i>	51
Figure VI.	A) Consommation individuelle de <i>T. urticae</i> selon le traitement, en 24 heures sur plants de pommiers. B) Consommation individuelle de <i>A. citricola</i> selon le traitement, en 24 heures sur plants de pommiers.	65
Figure VII.	Contribution (en pourcentages) à la production de fruits des différents types de lutte contre les ravageurs en vergers de pommiers (chiffres fictifs). A) situation actuelle. B) situation envisageable.	83

INTRODUCTION

A- Le contexte

A.1- Économie et Agriculture

L'espèce humaine a connu un succès écologique sans pareil, sa population est en croissance constante et elle a colonisé tous les milieux potentiellement disponibles. Malgré tout, par son succès même, l'espèce humaine menace plusieurs autres espèces d'extinction et de ce fait se menace elle-même. La biosphère a ses limites et les hommes, par leur nombre sans cesse croissant, par l'impact de leurs activités et par la dépense énergétique associée (sans commune mesure avec celle des autres espèces), risquent de la détruire. Cependant, un autre trait caractéristique de l'espèce humaine est l'intelligence et la transmission du savoir de génération en génération. Grâce à cela, l'homme a ainsi pris conscience de l'état de la situation, et de l'urgence d'y remédier.

Ainsi en 1988, la commission mondiale sur l'environnement et le développement présidée par Mme Bruntland, publiait son rapport "Notre avenir à tous" et lançait les bases du développement durable. Le développement durable, est un développement économique, social et politique qui répond aux besoins présents, sans compromettre la capacité des générations futures à satisfaire leurs propres besoins (Commission mondiale sur l'environnement et le développement, 1988). Le développement durable devrait devenir une doctrine dans les années à venir, plus par nécessité que par grandeur d'âme

Toutes les branches actives de notre société ont besoin d'atteindre un niveau de développement durable, et le secteur agricole, peut-être plus que tout autre. Naguère, l'agriculture était très peu productive, mais représentait une activité sans impact majeur à long terme sur l'environnement. L'agriculture telle que pratiquée actuellement dans les pays industrialisés a connu une véritable révolution ces quarante

dernières années en raison des progrès techniques et de l'utilisation massive d'engrais et de pesticides. S'ils ont permis d'augmenter considérablement la productivité agricole, ces changements drastiques ont également engendré de nombreux problèmes.

En premier lieu, les pesticides et les engrais se sont accumulés dans l'environnement, provoquant de nombreux problèmes de toxicité à tous les niveaux de la chaîne trophique, et polluant les nappes phréatiques (Vereijken & Viaux, 1990).

En second lieu, un phénomène de résistance acquise s'est développé chez les ravageurs et maladies visés par des traitements pesticides (Georghiou & Mellon, 1983 ; Poirié & Pasteur, 1991).

Troisième point, les pesticides utilisés sont le plus souvent peu sélectifs et ont parfois provoqué des explosions démographiques chez des ravageurs non-visés. Ceci s'explique soit parce que la disparition de l'organisme cible permet le développement d'espèces compétitrices, soit parce que les produits chimiques ont dévasté le complexe d'ennemis naturels contrôlant en temps normal d'autres ravageurs (Michelbacher *et al.*, 1946 ; DeBach & Bartlett, 1951 ; Croft & Brown, 1975, Roger *et al.*, 1991).

Devant cette situation, il est primordial de développer une stratégie de lutte contre les ravageurs agricoles basée non plus sur l'emploi de pesticides chimiques mais plutôt sur des méthodes alternatives moins polluantes et plus efficaces à long terme. La lutte intégrée est actuellement la voie la plus prometteuse. Elle intègre des techniques culturales (rotation des cultures, cultures mixtes..), physiques (machinerie de collecte des ravageurs, barrières physiques..), chimiques (rotation des pesticides, emploi de pesticides biodégradables et à persistance moindre,...) et biologiques (auxiliaires de lutte biologique, résistance des végétaux,...) (Vereijken & Viaux, 1990). La lutte biologique devrait donc contribuer à l'instauration d'un système global de gestion des agroécosystèmes plus en harmonie avec l'environnement.

A.2- Le cas des vergers de pommiers

La situation dans les vergers de pommiers est très particulière. Les consommateurs exigent des fruits presque parfaits (absence de taches ou de déformations). Ceci oblige les pomiculteurs à fixer un seuil économique de dégâts très élevé. On considère l'échec d'une lutte contre les ravageurs en verger de pommiers lorsque plus de 5% des fruits présentent des dégâts à la récolte (Vincent et Bostanian, 1988).

Ajoutons à cela que les vergers, contrairement aux champs, constituent des cultures pérennes qui sont maintenues de 30 à 40 ans et qui, de ce fait, permettent l'établissement permanent des ravageurs. Ces conditions en font donc un agroécosystème relativement riche. Oatman *et al.* (1964) ont ainsi relevé pas moins de 763 espèces différentes d'insectes entre 1959 et 1962 dont plus de 200 espèces phytophages, et Meszaros *et al.* (1984) 1759 espèces animales entre 1976 et 1980. Au Québec, Vincent et Bostanian (1988) ont dénombré plus de 20 ravageurs d'importance dans les vergers.

Si on effectue un parallèle entre les exigences commerciales auxquelles les producteurs de pommes doivent faire face et la diversité des ravageurs dans les vergers, on comprend pourquoi les pomiculteurs emploient plus de 25% des matières actives des pesticides utilisés au Québec pour combattre plus de 10 ravageurs d'importance majeure (Cloutier & Chagnon, 1990). En 1990, dans les vergers québécois, on a effectué en moyenne 4,3 traitements insecticides, 2,5 traitements acaricides et 11,2 traitements fongicides, soit un total de 18,0 traitements par année (Savoie *et al.*, 1992), pour un coût total atteignant 700 dollars par hectare par année (Roy & Vincent, 1988a) (Tableau I). La pomiculture est ainsi la culture recevant le plus de traitements au Canada (Vincent & Bostanian, 1988). Devant l'emploi répété de ces différents pesticides, certaines populations d'arthropodes commencent de plus à devenir résistantes et Bellerose *et al.* (1991) ont localement mis en évidence la résistance de la tordeuse à bandes obliques *Choristoneura rosaceana* Harris (Lepidoptera: Tortricidae) à trois insecticides de synthèse ce qui constitue le premier cas de résistance chez les ravageurs des vergers de pommiers au Québec.

Au niveau économique, l'enjeu est d'importance puisque la pomiculture représente la principale production fruitière au Québec, et que ses revenus totalisent 0,7 à 1% du revenu total agricole (Anonyme, 1982). Pour remédier à cette situation, ou tout au moins pour l'atténuer, nous sommes tournés vers les auxiliaires de lutte biologique.

B- L'alternative biologique

B.1- La lutte biologique

Le propos de toute lutte biologique est d'utiliser un organisme vivant, (auxiliaire de lutte), pour en contrôler un autre, nuisible, généralement un ravageur. Un programme de lutte est jugé satisfaisant lorsque la population de l'organisme nuisible est maintenue sous le seuil économique (Coderre & Vincent, 1992). La lutte biologique possède un spectre d'action très étendu; on l'utilise contre les insectes phytophages des cultures, mais également contre les mammifères, contre les mauvaises herbes, ect... De la même manière on utilise comme auxiliaires de lutte aussi bien des insectes prédateurs, des parasitoïdes, des micro-organismes que des oiseaux, des mammifères ou d'autres organismes (voir Coderre & Vincent, 1992).

Les risques de pollution associés à la lutte biologique sont minimes, et les cas de perturbation des écosystèmes naturels par des auxiliaires de lutte sont rares. Pratiquée depuis l'antiquité, la lutte biologique a montré son efficacité et sa rentabilité en de nombreuses occasions (Caltagirone, 1981). Récemment, Herren et Neuenschwander (1991) citent le cas de la cochenille farineuse du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptera: Pseudococcidae), qui menaçait l'Afrique de famine, et qui a pu être contrôlée par l'intermédiaire d'un parasitoïde originaire d'Amérique du sud, *Epidinocarsis lopezi* De Santis (Hymenoptera: Encyrtidae). Chaque dollar investi dans ce programme a rapporté 129 dollars en bout de ligne (Herren & Neuenschwander, 1991).

La lutte biologique représente donc une voie d'avenir pour mettre en place une agriculture et une foresterie plus en harmonie avec l'environnement, et comme le mentionnent Huffaker *et al.* (1971): "Aucune zone géographique, aucune culture, aucun ravageur ne doit être jugé hors du champ d'action de la lutte biologique". Néanmoins, la lutte biologique est inapplicable dans certaines situations, soit parce qu'il n'existe pas d'ennemis naturels au ravageur visé, soit parce que son efficacité est limitée; Dans ce cas la lutte biologique peut être envisagée en tant que partie intégrante d'un programme de lutte intégrée.

Dans les vergers de pommiers, plusieurs exemples de lutte intégrée, comprenant le plus souvent un volet lutte biologique, ont été mis en place et ont donné des résultats encourageants. Dès 1942, alors que la guerre faisait rage en Europe, des mesures restrictives touchant les exportations de pommes mirent en péril l'industrie pomicole de la vallée d'Annapolis en Nouvelle-Écosse (Canada) (Whalon & Croft, 1984). Des mesures d'urgence visant à réduire les coûts de production des pommes s'imposaient. Un programme de protection des vergers contre les ravageurs, à moindre coût fût mis en

place. Ce programme était basé sur un contrôle plus grand des insectes nuisibles par leurs ennemis naturels et sur un emploi de pesticides moins coûteux et plus sélectifs. Le pourcentage de fruits attaqués au moment de la récolte augmenta très peu (de 0 à 5%), ce qui poussa les pomiculteurs à adopter ce programme et leur permit ainsi de sauver leur industrie.

LeRoux, (1960) a réalisé une étude comparant des vergers de type "commercial" avec des vergers dit "modifiés" dans lesquels le nombre d'applications de pesticides était réduite. Après cinq ans, les récoltes obtenues dans les vergers "modifiés" étaient aussi bonnes que celles des vergers commerciaux et le coût était deux fois moins élevé dans les vergers modifiés. Le succès de ce programme fut attribué à l'augmentation du nombre de prédateurs et de parasitoïdes dans les vergers modifiés (LeRoux, 1960).

De la même façon Madsen *et al.* (1975), ont pu faire passer le nombre de traitements pesticides de 8 à 3,1 en deux ans dans un verger expérimental, sans accroissement des dommages occasionnés par les ravageurs aux fruits et au feuillage. Au Québec, Paradis (1979) expliquait que la sélection de souches de pommiers résistantes aux maladies fongiques, (plus particulièrement à la tavelure du pommier), et l'emploi à dose massive, de fongicides sélectionnés, devraient permettre de réduire le nombre de traitements fongicides de 50% à 80%. Paradis (1983) préconisait également un programme de lutte chimique comportant cinq traitements de base à utiliser dans tous les vergers et des traitements d'appoint selon la situation locale.

Malgré ces différents exemples très encourageants, dans l'état actuel des choses, il est impossible d'envisager une production pomicole viable économiquement sans avoir recours aux pesticides chimiques. Les vergers sans traitement pesticide subissent des dommages tels que leur rentabilité devient nulle (Vincent & Mailloux, 1985)(voir Tableau II).

Notre approche dans la présente étude, a été d'utiliser des insectes prédateurs. Les prédateurs possèdent généralement un spectre de consommation assez large, ou du moins plus large que des organismes spécialisés tels que les parasitoïdes. Ils peuvent ainsi s'attaquer à plusieurs ravageurs potentiels. Ils ont l'avantage de consommer leur proie et donc de la détruire dès que le contact est établi, ce qui n'est pas le cas des organismes pathogènes et des parasitoïdes. Etant donné le nombre élevé de ravageurs en vergers de pommiers, un prédateur suffisamment polyphage pourrait être en mesure de réprimer simultanément plusieurs espèces de proies. Nos auxiliaires de lutte ont donc été choisis dans une famille de coléoptères prédateurs relativement généralistes: les Coccinellidae.

B.2- Les Coccinellidae

On dénombre près de 400 espèces de coccinelles en Amérique du Nord (White, 1983), dont 77 espèces au Québec (Bousquet, 1991). La très grande majorité des espèces sont prédatrices tant au stade larvaire qu'au stade adulte. L'efficacité des Coccinellidae prédateurs en tant qu'auxiliaires de lutte biologique n'est plus à démontrer. En 1889 la coccinelle *Rodalia cardinalis* Muls. permit un contrôle spectaculaire de la cochenille *Icerya purchasi* Maskell (Homoptera: Margarodidae) (Caltagirone & Doult, 1989) et fut par la suite introduite avec succès dans plus de trente pays (Jourdeuil, 1979). Depuis lors, de nombreux exemples ont montré l'efficacité des coccinelles dans divers agroécosystèmes (Goodarzy & Davis, 1958 ; Simpson & Burkhardt, 1960 ; Tamaki & Weeks, 1973 ; Tamaki & Olsen, 1977). Les Coccinellidae constituent notamment le groupe de prédateurs prépondérant dans la lutte contre les Aphididae (Clausen, 1915 ; Frazer, 1988) et contre les Coccidae (Drea & Gordon, 1990).

En verger de pommiers, LeRoux (1960) a observé que toutes les espèces de Coccinellidae contribuaient de façon importante au contrôle des différentes espèces de pucerons et d'acariens phytophages. Plusieurs auteurs estiment cependant que l'impact du groupe est relativement faible au Québec (Bouchard *et al.*, 1982 ; Fortier, 1984). Deux espèces de Coccinellidae ont été utilisées dans cette étude: la coccinelle à sept points, *Coccinella septempunctata* L. et une coccinelle d'origine asiatique *Harmonia axyridis* Pallas.

B.3- *Coccinella septempunctata* L.:

La coccinelle à sept points (Figure I.A) appartient à la sous-famille des Coccinellinae, tribu des Coccinellini. D'origine paléarctique, elle a été introduite aux États-Unis à plusieurs reprises entre 1956 et 1971 (Gordon & Vandenberg, 1991). Elle a connu depuis lors une forte expansion géographique tant aux États-Unis que dans le sud du Canada (Schaefer *et al.*, 1987 ; Angalet *et al.*, 1979 ; Humble, 1991). La première mention au Québec date de 1973 (Larochelle, 1979). Elle est répandue dans la majorité des régions tempérées de l'hémisphère nord, si l'on excepte le Sahara et une région au sud de la Sibérie (Iablokoff-Khnzorian, 1982 ; Hodek, 1973).

C'est une espèce eurytopique (Iperti, 1991) qui fréquente aussi bien la toundra, les forêts, le littoral, les déserts et les hautes montagnes (Bodenheimer, 1943). Dans les agroécosystèmes, elle se retrouve à la fois dans les cultures (blé, maïs, luzerne, haricots, pomme de terre, betterave, sorgho, etc...) dans les friches, les pâtures ou les vergers (Mareida *et al.*, 1992 ; Iablokoff-Khnzorian, 1982 ; Remaudière et Leclant, 1971 ; Pennachio. & Tremblay, 1988 ; Angalet *et al.*, 1979). La

répartition des coccinelles dépend en grande partie de la disponibilité de la nourriture (Mareida *et al.*, 1992), et une grande densité d'individus correspond généralement à une explosion démographique de l'une des proies de l'insecte. En vergers de pommiers, la coccinelle à sept points est l'une des espèces de coccinelles dominantes tant en Hongrie (Lövei, 1981 ; Lövei *et al.*, 1991), en Pologne (Niemczyk & Pruska, 1986), en Belgique (Hemptinne & Naisse, 1988), qu'au Québec (Tourneur *et al.*, 1992 ; Chouinard *et al.*, 1992).

La coccinelle à sept points semble être très compétitrice, car malgré sa venue récente, elle est devenue la coccinelle dominante dans les pâturages américains, au détriment de 16 espèces indigènes (Angalet *et al.*, 1979). De même, Horn (1991) indique que la coccinelle à sept points est rapidement devenue la coccinelle la plus répandue tant dans les agroécosystèmes que dans les prairies et champs en friche. Selon Bonnemaïson (1964), la coccinelle met en moyenne 32 jours pour effectuer son cycle complet à 20°C, et 23 jours à 22°C avec une photopériode de 16-18 heures.

C'est une espèce principalement aphidiphage (Iablokoff-Khnzorian, 1982), considérée comme les autres espèces du genre *Coccinella* comme étant sténophage (Hodek, 1973). Dans une revue de littérature on dénombre près de 84 espèces de pucerons consommés pour un total de 97 espèces de proies (Tableau III). Outre les aphides, la coccinelle à sept points consomme des thrips, des aleurodes, des psylles, des cochenilles des larves de lépidoptères et des larves de chrysomèles (Tableau III). On constate que la coccinelle consomme les cinq principales espèces de pucerons qui peuvent causer des dommages dans les vergers de pommiers au Québec; à savoir le puceron vert du pommier *Aphis pomi* DeGeer, le puceron rose du pommier *Dysaphis plantaginea* Passerini, le puceron des graminées *Rhopalosiphum fitchi* Sanderson (ou *Rhopalosiphum insertum*), le puceron lanigère du pommier *Eriosoma lanigerum* Hausmann et enfin le puceron de la spirée *Aphis citricola* Van der Goot (Tableau III). Elle consomme également du pollen et du nectar en fin de saison (Angalet *et al.*, 1979). Ajoutons enfin que Shands *et al.* (1966) puis Obrycki et Orr (1990), ont mis au point des techniques d'élevage en laboratoire de cette coccinelle.

B.4- *Harmonia axyridis* Pallas:

H. axyridis (tribu des Coccinellini) (Figure I.B), est une coccinelle paléarctique d'origine extrême orientale qui se retrouve au Japon, en Chine, en Corée, en Sibérie et dans l'Himalaya (Iablokoff-Khnzorian, 1982 ; Sasaji, 1971). Elle a été introduite entre 1978 et 1981 aux Etats-Unis et s'est implantée depuis dans le sud-ouest de la Louisiane et dans le sud du Mississippi (Chapin & Brou, 1991 ; Gordon & Vandenberg, 1991); au Canada elle est absente à l'état sauvage.

La coccinelle japonaise est une espèce arboricole de grande taille (Iablokoff-Khnzorian, 1982). Elle se retrouve sur les conifères (McLure, 1986b), sur les feuillus (Iablokoff-Khnzorian, 1982), dans les jardins et dans les vergers (Hodek, 1973 ; Iablokoff-Khnzorian, 1982).

H. axyridis est polyphage, bien qu'essentiellement aphidiphage, et s'attaque à plus de 30 espèces de pucerons (Tableau IV). Elle consomme également des cochenilles et des psylles (Tableau IV). McLure (1986a, 1986b, 1987) a notamment montré l'efficacité de la coccinelle lors du contrôle de la cochenille du pin rouge *Matsucoccus resinosae* Bean and

Tableau IV- proies de Harmonia

Godwin (Homoptera: Margarodidae). Elle attaque trois espèces de pucerons ravageurs des pommiers au Québec, à savoir le puceron vert du pommier *Aphis pomi* DeGeer, le puceron lanigère de pommier *Eriosoma lanigerum* Hausmann et enfin le puceron de la spirée *Aphis citricola* Van Der Goot (Tableau IV).

La coccinelle *H. axyridis* présente plus de cent morphes différentes allant du noir uniforme à l'orangé uniforme en passant par une multitude de morphes tachetées (Ayala, 1978 ; Sasaji, 1971).

Au cours de son cycle vital, *H. axyridis* subit une diapause hivernale (hibernation) qui est une véritable diapause, ainsi qu'une baisse d'activité estivale (estivation) qui est en fait une dormance facultative (Sakurai *et al.*, 1988). L'estivation permet la nutrition, la copulation et l'oviposition de la coccinelle (Sakurai *et al.*, 1988). L'insecte migre à la fin de l'automne, jusqu'aux sites d'hibernation, où il forme des agrégations pour passer l'hiver (Obata, 1986a). En laboratoire, la coccinelle met 25,2 jours à compléter son cycle vital complet à 20°C et 15,2 jours à 25°C, avec une photopériode de 16 heures (Schanderl *et al.*, 1985).

Enfin, d'après Hukusima & Kamei (1970 dans Hodek, 1973) elle aurait une fécondité très supérieure à toutes les autres coccinelles, une femelle pondant au total 2 300 à 3 800 oeufs, pour une moyenne journalière de 25 oeufs.

Selon Voronine (1965, dans Iablokoff-Khznorian, 1982) qui a étudié l'espèce en Sibérie (C.E.I., ancienne U.R.S.S.), la coccinelle possède de plus une très bonne résistance au froid. La mortalité après hibernation est de 16,5% et les adultes peuvent supporter des températures très basses atteignant -30° C pendant de courtes périodes.

Elle est élevée avec succès aux Açores et dans le sud de la France sur des oeufs de la pyrale de la farine (*Anagasta kuehniella* Zell., Lepidoptera: Pyralidae) (Schanderl *et al.*, 1985 ; Schanderl *et al.*, 1988 ; Schanderl, 1987). Elle s'élève également sur du couvain de mâles d'abeille domestique séché et réduit en poudre (Nijima *et al.*, 1986 ; Matsuka & Nijima, 1985).

Cette étude constitue les premiers tests de ce prédateur au Canada et devrait permettre une première évaluation de son efficacité en laboratoire, avant d'envisager des études en vergers de pommiers.

Pour évaluer l'efficacité des deux Coccinellidae, nous avons employé deux ravageurs d'importance des vergers de pommiers, appartenant à deux groupes taxonomiques différents: le tétranyque à deux points (*Tetranychus urticae* Koch) et le puceron de la spirée (*Aphis citricola* Van der Goot).

C- Les ravageurs

C.1- Le tétranyque à deux points

Le tétranyque à deux points (*T. urticae* Koch) (Acarina: Tetranychidae) (Figure II.A), ou tétranyque tisserand est un ravageur phyllophage qui produit de fines toiles sur le feuillage et soutire le parenchyme chlorophyllien en provoquant une décoloration et un rabougrissement des feuilles (Paradis, 1955). Il inhibe la croissance, affecte le nombre et la qualité des fleurs produites et occasionne à de très faibles densités, des pertes d'importance économique sur les plantes attaquées (Kropczynska & Tomczyk, 1984). Il s'attaque à plus de 150 espèces végétales (Roy & Vincent, 1988b) aussi diversifiées que le haricot, la fraise, le manioc ou la betterave et se retrouve dans les cultures en champs, les vergers et les serres (Chazeau, 1985). Au Québec, l'importance du tétranyque s'est accrue ces dix dernières années, possiblement en raison de l'usage des herbicides (Roy & Vincent, 1988b).

Les femelles de l'acarien passent l'hiver en diapause reproductive soit sous l'écorce des arbres, soit dans le paillis des herbacées. Au printemps, elles reprennent leur activité et commencent à pondre; les immatures peuvent par la suite coloniser, soit les pommiers, soit les herbacées. Le cycle peut comporter de 5 à 9 générations par saison et la population est maximale en août (Roy & Vincent, 1988b). A titre d'exemple, *T. urticae* sur la rose, effectue un cycle

complet de l'oeuf à l'adulte en 14,9 jours à 20°C, et en 6,7 jours à 30°C (Sabelis, 1981). Le seuil d'intervention des pomiculteurs est fixé à 5 individus mobiles ou 10 individus (mobiles ou oeufs) par feuille (Roy & Vincent, 1988b). Le tétranyque à deux points possède une répartition mondiale et représente au Québec le onzième arthropode nuisible quant à son importance économique (Cloutier & Chagnon, 1990). Au Québec, les pomiculteurs utilisent de 1 à 3 traitements acaricides par saison. Le coût de ces traitements, outre l'impact environnemental, peut atteindre 20% du coût des traitements totaux effectués, soit en 1989 plus de 100\$ par hectare par année (Roy & Vincent, 1990; Roy & Vincent, 1988b). Ceci s'explique en partie par le fait que les acaricides sont très onéreux.

Le tétranyque à deux points a de plus développé une résistance à une gamme étendue d'acaricides (Helle & van de Vrie, 1974). Dans une revue sur le sujet, Cranham et Helle (1985) indiquent que *T. urticae* est résistant entre autres aux produits suivants: fenoxon, tetradifon, dicofol, binapacryl, quinomethionate, chlordimeform, propargite, cyhexatin, azobenzène, dienochlor, ainsi qu'aux carbamates et organophosphorés. Van de Vrie *et al.* (1972) s'accordent pour dire que les acariens phytophages sont devenus d'importants ravageurs en vergers de pommiers, en grande partie à cause de l'utilisation des pesticides et fongicides qui ont détruit leurs ennemis naturels tout en augmentant la quantité de ressources disponibles.

La répression naturelle du tétranyque à deux points par la faune acariphage peut être le fait de groupes très divers. Ces organismes, réduisent les populations de l'acarien et permettent lorsqu'ils agissent suffisamment tôt, de retarder la phase d'infestation du ravageur, pendant laquelle la population croît de manière exponentielle. Les ennemis naturels des tétranyques ayant suscité le plus d'intérêt sont les phytoséiides (Acarina: Phytoseiidae), plus particulièrement les genres *Typhlodromus*, *Amblyseius*, *Phytoseius* et *Phytoseiulus*. Dans les années soixante, Hoyt mit au point un programme de lutte intégrée basé sur la résistance à certains pesticides de phytoséiides (Whalon & Croft, 1984). Le succès du programme généralisa l'emploi de souches résistantes de prédateurs (Whalon & Croft, 1984). Au Québec, Bostanian et Coulombe (1986) sont parvenus à réprimer les tétranyques par l'utilisation d'une souche d'*Amblyseius fallacis* Garman résistante aux organophosphorés. Malgré ces succès, Pettitt et Karan (1991) ont montré que les traitements pesticides affectent grandement la consommation d'oeufs de *T. urticae* par *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot. De la même manière, les acariens prédateurs *Amblyseius fallacis* Garman et *Zetzellia mali* Ewing sont affectés par l'application d'un pyrèthre de synthèse (Li et Harmsen, 1992). Dans leur étude, le nombre d'acariens prédateurs est inversement corrélé avec l'importance du traitement pesticide, tandis que le nombre de tétranyques à deux points est positivement corrélé avec l'application du pesticide.

Outre les phytoséiides, les stigmatéides (Acarina: Stigmatéiidae) prédatent activement les tétranyques, et *Z. mali* se nourrit de *T. urticae* dans les vergers de pommiers québécois (Parent, 1967). Plusieurs espèces d'araignées de différentes familles attaquent également les tétranyques (McMurtry *et al.*, 1970). Chez les insectes, on note les staphylins du genre *Oligota* sp (Coleoptera: Staphylinidae), plusieurs espèces de thysanoptères, des hémiptères principalement anthocorides et mirides, des cécidomyies (Diptera), des neuroptères et des dermaptères (Chazeau, 1985; McMurtry *et al.*, 1970). Dans les cultures de coton, Wilson *et al.* (1991) ont mis en évidence l'impact, pour au moins une saison, de *Geocoris pallens* Stål, *G. punctipes* Say (Hemiptera: Lygaeidae), *Orius tristicolor* White (Hemiptera: Anthocoridae) et *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae). Ces prédateurs généralistes sont capables de retarder voir supprimer les infestations de milieu et fin de saison, par leur action précoce sur le tétranyque à deux points (Wilson *et al.*, 1991).

Chez les Coccinellidae, les espèces du genre *Stethorus*, et plus particulièrement *S. punctillum* Weise, sont considérées comme les plus efficaces dans la lutte contre les acariens phytophages. Ce sont des insectes de petite taille, mesurant 1 à 1,5mm qui sont spécialisés dans la lutte contre les tétranyques (Chazeau, 1985). Rambier (1974) classe *S. punctillum* (en vergers de pommiers) dans la catégorie des "prédateurs de nettoyage" qui sont des espèces très mobiles, très voraces et capables de rechercher activement et détruire les colonies de proies. Dans une étude en Ontario, Putman (1955), indique que, à 21,4°C, les mâles consomment 33,5 tétranyques par jour et les femelles 66,3. Une autre espèce acariphage du même genre, *S. punctum* LeC., a de plus développé une résistance à certains pesticides (Asquith, 1971 dans Whalon & Croft, 1984). Malgré le potentiel indéniable de ces espèces face aux tétranyques phytophages, leur petite taille et leur spécificité alimentaire limite leur spectre d'action à des ravageurs également de très petite taille tels que les acariens.

Le rôle des coccinelles de grande taille a été peu étudié car elles ne sont pas strictement acariphages et sont considérées de ce fait comme étant peu efficaces (McMurtry *et al.*, 1970). LeRoux (1960) estime cependant, d'après une étude sur trois années, que *Anatis quindecimpunctata* Olivier, *Hippodamia parenthesis* Say et *Coccinella trifasciata* L., qui sont des espèces de grande taille, ont fortement contribué à la répression des acariens et pucerons des vergers québécois. L'adalie à deux points (*Adalia bipunctata* L.) consomme également le tétranyque à deux points (Paradis, 1955), mais souffre dans ce cas de problèmes de développement (Robinson, 1951 dans Hodek, 1973). Dans une étude en laboratoire, Putman (1957) a testé la valeur nutritionnelle du tétranyque à deux points pour plusieurs coccinelles de grande taille. Il conclut en disant que les larves de *Hippodamia convergens* Guer., *H. tredecimpunctata tibialis* Say, *Adalia bipunctata* L., *Coccinella transversoguttata* Fald., *C. trifasciata perplexa* Muls., *Cycloneda sanguinea* L. et *Anatis quindecimpunctata* Oliv. ne se

développent pas normalement sur l'acarien phytophage. Seule la coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake, se développe normalement sur le tétranyque à deux points (Putman, 1957).

C.2- Le puceron de la spirée

Le puceron de la spirée, (*Aphis citricola* Van der Goot) (Homoptera: Aphididae) (Figure II.B), est un ravageur phyllophage qui se nourrit, en suçant la sève des feuilles de pommier. Originaire d'Extrême-Orient, il a été introduit en Amérique du Nord en 1907, en Australie en 1926, en Nouvelle-Zélande en 1931, dans la région méditerranéenne vers 1939 et finalement en Afrique en 1961 (Blackman & Eastop, 1984). Il importe d'être très prudent avec les données bibliographiques concernant *A. citricola*, car les risques de confusion taxonomique sont très grands. Ainsi, originalement appelé *Aphis spiraecola* Patch, il fut rebaptisé *A. citricola* en 1975 (Hille Ris Lambers, 1975 dans Eastop & Blackman, 1988), puis en 1988 les chercheurs en examinant le matériel de description original constatèrent qu'il correspondait plus à *Aphis fabae* Scopoli (Eastop & Blackman, 1988). Ajoutons que le puceron de la spirée est un puceron vert, de taille et de forme similaires au puceron vert du pommier *Aphis pomi*, avec lequel il semble avoir été souvent confondu.

Le puceron de la spirée provoque le plus souvent des courbures et des distorsions des feuilles près de la partie apicale des tiges, ou près des inflorescences (Blackman & Eastop, 1984). Il s'attaque à une grande variété d'espèces végétales dans plus de vingt familles différentes (Blackman & Eastop, 1984). En vergers, on le retrouve sur les pêchers, pommiers, poiriers et citronniers. L'importance économique de ce puceron au Québec est mal connue. Ceci vient probablement du fait que sa présence n'a été signalée que récemment (Roy & Cloutier, 1987 ; Ritchot, non publié), et qu'il est fréquemment confondu avec le puceron vert du pommier, ce dernier étant un ravageur d'importance dans les vergers québécois (Vincent & Bostanian, 1988). Ainsi en Virginie et au Maryland (USA), *A. citricola* s'avérait plus abondant que *A. pomi*, constituant même dans certains cas 95% des espèces de pucerons de couleur verte du pommier (Hogmire *et al.*, 1992). Il est possible que la présence ou l'absence des deux espèces soit modulé par leur tolérance différente aux pesticides (Hogmire *et al.*, 1992). Le puceron de la spirée est un important vecteur de divers virus des plantes, il transmet ainsi le virus 2 de la mosaïque du melon d'eau (WMV-2), le virus de la mosaïque jaune de la courgette (ZYMV), le virus tristeza des *Citrus*, le virus Y des pommes de terre, le poxyvirus de la prune, etc... (Blackman & Eastop, 1984 ; Alderz, 1987). Il est de plus fréquemment protégé par les fourmis (Blackman & Eastop, 1984).

Le puceron de la spirée est holocyclique (conserve la reproduction sexuée dans son cycle vital) en Amérique du Nord et hétéroécique (alterne plusieurs hôtes). Il passe l'hiver sous forme d'oeufs, principalement sur la spirée (*Spiraea* sp.). Komazaki (1983) a montré qu'il pouvait pondre

des oeufs hivernants sur des hôtes secondaires tels que le *Citrus* également, mais que ces oeufs éclosaient avec un mois de retard par rapport à ceux de la spirée. Au printemps, les oeufs éclosent et les fondatrices aptères se développent sur leur hôte primaire, la spirée, puis pendant l'été les individus ailés (alates) effectuent une première migration vers leur hôte secondaire (exemple: le pommier, *Malus sp.*) où la colonie se développe rapidement. En fin d'été, une nouvelle génération d'alates effectue une migration en retour vers la spirée où la reproduction sexuée a lieu, donnant les oeufs d'hiver (Blackman & Eastop, 1984). Au Québec, son cycle vital est peu connu, mais selon Roy et Cloutier (1987), il passe tout l'hiver dans la province.

A. citricola possède de nombreux ennemis naturels parmi lesquels on distingue les champignons du groupe des Entomophthorales (Neozygitaceae), plusieurs espèces de braconides (Hymenoptera), des punaises (Hemiptera), des chrysopes (Neuroptera) et également des syrphes et des cécidomyies (Diptera). Chez les coccinelles, *H. axyridis* s'attaque au puceron de la spirée (Obata, 1986b ; Obata & Johki, 1990). La sous-espèce asiatique de la coccinelle à sept points (*C. septempunctata brucki*) consomme également *A. citricola* (Johki *et al.*, 1988), tout comme la sous-espèce occidentale (Angalet *et al.*, 1979).

Le but de cette étude était donc d'évaluer le potentiel de *C. septempunctata* et de *H. axyridis* en tant qu'auxiliaires de lutte biologique face au puceron de la spirée et au tétranyque à deux points.

D- L'évaluation des auxiliaires de lutte biologique

Pour effectuer une première évaluation des prédateurs, l'expérimentation en laboratoire semble la plus appropriée. Elle permet de réduire l'influence des facteurs biotiques et abiotiques inhérents au travail *in situ*. De plus, l'utilisation de cages fermées en laboratoire est le système le plus approprié pour évaluer le potentiel d'ennemis naturels contre les ravageurs phytophages (Luck *et al.*, 1988). L'utilisation d'un hôte végétal en bon état physiologique est indispensable. De même, la présence d'une structure verticale est intéressante car elle oblige le prédateur à effectuer une recherche analogue à celle qu'il effectue dans la nature.

A ce niveau, il importe de définir les critères d'évaluation de nos auxiliaires. Compte tenu des limites logistiques et temporelles, les trois paramètres qui nous apparaissent les plus importants sont: la voracité, les préférences alimentaires et la complémentarité des prédateurs.

D.1- La voracité du prédateur

Lorsqu'on réalise un programme de lutte biologique, une des premières étapes est de s'assurer que le prédateur consomme effectivement la proie choisie. Nous avons vu précédemment que *H. axyridis* (Tableau IV) et *C. septempunctata* (Tableau III) consomment le puceron de la spirée, mais il n'existe pas, à ma connaissance d'exemples de consommation du tétranyque à deux points, ni d'autres acariens phytophages par l'une ou l'autre de ces deux espèces.

En second lieu, il est important de mesurer la voracité du prédateur; c'est-à-dire d'évaluer le nombre de proies consommées par unité de temps. La voracité est l'un des facteurs primordiaux pour l'évaluation de l'efficacité d'un auxiliaire de lutte biologique (Olszack, 1988). La voracité donne une image à la fois du nombre de proies détruites par le prédateur en un temps donné, et de la quantité de nourriture ingérée pendant le même temps par celui-ci. La voracité d'un prédateur varie selon une multitude de paramètres (espèce et stade de la proie, température, espèce, sexe et stade de développement du prédateur,...). Les données de la littérature sont de ce fait difficilement comparables car elles diffèrent généralement par une ou plusieurs variables. Il faut ajouter que la présence de structure verticale dans le milieu expérimental est assez rare, et qu'il n'existe pas à ma connaissance de standard en la matière. Les données portant sur la voracité de *C. septempunctata* et *H. axyridis* sont rassemblées au tableau V. Elles ne portent ni sur *T. urticae* ni sur *A. citricola* et illustrent bien la variabilité d'une proie à l'autre et d'une étude à une autre. Il apparaît cependant que les femelles des prédateurs ont fréquemment une voracité supérieure aux mâles (Tableau V), les femelles gravides étant généralement les plus voraces (Iablokoff-Khinzorian, 1982). Dans une étude comparative, qui vise à tester deux prédateurs et non pas à caractériser la voracité d'un prédateur selon divers facteurs, il importe donc de standardiser les paramètres de l'expérience, de choisir le stade et la densité de proies proposé aux prédateurs, de choisir une température proche de la température moyenne observée en nature, et enfin de différencier mâles et femelles.

Pour obtenir une image plus précise du rapport de consommation existant entre le prédateur et sa proie, il serait bon de caractériser la réponse fonctionnelle du prédateur. La réponse fonctionnelle représente le rapport entre la consommation individuelle d'un prédateur lorsque la densité de proies disponibles varie (Holling, 1965). Toutefois en raison de contraintes logistiques, une telle étude ne sera pas réalisée.

D.2- Les préférences alimentaires du prédateur

Pour être considéré efficace, un agent de contrôle doit développer des effets de prédation dépendants de la densité de sa proie (Begon *et al.*, 1990). Cependant, les tests effectués en milieu contrôlé (cage ou laboratoire) qui confrontent le prédateur à la proie ciblée, ont lieu dans des conditions différentes de la réalité en nature, et la venue d'un second ravageur, nouvelle proie potentielle pour l'agent de lutte, peut invalider les résultats obtenus en présence d'une seule proie.

Ainsi, un prédateur, jugé performant après des tests de voracité en laboratoire face à une première proie, peut en présence d'une seconde proie potentielle délaissier la première. C'est notamment le cas de la coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata* Timberlake, qui a tendance à

Tableau V- Voracité

délaisser les larves de doryphore de la pomme de terre *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) en présence du puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* Sulzer (Hazzard & Ferro, 1991).

La réponse du prédateur face à un choix possible entre deux proies varie selon les préférences alimentaires du prédateur, mais varie également selon la densité respective des deux proies dans le milieu. Il ne suffit donc pas de tester la préférence à ratio égal de proies (50% de chaque espèce); il faut également la tester à différents ratios (dans lesquels la proie la plus commune est tantôt la première, tantôt la seconde). Dans un tel système, plusieurs scénarios sont envisageables.

Premièrement, le prédateur ne manifeste aucune préférence alimentaire, même lorsque la densité relative des deux espèces de proies est manipulée. Dans ce cas le prédateur va consommer un ratio de proies égal au ratio disponible dans l'environnement (Figure III). C'est un cas d'absence d'alternance ("Switching nul"). Selon May (1977), ce phénomène peut permettre la stabilisation des deux populations de ravageurs et la coexistence des deux espèces. Ceci s'expliquerait par le fait que, l'impact du prédateur est directement proportionnel à la densité de la proie et donc que l'impact sera d'autant plus grand que l'abondance du ravageur est élevée (Figure III).

Deuxième possibilité, le prédateur manifeste une préférence constante pour l'une ou l'autre des deux proies, et consomme toujours, quelles que soient les densités de proies, un ratio de proies supérieur au ratio proposé. La proie préférée est donc consommée en proportion plus forte qu'elle n'est présente dans l'environnement (Figure III).

Troisième possibilité, le prédateur manifeste un comportement d'alternance ("Switching"). L'alternance traduit une situation dans laquelle le nombre d'attaques portées contre une proie est disproportionnellement élevé quand l'espèce est abondante par rapport à la seconde proie, et le nombre d'attaques est disproportionnellement faible quand l'espèce est rare par rapport à la seconde proie (Murdoch, 1969). C'est ce phénomène d'alternance de proie attaquée qui

va déterminer, entre autres facteurs, la valeur d'un prédateur en temps qu'agent de lutte biologique contre les deux proies considérées. Cela signifie en d'autres termes que le prédateur développe une préférence pour la proie la plus commune; c'est un cas d'alternance positive (Chesson, 1984). Selon Oaten et Murdoch (1975), ce phénomène d'alternance ("positive Switching") devrait stabiliser les populations des deux espèces de proies consommées. Si l'on considère deux espèces de ravageurs en compétition pour la même ressource, en absence d'alternance, l'espèce la plus compétitive va voir sa densité augmenter au détriment de celle de la seconde espèce. Cette situation mènerait à l'extinction de cette dernière si l'action du prédateur ne venait rétablir l'équilibre dans le système par son impact plus grand sur les populations de l'espèce plus compétitive (May, 1977). Pour expliquer ce phénomène, plusieurs raisons sont invoquées. Le prédateur, en étant confronté plus souvent à la proie la plus nombreuse, effectue un apprentissage de la reconnaissance et de la technique de chasse de celle-ci et tend à "oublier" son apprentissage sur la seconde proie plus rare (Oaten & Murdoch, 1975). Autre cause possible, en consommant plus souvent la proie la plus nombreuse, le prédateur développe une préférence alimentaire pour celle-ci au détriment de l'autre plus rare (Oaten & Murdoch, 1975) (Figure III).

Enfin, dernière possibilité, le prédateur se spécialise sur la proie ayant la plus faible densité, c'est un cas d'alternance négative ("negative Switching" ou "antiswitching") (Chesson, 1984). En analysant les résultats obtenus par Murdoch (1969), Chesson (1984) cite le cas du buccin *Acanthina* prédatant des bernacles et des mousses, sans conditionnement préalable. L'auteur indique de plus que l'alternance négative devrait provoquer une déstabilisation des populations de proies, se traduisant soit par une extinction, soit par une explosion démographique (Chesson, 1984) (Figure III).

Les prédateurs généralistes sont, par définition, régulièrement confrontés à un choix entre plusieurs proies possibles. Les Coccinellidae aphidiphages possèdent deux types de proies; les proies préférées pour lesquelles elles sont spécialisées et les proies de substitution pour lesquelles elles sont plus polyphages (Hodek, 1967). Les phénomènes de préférences alimentaires sont relativement fréquents chez les coccinelles prédatrices (Hodek, 1973). La coccinelle *H. axyridis* affiche un comportement de sélection de ses proies et refuse certaines espèces de pucerons pour en préférer d'autres (Hodek, 1973). Chaque espèce de proie détermine une durée de développement du cycle vital de la coccinelle et certaines proies ne permettent pas à la coccinelle d'achever complètement son cycle (Hodek, 1973).

Chez les Coccinellidae, plusieurs études de leurs préférences alimentaires ont déjà été réalisées. Houck (1986) a testé les préférences d'une espèce acariphage, *Stethorus punctum*, sur deux acariciens phytophages; *T. urticae* et *Panonychus ulmi* Koch. Pendant l'expérience, il observait le

comportement d'une coccinelle en présence de différents ratios de proies. *S. punctum* a démontré une préférence constante pour *T. urticae* après conditionnement préalable, c'est-à-dire lorsque la coccinelle avait été préalablement nourrie avec cette proie. Le prédateur affichait un comportement d'alternance positive faible, lorsque nourrie préalablement avec *P. ulmi* (Houck, 1986).

La seconde étude réalisée par Hattingh et Samways (1992) testait les préférences de deux coccinelles coccidiphages *Chilocorus nigritus* Fabricius et *Chilocorus bipustulatus* L., mises en présence de quatre cochenilles: *Aspidiotus nerii* Bouché, *Asterolecanium miliaris* Boisduval, *Aonidiella aurantii* Maskell et *Chrysomphalus aonidum* L. (Homoptera: Coccoidea). L'analyse concernait le nombre de prédateurs prédatant chaque type de proies. Les résultats obtenus ne montrent pas de préférence marquée chez les prédateurs et indiquent que les coccinelles ont des capacités restreintes pour pouvoir choisir telle ou telle proie (Hattingh & Samways, 1992).

La troisième étude concerne les préférences alimentaires de *C. septempunctata* L. en présence de *Aphis fabae* et *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera: Aphididae) (Murdoch & Marks, 1973). Le comportement de prédation de la coccinelle a été testé en Petri et sur plants de haricots avec différents ratios de proies. La coccinelle à sept points a démontré un comportement d'absence de préférence constant (Murdoch & Marks, 1973), ce qui signifie que le ratio de proies qu'elle a consommé ne diffère pas significativement du ratio de proies qui lui était proposé.

Blackman (1967), a testé les préférences alimentaires de deux coccinelles aphidiphages, à ratios de proies 50:50. Les imagos de *Adalia bipunctata* L. manifestaient une préférence pour *Myzus persicae* en présence d'*Aphis fabae*, et aucune préférence entre *Acyrtosiphon pisum* et *Megourae viciae*. Buckt. Les adultes de *C. septempunctata* préféraient *M. viciae*, proie toxique, à *A. pisum*, proie saine. Blackman (1967) en conclut que les coccinelles aphidiphages sont incapables de faire la différence entre une proie toxique et une proie saine. Elles consommeront donc la proie toxique pour éventuellement en mourir par la suite.

Plus récemment, Formusoh et Wilde (1993), ont testé les préférences alimentaires de *C. septempunctata* et de *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville en présence de deux aphides, *Diuraphis noxia* Mordvilko et *Schizaphis graminum* Rondani. Lors des tests, un nombre égal de pucerons de chaque espèce était présenté aux prédateurs, chaque puceron consommé était immédiatement remplacé. Aucune des deux coccinelles n'a montré de préférence alimentaire pour l'une ou l'autre des proies.

Après l'évaluation de la voracité, la deuxième partie du travail visera à étudier le comportement de chacun des deux prédateurs choisis précédemment en présence de différents ratios des deux espèces de ravageurs, soit le tétranyque à deux points et le puceron de la spirée.

D.3- La complémentarité des prédateurs

Après avoir comparé la voracité et les préférences alimentaires de *C. septempunctata* et *H. axyridis*, il importe d'évaluer leur complémentarité en tant qu'auxiliaires de lutte biologique. En d'autres termes il importe d'évaluer les interactions entre les deux prédateurs et leur impact sur leur efficacité de prédation.

Au niveau théorique, l'ajout d'un deuxième agent de lutte biologique complique singulièrement les interactions au sein de la communauté. Deux cas de figures peuvent alors se produire.

Premier cas, les deux agents de lutte possèdent deux niches écologiques semblables; ils entrent donc en compétition directe, ce qui provoque l'extinction locale d'une des espèces par le principe de "l'exclusion compétitive" (Begon *et al.*, 1990).

Deuxième cas, les deux agents de lutte possèdent des niches relativement différentes, c'est-à-dire des niches suffisamment distinctes pour permettre la survie des deux espèces. C'est le cas lorsqu'il y a exploitation d'une ressource différente, ou lorsqu'il y a variation spatiale ou temporelle dans l'exploitation d'une même ressource (Begon *et al.*, 1990). Dans ce cas les deux espèces n'entrent pas en compétition directe et peuvent même au contraire constituer des agents de lutte biologique complémentaires, par exemple en exploitant une même proie mais dans des microhabitats différents sur une même plante. La complémentarité des espèces permettrait d'augmenter le niveau de contrôle du ravageur et le résultat dans un contexte de lutte biologique, en serait donc optimisé.

La compétition peut se manifester de deux façons, soit par interférence, soit par exploitation. La compétition par interférence entraîne une action directe d'une espèce sur l'autre. La compétition par exploitation fait qu'une des espèces compétitrices limite l'accès à la ressource pour la seconde espèce (Begon *et al.*, 1990).

Dans le domaine de la lutte biologique, une importante controverse existe en ce qui concerne le nombre d'auxiliaires de lutte à utiliser. Un premier groupe d'auteurs s'oppose à l'emploi de plusieurs auxiliaires de lutte biologique et estime que les interactions entre les prédateurs vont diminuer l'efficacité de la lutte. Un second groupe d'auteurs au contraire, pense que l'utilisation de plusieurs auxiliaires devrait augmenter le niveau de contrôle.

D.3.1- Contre l'emploi de plusieurs auxiliaires

Turnbull et Chant (1961) plaident en ce sens et conseillent dans les cas d'introduction de comparer les agents de lutte en laboratoire avant de les lâchers en nature. Ils justifient leur position en disant qu'une fois l'agent introduit, il est impossible de considérer l'écosystème sans sa présence et donc de mesurer l'impact d'un second agent en nature. Toujours selon eux, les ravageurs attaqués par plusieurs prédateurs sont moins bien contrôlés que ceux attaqués par un seul, car la forte compétition entre les ennemis naturels empêche une exploitation optimale du ravageur et peut même favoriser le passage d'un niveau endémique à un niveau épidémique (Turnbull & Chant, 1961). Ils citent le cas de la tordeuse des bourgeons d'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens) (Lepidoptera: Tortricidae), soulignant qu'elle est incontrôlable malgré la présence de plus de 35 ennemis naturels dans son milieu. Ils ajoutent que si la tordeuse n'est pas contrôlée, c'est à cause de la présence de ce complexe d'ennemis naturels qui interfèrent entre eux (Turnbull & Chant, 1961).

Watt (1965) supporte également la théorie de l'exclusion compétitive, mais présente son point de vue en se référant à la stabilité des différents niveaux trophiques. Selon lui, plus le nombre d'espèces à un niveau trophique donné est grand, plus le niveau est stable. Cela signifie que plus on a d'agents de lutte biologique à un niveau donné, plus leur population est stable, et donc moins elle est capable de suivre les fluctuations de la population de proies et de la contrôler. De ce fait, si une espèce est abondante, c'est parce qu'elle est la proie d'un grand nombre d'espèces d'ennemis naturels, qui sont donc victimes de compétition et incapables de la contrôler (Watt, 1965). La stabilité d'un niveau trophique d'herbivores décroît avec l'augmentation du nombre de prédateurs ou de parasitoïdes du niveau trophique supérieur (Watt, 1965).

Selon Force (1974), un bon agent de lutte biologique est un mauvais compétiteur et ne peut donc s'implanter en présence d'autres agents moins efficaces mais meilleurs compétiteurs.

Plusieurs modèles mathématiques de prédiction ont été développés pour évaluer l'impact d'un ou plusieurs agents de lutte. Kakehashi *et al.* (1984) arrivent à la conclusion que les introductions multiples de parasitoïdes donnent de mauvais résultats car les niches des différentes espèces se recourent et amènent de la compétition interspécifique.

Myers (1989) amène le fait que parmi les cas de lutte biologique réussis par introduction multiple, 68% sont dûs uniquement à une des espèces introduites alors que seulement 32% sont dûs à l'action de plusieurs agents introduits. Elle préconise de chercher le bon agent de lutte de façon expérimentale plutôt que de lâcher tous les agents disponibles en espérant un contrôle réussi.

Mackauer (1990) la rejoint en disant que dans tous les cas il existe un agent potentiellement le meilleur, capable d'un impact supérieur aux combinaisons diverses de plusieurs agents.

Ehler et Hall (1982) constatent que dans les principaux ordres d'insectes, le taux d'établissement après introduction est inversement corrélé avec le nombre d'espèces introduites. Ils justifient ainsi les échecs obtenus en contrôle multiple par le fait que le ou les agents qui auraient pu contrôler le ravageur n'ont pu s'installer à cause de la compétition interspécifique avec les autres agents relâchés.

De même, Spiller (1984a, 1984b, 1986) enfin montre l'exemple de deux espèces d'araignées (*Aranea*) qui sont plus efficaces séparément dans leur impact sur une de leur proie que prises ensemble, à cause de la compétition interspécifique par interférence mutuelle. Il suggère que certains prédateurs généralistes, en s'attaquant à l'occasion à d'autres prédateurs possiblement plus efficaces qu'eux pour lutter contre le ravageur cible, empêchent un bon contrôle de ce ravageur.

D.3.2- Pour l'emploi de plusieurs auxiliaires

Plusieurs auteurs ne partagent pas le point de vue de l'exclusion compétitive et sont favorables à la lutte biologique par l'utilisation de plusieurs agents.

Ehler (1979a) montre qu'au sein d'une guildes de parasitoïdes la compétition interspécifique ne diminue pas l'efficacité de contrôle. Au contraire, le niveau de contrôle augmente avec le nombre de parasitoïdes. Il suggère également (1979b), suggère que dans certains cas, l'utilisation de parasitoïdes secondaires facultatifs, c'est-à-dire capable de parasiter un hôte déjà parasité (hyperparasitisme) ou un hôte sain, peut augmenter le niveau de contrôle. Ehler toujours (1985), avance l'hypothèse que les guildes de parasitoïdes sont structurées pour éviter la compétition interspécifique et qu'il est possible de les restructurer de façon à accroître leur efficacité en lutte biologique.

Toujours concernant les parasitoïdes, Miller (1977) constate l'efficacité accrue des introductions multiples malgré la compétition que l'on est en droit d'attendre en ce qui concerne les larves à parasiter. Ceci signifierait que la mortalité compensatoire due aux hôtes doublement parasités est relativement faible.

Huffaker *et al.* (1971) apporte un nouveau point en expliquant que le contrôle par introduction multiple permet d'étendre la région géographique concernée de façon importante, car une seule espèce est généralement plus limitée géographiquement que plusieurs espèces ensemble. Il ajoute que les cas de compétition ne peuvent diminuer que faiblement le degré de contrôle. Selon lui, les espèces introduites arrivent dans un milieu où la compétition est le plus souvent faible car la cible

n'est pas contrôlée et n'a donc que peu d'ennemis efficaces. Il dit aussi que la phase de déplacement compétitif n'intervient que lorsque la densité de la cible a fortement diminué (à forte densité, il n'y a pas de raison qu'il y ait compétition) (Huffaker & al., 1971 ; Keller, 1984).

Huffaker *et al.* (1971) attribue les échecs obtenus par contrôle multiple non pas à la compétition interspécifique mais au fait que même seul, chacun de ses agents est incapable de contrôler le ravageur. Selon lui, un agent de contrôle qui en déplace un autre ne peut le faire que s'il est capable de baisser la densité de sa proie sous le minimum requis pour la survie de l'autre compétiteur; ce qui signifierait que les meilleurs compétiteurs sont les meilleurs agents de contrôle (Huffaker & al., 1971). Dans le même sens, Debach et Sundby (1963) avancent le fait que chaque déplacement compétitif s'accompagne d'une hausse du niveau de contrôle.

Murdoch (1990) lui, propose l'utilisation d'ennemis complémentaires intervenant à différents stades du cycle vital de l'organisme cible. Dans le même sens, Tamaki (1981) montre que le contrôle naturel du puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae), s'effectue par l'intermédiaire de toute une guildes de prédateurs qu'il compare à un super-prédateur. Selon lui, chacun des prédateurs de cette guildes a son importance dans la lutte contre le puceron car ils interviennent chacun à un stade différent de l'infestation (Tamaki, 1981).

En utilisant des modèles mathématiques de prédiction, May et Hassell (1981) puis Hogarth et Diamond (1984) arrivent à la conclusion que le contrôle multiple est plus efficace que le contrôle par un seul agent.

Les théories et exemples précédents montrent que le débat sur l'emploi d'un ou plusieurs auxiliaires de lutte biologique est loin d'être clos, et qu'à priori il est impossible de trancher dans un tel débat.

Ehler (1982) a souligné le fait que dans la plupart des cas de lutte biologique, il n'existait pas de méthodologie applicable, et ce malgré plus de cent ans d'expérimentations et pratiques diverses. Il ajoute que c'est à fortiori le cas pour les introductions multiples (Ehler, 1990).

En conclusion, il apparaît qu'en lutte biologique chaque cas est un cas particulier et doit être traité séparément. L'efficacité de l'utilisation de plusieurs agents de lutte biologique utilisés conjointement dépend des agents utilisés, de l'insecte cible, et des conditions du milieu. L'application des théories et modèles de prédiction existants s'avère le plus souvent inadéquate. Néanmoins, il apparaît nécessaire d'effectuer des études préliminaires en laboratoire, puis en cages sur le terrain, pour mieux comprendre le fonctionnement du milieu dans lequel on est appelé à intervenir. Ces résultats, bien qu'ils puissent être infirmés en nature, devraient permettre de prédire les résultats des lâchers d'un organisme, particulièrement si l'organisme est exotique.

D.3.3- Les Coccinelles prédatrices

L'utilisation conjointe de deux prédateurs, aux régimes alimentaires très proches et appartenant à la même famille (Coccinellidae), laisse penser que la complémentarité des deux espèces devrait être faible. Denis & Wratten (1991) utilisent cependant des Staphylinidae (Coleoptera) prédateurs et montrent qu'au sein d'une même famille plusieurs espèces peuvent attaquer la même proie, tout en manifestant une certaine complémentarité. Dans ce cas, certaines espèces sont adaptées aux faibles densités de proies, et d'autres aux fortes densités (Denis & Wratten, 1991). De la même manière, Evans (1983) montre qu'au sein d'un même genre de prédateur (*Podisus* spp.) (Hemiptera: Pentatomidae) de subtiles différences dans le site de chasse permettent de limiter les phénomènes de compétition interspécifique lors de la prédation de *Malacosoma americanum* Fabricius (Lepidoptera: Lasiocampidae).

Dans le cas des Coccinellidae, trois ou quatre espèces occupent fréquemment le même habitat et se nourrissent d'une même espèce de puceron (Hagen, 1962 ; Hodek, 1973). Dans les vergers de pommiers nord-américains, Oatman *et al.* (1964), ont dénombré 18 espèces de Coccinellidae au Wisconsin. Au Québec, Tourneur *et al.* (1992) ont compté six espèces associés directement aux aphides du pommier. Chouinard *et al.* (1992) quant à eux, ont dénombré dix espèces de coccinelles dans les vergers de pommiers dont une acariphage et neuf aphidiphages (Tableau VI).

Chez les Coccinellidae, la compétition par interférence est fréquente; elle prend souvent la forme de cannibalisme (compétition intraspécifique) ou de consommation des oeufs ou des premiers stades larvaires par les adultes ou les larves plus âgées d'une autre espèce (compétition interspécifique) (Agarwala & Dixon, 1992).

Evans (1991) a comparé les phénomènes de compétition intra- et interspécifique chez six espèces de Coccinellidae dont *C. septempunctata*. La prise de poids des larves et l'impact sur les populations aphidiennes ne différaient pas selon l'emploi de deux individus de la même espèce ou de

Tableau IV. liste des Coccinellidae

deux espèces différentes. Il conclut que la diversité des Coccinellidae a peu d'influence sur leur impact sur les populations de pucerons (Evans, 1991).

Enfin, citons l'étude d'Iperti et Kreiter (1986) qui ont mis en évidence la complémentarité entre deux coccinelles aphidiphages, *Adalia bipunctata* L. et *Olla V-nigrum* Muls. dans les vergers de pêchers. La complémentarité des deux espèces vient du fait que *A. bipunctata* est sténotopique, sténodémique (a besoin de grandes densité de proies pour le développement larvaire) et sténophage; tandis que *O. V-nigrum* est tout au contraire eurytopique, eurydémique (bon développement larvaire à faible densité de proies) et euryphage (polyphage).

La présente étude est divisée en deux chapitres, le premier traitant de la voracité et des préférences alimentaires des deux prédateurs, et le second traitant de la complémentarité des deux auxiliaires de lutte. Ce travail devrait nous permettre en premier lieu de tester la voracité de deux coccinelles aphidiphages sur une proie très différente, à savoir le tétranyque à deux points. Nous allons en second lieu pouvoir évaluer l'efficacité de prédation des deux coccinelles prédatrices lorsqu'un choix de proie comprenant une proie considérée préférée et le tétranyques lui est présenté. Nous allons donc obtenir un aperçu des choix alimentaires des prédateurs avec différents ratios de proies.

Dans le second chapitre, les phénomènes de compétition intra et interspécifiques seront évaluer pour chacun des prédateurs avec chacune des proies. Nous allons ainsi pouvoir comparer le potentiel compétitif des deux espèces.

La synthèse de tous les résultats devrait nous permettre de comparer le potentiel en tant qu'agent de lutte biologique de la coccinelle à sept points, prédateur omniprésent dans les vergers québécois et de la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* espèce non présente à l'état sauvage au Canada.

CHAPITRE I

Voracité et préférences alimentaires de *Coccinella septempunctata* et de *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) sur *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae), et sur *Aphis citricola* (Homoptera: Aphididae).

RÉSUMÉ

La voracité et les préférences alimentaires des adultes de *Coccinella septempunctata* L. et de *Harmonia axyridis* Pallas ont été évaluées en laboratoire sur le tétranyque à deux points, *Tetranychus urticae* Koch et sur le puceron de la spirée, *Aphis citricola* van der Goot placés sur jeunes plants de pommiers.

Un adulte de *H. axyridis* est significativement plus vorace qu'un adulte de *C. septempunctata*, et consomme 43,2 tétranyques par 24 heures, tandis que *C. septempunctata* en consomme en moyenne 14,7. Lors de la consommation du puceron de la spirée, *H. axyridis* a consommé 31,9 pucerons par 24 heures tandis que *C. septempunctata* en a consommé 21,7. La différence est non-significative, bien qu'une forte tendance ait été observée.

Les deux coccinelles marquent une préférence significative pour *A. citricola* en présence de *T. urticae*. Cette préférence est significativement plus marquée chez *C. septempunctata*.

I.1. INTRODUCTION

Les Coccinellidae constituent le groupe de prédateurs prépondérant dans la lutte contre les Aphididae (Frazer, 1988) et contre les Coccidae (Drea & Gordon, 1990). Au Québec, plus de dix espèces de coccinelles se retrouvent dans les vergers de pommiers (Chouinard *et al.*, 1992), et Oatman *et al.* (1964) en ont dénombré plus de quinze espèces dans des vergers du nord des Etats-Unis.

La coccinelle à sept points (*Coccinella septempunctata* L.) est l'une des espèces dominantes, tant en Hongrie (Radwan & Lövei, 1982), en Pologne (Niemczyk & Pruska, 1986), en Belgique (Hemptinne & Naisse, 1988), ou encore au Canada (Tourneur *et al.*, 1992 ; Chouinard *et al.*, 1992). D'origine paléarctique, la coccinelle à sept points a été introduite aux Etats-Unis à plusieurs reprises entre 1956 et 1971 (Gordon & Vandenberg, 1991), et a connu depuis lors une forte expansion géographique aux Etats-Unis et dans le sud du Canada (Schaefer *et al.*, 1987). C'est une espèce eurytopique (Iperti, 1991), principalement aphidiphage, qui consomme à l'occasion des cochenilles (Iablokoff-Khnzorian, 1982). La coccinelle à sept points consomme toutes les espèces de pucerons présentes dans les vergers de pommiers québécois (Bouchard *et al.*, 1982 ; Angalet *et al.*, 1979 ; Olszack, 1988 ; Iablokoff-Khnzorian, 1982) et est capable de localiser et détruire les colonies de pucerons même de faible importance (Olszack, 1986).

Harmonia axyridis Pallas est originaire d'Extrême-Orient et n'existe pas à l'état sauvage au Canada. Elle a été introduite récemment aux Etats-Unis et s'est implantée depuis dans le sud de la Louisiane et dans l'est du Mississippi (Chapin & Brou, 1991). C'est une coccinelle arboricole de grande taille (Iablokoff-Khnzorian, 1982) qui se retrouve fréquemment dans les vergers (Hodek, 1973) et qui possède une fécondité très supérieure à toutes les autres coccinelles (Hukusima & Kamei, 1970 dans Hodek, 1973). Selon Voronine (1965 dans Iablokoff-Khnzorian, 1982), qui a étudié l'espèce en Sibérie (C.E.I., ancienne U.R.S.S.), la coccinelle possède de plus une bonne résistance au froid. Elle s'attaque à de nombreuses espèces de pucerons dans différentes cultures (Hodek, 1973 ; Schanderl *et al.*, 1985) et consomme également des cochenilles (McLure, 1987) et des psylles (Iablokoff-Khnzorian, 1982). Elle attaque notamment trois espèces de pucerons ravageurs des pommiers, à savoir le puceron vert du pommier *Aphis pomi* De Geer, le puceron lanigère de pommier *Eriosoma lanigerum* Hausm et enfin le puceron de la spirée *Aphis citricola* van der Goot (Hodek, 1973 ; Schanderl, 1987 ; Obata & Johki, 1990).

Nous avons choisi ici deux ravageurs d'importance des vergers de pommiers du Québec: le tétranyque à deux points et le puceron de la spirée.

Le tétranyque à deux points est un ravageur phyllophage qui soutire le parenchyme chlorophyllien des végétaux et tisse de fines toiles sur le feuillage. Il inhibe la croissance des plantes attaquées, affecte le nombre et la qualité des fleurs produites et occasionne à de très faibles densités des pertes d'importance économique (Kropczynska & Tomczyk, 1984). Il s'attaque à des cultures très diverses et se retrouve aussi bien en champs, dans les vergers ou dans les serres (Chazeau, 1985). Le tétranyque à deux points possède une distribution mondiale (Tanigoshi *et al.*, 1983), et représente au Québec le onzième arthropode nuisible au niveau de l'importance économique (Cloutier & Chagnon, 1990). Cet acarien a développé une résistance à une gamme étendue d'acaricides (Helle & van de Vrie, 1974). Selon Chazeau (1985), l'efficacité des Coccinellidae en tant qu'agents de lutte biologique face aux tétranyques phytophages est restreinte aux espèces du genre *Stethorus*. Les coccinelles de grande taille, comme *H. axyridis* et *C. septempunctata*, sont considérées comme étant peu efficaces car les tétranyques ne constituent pas leur proie préférée (McMurtry *et al.*, 1970). Cependant, LeRoux (1960) a estimé que toutes les espèces de Coccinellidae contribuaient de façon importante au contrôle des différentes espèces de pucerons et d'acariens phytophages dans les vergers.

Le puceron de la spirée est une espèce hétéroécycue dont la spirée (*Spiraea* spp.) constitue l'hôte primaire. Sur les pommiers, il se nourrit en suçant la sève des feuilles ou des tiges. Il s'attaque en outre à un grand nombre d'espèces végétales appartenant à plus de vingt familles et provoque le plus souvent des courbures et des distorsions des feuilles près de la partie apicale des tiges, ou près des inflorescences (Blackman & Eastop, 1984). C'est également un important vecteur de divers virus des plantes (Blackman & Eastop, 1984 ; Alderz, 1987). En vergers, on le retrouve sur les pêchers, pommiers, poiriers et citronniers. Le puceron de la spirée a une répartition mondiale (Blackman & Eastop, 1984). Il est en pleine expansion tant aux Etats-Unis (Virginie et Maryland), où *A. citricola* constitue jusqu'à 95% de l'abondance totale des espèces de pucerons de couleur verte du pommier (Hogmire *et al.*, 1992 ; Pfeiffer *et al.*, 1989), qu'en Israël où il aurait supplanté *A. pomi* (Zehavi & Rosen, 1987).

La mesure de la voracité des deux espèces sur chacune des deux proies, constitue une première étape dans le processus d'évaluation du prédateur en tant qu'agent de lutte biologique. Néanmoins la présence simultanée en nature de plusieurs ravageurs peut invalider les résultats obtenus en laboratoire avec une seule proie. De plus les Coccinelles qui s'attaquent généralement à un grand nombre de proie marquent fréquemment une préférence pour l'une ou l'autre (Hodek, 1973). Les Coccinellidae aphidiphages possèdent deux types de proies; les proies préférées pour lesquelles elles sont spécialisées et les proies de substitution pour lesquelles elles sont plus polyphages (Hodek, 1967).

Nous avons choisi de mesurer les préférences alimentaires des deux prédateurs en présence des deux proies.

Cependant, tester la préférence des coccinelles en leur présentant les deux proies en nombre égal est insuffisant car la réponse du prédateur est fortement influencée par le ratio des deux proies présentées (Murdoch, 1969). Lorsque testés à des ratios variables de proies, les prédateurs peuvent présenter quatre types de réponses.

Premier cas, le prédateur ne manifeste aucune préférence alimentaire, même lorsque la densité relative des deux espèces de proies est manipulée. Dans ce cas, il va consommer un ratio de proies égal au ratio disponible dans l'environnement. C'est un cas d'absence d'alternance ("nul Switching")(Chesson, 1984).

Deuxième cas, le prédateur va manifester une préférence constante pour l'une ou l'autre des deux proies. La proie préférée est donc consommée en proportion plus forte qu'elle n'est présente dans l'environnement.

Troisième possibilité, le prédateur manifeste un comportement d'alternance (Switching). L'alternance traduit une situation dans laquelle, le nombre d'attaques portées contre une proie est disproportionnellement élevé quand l'espèce est abondante par rapport à la seconde proie, et le nombre d'attaque est disproportionnellement faible quand l'espèce est rare par rapport à la seconde proie (Murdoch, 1969). Cela signifie, en d'autres termes, que le prédateur développe une préférence pour la proie la plus commune; c'est un cas d'alternance positive (Chesson, 1984).

Dernier cas, le prédateur se spécialise sur la proie ayant la plus faible densité, c'est un cas d'alternance négative ("Negative Switching" ou "antiswitching") (Chesson, 1984). Selon le type de réponse choisie, le prédateur va stabiliser ou non les populations de proies (Chesson, 1984 ; May, 1977).

Cette étude comporte plusieurs objectifs. En premier lieu, nous désirons évaluer la voracité de chacun des deux prédateurs face à une nouvelle proie taxonomiquement éloignée des Aphides à savoir le tétranyque à deux points, *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae). Nous allons également comparer les voracités de *C. septempunctata* et *H. axyridis*, lors de la prédation du tétranyque et d'une proie reconnue à savoir le puceron de la spirée, *Aphis citricola* van der Goot (Homoptera: Aphididae). En second lieu, Nous allons mesurer les préférences alimentaires, et les comportements d'alternance de *C. septempunctata* et de *H. axyridis* en présence de différents ratios des deux ravageurs.

I.2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les adultes de *C. septempunctata* ont été récoltés dans un champ de blé de la région de Montréal (Québec, Canada) et les adultes de *H. axyridis* proviennent d'un élevage sur oeufs d'*Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) (population d'origine Chinoise). Les coccinelles étaient élevées à une température de 25°C sous une photopériode de 16hL : 8hO et une humidité relative de 70%. Les tétranyques à deux points provenaient d'un élevage sur plants de fèves de Lima (*Phaseolus limensis*), et les pucerons de la spirée de vergers de pommiers des régions de Sainte-Hyacinthe et de Deux-Montagnes (Québec, Canada).

Les pommiers (cultivar McIntosh) ont été cultivés en serres. Au bout de quatre à six semaines les racines des plants ont été lavées de toute terre, le feuillage a été lavé à l'eau tiède puis séché sous un jet d'air chaud afin de s'assurer de l'absence de tout autre arthropode. Les pommiers ont été ensuite taillés de façon à ne laisser que cinq feuilles de taille moyenne en parfait état, sans bourgeon, ni cotylédon. Le plant était fixé par la suite avec de la plasticine (de façon à rendre le dispositif hermétique) dans un orifice percé au fond d'un premier récipient de plastique de 8,1cm de hauteur et de 15cm de diamètre. Ce premier récipient était placé dans un second de plastique également, de 15cm de diamètre de sortie, et de 15cm de hauteur. Ce dernier contenait 1 060 cm³ d'eau dans laquelle trempaient les racines du plant de pommier (Figure IV).

Les coccinelles adultes étaient maintenues à jeun 24 heures avant l'expérience. Les tétranyques à deux points adultes et les pucerons de la spirée immatures (plus de 2mm de long) ont été placés sur les feuilles du pommier préparé. Après cinq minutes, les prédateurs étaient introduits à leur tour sur le plant. Le montage était fermé hermétiquement par un couvercle de plastique percé en son centre et recouvrant un film plastique transparent et tendu. Après introduction, les montages étaient placés à l'incubateur (25°C, 16hL : 8hO, H.R.=70%) pendant 24 heures.

Après 24 heures, le végétal était placé au réfrigérateur pendant 15 minutes; puis on effectuait un relevé au binoculaire des proies non-consommées par le prédateur, sur le support, et sur le végétal. Cette méthode de comptage directe est la plus précise pour évaluer les populations d'acariens phytophages (Sabelis, 1985). Chaque expérience comportait des montages témoins ne contenant que les proies. Ces montages servaient à évaluer les erreurs éventuelles de comptage ou de manipulation. Les analyses ont été effectuées sur les données après ajustements par rapport aux témoins.

Chaque expérience comportait 30 réplicats. Chaque groupe de trois réplicats constituait un bloc temporel.

Voracité: La première expérience mesurait la voracité des prédateurs sur le tétranyque à deux points. Chaque réplicat contenait deux traitements: un *H. axyridis* avec 60 tétranyques et un *C. septempunctata* avec 60 tétranyques. La deuxième expérience mesurait la voracité des deux espèces de Coccinellidae sur le puceron de la spirée. Chaque réplicat contenait deux traitements: un *H. axyridis* avec 100 pucerons et un *C. septempunctata* avec 100 pucerons. Dans les deux expériences, les moyennes de proies consommées étaient comparées à l'aide d'une ANOVA à un critère de classification (traitement) (Scherrer, 1984). Par la suite, les moyennes étaient comparées séparément pour chaque espèce: selon le sexe pour *C. septempunctata* et selon le sexe et la morphologie pour *H. axyridis*. Les tests ont été réalisés, à l'aide du logiciel SUPERANOVA (Abacus Concepts Inc. 1984, Bonita Avenue, Berkeley, California).

Préférences alimentaires: La première série d'expériences concernait les préférences alimentaires de *H. axyridis* et la seconde série d'expériences les préférences alimentaires de *C. septempunctata*. Trois traitements, correspondant à trois ratios de proies différents, étaient proposés au prédateur, l'un ou les tétranyques étaient les plus abondants, un second ou les deux ravageurs étaient en nombre égal et un troisième ou les pucerons étaient les plus abondants; ceci de façon à évaluer les phénomènes d'alternance possible. Chaque réplicat contenait les traitements suivants: un individu du prédateur (*H. axyridis* ou *C. septempunctata*) avec 40 tétranyques et 20 pucerons, un individu du prédateur avec 30 tétranyques et 30 pucerons et un individu du prédateur avec 20 tétranyques et 40 pucerons.

Dans les analyses statistiques, la variable dépendante était le ratio de tétranyques consommés, soit le nombre de tétranyques consommés sur le nombre total de proies consommées. La première partie de l'analyse statistique des résultats a été faite séparément pour chacun des deux prédateurs. On comparait le ratio de tétranyques consommés au ratio de tétranyques proposé pour les trois traitements (20/40, 30/30, 40/20). Les intervalles de confiance des ratios moyens de tétranyques consommés étaient calculés au seuil $\alpha=0,05$. La valeur du ratio de tétranyques proposé était alors comparée à l'intervalle de confiance du ratio de tétranyques consommés correspondant (Scherrer, 1984).

La deuxième partie comparait les préférences alimentaires de *C. septempunctata* et de *H. axyridis*. Les ratios de tétranyques moyens consommés par chaque coccinelle, tous traitements confondus, étaient comparés avec une ANOVA à un critère de classification (Scherrer, 1984). Les

tests étaient réalisés, avec le logiciel SUPERANOVA (Abacus Concepts Inc. 1984, Bonita Avenue, Berkeley, California).

I.3. RÉSULTATS

Voracité: Les adultes de *C. septempunctata* ont consommé en moyenne individuellement 14,7 tétranyques par 24 heures, les adultes de *H. axyridis* en ont consommé en moyenne 43,2 soit une augmentation significative de 194% (ANOVA, $F=108,5$, $dl=1$, $p=0,0001$) (Tableau VII). Chez *H. axyridis*, les mâles ont consommé 41,3 tétranyques par 24 heures et les femelles 48,4. La différence était non-significative, mais une forte tendance a été observée (ANOVA, $F=4,211$, $dl=1$, $p=0,0503$). Chez *C. septempunctata* les mâles ont consommé 14,1 tétranyques et les femelles 15,2 (ANOVA, $F=0,08$, $dl=1$, $p=0,7859$) (Tableau VII). Chez *H. axyridis*, il n'y avait pas de différence significative dans la consommation des morphes rouges, 38,6 tétranyques par 24 heures, et celle des morphes noires 44,9 (ANOVA, $F=0,4$, $dl=1$, $p=0,5163$) (Tableau VII). La consommation des coccinelles ne variait pas significativement selon le bloc temporel (ANOVA, $F=0,5$, $dl=9$, $p=0,8839$).

Les adultes de *C. septempunctata* ont consommé en moyenne 21,7

Tableau VII- consommation/sexe/morphe/sp

pucerons par 24 heures, les adultes de *H. axyridis* en ont consommé en moyenne 31,9 (ANOVA, $F=3,4$, $dl=1$, $p=0,0697$) (Tableau VII). Chez *H. axyridis*, les femelles ont consommé significativement plus de pucerons que les mâles, soit respectivement 46,5 et 26,2 individus par 24 heures (ANOVA, $F=6,3$, $dl=1$, $p=0,02$) (Tableau VII). Chez la coccinelle à sept points la différence entre les sexes était non-significative, soit 18,8 et 22,2 pucerons par 24 heures (ANOVA, $F=0,2$, $dl=1$, $p=0,6489$) (Tableau VII). Les morphes rouges de *H. axyridis* avaient une voracité moyenne de 39,6 individus par 24 heures, et les morphes noires 30,4 (ANOVA, $F=2,1$, $dl=1$, $p=0,1657$) (Tableau VII). La consommation des coccinelles ne variait pas significativement selon le bloc temporel (ANOVA, $F=1,6$, $dl=9$, $p=0,1092$).

Au bout de 24 heures la répartition spatiale des tétranyques dans les enceintes témoins était la suivante: 68% des individus sur le pommier, 19% sur les parois et 13,6% sur le film plastique. On retrouvait 95% des pucerons sur le pommier, 4% sur les parois et 2% sur le film plastique.

Préférences alimentaires: Pour *C. septempunctata* la valeur des ratios de tétranyques proposés n'était pas incluse dans l'intervalle de confiance des ratios moyens de tétranyques consommés, pour chacun des trois traitements (Figure V.A). Le ratio de tétranyques consommés par la coccinelle à sept points était significativement moindre que le ratio de tétranyques proposés (Figure V.A).

Pour *H. axyridis* les résultats étaient similaires, le ratio de tétranyques consommés par *H. axyridis* était significativement moindre que le ratio de tétranyques proposés (Figure V.B).

Le ratio moyen de tétranyques consommés était significativement plus élevé chez la coccinelle *H. axyridis* (0,31) que chez la coccinelle à sept points (0,23) (ANOVA, $F=8,2$, $dl=1$, $p=0,0047$). Ceci signifie que la coccinelle à sept points a une préférence significativement plus forte pour les pucerons que la coccinelle *H. axyridis* (Tableau VIII).

Tableau VIII- préférences alimentaires

I.4. DISCUSSION

Les résultats concernant la répartition des proies dans les témoins indiquent que le dispositif expérimental représente une bonne simulation de la réalité. Les neuf-dixièmes des pucerons et les deux tiers des acariens occupent encore le pommier après 24 heures. L'utilisation de pommiers vivants recevant de la lumière et de l'eau, permet de limiter l'émigration des ravageurs qui quittent le végétal dès que sa qualité se dégrade. Lorsqu'une telle émigration a lieu, les proies en quête d'une nouvelle source de nourriture sont logiquement plus mobiles, (particulièrement les tétranyques), et dans un milieu fermé sont plus susceptibles de rencontrer les prédateurs. De plus, le montage fournit une structure verticale apparentée à celle des branches réelles de pommiers et demande de la part des prédateurs une recherche similaire à celle effectuée *in situ*.

Les adultes de *H. axyridis* et de *C. septempunctata* consomment des tétranyques à deux points, ce qui constitue à notre connaissance une première mention dans la littérature. *H. axyridis* s'avère beaucoup plus vorace que la coccinelle à sept points. Iablokoff-Khznorian (1982) considère *H. axyridis* comme étant une espèce polyphage alors que *C. septempunctata* est considérée comme étant essentiellement aphidiphage (Hodek, 1973). Les résultats obtenus confirment leur régime alimentaire respectif et montrent que leur plasticité alimentaire s'étend aux acariens phytophages.

Il est difficile de comparer nos résultats sur la voracité des deux espèces avec les résultats de la littérature car les conditions expérimentales varient selon plusieurs paramètres (température, milieu, stades consommés, nombre de proies proposées, durée, etc...). Putman (1955) indique que les mâles de *Stethorus punctillum* Weise consomment en moyenne 19,9 tétranyques par 24 heures et les femelles 40 tétranyques par 24 heures. Putman travaillait en Petri avec des adultes et des nymphes de tétranyques et à 21°C. Les performances élevées de *S. punctillum* peuvent s'expliquer par le fait que c'est une espèce exclusivement acariphage. Ajoutons que la présence d'une structure verticale demande aux prédateurs un temps de recherche beaucoup plus grand que dans un simple Petri, et diminue donc les performances de l'insecte. Cependant, la petite taille (1 à 1,5mm) de *S. punctillum* et sa sténophagie font qu'elle est inefficace contre les proies plus grosses telles que les pucerons.

Dans une expérience similaire, Arnoldi *et al.* (1992) ont testé trois autres prédateurs potentiels de la famille des Miridae, dans des Petri à 22-24°C. *Hyaliodes vitripennis* Say consommait 26,33 tétranyques par 24 heures, et *Campylomma verbasci* Meyer 12,6. Cependant, leur efficacité sur les pucerons, respectivement 1,77 et 1,2 individus par 24 heures (Arnoldi *et al.*, 1992), est trop faible pour qu'ils puissent avoir un impact important en tant que prédateur polyphage.

Le niveau de prédation sur le puceron de la spirée n'est pas statistiquement différent chez les deux espèces, toutefois une forte tendance ($p=0,069$) laisse penser que *H. axyridis* s'avérerait plus efficace que *C. septempunctata* avec un échantillonnage plus important. Ces résultats sont conformes à nos attentes étant donné la taille et les régimes alimentaires relativement proches des deux Coccinellidae. La coccinelle à sept points consomme en moyenne 22 pucerons et 15 tétranyques par 24 heures; de plus, un puceron constitue une biomasse de 5 à 10 fois supérieure à celle d'un tétranyque. Ces chiffres indiquent que la coccinelle a consommé une biomasse fraîche de pucerons de la spirée très supérieure à la biomasse de tétranyques à deux points. Ceci suggère que le tétranyque constitue une proie de substitution pour la coccinelle à sept points tandis que le puceron représente une proie préférée. Chez *H. axyridis*, les résultats sont moins évidents car le nombre de tétranyques consommés est supérieur au nombre de pucerons consommés.

Les résultats portant sur le sexe montraient chez *H. axyridis* que les femelles sont nettement plus performantes que les mâles (77% d'augmentation) face au puceron de la spirée, et qu'il existait une tendance dans le même sens face au tétranyque à deux points. Cette voracité supérieure était conforme aux résultats cités dans la littérature (Schanderl, 1987 ; Iablokoff-Khinzorian, 1982). Chez la coccinelle à sept points les femelles consommaient plus de pucerons et de tétranyques que les mâles, mais la différence était non significative, malgré la plus grande taille des femelles.

Les résultats portant sur la morphologie étaient non significatifs et donnaient pour l'expérience sur les pucerons la morphologie rouge plus vorace et pour l'expérience sur les tétranyques la morphologie noire.

Les deux coccinelles manifestaient une préférence alimentaire pour le puceron de la spirée en présence du tétranyque à deux points et ce quelque soit le ratio de proies proposé. Ce résultat reflète leur régime alimentaire principalement aphidiphage. Il est néanmoins intéressant de constater que les coccinelles ne délaissent pas totalement le tétranyque en présence du puceron. On observe ainsi que les acariens constituent (en nombre de proies consommées) chez *H. axyridis* de 23 à 45% de son régime selon le ratio proposé, et chez *C. septempunctata* de 14 à 30%. Ces proportions laissent penser qu'en vergers de pommiers, les deux prédateurs vont consommer le tétranyque même en présence de pucerons. On remarque également que la proportion de tétranyques consommés augmente toujours avec la proportion de tétranyques proposés et ce chez les deux prédateurs. Ceci suggère qu'en cas d'infestations importantes de tétranyques, les coccinelles pourraient avoir un impact non négligeable.

Il est important de noter que dans l'expérience sur les préférences alimentaires, les proies consommées n'étaient pas remplacées. Ceci signifie que si un prédateur consomme la proie A en grand nombre, sa proportion baisse avant la fin de l'expérience, et il doit avoir tendance à consommer alors moins de cette proie A, qu'il rencontre moins souvent que la proie B devenue

proportionnellement plus nombreuse (effet de type réponse fonctionnelle) (Holling, 1965). Ceci signifie que la préférence pour le puceron est peut-être plus marquée qu'elle n'apparaît ici.

Si l'on compare les deux espèces prédatrices, on constate que *H. axyridis* consomme un ratio toujours plus élevé de tétranyques que la coccinelle à sept points. Ceci peut s'expliquer par le fait que *H. axyridis*, plus polyphage (Ongagna *et al.*, 1993), s'adapte plus facilement à une proie qui n'est pas une de ses proies préférées. La coccinelle à sept points, plus sténophage (Iablokoff-Khnzorian, 1982), est de ce fait moins efficace. Ces résultats indiquent que la niche écologique des deux espèces est différente en termes d'exploitation des ressources. On peut s'attendre à une éventuelle compétition interspécifique pour la consommation des pucerons, mais ceci est peu probable pour la consommation des tétranyques.

Lors de nos expériences, nous n'avons pas observé de comportement d'alternance. Cependant nous avons travaillé en terme de nombre de proies et non en termes de biomasse, ce qui signifie qu'un comportement d'alternance pourrait apparaître avec des ratios tétranyques sur proies totales beaucoup plus élevés. Selon Murdoch et Marks (1973), pour qu'il y ait alternance, il faut que le prédateur ait un comportement de chasse différent avec chacune des proies. Ils ajoutent que le meilleur candidat pour l'alternance devrait chasser à vue. Etant donné les différences de taille, de vitesse, de comportement des tétranyques et des pucerons, la chasse des deux proies devrait se faire différemment. De plus, Obata (1986b), a montré que *H. axyridis* détecte sa proie à l'aide d'indicateurs visuels et olfactifs. Ces résultats indiquent qu'on ne peut exclure la possibilité d'un comportement d'alternance avec des ratios beaucoup plus grands, et ce particulièrement chez l'espèce polyphage *H. axyridis*.

Ces résultats ont été obtenus en laboratoire et demandent à être vérifiés en situation naturelle. *C. septempunctata* est une des coccinelles dominantes en vergers de pommiers au Québec, tandis que *H. axyridis* en est absente (Chouinard *et al.*, 1992). Si nos résultats expérimentaux se confirmaient sur le terrain, un lâcher de *H. axyridis* en verger de pommiers conduirait possiblement à une augmentation du niveau de prédation sur les tétranyques à deux points, et à un maintien ou une augmentation du niveau de prédation des pucerons.

Cette étude s'inscrit dans l'optique de trouver un agent de lutte biologique suffisamment polyphage pour contrôler plusieurs espèces de ravageurs. Schanderl (1987), dans une revue sur le sujet, désigne le puceron vert du pommier (*Aphis pomi*) et le puceron lanigère du pommier (*Eriosoma lanigerum*) comme étant des proies préférées de *H. axyridis*. Ces deux Aphididae sont des ravageurs des vergers de pommiers. Ajoutons que des tests de voracité viennent d'être réalisés dans notre laboratoire avec le tétranyque rouge du pommier, *Panonychus ulmi* Koch (Acarina: Tetranychidae) (Lapalme, non-publié, 1993) et avec les larves de la tordeuse à bandes obliques, *Choristoneura*

rosaceana Harris (Lepidoptera: Tortricidae) (Demougeot, non-publié, 1993) démontrant le potentiel de *H. axyridis* sur ces deux ravageurs. Les résultats présentés ici confirment que *H. axyridis* s'attaque à au moins six ravageurs d'importance en vergers de pommiers au Québec. Ces résultats mettent en évidence le potentiel de *H. axyridis* et sont favorables à l'introduction de l'espèce dans les vergers québécois.

CHAPITRE II

Complémentarité et compétition entre *Coccinella septempunctata* L. et *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) lors de la prédation de *Aphis citricola* Van der Goot (Homoptera: Aphididae) et *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae).

RÉSUMÉ

La complémentarité des adultes de *Coccinella septempunctata* L. et de *Harmonia axyridis* Pallas a été évaluée en laboratoire sur des tétranyques à deux points, *Tetranychus urticae* Koch, adultes et des pucerons de la spirée, *Aphis citricola* van der Goot, immatures placés sur jeunes plants de pommiers.

Lors de la prédation de *T. urticae*, on a observé chez *C. septempunctata* une stimulation à la consommation lorsqu'on augmentait le nombre d'individus, alors que chez *H. axyridis* on observait une forte compétition intraspécifique. L'utilisation conjointe des deux espèces a donné lieu à une compétition interspécifique. Cette compétition mènerai dans des conditions similaires au laboratoire à l'extinction locale de *C. septempunctata*.

Lors de la prédation de *A. citricola*, il n'y a pas eu de compétition intraspécifique, ni de compétition interspécifique, ni de stimulation à la consommation significative. Dans ce cas, il est impossible de prédire l'issue d'une éventuelle compétition entre les deux prédateurs.

Les perturbations dans la répartition des proies ont également été mesurées. L'impact de *C. septempunctata* et de *H. axyridis* était similaire aussi bien lors de la prédation de *T. urticae*, que de *A. citricola*. La présence de prédateurs faisait diminuer le pourcentage de ravageurs présents sur le plant de pommier. Le pourcentage de tétranyques présents sur le plant de pommier diminuait de plus avec l'augmentation du nombre de prédateurs. Enfin, lors de la prédation de *T. urticae*, c'est la combinaison d'un individu de *C. septempunctata* et d'un individu de *H. axyridis* qui provoquait la plus grande perturbation des ravageurs.

II.1. INTRODUCTION

La compétition est l'un des facteurs écologiques qui influencent le plus une communauté. Chez les prédateurs elle prend différentes formes selon la disponibilité de la ou des ressources. Lorsque la proie est limitante, la compétition se fait par exploitation, chaque proie consommée par un prédateur n'étant plus disponible pour un autre prédateur (Begon *et al.*, 1990). A l'opposé, lorsque la proie est non-limitante, la compétition a lieu par interférence mutuelle (Begon *et al.*, 1990). Les prédateurs interagissent entre eux pour s'attaquer mutuellement ou pour protéger leur ressource et perdent ainsi temps et énergie. Ainsi, les punaises prédatrices du genre *Podisus* (Hemiptera: Pentatomidae), qui empêchent d'autres punaises prédatrices de venir consommer la proie qu'ils ont tuée (Evans, 1983). Autre possibilité, la proie devient, en raison de la présence d'un prédateur, plus difficile à capturer pour les autres prédateurs, comme c'est le cas chez les espèces utilisant des phéromones d'alarme par exemple.

Cette étude a pour but de mesurer la compétition intra- et interspécifique chez deux coccinelles aphidiphages *C. septempunctata* et *H. axyridis* afin d'évaluer le degré de complémentarité des deux espèces.

La coccinelle à sept points, *Coccinella septempunctata* L. et la coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas sont deux importants prédateurs des pucerons des vergers de pommiers. D'origine paléarctique, la coccinelle à sept points a été introduite aux Etats-Unis à partir de 1956 et a connu dès lors une expansion géographique très importante (Schaefer *et al.*, 1987 ; Humble, 1991). Elle représente l'une des espèces de coccinelles dominantes en vergers de pommiers (Radwan & Lövei, 1982 ; Niemczyk & Pruska, 1986 ; Olszack, 1986 ; Tourneur *et al.*, 1992 ; Chouinard *et al.*, 1992) et s'attaque à plus de 60 espèces de pucerons dans différents écosystèmes (Blackman, 1965 ; Hodek, 1973 ; Angalet *et al.*, 1979 ; Iablokoff-Khnzorian, 1982). C'est une espèce très compétitive qui a notamment déplacé plusieurs autres espèces indigènes de coccinelles des cultures de maïs au Québec (données non-publiées, Daniel Coderre).

La coccinelle *Harmonia axyridis* originaire d'Asie n'existe pas au Canada à l'état sauvage, mais a été introduite récemment aux Etats-Unis et s'est implantée depuis dans le sud de la Louisiane (Chapin & Brou, 1991). Elle s'attaque à de nombreuses espèces de pucerons (Hodek, 1973 ; Schanderl *et al.*, 1985 ; Iablokoff-Khnzorian, 1982), des cochenilles (McLure, 1987) et des psylles (Iablokoff-Khnzorian, 1982). C'est une coccinelle arboricole de grande taille (Iablokoff-Khnzorian, 1982) qui se retrouve fréquemment dans les vergers (Hodek, 1973). Elle possède une fécondité supérieure aux autres coccinelles (Iablokoff-Khnzorian, 1982).

Dans le chapitre précédent, nous avons mesuré en laboratoire l'efficacité de prédation et les préférences alimentaires de ces deux prédateurs sur un acarien phytophage, le tétranyque à deux points (*Tetranychus urticae* Koch) et sur le puceron de la spirée (*Aphis citricola* Van der Goot). Les deux coccinelles consommaient les deux ravageurs et marquaient une préférence significative pour le puceron en présence du tétranyque; préférence plus marquée chez *C. septempunctata*.

L'un des principaux facteurs de réussite d'un programme de lutte biologique est la capacité qu'a l'auxiliaire utilisé de résister aux compétiteurs potentiels tout en conservant son efficacité de prédation, ou de parasitisme sur le ravageur-cible. Dans ce chapitre nous allons évaluer les phénomènes de compétition chez les adultes des deux Coccinellidae en présence des proies non-limitantes. Nous utiliserons un montage comportant une structure verticale complexe analogue à la situation dans un verger de pommiers. Les hypothèses sont les suivantes: 1) Deux individus de *H. axyridis* sont plus voraces que deux individus de *C. septempunctata*. 2) L'efficacité individuelle du prédateur ne diminue pas lorsqu'on ajoute un second prédateur de sa propre espèce. 3) L'efficacité du prédateur ne diminue pas lorsqu'on ajoute un second prédateur d'une autre espèce. 4) L'impact sur les colonies de ravageurs augmente avec le nombre de prédateurs introduits dans le montage. 5) La distribution des ravageurs dans le montage est perturbée par la présence de prédateurs. 6) Le puceron de la spirée constitue une proie préférentielle et le tétranyque à deux points une proie de substitution. Les résultats obtenus avec chacune des deux proies devraient donc différer.

Au niveau appliqué, ce travail nous donnera un aperçu des interactions qui pourraient avoir lieu entre les prédateurs en cas de lâchers de l'espèce *H. axyridis* dans les vergers où l'espèce *C. septempunctata* est présente.

II.2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les adultes de *C. septempunctata* ont été récoltés dans un champ de blé de la région de Montréal (Québec, Canada) et les adultes de *H. axyridis* proviennent d'un élevage sur oeufs d'*Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) (population d'origine Chinoise). Les coccinelles étaient élevées à une température de 25°C, une photopériode de 16L:8O et une humidité relative de 70%. Les tétranyques à deux points provenaient d'un élevage sur plants de fève de Lima (*Phaseolus limensis*), et les pucerons de la spirée de vergers de pommiers de la région de Longueuil et Deux-Montagnes (Québec, Canada).

Les pommiers (cultivar McIntosh) ont été cultivés en serres. Au bout de 4 à 6 semaines les racines des plants ont été lavés de toute terre, le feuillage a été lavé à l'eau tiède puis séché sous un jet

d'air chaud afin de s'assurer de l'absence de tout autre arthropode. Les pommiers ont été ensuite taillés de façon à ne laisser que cinq feuilles de taille moyenne en parfait état, sans bourgeon, ni cotylédon. Le plant était fixé par la suite avec de la plasticine (de façon à rendre le dispositif hermétique) dans un orifice percé au fond d'un premier récipient de plastique de 8,1cm de hauteur et de 15cm de diamètre. Ce premier récipient était placé dans un second, de 15cm de diamètre de sortie, et de 15cm de hauteur. Ce dernier contenait 1060 cm³ d'eau dans laquelle trempaient les racines du plant de pommier (Figure IV).

Les Coccinelles adultes étaient maintenues à jeun 24 heures avant l'expérience. Les tétranyques à deux points adultes et les pucerons de la spirée immatures ont été placés sur les feuilles du pommier préparé. Après cinq minutes, les prédateurs étaient introduits dans le récipient. Le montage était fermé hermétiquement par un couvercle de plastique percé en son centre et recouvrant un film tendu de plastique transparent. Après introduction des insectes, les montages étaient placés à l'incubateur (T=25°C, 16L:8O, H.R.=70%) et maintenus ainsi 24 heures.

Après 24 heures, on effectuait un relevé au binoculaire des proies non-consommées par le prédateur. Cette méthode de comptage est la plus précise pour évaluer les populations d'acariens phytophages (Sabelis, 1985). Chaque expérience comportait des montages témoins ne contenant que les proies. Ces montages servaient à évaluer les erreurs imputables aux manipulations expérimentales. Les analyses ont été effectuées sur les données après ajustements par rapport aux témoins. Chaque expérience comportait 25 à 30 réplicats. Chaque groupe de trois réplicats constituait un bloc temporel.

Dispositif: Chaque réplicat contenait cinq traitements: 1) un *H. axyridis*, 2) un *C. septempunctata*, 3) deux *H. axyridis*, 4) deux *C. septempunctata*, 5) un *H. axyridis* et un *C. septempunctata*. Une valeur attendue était calculée pour chacun des réplicats en effectuant la moyenne des résultats pour les traitements 1) et 2). Les résultats de chaque traitement étaient ramenés à des valeurs par individu, afin d'être comparable.

$$V.A. = (C1Ha + C1Cs)/2$$

où V.A. = Valeur attendue de consommation, C1Ha = consommation de un *H. axyridis* et C1Cs = consommation de un *C. septempunctata*.

Les variables dépendantes étaient les suivantes: 1) la consommation brute par traitement qui correspond à la consommation totale des prédateurs dans un traitement, indépendamment du nombre

de prédateur présents; 2) la consommation individuelle par traitement, c'est-à-dire la consommation ramenée à un seul prédateur et 3) la répartition des proies dans le milieu (sur le support végétal, ou en dehors), c'est-à-dire le pourcentage de proies présentes sur le support végétal par rapport au nombre total de proies non consommées après de 24 heures.

Pour tous les traitements concernant *T. urticae* on ajoutait 60 tétranyques au montage, et pour tous les traitements concernant *A. citricola* on ajoutait 100 pucerons au montage.

Analyses statistiques: Toutes les analyses présentées ont été réalisées de manière identique pour *T. urticae* et *A. citricola*.

1- Consommation individuelle selon le traitement: Nous avons comparé les moyennes de proies consommés pour chacun des cinq traitements, ainsi que la valeur attendue. Cette analyse a été réalisée par une ANOVA à un critère de classification (traitement) (Scherrer, 1984). A partir des résultats obtenus après l'expérience, nous avons comparé la voracité des deux espèces avec un et deux individus. Nous avons déterminé également s'il y avait ou non compétition intra- et interspécifique, en suivant les équations suivantes:

$$CA.Cs = C1Cs - C2Cs$$

$$CA.Ha = C1Ha - C2Ha$$

$$CR = V.A. - C(1Cs+1Ha)$$

où CA.Cs = compétition intraspécifique chez *C. septempunctata*, CA.Ha = compétition intraspécifique chez *H. axyridis*, CR = compétition interspécifique, V.A. = valeur attendue, C1Cs = consommation moyenne de un *C. septempunctata*, C2Cs = consommation moyenne de deux *C. septempunctata*, C1Ha = consommation moyenne de un *H. axyridis*, C2Ha = consommation moyenne de deux *H. axyridis*, C(1Cs+1Ha) = consommation moyenne de un *C. septempunctata* et un *H. axyridis*.

2- Valeur de la compétition selon le type de compétition: A ce stade nous avons voulu comparer les valeurs des trois types de compétition (intraspécifique chez *C. septempunctata*, intraspécifique chez *H. axyridis* et interspécifique). Nous avons donc utilisé les équations précédentes pour calculer les valeurs des trois types de compétition pour chacun des réplicats. Nous avons ensuite comparé ces trois types de compétition moyennes avec une analyse de variance à un critère de classification (type de compétition).

3- Consommation brute selon le nombre de prédateurs: Nous avons mesuré l'impact des prédateurs sur les populations de proies, en fonction du nombre de prédateurs introduits dans le montage. Nous

avons comparé les consommations brutes (non rapportées à un prédateur) obtenues au bout de 24h par une ANOVA à un critère, soit le nombre de prédateurs.

4- Consommation individuelle selon le nombre de prédateurs: L'analyse de variance comparait cette fois la consommation individuelle, c'est-à-dire rapportées à une seule coccinelle, selon le nombre de prédateurs dans le montage.

5- Répartition des proies selon le nombre et le type de prédateurs: Nous avons effectué ensuite une ANOVA à deux critères pour comparer la répartition des proies après 24h selon le nombre de prédateurs introduits dans le montage et selon l'espèce de prédateur. Le nombre de prédateur était de deux, un ou zéro (témoins). Le type de prédateur était soit *H. axyridis*, soit *C. septempunctata*, soit un type "Mixte" correspondant à un prédateur de chaque espèce ensemble et enfin un type "Témoin" pour les montages sans prédateur. Dans cette analyse sur les pourcentages, les données brutes ont été transformées à l'aide de la transformation ArcSinus (Scherrer, 1984).

Lorsque le cas se présentait, un test de comparaisons multiples de type Fisher protégé (LSD) était appliqué aux résultats des analyses de variance (Scherrer, 1984). Les tests ont été réalisés à l'aide du logiciel SuperAnova (Abacus Concepts Inc. 1984, Bonita Avenue, Berkeley, California).

II.3. RÉSULTATS

1- Consommation individuelle selon le traitement: La consommation individuelle de tétranyques par les prédateurs variait significativement selon le traitement (ANOVA, $F=45,8$, $df=5$, $p=0,0001$) (Figure VI.A). Un *H. axyridis* consommait presque trois fois plus qu'un *C. septempunctata* soit 43,2 pour 14,7 tétranyques par 24h (LSD, $p=0,0001$). De la même façon, deux individus de *H. axyridis* consommaient significativement plus que deux de *C. septempunctata*, soit 23,2 pour 18,9 proies par prédateur (LSD, $p=0,0390$) (Figure VI.A).

La combinaison de deux individus de *C. septempunctata* donnait une consommation individuelle de 18,9 tétranyques par 24h, significativement supérieure à la consommation d'un seul individu de la même espèce, 14,7 par 24h (LSD, $p=0,0470$). A l'opposé, deux *H. axyridis* consommaient 23,2 tétranyques, soit 54% de la consommation d'un seul individu (43,2 tétranyques) soit une différence significative (LSD, $p=0,0001$) (Figure VI.A).

La valeur attendue était significativement supérieure à la valeur obtenue avec un individu de chacune des deux espèces de coccinelles soit 29,0 pour la valeur attendue et 22,9 pour la combinaison des deux (LSD, $p=0,0039$) (Figure VI.A).

La moyenne de pucerons consommés variait significativement selon le traitement (ANOVA, $F=3,1$, $dl=5$, $p=0,0112$) (Figure VI.B). Lorsque l'on comparait les deux espèces de coccinelles entre elles, on constatait que *H. axyridis* consommait toujours significativement plus que l'espèce *C. septempunctata*. Pour un prédateur par traitement, *H. axyridis* consomme 31,9 pucerons par 24h et *C. septempunctata* 21,7 pucerons (LSD, $p=0,0108$) (Figure VI.B). Pour deux prédateurs par traitement, *H. axyridis* consomme 34,7 pucerons et *C. septempunctata* 26,1 pucerons pour (LSD, $p=0,0176$) (Figure VI.B).

Les différences observées entre un prédateur et deux prédateurs de la même espèce étaient non significatives pour *H. axyridis* et *C. septempunctata*, bien que les traitements à deux individus aient des valeurs plus élevées que celles à un individu, et ce pour chaque espèce. La consommation de un *C. septempunctata* représentait 83% de la

consommation de deux (LSD, $p=0,2547$). Celle d'un *H. axyridis* 92% de la consommation de deux (LSD, $p=0,4705$) (Figure VI.B).

La valeur attendue, correspondant à la consommation moyenne pour un individu de *H. axyridis* et un individu de *C. septempunctata*, représentait 87% de la valeur obtenue avec un individu de chacune des deux espèces ensemble, cette différence étant non-significative (LSD, $p=0,2861$) (Figure VI.B).

2- Valeur de la compétition selon le type de compétition: Le modèle général de l'analyse de variance sur les tétranyques nous indiquait des différences dans les compétitions moyennes (ANOVA, $F=36,4$, $dl=2$, $p=0,0001$) (Tableau IX). La compétition intraspécifique était significativement plus marquée chez *H. axyridis*, soit +20,0, que chez *C. septempunctata*, soit -4,2 (LSD, $p=0,0001$) (Tableau IX). La compétition interspécifique (+6,1) était significativement supérieure à la compétition intraspécifique chez *C. septempunctata* (-4,2) (LSD, $p=0,0005$) (Tableau IX); et significativement inférieure à la compétition intraspécifique chez *H. axyridis* (+20,0) (LSD, $p=0,0001$) (Tableau IX).

L'analyse de variance comparant l'importance respective des différents type de compétition lors de la prédation du puceron de la spirée était non-significative (ANOVA, $F=0,07$, $dl=2$, $p=0,9302$) (Tableau IX). Les valeurs moyennes des trois types de compétition étaient négatives (Tableau IX).

3- Consommation brute selon le nombre de prédateurs: La consommation brute moyenne de tétranyques augmentait significativement avec le nombre de prédateurs présents dans le montage (ANOVA, $F=33,0$, $dl=1$, $p=0,0001$) (Tableau X). Un prédateur seul consommait en moyenne 29,0 tétranyques tandis que deux prédateurs ensemble consommaient 43,3 tétranyques par 24h (Tableau X).

Pour *A. citricola*, la consommation brute moyenne augmentait de façon significative lorsque le nombre de prédateur augmentait (ANOVA, $F=90,2$, $dl=1$, $p=0,0001$) (Tableau X). La consommation maximale, obtenue

Tableau IX -

Tableau X-

avec deux prédateurs (61,1), était significativement plus grande que celle obtenue avec un prédateur (26,8) (Tableau X).

4- Consommation individuelle selon le nombre de prédateurs: La consommation moyenne de tétranyques rapportée à un individu variait significativement selon le nombre de prédateurs (ANOVA, $F=12,7$, $dl=1$, $p=0,0005$) (Tableau X). Le traitement donnant la plus forte consommation est celui avec un seul individu (29,0) (Tableau X). Il était significativement plus élevé que celui avec deux individus (21,7) (Tableau X).

Pour le puceron, la consommation moyenne par individu ne variait pas de manière significative selon le nombre de prédateurs (ANOVA, $F=2,2$, $dl=1$, $p=0,1409$) (Tableau X). Un prédateur (toutes espèces confondues) consomme en moyenne 26,8 proies tandis que deux prédateurs consomment en moyenne individuellement 30,6 proies par 24 heures (Tableau X).

5- Répartition des proies selon le nombre et le type de prédateurs: Une première analyse de variance à un critère de classification comparant l'influence des différentes espèces de coccinelles sur la répartition des tétranyques, était significative (ANOVA, $F=5,9$, $dl=3$, $p=0,0008$) (Tableau XI). Les quatre traitements étaient *H. axyridis*, *C. septempunctata*, Mixte et Témoin. Dans le témoin, 74,2% des tétranyques restaient sur le pommier, ce qui était significativement plus élevé que pour les trois autres traitements; soit pour *H. axyridis* 47,8% (LSD, $p=0,0107$), pour *C. septempunctata* 42,8% (LSD, $p=0,0005$), et pour le traitement Mixte 33,2% (LSD, $p=0,0001$) (Tableau XI). Avec l'espèce *H. axyridis*, on avait significativement plus de tétranyques sur le pommier qu'avec le traitement Mixte (LSD, $p=0,298$) (Tableau XI). Une deuxième analyse à un critère de classification comparait la répartition des tétranyques après 24h selon le nombre de prédateurs présents; elle était significative (ANOVA, $F=13,6$, $dl=2$, $p=0,0001$) (Tableau XII). En absence de prédateur, le pourcentage de tétranyques présents sur le pommier (74,2%) était

Tableau XI

Tableau XII

significativement plus élevé qu'avec un prédateur (55,2%) (LSD, $p=0,0367$), et significativement plus élevé qu'avec deux prédateurs (34,5%) (LSD, $p=0,0001$) (Tableau XII). Le traitement avec un prédateur était également plus élevé de manière significative que celui avec deux prédateurs (LSD, $p=0,0002$) (Tableau XII).

L'analyse de variance comparant la répartition des pucerons selon le nombre de prédateur était significative (ANOVA, $F=6,4$, $dl=1$, $p=0,0128$). Le pourcentage de pucerons sur le pommier, le plus élevé était obtenu sans prédateur (95,7%), puis avec deux prédateurs (86,0%) et enfin avec un (74,6%) (Tableau XII). Les trois traitements sont significativement différents les uns des autres. L'espèce du prédateur n'influe pas significativement sur la répartition des pucerons (ANOVA, $F=0,007$, $dl=2$, $p=0,9931$) (Tableau XI). Les résultats étaient similaires pour *H. axyridis* (82,3%), pour *C. septempunctata* (80,7%) et pour la combinaison des deux (81,8%) (Tableau XI).

II.4. DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons cherché à évaluer les phénomènes de compétition au sein ou entre les espèces prédatrices pour une ressource alimentaire: la proie. Le nombre de proies consommées par unité de temps représente logiquement un bon indice pour évaluer les capacités de compétition d'un individu, au sein de son espèce ou avec une seconde espèce. Le nombre de proies consommées par unité de temps représente également un bon indice de l'état physiologique de l'individu et de son efficacité de prédation.

Dans ce travail, nous avons choisi d'évaluer les phénomènes de compétition ou de complémentarité entre adultes de *C. septempunctata* et de *H. axyridis*. La compétition mesurée ici est de type interférence mutuelle, un prédateur contrariant par sa présence l'efficacité de prédation d'un autre prédateur. La compétition par interférence est très fréquente chez les Coccinellidae, particulièrement entre stades de développement différents où elle prend la forme de prédation, soit au sein d'une même espèce (cannibalisme), soit entre deux espèces (Agarwala & Dixon, 1992 ; Hodek, 1973). Cependant, à ma connaissance, les coccinelles adultes ne s'attaquent pas entre elles.

Lors de la consommation du tétranyque à deux points, la coccinelle *H. axyridis* s'est avérée beaucoup plus vorace que la coccinelle à sept points, même lorsqu'on comparait deux individus de chaque espèce. *H. axyridis* était également plus vorace que *C. septempunctata* lors de la consommation du puceron de la spirée avec un et avec deux individus. Ces résultats sont conformes à nos résultats antérieurs (voir chapitre précédent) et confirment le potentiel élevé de l'espèce asiatique.

Que ce soit lors des expériences sur le puceron ou sur le tétranyque, la combinaison de deux individus prédateurs la plus efficace en terme de proies consommées est obtenue avec deux *H. axyridis* et avec un individu de chaque espèce; Ce qui tendrait à encourager l'introduction de l'espèce asiatique au Canada.

Avec le tétranyque à deux points, on constate chez *C. septempunctata* que deux individus consomment individuellement plus de proies qu'un seul, ce qui traduit une stimulation à la consommation. Chez *H. axyridis*, au contraire, un individu seul est beaucoup plus efficace que deux à la fois. Une explication peut venir du fait que dans un milieu fermé, où les ressources pour les prédateurs diminuent sans être remplacées, la compétition intraspécifique sera logiquement d'autant plus forte que l'espèce concernée est performante. Donc dans le montage à deux *H. axyridis*, les coccinelles très voraces font diminuer rapidement le niveau de ressources et entrent de ce fait rapidement en compétition l'une avec l'autre, ce qui n'est pas le cas chez *C. septempunctata*. Lors de la prédation du puceron de la spirée, les valeurs obtenues pour les compétitions intra-spécifiques moyennes s'avèrent toutes négatives, mais ne diffèrent pas significativement, ce qui correspond à une absence de compétition intraspécifique chez les deux espèces.

La valeur attendue traduit une situation avec absence d'interaction entre les deux individus, c'est-à-dire une situation sans compétition ni stimulation à la consommation. Chez le tétranyque, elle est significativement supérieure à la valeur obtenue réellement (1Ha+1Cs), ce qui indique la présence d'une compétition interspécifique. La perte due à la compétition est d'environ 21%. Dans nos montages hétérospécifiques, nous ne connaissons pas les consommations pour chacun des individus d'espèces différentes; on ne peut donc savoir quelle espèce subit les plus grosses baisses de consommation. Chez le puceron de la spirée, il n'y a pas de compétition interspécifique significative ce qui est encourageant dans la perspective de lâchers de *H. axyridis* en nature.

La compétition intra- et interspécifique entre deux espèces concurrentes déterminent si les espèces vont coexister ou au contraire si l'une ou l'autre va être menée à l'extinction (Begon *et al.*, 1990). Selon les valeurs respectives des compétitions, quatre issues sont possibles: 1) La compétition intraspécifique chez l'espèce A est supérieure à la compétition interspécifique, tandis que la compétition intraspécifique chez l'espèce B est inférieure à la compétition interspécifique; cette situation conduit à l'extinction de l'espèce B. 2) Le deuxième cas est l'inverse du premier et conduit cette fois à l'extinction de l'espèce A. 3) La compétition interspécifique est inférieure à la compétition intraspécifique chez l'espèce A et également inférieure à la compétition intraspécifique chez l'espèce B. Nous sommes dans ce cas dans une position précaire qui devrait conduire soit à l'extinction de A soit à l'extinction de B. 4) Dernier cas, la compétition interspécifique est cette fois inférieure aux deux

compétitions intraspécifiques et traduit une situation d'équilibre entre les deux espèces et la coexistence (Begon *et al.*, 1990).

Dans le cas de la prédation du tétranyque à deux points, on constate que la compétition interspécifique est plus forte que la compétition intraspécifique chez la coccinelle à sept points et moins forte que la compétition intraspécifique chez *H. axyridis*. Ceci signifie que l'effet de *C. septempunctata* sur *H. axyridis* est plus faible que l'effet de *H. axyridis* sur elle-même; et que l'effet de *H. axyridis* sur *C. septempunctata* est plus fort que l'effet de *C. septempunctata* sur elle-même. *H. axyridis* apparaît donc comme un puissant compétiteur et *C. septempunctata* un mauvais compétiteur, ce qui signifie que *H. axyridis* devrait provoquer dans des conditions similaires à celle du laboratoire, l'extinction locale de *C. septempunctata* ou tout au moins l'exclusion. Etant des prédateurs généralistes, les deux coccinelles devraient pouvoir se rabattre sur d'autres proies en nature. Toutefois, en cas d'infestation sévère de tétranyques et de faible abondance de pucerons, les coccinelles *H. axyridis* devraient être favorisées.

Les résultats concernant la consommation brute, (non rapportée à un individu) nous permettent de constater que malgré les phénomènes de compétition intra et interspécifique, l'impact brut sur les colonies d'acariens augmente avec le nombre de prédateurs, tout au moins jusqu'à deux. Les résultats ramenés à la consommation par individu montrent qu'un prédateur seul consomme significativement plus qu'un prédateur en présence d'un second. On peut expliquer ceci en partie par la compétition, et en partie par la réponse fonctionnelle. En effet, un prédateur seul a moins d'impact sur la colonie que deux, donc au bout de plusieurs heures, le nombre de proies disponibles pour un prédateur seul est supérieur à celui pour un prédateur accompagné d'un second (d'après Holling, 1965).

Pour les aphidiens, la consommation brute indique de la même manière que pour les tétranyques que l'impact majeur contre les colonies de pucerons est obtenu avec deux prédateurs. En ce qui concerne l'impact rapporté individuellement, on ne constate pas de différence significative entre un et deux prédateurs, ce qui traduit ici encore une absence de compétition, ou des quantités de proies non-limitantes.

Outre la prédation directe, les prédateurs peuvent agir de manière indirecte sur les proies, en provoquant des chutes par leur présence, ou encore en induisant des comportements défensifs (chute volontaire, fuite,...). Dans notre dispositif expérimental, les proies pouvaient rester sur le végétal qui recevait eau et lumière et dont la qualité de ce fait se maintenait au cours de l'expérience, ou au contraire se disperser pour se retrouver sur les parois ou sur le papier film.

La proportion de tétranyques trouvés sur le plant de pommier décroît lorsqu'on augmente le nombre de prédateurs, elle passe de 74% dans les témoins à 35% dans les montages avec deux

prédateurs. De la même manière, la présence de prédateur fait baisser significativement le pourcentage de pucerons présents sur le support végétal. Ici cependant la perturbation occasionnée par un prédateur est plus importante que celle occasionnée par deux ce qui est contraire à nos attentes. Les différences de répartition des ravageurs peuvent s'expliquer par le fait que les coccinelles chassent plus activement ou plus efficacement sur les parois, ou plus probablement par le fait que les coccinelles dérangent les proies et provoquent leur fuite ou leur chute. La chute peut être active, soit une réaction de défense de la proie pour échapper à son prédateur, ou passive, soit une chute non intentionnelle provoquée par l'activité même du prédateur. Evans (1991) dans une expérience similaire justifiait une modification de la distribution spatiale de pucerons en présence de coccinelles par la chute des ravageurs et une recolonisation des parties basses du végétal, parties rencontrées en premier lieu. Il serait intéressant dans le cas de pommier de connaître l'impact des chutes sur le ravageur car nous n'avons pu le mesurer dans notre expérience. La chute d'une branche périphérique de pommier permet-elle la propagation du ravageur qui réussit à se rattraper à une feuille sous-jacente? Sinon, si le ravageur tombe au bas de l'arbre, est-il capable de survivre dans la végétation ou au contraire va-t-il mourir? Pour cette dernière question, le tétranyque à deux points devrait survivre car il colonise le plus souvent cette végétation avant d'envahir le pommier, pour le puceron de la spirée, espèce polyphage, plusieurs facteurs dont la composition végétale devraient déterminer la survie de l'espèce.

La répartition spatiale de la proie est également influencée par l'espèce prédatrice. On constate, dans notre expérience sur les tétranyques, que la distribution est sensiblement la même lorsque *C. septempunctata* et *H. axyridis* sont présents séparément. Par contre, le pourcentage de tétranyques présents sur le pommier dans le cas d'un prédateur de chaque espèce est beaucoup plus faible (9% à 14% en moins). Cette différence est significative lorsqu'on compare l'espèce *H. axyridis* et la combinaison des deux. Ceci nous indique que la perturbation causée par les prédateurs est maximale quand il s'agit d'un individu de chaque espèce et suggère de ce fait une différence dans la stratégie de chasse du tétranyque par les deux espèces. Chez le puceron de la spirée, le type de prédateurs n'affecte pas de manière significative la répartition des proies.

En conclusion, on constate en premier lieu que l'espèce *H. axyridis* apparaît plus efficace que *C. septempunctata* face au tétranyque, et aussi efficace face au puceron, et pourrait même, en cas de compétition sur le tétranyque exclure la coccinelle à sept points. On constate enfin que les résultats obtenus avec le tétranyque à deux points ne sont pas extrapolables au puceron de la spirée.

Ces résultats laissent penser que si *H. axyridis*, devait être introduite en vergers, la coccinelle ne serait pas victime de compétition par la coccinelle à sept points lors de la prédation du puceron de la spirée et serait très compétitive lors de la prédation du tétranyque à deux points.

CONCLUSION

La conclusion générale de ce travail s'articule de la manière suivante. En premier lieu, quelles sont les limites des résultats obtenus? En second lieu, que faut-il retenir de ces résultats? Que signifient-ils? Enfin, dans quelle mesure ces résultats peuvent-ils contribuer à améliorer la situation pomicole?

Un agroécosystème, même s'il est plus simple qu'un écosystème naturel, est d'une énorme complexité. Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, un verger de pommiers constitue à ce titre un agroécosystème très riche, et de ce fait très complexe. Au Québec, une étude récente a identifié dix espèces de coccinelles prédatrices dans les vergers de pommiers (Chouinard *et al.*, 1992), tandis que dans notre étude nous n'en avons étudiées qu'une, la coccinelle à sept points, ainsi qu'une autre non présente à l'état sauvage au Canada *Harmonia axyridis*. Nous nous sommes de plus, concentrés sur les stades adultes des deux espèces sans étudier les stades larvaires. Ajoutons à cela que nous avons choisi une espèce de puceron parmi les cinq espèces qui s'attaquent au pommier, et une espèce d'acarien phytophage parmi les trois espèces d'importance dans les vergers. Il existe en outre, plus de quarante ravageurs d'importance dans les vergers québécois. Tout ceci signifie que nos résultats ne nous dévoilent qu'une infime partie des relations qui régissent l'entomofaune des vergers de pommiers. Il importe donc d'être très prudent lors de l'extrapolation des résultats du laboratoire à la situation *in situ*.

Néanmoins, nos résultats conservent leur valeur à titre de résultats expérimentaux obtenus en laboratoire; et plusieurs points importants ressortent de ce travail. Premièrement, il apparaît que des coccinelles aphidiphages telles que *C. septempunctata* et *H. axyridis* peuvent s'attaquer à des proies très différentes des pucerons telles que le tétranyque à deux points. *H. axyridis* s'avère plus vorace que *C. septempunctata* lors de la prédation du tétranyque à deux points et une tendance dans le même sens est observable lors de la prédation du puceron de la spirée. La voracité obtenue ici ainsi que d'autres résultats non-présentés dans ce travail mettent en évidence que les deux espèces de coccinelles consomment une biomasse de *T. urticae* très nettement inférieure à la biomasse de *A. citricola* consommée dans le même temps. Le puceron de la spirée apparaît donc comme étant une proie préférée pour les coccinelles choisies tandis que le tétranyque à deux points semble être plutôt une proie de substitution.

Ces affirmations sont confirmées par les résultats portant sur les préférences alimentaires. Les deux prédateurs démontrent en effet une préférence constante pour *A. citricola* en présence de *T.*

urticae. Aucun phénomène d'alternance n'a été observé, même quand le ratio de tétranyques présents était le double du ratio de pucerons présents. Il est toutefois possible qu'un tel comportement de prédation soit observable avec des ratios de tétranyques plus élevés. La coccinelle à sept points a démontré une préférence plus marquée que *H. axyridis*, pour le puceron.

Les résultats portant sur la compétition lors de la prédation du Tétranyque à deux points nous amènent à prédire dans nos expériences la survie de *H. axyridis* et l'extinction de *C. septempunctata*. Dans le cas de la prédation de *A. citricola*, aucun phénomène de compétition n'a été observé. Lors de l'utilisation de deux coccinelles de la même espèce, *H. axyridis* s'avère encore une fois significativement plus efficace que *C. septempunctata*, et ceci avec les deux proies. Chacune des deux espèces de coccinelles perturbe la répartition du tétranyque en provoquant son émigration du support végétal, mais n'a pas d'effet significatif sur les populations de pucerons.

Si l'on observe les résultats obtenus lors de l'utilisation simultanée des deux prédateurs, on constate que la combinaison de une *H. axyridis* et de une *C. septempunctata* donne un niveau de prédation intermédiaire entre les combinaisons de deux individus conspécifiques. Les résultats sont non significativement différents, ce qui signifie que la combinaison hétérosécifique ne fait pas baisser le niveau de prédation. De plus, la combinaison hétérosécifique est celle qui perturbe le plus la répartition des tétranyques dans le milieu expérimental.

Afin de comparer de manière objective les deux Coccinellidae, nous avons dressé deux tableaux. Le premier tableau compare la biologie des deux prédateurs à partir de la littérature (Tableau XIII), le second tableau est un récapitulatif de nos résultats (Tableau XIV). Dans les deux cas, nous avons repris les principaux résultats et attribué des points aux deux coccinelles prédatrices en fonction de leur performance. Le résultat final est très en faveur de *H. axyridis* (Tableaux XIII et XIV). Le but ultime de cette étude étant de trouver un prédateur polyphage capable de s'attaquer efficacement à une grande variété de proies présentes dans les vergers de pommiers, il apparaît aux vues de ses résultats préliminaires que l'espèce *H. axyridis* est mieux qualifiée que *C. septempunctata* pour remplir ce rôle. Plus vorace, moins spécialisée sur les pucerons, et susceptible de supplanter dans certaines conditions la coccinelle à sept points, *H. axyridis* s'avère au vu de nos résultats très supérieure à la coccinelle à sept points. Si des lâchers en vergers de la coccinelle amenait la cohabitation des deux espèces, ou si *H. axyridis* supplantait *C. septempunctata*, en regard de ces expériences préliminaires, on serait en droit de s'attendre à une augmentation, ou au pire à un maintien du niveau de prédation de *T. urticae* et de *A. citricola*.

A ce niveau, il faut préciser néanmoins que l'introduction d'une nouvelle espèce, fusse-t-elle une espèce utile, n'est pas sans répercussion au niveau de l'écosystème. Ainsi l'introduction de la

coccinelle à sept points en Amérique du nord a amené de nombreux changements dans la composition de l'entomofaune locale. Elle est devenue entre autres l'une des coccinelles dominantes en culture de maïs, supplantant plusieurs espèces (dont la coccinelle à trois bandes, *Coccinella trifasciata* L. et la coccinelle à treize points, *Hippodamia tredecimpunctata tibialis* Say) (Données non-publiées, Daniel Coderre). Ajoutons que Horn (1991), a mis en évidence le fait que la coccinelle à sept points, pouvait représenter un danger pour trois espèces de Lycaenidae (Lepidoptera) considérées menacées, en consommant leurs oeufs.

Tableau XIII- Littérature

Tableau XIV- Récapitulatif

Au niveau pomicole, il faut mentionner le fait que même si la lutte biologique est insuffisante dans l'état actuel des choses pour protéger les vergers contre les ravageurs, la situation pourrait s'améliorer dans un avenir rapproché.

En effet, nous vivons une période où l'on constate fréquemment l'absurdité des politiques agricoles productivistes qui génèrent des surplus qui seront non utilisés ou encore retraités pour être vendus sous une autre forme à moindre bénéfice. Nous vivons également une période de prise de conscience environnementale qui touche le grand public et qui pourrait amener une modification des comportements de consommation. Si le consommateur ne recherche plus une pomme parfaite mais plutôt une pomme plus "écologique", les exigences commerciales vont baisser et favoriser l'apparition de méthodes moins radicales que la lutte chimique telles que la lutte biologique. Nous sommes actuellement dans une situation où le seuil économique de dégâts est placé très haut, et où la très grande partie du contrôle des ravageurs se fait par l'intermédiaire de produits chimiques. Ces pesticides chimiques affectent grandement les auxiliaires de lutte biologiques tels que les coccinelles prédatrices; ce qui signifie qu'une partie des ravageurs détruits par les pesticides l'auraient été par les auxiliaires de lutte, ce qui correspond à une mortalité compensatoire (Figure VII.A).

A l'opposé, il est possible de concevoir une situation économiquement rentable et dans laquelle l'emploi des pesticides chimiques serait réduit de façon importante (Figure VII.B). Dans cette situation hypothétique, plusieurs aspects du contrôle des ravageurs ont changé.

1- Le seuil économique a baissé en raison du changement de mentalité du consommateur, le pourcentage de pommes perdues reste le même, car on accepte maintenant des pommes non-parfaites à la consommation. De ce fait, on a donc moins besoin de pesticides chimiques pour protéger les pommiers (Figure VII.B).

2- La lutte biologique est utilisée au maximum. Les auxiliaires de lutte biologiques présents naturellement effectuent un travail plus grand en raison de la diminution de la lutte chimique qui leur nuisait beaucoup auparavant. Ceci produit une diminution de la mortalité compensatoire des ravageurs, d'une part parce que la lutte chimique détruit moins de ravageurs, et d'autre part parce que les auxiliaires biologiques sont moins affectés par les pesticides et donc plus efficaces (Figure VII.B).

3- L'action des auxiliaires naturels est complétée par l'introduction de nouveaux agents de lutte plus efficaces et par des lâchers de type inondatifs, notamment lors d'infestations importantes (Figure VII.B).

4- La sélection de cultivars de pommiers plus résistants aux ravageurs et aux maladies, notamment aux maladies fongiques accroît le contrôle de type cultural. A ce niveau, on sait par exemple qu'il existe des cultivars de pommiers résistants à la tavelure, *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. qui représente la principale maladie fongique au Québec actuellement (Paradis, 1979) (Figure VII.B).

Les quatre facteurs énumérés précédemment devraient permettre de réduire de façon importante la contribution des pesticides chimiques au contrôle des ravageurs en vergers de pommiers. Pour le pomiculteur, le passage à une pomiculture plus axée sur la lutte biologique devrait se traduire par une augmentation des coûts de production; cependant, au niveau de la société, les coûts devraient baisser. En effet, la lutte chimique coûte beaucoup d'argent non seulement de manière directe, élaboration de nouveaux pesticides, intoxication à la source (voisinage, etc...), mais aussi de manière indirecte bio-accumulation dans l'écosystème, pollution de l'eau, allergies, perturbation des écosystèmes avoisinants, etc... Ces effets indirectes, le plus souvent invisibles sont les plus coûteux, et devraient l'être plus encore à long terme. Les auxiliaires de lutte biologique sont donc appelés à jouer un rôle important dans le contrôle des ravageurs et des études telles que celles-ci devraient permettre d'optimiser leur impact en verger et pourraient conduire à une meilleure gestion du patrimoine pomicole du Québec.

BIBLIOGRAPHIE

- Agarwala B.K. & A.F.G. Dixon. 1992. Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. *Ecol. Entomol.* 17: 303-309.
- Alderz, W.C. 1987. Cucurbit potyvirus transmission by alate aphids (Homoptera: Aphididae) trapped alive. *J. Econ. Entomol.* 80: 87-92.
- Angalet, G.W., J.M. Tropp & A.N. Eggert. 1979. *Coccinella septempunctata* in the United States: Recolonizations and notes on its ecology. *Environ. Entomol.* 8: 896-901.
- Anonyme. 1982. L'industrie de la pomme au Québec, état de la situation. Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation du Québec, Québec. 151 pp.
- Arnoldi, D., R.K. Stewart & G. Boivin. 1992. Predatory mirids of the green apple aphid *Aphis pomi*, the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* and the european red mite *Panonychus ulmi* in apple orchards in Québec. *Entomophaga* 37: 283-292.
- Ayala, F.J. 1978. The mechanisms of evolution. *Scientific American* 239: 56-69.
- Balachowsky, A.S. 1963. Entomologie appliquée à l'agriculture. Tome 1, volume 2. Masson et Cie éditeurs, Paris. 1391 pp.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 2nd Ed. Oxford University Press, Don Mills (Ontario). 945 pp.
- Bellerose, S., C. Vincent & J.G. Pilon. 1991. Résistance de la tordeuse à bandes obliques de Deux-Montagnes à trois insecticides synthétiques. Résumé des recherches, station de recherches, Agriculture Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec). vol. 20: 5-6.
- Blackman, R.L. 1965. Studies on specificity in Coccinellidae. *Ann. appl. Biol.* 56: 336-338.
- Blackman, R.L. 1967. Selection of aphid prey by *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7-punctata* L. *Ann. appl. Biol.* 59: 331-338.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop. 1984. Aphids on the world's crops, an identification guide. John Wiley & Sons, New-York. 466pp.
- Bodenheimer, F.S. 1943. Studies on the life history and ecology of Coccinellidae. I. The life history of *Coccinella septempunctata* L. in four different zoogeographical regions. *Bull. Soc. Fouad. I Entomol.* 27: 1-28, p 373 dans Iablokoff-Khznorian, S.M. 1982. Les coccinelles; Coléoptères - Coccinellidae. Société nouvelle des éditions Boubée, Paris. 568pp.
- Bonnemaison, L. 1962. Essais de traitement contre le puceron lanigère du pommier (*Eriosoma lanigerum* Hausm.). *Phyt. Phytoph.* 11: 5-21.
- Bonnemaison, L. 1964. Observations écologiques sur la coccinelle à 7 points (*Coccinella septempunctata* L.) dans la région parisienne (Col.). *Bull. Soc. Entomol. Fra.* 69: 64-83.

- Bostanian, N.J. & L.J. Coulombe. 1986. An integrated pest management program for apple orchards in southwestern Quebec. *Can. Entomol.* 118: 1131-1142.
- Bouchard, D., J.C. Tourneur & R. O. Paradis. 1982. Le complexe entomophage limitant les populations d'*Aphis pomi* De Geer (Homoptera: Aphididae) dans le sud-ouest du Québec. Données préliminaires. *Ann. Soc. Ent. Québec.* 27: 80-93.
- Bousquet, Y. 1991. Checklist of beetles of Canada and Alaska. Agriculture Canada. Ottawa. 430 pp.
- Butler, G.D. 1982. Development time of *Coccinella septempunctata* in relation to constant temperatures (Col.: Coccinellidae). *Entomophaga* 27: 349-353.
- Caltagirone, L.E. 1981. Landmark examples in biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 213-232.
- Caltagirone, L.E. & R.L. Doutt. 1989. The history of the *Vedalia* beetle importation to California and its impact on the development of biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 1-16.
- Chesson, P.L. 1984. Variable predators and switching behavior. *Theor. Popul. Biol.* 26: 1-26.
- Chapin, J.B. & V.A. Brou. 1991. *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 93: 630-635.
- Chazeau, J. 1985. Predaceous insects. pp 211-246 dans, Helle, W. & M.W. Sabelis (Eds), 1985. *World crop pests-Spider mites. Their biology, natural enemies and control.* vol. 1B. Elsevier, New-York.
- Chouinard, G., M. Roy & C. Vincent. 1992. Ravageurs et faune auxiliaire des vergers de pommiers au Québec en 1992. Station de recherches, Agriculture Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec). *Résumé des recherches* 21: 7-9.
- Clausen, C.P. 1915. A comparative study of a series of aphid-feeding Coccinellidae. *J. Econ. Entomol.* 8: 487-491.
- Cloutier, C. & M. Chagnon. 1990. Modes alternatifs de répression des insectes dans les agro-écosystèmes québécois, tome 1: Document synthèse. Ministère de l'environnement et Centre québécois de valorisation de la biomasse, Québec, 1990. 105p.
- Coderre, D. & C. Vincent. 1992. La lutte biologique: toile de fond de la situation. pp. 3-18 dans Vincent, C. & D. Coderre (Eds). 1992. *La lutte biologique.* Gaëtan Morin éditeur, Boucherville. 671pp.
- Commission mondiale sur l'environnement et le développement (CMED). 1988. Notre avenir à tous, rapport de la commission Brundtland. Les Éditions du fleuve. Montréal, Québec. 432pp.
- Cranham, J.E. & W. Helle. 1985. Pesticide resistance in Tetranychidae, pp405-421 dans 1985, Helle, W. & M.W. Sabelis (Eds), *World crop pests-Spider mites. Their biology, natural enemies and control.* vol. 1B. Elsevier. New-York.
- Croft, B.A. & A.W.A. Brown. 1975. Responses of arthropod natural enemies to insecticides. *Annu. Rev. Entomol.* 20: 285-335.

- DeBach, P. & B. Bartlett. 1951. Effects of insecticides on biological control of insect pests of citrus. *J. Econ. Entomol.* 44: 372-383.
- DeBach, P. & R.A. Sundby. 1963. Competitive Displacement between ecological Homologues. *Hilgardia* 34: 105-166.
- Denis, P. & S.D. Wratten. 1991. Field manipulation of populations of individual staphylinid species in cereals and their impact on aphid populations. *Ecol. Entomol.* 16: 17-24
- Drea, J.J. & R.D. Gordon. 1990. Coccinellidae. pp. 19-40 dans Rosen, D. (Ed), 1990. *World Crop Pests, Armored scale insects.* vol. 4B. Elsevier Science Publishers, New-York. 688pp.
- Eastop V.F. & R.L. Blackman, 1988, The identity of *Aphis citricola* van der Goot. *Syst. Entomol.* 13: 157-160.
- Ehler, L.E. 1979a. Assessing competitive Interactions in Parasite Guilds prior to Introduction. *Environ. Entomol.* 8: 558-560.
- Ehler, L.E. 1979b. Utility of facultative secondary Parasites in Biological Control. *Environ. Entomol.* 8: 829-832.
- Ehler, L.E. 1982. Foreign exploration in California. *Environ. Entomol.* 11: 525-530.
- Ehler, L.E. 1985. Species-dependent Mortality in a parasite Guild and its Relevance to Biological Control. *Environ. Entomol.* 14: 1-6.
- Ehler, L.E. 1990. Introduction strategies in biological control of insects. PP 11-134, dans Mackauer, M., L.E. Ehler & J. Rolland (Eds), 1990. *Critical issues in biological control.* Intercept, New-York. 330 pp.
- Ehler, L.E. & R.W. Hall. 1982. Evidence for competitive Exclusion of introduced natural Enemies in Biological Control. *Environ. Entomol.* 11: 1-4.
- Evans, E.W. 1983. Niche relations of predatory stinkbugs (*Podisus* spp., Pentatomidae) attacking tent caterpillars (*Malacosoma americanum*, Lasiocampidae). *Amer. Midl. Nat.* 109: 316-323.
- Evans, E.W. 1991. Intra versus interspecific interactions of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) attacking aphids. *Oecologia* 87: 401-408.
- Ferran, A. & M. Deconchat. 1992. Exploration of wheat leaves by *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) Larvae. *J. Ins. Behav.* 5: 147-159.
- Force, D.C. 1974. Ecology of Insect Host-Parasitoid Communities. *Science* 184: 624-632.
- Formusoh, E.S. & G.E. Wilde. 1993. Preference and development of two species of predatory Coccinellids on the Russian wheat aphid and greenbug biotype E (Homoptera: Aphididae). *J. Agric. Entomol.* 10: 65-70.
- Fortier, R. 1984. Les insectes prédateurs aphidiphages: étude préliminaire des populations en bordure de vergers de pommiers à Frelighsburg, Québec, en vue d'un contrôle intégré du puceron vert du

pommier, *Aphis pomi* De Geer. Rapport de recherche présenté à l'Université du Québec à Montréal comme exigence partielle de la Maîtrise en Sciences de l'Environnement.

Frazer, B.D. 1988. Coccinellidae. pp. 231-247 dans Minks, A.K., P. Harrewijn & W. Helle (Eds), 1988. World Crop Pests, Aphids. vol. 2B. Elsevier Science Publishers. New-York. 364pp.

Georghiou, G.P. & R.B. Mellon. 1983. Pest resistance in time and space. p1-46 dans Georghiou G.P. & T. Saito (Edts). Pest resistance to insecticides, 1983. New-York. 809 pp.

Goodarzy, K. & D.W. Davis. 1958. Natural Enemies of the Spotted Alfalfa Aphid in Utah. J. Econ. Entomol. 51: 612-616.

Gordon, R.D. & N. Vandenberg. 1991. Field guide to recently introduced species of Coccinellidae (Coleoptera) in North America, with a revised key to north american genera of Coccinellini. Proc. Entomol. Soc. Wash. 93: 845-864.

Hagen, K.S. 1962. Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. Annu. Rev. Entomol. 7: 289-326.

Hattingh, V. & M.J. Samways. 1992. Prey choice and substitution in *Chilocorus* spp. (Coleoptera: Coccinellidae). Bull. Entomol. Res. 82: 327-334.

Hazzard, R.V. & D.N. Ferro. 1991. Feeding response of adult *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) to Eggs of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) and green peach aphids (Homoptera: Aphididae). Environ. Entomol. 20: 644-651.

Helle, W. et M. van de Vrie. 1974. Problems with spider mites. Outlook Agric. 8: 119-125.

Hemptinne, J.L. & J. Naisse. 1988. Life cycle strategy of *Adalia bipunctata* (Col: Coccinellidae) in a temperate country. pp. 71-77 dans Niemczyk E. & A.F.G. Dixon (Eds). 1988. Ecology and effectiveness of Aphidophaga. SPB Academic Publishing. The Hague. 341pp.

Herren, H.R. & P. Neuenschwander. 1991. Biological control of the cassava pests in Africa. Annu. Rev. Entomol. 36: 257-283.

Hodek, I. 1967. Food ecology of aphidophagous Coccinellidae. Entomophaga, Mémoire H. S. 3: 109-111.

Hodek, I. 1973. Biology of Coccinellidae. Publishing House Prague. 260pp.

Hogarth, W.L. & P. Diamond. 1984. Interspecific Competition in Larvae between entomophagous Parasitoids. Am. Nat. 124: 552-560.

Hogmire, H.W., M.W. Brown, J.J. Schmitt & T.M. Winfield. 1992. Population development and insecticide susceptibility of apple aphid and spirea aphid (Homoptera: Aphididae) on Apple. J. Entomol. Sci. 27: 113-119.

Holling, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. Mem. Entomol. Soc. Can. 45: 5-60.

Horn, D.J. 1991. Potential impact of *Coccinella septempunctata* on endangered Lycaenidae (Lepidoptera) in Northwestern Ohio, USA. pp. 159-162 dans Polgâr, L., R.J. Chambers, A.F.G.

- Dixon & I. Hodek (Eds). 1991. Behaviour and impact of Aphidophaga. SPB Academic Publishing bv. The Hague. 350PP
- Houck, M.A. 1986. Prey preference in *Stethorus punctum* (Coleoptera: Coccinellidae). Environ. Entomol. 15: 967-970.
- Huffaker, C.B., P.S. Messenger & P. DeBach. 1971. The natural Enemy Component in natural Control and the Theory of Biological Control. pp. 16-67 dans Huffaker, C.B. (Ed.), 1971. Biological Control. Plenum. New-York. 511 pp.
- Humble, L.M. 1991. Occurrence of *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) in central British Columbia. Pan-Pacific Entomol. 67: 224-226.
- Iablokoff-Khnzorian, S.M. 1982. Les coccinelles; Coléoptères - Coccinellidae. Société nouvelle des éditions Boubée. Paris. 568pp.
- Iperti, G. 1965. Contribution à l'étude de la spécificité chez les principales Coccinelles aphidiphages des Alpes-Maritimes. Entomophaga 10: 159-178.
- Iperti, G. 1991. Abiotic and biotic factors influencing distribution of the aphidophagous Coccinellidae. pp. 163-166 dans Polgàr, L., R.J. Chambers, A.F.G. Dixon & I. Hodek (Eds). 1991. Behaviour and impact of Aphidophaga. SPB Academic Publishing bv. The Hague (The Netherlands). 350PP
- Iperti, G. & S. Kreiter. 1986. Two aphidophagous coccinellids: How to use their complementary biological potentialities for better biological control. pp. 475-478 dans Hodek, I. (Ed). 1986. Ecology of aphidophaga 2. Publishing House. Prague. 562 pp.
- Johki, Y., S. Obata & M. Matsui. 1988. Distribution and behaviour of five species of aphidophagous ladybirds (Coleoptera) around aphid colonies. pp. 35-38 in, 1988. Niemczyk, E. & A.F.G. Dixon (Eds). 1988. Ecology and effectiveness of Aphidophaga. SPB Academic Publishing. The Hague. 341pp.
- Jourdheuil, P. 1979. Insectes contre insectes. La Recherche. 96: 4-12.
- Takehashi, N., Y. Suzuki & Y. Iwasa. 1984. Niche Overlap and Parasitoids in Host-Parasitoid Systems: its Consequence to single versus multiple Introduction Controversy in biological Control. J. Appl. Ecol. 21: 115-131.
- Keller, M.A. 1984. Reassessing evidence for competitive exclusion of introduced natural enemies. Environ. Entomol. 13: 192-195.
- Komazaki, S. 1983. Overwintering of the spirea aphid, *Aphis citricola* van der Goot (Homoptera: Aphididae) on Citrus and spirea plants. Appl. Entomol. Zool. 18: 301-307.
- Kring, T.J., F.E. Gilstrap & G.J. Michels JR. 1985. Role of indigenous Coccinellids in regulating greenbugs (Homoptera: Aphididae) on Texas grain sorghum. J. Econ. Entomol. 78: 269-273.
- Kropczynska, D. et A. Tomczyk. 1984. Some feeding effects of *Tetranychus urticae* Koch on the productivity of selected plants. pp. 747-755 dans Griffiths, D.A. and C.E. Bowman (Eds), 1984, Acarology VI, vol. 2, Chichester: E. Horwood.

- Larochelle, A. 1979. Les coléoptères Coccinellidae du Québec. *Cordulia*, supplément 10: 1-111.
- LeRoux, E.J. 1960. Effects of "modified" and "commercial" spray programs on the fauna of apple orchards in Québec. *Ann. Soc. Entomol. Québec*. 6: 87-121.
- Li, S.Y. & R. Harmsen. 1992. Effects of low applications rates of the pyrethroid PP321 on the apple orchard mite complex (Acari) in Ontario. *Can. Entomol.* 124: 381-390.
- Lövei, G. 1981. Coccinellid community in an apple orchard bordering a deciduous forest. *Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung.* 16: 143-150.
- Lövei, G, M. Sároszpataki & Z.A. Radwan. 1991. Structure of ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) assemblages in apple: changes through development stages. *Environ. Entomol.* 20: 1301-1308.
- Luck, R.F., B.M. Shepard & P.E. Kenmore. 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.* 33: 367-391.
- Mackauer, M. 1990. Host Discrimination and Larval Competition in solitary Endoparasitoids. pp. 41-63 dans Mackauer, M., L.E. Ehler & J. Rolland (Eds.), 1990. *Critical Issues in Biological Control*. Intercept. New-York. 330 pp.
- Madsen, H.F., H.F. Peters & J.M. Vakenti. 1975. Pest management: experience in six British Columbia apple orchards. *Can. Entomol.* 107: 873-877.
- Mareida, K.M., S.H. Gage, D.A. Landis & J.M. Scriber. 1992. Habitat use patterns by the seven-spotted lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a diverse agricultural landscape. *Biological Control* 2: 159-165.
- Matsuka, M. & K. Nijjima. 1985. *Harmonia axyridis* pp. 265-268 dans Singh, P. & R.F. Moore (Eds), 1985, *Handbook of insect rearing*. vol. 1. Elsevier, Amsterdam.
- May, R.M. 1977. Predators that switch. *Nature* 269: 103-104.
- May, R.M. & M.P. Hassell. 1981. The dynamics of multiparasitoid-host interactions. *Am. Nat.* 117: 234-261.
- McLure, M.S. 1986a. Importing ladybird beetles to control red pine scale. *Frontiers of plant science - Connecticut Agricultural experimental station.* 39: 5-7.
- McLure, M.S. 1986b. Role of predators in regulation of endemic populations of *Matsucoccus-Matsumurae* (Homoptera: Margarodidae) in Japan. *Environ. Entomol.* 15: 976-983.
- McLure, M.S. 1987. Potential of the Asian predator, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), to control *Matsucoccus-Matsumurae* (Homoptera: Margarodidae) in the United States. *Environ. Entomol.* 16: 224-230.
- McMurtry, J.A., C.B. Huffaker & M. van de Vrie. 1970. I. Tetranychid Enemies: Their biological characters and the impact of spray practices. *Hilgardia* 40: 330-385.
- Meszaros, Z., L. Adam, K. Balazs, I. M. Benedek, Cs. Csikai, A. D. Draskovits, F. Kozar, G. Lövei, S. Mahunka, A. Meszleny, F. Mihalyi, K. Mihalyi, L. Nagy, B. Olah, J. Papp, L. Polgár, Z. Radwan, V. Racz, L. Ronkay, P. Solymosi, A. Soos, S. Szabo, Cs. Szaboky, L. Sllay-Marzso, I. Szarukan, G.

- Szelenyi, F. Szentkiralyi, Gy. Sziraki, L. Szoke & J. Torok. 1984. Results of faunistical and floristical studies in Hungarian apple orchards (Apple ecosystem research No.26). Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung. 19: 91-176.
- Michelbacher, A.E., C. Swanson & W.W. Middlekauf. 1946. Increase in the population of *Lecanium pruinosum* on English walnuts following applications of DDT sprays. J. Econ. Entomol. 39: 812-813.
- Miller, J.C. 1977. Ecological Relationships among Parasites of *Spodoptera praefica*. Environ. Entomol. 6: 581-585.
- Murdoch, W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. Ecol. Monogr. 39: 335-354.
- Murdoch, W.W. 1990. The Relevance of Pest-Enemy Models to Biological Control. pp. 1-25 dans Mackauer, M., L.E. Ehler & J. Rolland (Eds.), 1990. Critical Issues in Biological Control. Intercept. New-York. 330 pp.
- Murdoch, W.W. & J.R. Marks. 1973. Predation by Coccinellid beetles: experiments on switching. Ecology 54: 160-167.
- Myers, J.H., C. Higgins, & E. Kovacs. 1989. How many Insect Species are necessary for the Biological Control of Insects?. Environ. Entomol. 18: 541-547.
- Niemczyk, E. & M. Pruska. 1986. The occurrence of predators in different types of colonies of apple aphids. pp. 303-310 dans Hodek, I. (Ed). 1986. Ecology of aphidophaga 2. Publishing House. Prague. 562 pp.
- Nijiima, K., M. Matsuka & I. Okada. 1986. Artificial diets for an aphidophagous coccinellid, *Harmonia axyridis*, and its nutrition (Minireview). pp. 37-50 dans Hodek, I. (Ed). 1986. Ecology of Aphidophaga. Academia, Prague & Dr. W. Junk. Dordrecht. 562pp.
- Oaten, A. & W.W. Murdoch. 1975. Switching, functional responses, and stability in predator-prey systems. Am. Nat. 109: 299-318.
- Oatman, E.R., E.F. Legner & R.F. Brooks. 1964. An ecological study of arthropod population in northeastern Wisconsin: insect species present. J. Econ. Entomol. 57: 978-983.
- Obata, S. 1986a. Determination of hibernation site in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). Kontyû (Tokyo) 54: 218-223.
- Obata, S. 1986b. Mechanisms of prey finding in the aphidophagous ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Entomophaga 31: 303-311.
- Obata, S. & Johki Y. 1990. Distribution and behaviour of adult ladybird, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae), around aphid colonies. Jpn. J. Entomol. 58: 839-845.
- Obrycki, J.J. & C.J. Orr. 1990. Suitability of three prey species for nearctic populations of *Coccinella septempunctata*, *Hippodamia variegata*, and *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). J. Econ. Entomol. 83: 1292-1297.

- Olszack, R.W. 1986. The effectiveness of three species of coccinellid adults in controlling small colonies of the green apple aphid (*Aphis pomi*). pp. 381-384 dans Hodek, I. (Ed). 1986. Ecology of aphidophaga 2. Publishing House. Prague. 562 pp.
- Olszack, R.W. 1988. Voracity and development of three species of Coccinellidae preying upon different species of aphids. pp. 47-53 dans Niemczyk, E. & A.F.G. Dixon. 1988. Ecology and Effectiveness of Aphidophaga. SPB Academic Publishing, The Hague, 341 pp.
- Ongagna, P., L. Giuge, G. Iperti & A. Ferran. 1993. Cycle de développement d'*Harmonia axyridis* (Col. Coccinellidae) dans son aire d'introduction: le sud-est de la France. Entomophaga 38: 125-128.
- Osawa, N. 1991. Consequences of sibling cannibalism for the fitness of mother and offspring of the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. pp. 221-225 dans Polgár, L., R.J. Chambers, A.F.G. Dixon & I. Hodek (Eds). 1991. Behaviour and impact of Aphidophaga. SPB Academic Publishing bv. The Hague. 350PP
- Paradis, R.O. 1955. Cycle évolutif du tétranyque à deux points *Tetranychus bimaculatus* Harvey (Acar: Tetranychidae), dans le sud-ouest du Québec. Le Naturaliste Canadien 26: 5-29.
- Paradis, R.O. 1979. Comment réduire l'emploi des pesticides en vergers de pommiers. Phytoprotection 60: 69-78.
- Paradis, R.O. 1983. Lutte rationnelle contre les ravageurs des pommiers au Québec. Station de recherche, Agriculture-Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec). Bulletin technique n°16. 50pp.
- Parent, B. 1967. Population studies of phytophagous mites and predators on apple in southwestern Quebec. Can. Entomol. 99: 771-778.
- Pennachio F. & E. Tremblay. 1988. Seasonal phenologies and effectiveness of natural enemies in regulating pest aphid populations in alfalfa fields of Southern Italy. Boll. Lab. Entomol. Agrar Filippo Silvestri 44: 63-76.
- Petitt, F.L. & D.J. Karan. 1991. Influences of pesticide treatments on consumption of *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae) eggs by *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae). Entomophaga 36: 539-545.
- Pfeiffer, D.G., M.W. Brown & M.W. Varn. 1988. Incidence of spirea aphid (Homoptera: Aphididae) in apple orchards in Virginia, West Virginia, and Maryland. J. Entomol. Sci. 24: 145-149.
- Poirié, M. & N. Pasteur. 1991. La résistance des insectes aux insecticides. La Recherche. 22: 874-882.
- Putman, W.M.L. 1955. Bionomics of *Stethorus punctillum* Weise (Coleoptera: Coccinellidae) in Ontario. Can. Entomol. 87: 9-33.
- Putman, W.M.L. 1957. Laboratory studies on the food of some Coccinellids (Coleoptera) found in Ontario Peach Orchards. Can. Entomol. 89: 572-579.
- Radwan, Z. & G.L. Lövei. 1982. Distribution and bionomics of ladybird beetles (Col.: Coccinellidae) living in a apple orchard near Budapest, Hungary. Z. ang. Entomol. 94: 169-175.

- Rambier, A. 1974. Les Acariens, p101-109 dans, Les organismes auxiliaires en verger de pommiers. 1974. Groupe de travail pour la lutte intégrée en arboriculture. OILB/SROP (Eds). Wageningen. 242pp.
- Remaudière, G. & F. Leclant. 1971. Le complexe des ennemis naturels des aphides du pêcher dans la moyenne vallée du Rhône. *Entomophaga* 16: 255-267.
- Roger, C., D. Coderre & C. Vincent. 1991. Apparent mortality of *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coccinellidae), following pesticide treatments: possibility of overlooking predator populations. pp 329-336, dans Polgár, L., R.J. Chambers, A.F.G. Dixon & I. Hodek (Eds). 1991. Behavior and impact of Aphidophaga. SPB Academic Publishing. The Hague (The Netherlands).
- Roy, M. & C. Cloutier. 1987. Le puceron de la spirée, *Aphis citricola* Van der Goot, un nouveau ravageur dans les vergers du Québec. *Agriculture (Montréal)* 44: 45.
- Roy, M. & C. Vincent. 1988a. Situation de la lutte intégrée dans les vergers de pommiers du Québec en 1986, pp. 49-62 dans Vincent, C., N.J. Bostanian & G. Neish (Eds). 1988. Atelier sur la lutte intégrée en vergers de pommiers au Canada. Direction générale de la recherche, Agriculture Canada.
- Roy, M. & C. Vincent. 1988b. Les principaux acariens phytophages en pomiculture au Québec, pp. 37-40 dans Vincent, C. & B. Rancourt (Eds), 1992, Points de vue sur la protection des vergers au Québec, Station de recherche, Agriculture Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec). Bulletin technique n°26, . 171pp.
- Roy, M. & C. Vincent. 1990. La phytoprotection des vergers au Québec, treize ans d'expériences positives, pp152-156 dans Vincent, C. & B. Rancourt (Eds), 1992, Points de vue sur la protection des vergers au Québec, Station de recherche, Agriculture Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec). Bulletin technique n°26, . 171pp.
- Sabelis, M.W. 1981. Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators. Part I: Modelling the predator-prey interaction at the individual level. *Agr. Res. Rep.*, 910. Wageningen: Centre for Agr. Publ. and Doc. 242 pp.
- Sabelis, M.W. 1985. Sampling techniques. pp. 337-350 in Helle, W. & M.W. Sabelis (Eds), 1985. *World Crop Pests, Spider mites: their biology, natural enemies and control.* vol. 1A. Elsevier Science Publishers, New-York. 364 pp.
- Sakurai, H., S. Takeda & T. Kawai. 1988. Diapause regulation in the lady beetle *Harmonia axyridis*, pp. 67-70 dans Niemczyk, E. & A.F.G. Dixon (Eds). 1988. Ecology and effectiveness of Aphidophaga. SPB Academic Publishing. The Hague. 341pp.
- Sasaji, H. 1971. Fauna Japonica, Coccinellidae (Insecta: Coleoptera). Academic Press of Japan. Tokyo.
- Savoie, L., de Oliveira, D. & Roy, M. 1992. Enquête sur les pratiques phytosanitaires des pomiculteurs québécois en 1990. Rapport présenté à la direction de la recherche et du développement du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. 44pp.
- Schaefer, P.W., R.J. Dysart & H.B. Specht. 1987. North American distribution of *Coccinella septumpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its mass appearance in coastal Delaware. *Environ. Entomol.* 16: 368-373.

- Schanderl, H. 1987. Détermination des conditions optimales d'élevage de la coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas (Col.: Coccinellidae) et possibilité d'une production continue à l'aide d'une proie de substitution, les oeufs d'*Ephestia kuehniella* (Lep: Pyralidae). Thèse doctorale de l'Université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille. 139pp.
- Schanderl, H., A. Ferran & M.M. Larroque. 1985. Les besoins trophiques et thermiques des larves de la coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas. *Agronomie* 5: 417-422.
- Schanderl, H., A. Ferran & V. Garcia. 1988. L'élevage de deux coccinelles *Harmonia axyridis* et *Semiadalia undecimnotata* à l'aide d'oeufs d'*Anagasta kuehniella* tués aux rayons ultraviolets. *Entomol. exp. appl.* 49: 235-244.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaetan Morin Editeur, Chicoutimi (Québec). 850 pp.
- Shands, W.A., M.K. Shands & G.W. Simpson. 1966. Techniques for Mass-Producing *Coccinella septempunctata*. *J. Econ. Entomol.* 59: 1022-1023.
- Simpson, R.G. & C.C. Burkhardt. 1960. Biology and evaluation of certain predators of *Theriophis maculata* (Buckton). *J. Econ. Entomol.* 53: 89-94.
- Spiller, D.A. 1984a. Competition between two Spider Species: experimental field Study. *Ecology* 65: 909-919.
- Spiller, D.A. 1984b. Seasonal reversal of competitive advantage between two Spider Species. *Oecologia* (Berlin) 64: 322-331.
- Spiller, D.A. 1986. Interspecific Competition between Spiders and its Relevance to Biological Control by general Predators. *Environ. Entomol.* 15: 177-181.
- Stadler, B. 1991. Predation success of *Coccinella septempunctata* when attacking different *Uroleucon* species. pp. 265-271 dans Polgàr, L., R.J. Chambers, A.F.G. Dixon & I. Hodek (Eds). 1991. Behaviour and impact of Aphidophaga. SPB Academic Publishing bv. The Hague. 350PP
- Tamaki, G. 1981. Biological Control of Potato Pests. pp. 178-192 dans Lashomb, J.H. & R. Casagrande (Eds.), 1981. Advances in Potato Pest Management. Hutchinson Ross Publishing Company. 288 pp.
- Tamaki, G. & D. Olsen. 1977. Feeding Potential of Predators of *Myzus persicae*. *J. Entomol. Soc. Brit. Columbia.* 74: 23-26.
- Tamaki, G. & R.E. Weeks. 1973. The Impact of Predators on Populations of Green Peach Aphids on Field-grown Sugarbeets. *Environ. Entomol.* 2: 345-349.
- Tanigoshi, L.K., S.C. Hoyt & B.A. Croft. 1983. Basic biology and management components for mite pests and their natural enemies. pp 153-197 dans Croft, B.A. & S.C. Hoyt (Eds), 1983. Integrated management of insect pests of pome and stone fruits. John Wiley and Sons, New-York. 454 pp.
- Tourneur, J.C., D. Bouchard & J.G. Pilon. 1992. Le complexe des ennemis naturels des pucerons en pommeraie au Québec dans Vincent, C. & D. Coderre (Eds), 1992. La lutte biologique. Gaëtan Morin éditeur. Boucherville (Québec). 671 pp.
- Turnbull, A.L. & D.A. Chant. 1961. The Practice and Theory of Biological Control of Insects in Canada. *Can. J. Zool.* 39: 697-753.

- Van de Vrie, M., J.A. McMurtry & C.B. Huffaker. 1972. Ecology of tetranychids mites and their natural enemies: a review. III. Biology, ecology, and pest status, and host-plant relations of tetranychids. *Hilgardia* 41: 343-432.
- Vereijken, P. & P. Viaux. 1990. Vers une agriculture intégrée. *Supplément La Recherche*. 227: 22-25.
- Vincent, C. & M. Mailloux. 1985. Impact de la lutte contre les principaux insectes ravageurs du pommier au Québec. *Compte-rendus, Journée d'information en pomiculture*, vol. 1: 8pp.
- Vincent, C. & N.J. Bostanian. 1988. La protection des vergers de pommiers au Québec: état de la question. *Naturaliste canadien*. (Rev. Ecol. Syst.). 115: 261-276.
- Watt, K.E.F. 1965. Community Stability and the Strategy of Biological Control. *Can. Entomol.* 97: 887-895.
- Whalon, M.E. & B.A. Croft. 1984. Apple IPM implementation in North America. *Annu. Rev. Entomol.* 29: 435-470.
- White, R.E. 1983. A field guide to the beetles of North America. The Peterson field guide series. Houghton Mifflin Company, Boston. 368 pp.
- Wilson, L.T., P.J. Trichilo & D. Gonzalez. 1991. Natural enemies of spider mites (Acari: Tetranychidae) on cotton: Density regulation or casual association? *Environ. Entomol.* 20: 849-856.
- Yoon Choi, S. 1983. Preliminary studies on the aphidivorous activity of Coccinellid beetles (*Harmonia axyridis* Pallas) and their artificial rearing. *Seoul Nat'l Univ., Coll. of Agric. Bull.* 8: 55-64. (en Coréen, résumé en anglais).
- Zehavi, A. & D. Rosen. 1987. Population trends of the spirea aphid, *Aphis citricola* van der Goot, in citrus grove in Israel. *J. Appl. Entomol.* 104: 271-277.