

INFORMATION TO USERS

This manuscript has been reproduced from the microfilm master. UMI films the text directly from the original or copy submitted. Thus, some thesis and dissertation copies are in typewriter face, while others may be from any type of computer printer.

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted. Broken or indistinct print, colored or poor quality illustrations and photographs, print bleedthrough, substandard margins, and improper alignment can adversely affect reproduction.

In the unlikely event that the author did not send UMI a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if unauthorized copyright material had to be removed, a note will indicate the deletion.

Oversize materials (e.g., maps, drawings, charts) are reproduced by sectioning the original, beginning at the upper left-hand corner and continuing from left to right in equal sections with small overlaps. Each original is also photographed in one exposure and is included in reduced form at the back of the book.

Photographs included in the original manuscript have been reproduced xerographically in this copy. Higher quality 6" x 9" black and white photographic prints are available for any photographs or illustrations appearing in this copy for an additional charge. Contact UMI directly to order.

UMI

A Bell & Howell Information Company
300 North Zeeb Road, Ann Arbor MI 48106-1346 USA
313/761-4700 800/521-0600

ÉRIC LUCAS

**PRÉDATION INTRAGUILDE ET STRATÉGIES DÉFENSIVES CHEZ TROIS
PRÉDATEURS APHIDIPHAGES.**

Thèse présentée
à la Faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)

Département de phytologie
**FACULTÉ DES SCIENCES DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC**

MAI 1998



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

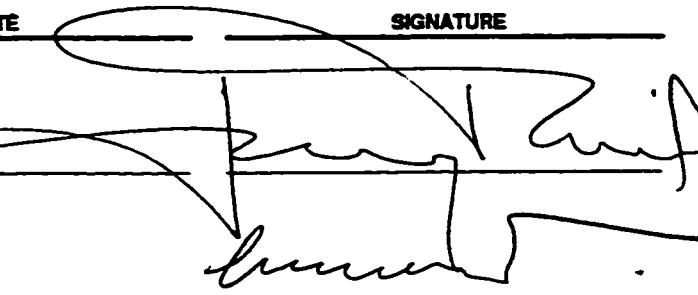
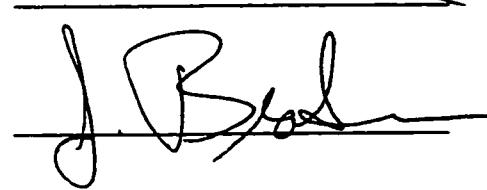
L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-36298-1

Canadä

Ce 24e jour du mois de juillet 19 98, les personnes soussignées, en leur qualité de membres du jury de la thèse de Eric Lucas, ont assisté à la soutenance de cette thèse.

NOMS	UNIVERSITÉ	SIGNATURE
Jérémy McNeil	Laval	
Conrad Cloutier	Laval	
Daniel Coderre	UQUAM	
Jacques Brodeur	Laval	
Luc-Alain Giraldeau	Concordia	
		absent



SIGNATURE DU PRÉSIDENT DE LA SOUTENANCE

Québec, le 1er août 1998

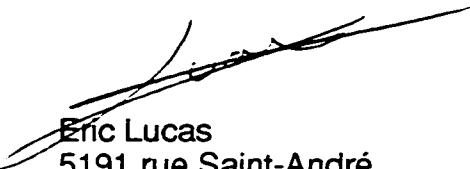
À qui de droit,

Madame, Monsieur, par la présente nous autorisons la bibliothèque nationale du Canada à microfilmier la thèse de doctorat en Biologie végétale intitulée:

"Prédation intragUILde et stratégies défensives chez trois prédateurs aphidiphages"

Les auteurs et co-auteurs des différents articles sont:

Éric Lucas, Jacques Brodeur & Daniel Coderre


Eric Lucas
5191 rue Saint-André
Montréal (Québec)
H2J 3A6
Tél: 514-271-5177


Jacques Brodeur
Dépt. de Phytologie
Université Laval
Québec (Québec)
G1K 7P4
418-656-2518


Daniel Coderre
Dépt. sciences biologiques
U. Q. A. M., CP 8888
Montréal (Québec)
H3C 3P8
514-987-3000 ex: 3367

RÉSUMÉ (court)

La prédation intragUILDE (IGP) et les stratégies défensives associées ont été étudiées chez *Coleomegilla maculata* (Coccinellidae), *Chrysoperla rufilabris* (Chrysopidae) et *Aphidoletes aphidimyza* (Cecidomyiidae), prédateurs du puceron de la pomme de terre. En absence de puceron, la majorités des stades étaient impliqués dans les interactions de type IGP. Le niveau d'IGP diminuait généralement en présence de pucerons, mais parfois uniquement à forte densité, ou encore se maintenait.

Les stratégies défensives des jeunes larves de coccinelle face aux chrysopes se résumaient à la fuite tandis que les larves âgées utilisaient également le combat. Les mues de la coccinelle se déroulaient sur le plant, tandis que la nymphose se déroulait hors-plant, ce qui diminuait les risques d'IGP. La cécidomyie protège ses oeufs en pondant dans des sites à forte densité de trichomes. Les larves de la cécidomyie possédant un comportement furtif, bénéficient d'un effet de dilution générée par la colonie.



RÉSUMÉ (long)

La prédation intragUILDE (IGP) et les stratégies défensives associées ont été étudiées en laboratoire chez trois prédateurs du puceron de la pomme de terre, soit la coccinelle maculée *Coleomegilla maculata*, la chrysope *Chrysoperla rufilabris* et la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza*. L'IGP est une interaction importante qui affecte l'abondance, la distribution et l'évolution des espèces.

La première partie du travail consistait à caractériser l'IGP entre les prédateurs. En absence de puceron, la quasi-totalité des stades étaient impliqués dans les interactions de type IGP. La spécificité alimentaire, la taille et la mobilité constituaient les facteurs déterminants dans la symétrie de la relation. En présence de pucerons, le niveau d'IGP soit diminuait (majorité des cas), soit demeurait constant, soit diminuait uniquement à forte densité.

La seconde partie portait sur les stratégies défensives des stades vulnérables à l'IGP. Chez la coccinelle maculée, les jeunes larves étaient plus vulnérables que les larves âgées à la prédation par les chrysopes de 3ème stade. La seule défense active des jeunes stades était la fuite, tandis que les stades âgés utilisaient en plus le combat. La mue chez la coccinelle maculée se déroulait sur le plant dans des sites utilisés par les larves libres, tandis que la nymphose se déroulait hors-plant ce qui réduisait les risques d'IGP.

La cécidomyie sélectionnait des sites de ponte à forte densité de trichomes au voisinage des colonies de pucerons. Ces sites conféraient une protection aux œufs contre la coccinelle et facilitaient l'atteinte de la colonie par les larves néonates. Finalement, les larves de cécidomyie, par leur comportement furtif, bénéficiaient d'un effet de dilution généré par la colonie de pucerons. Leur vulnérabilité face à une chrysope de 2ème stade, diminuait avec la taille de la colonie. Cet effet de dilution disparaissait avec une chrysope de 3ème stade probablement en raison du plus grand effet perturbateur associé. Au vu de nos résultats, l'IGP apparaît comme un des moteurs de la dynamique de la communauté tant par la mortalité qu'elle engendre que par les stratégies défensives qu'elle contribue à générer. Il est clair que l'IGP devrait également affecter les programmes de lutte biologique contre les pucerons.



ABSTRACT

Intraguild predation (IGP) is an important type of interspecific interaction that may affect the abundance, distribution and evolution of animal species. Under laboratory conditions, we studied IGP and defensive strategies of three species of aphid predators: the twelve spotted ladybeetle *Coleomegilla maculata*, the green lacewing *Chrysoperla rufilabris* and the midge *Aphidoletes aphidimyza*.

The first section of the thesis characterizes the levels and symmetry of IGP among the various developmental stages of the predators. In the absence of aphids, almost all stages were involved in IGP. Feeding specificity, size, and mobility were significant factors determining the outcome and symmetry of the interactions. In the presence of aphids, IGP either decreased steadily or exponentially with increased aphid density, remained constant, or decreased only at high aphid density.

The second section of the thesis describes some of the defensive strategies evolved by predators susceptible to IGP. Vulnerability of coccinellid larvae to lacewing is age-specific and determined by larval defensive behaviors. Young coccinellids only exhibit escape reactions while older larvae also actively defend themselves. Coccinellids moult close to the aphid colony but leave the host plant to pupate, a strategy that balances vulnerability to IGP predators and foraging profitability of larvae. Predatory midges select oviposition sites with high trichome density in the vicinity of aphid colony, reflecting both the food resource dependence and predation risk constraints of immature midges. Furthermore, foraging midge larvae display furtive behavior and, confined within the aphid colony, benefit from a dilution effect that reduces the incidence of IGP.

This study emphasizes the role of IGP in shaping the dynamic and structure of animal communities, as well as its implication for aphid biological control.



REMERCIEMENTS

Mon doctorat s'est déroulé de l'hiver 1994 à l'hiver 1998. Pendant ces quatre années, j'ai partagé mon temps entre l'université Laval à Québec et l'université du Québec à Montréal. J'ai reçu durant cette période l'assistance technique, l'aide, les conseils et l'encadrement de la part d'un grand nombre de personnes tant à Montréal qu'à Québec. Je tiens donc à les remercier sincèrement, en espérant n'oublier personne.

Dans cette longue aventure, le personnage sans nul doute le plus important aura été mon directeur de recherches Jacques Brodeur. Je tiens à le remercier tout d'abord pour avoir accepté un étudiant nomade toujours sur la route entre Montréal et Québec. Jacques constitue un modèle à différents égards notamment pour sa capacité de travail phénoménale et sa rigueur scientifique à toute épreuve. Néanmoins, ce qui m'est apparu le plus remarquable à travers ces années, c'est d'une part la transparence avec laquelle il administre ses "interactions humaines" (au moins avec moi), et d'autre part sa grande ouverture d'esprit et sa curiosité devant des résultats parfois surprenants ou des protocoles singuliers.

J'avais déjà remercié Daniel Coderre à l'issue de ma maîtrise. Devenu mon codirecteur au doctorat, je le remercie encore, entre autres pour les discussions scientifiques toujours très stimulantes qu'ont générées les résultats des diverses expériences et qui m'ont tant fait défaut durant sa sabatique. Je le remercie également pour l'appui constant qu'il m'a apporté notamment professionnellement et pour l'extraordinaire "chimie" qu'il a su installer au laboratoire. Faire un doctorat dans deux laboratoires, deux universités et deux villes différentes constituait un défi à priori. Au bout du compte, je suis très satisfait de mon choix et suivrais le même chemin si c'était à refaire.

Je remercie toutes les personnes qui ont participé aux divers comités d'encadrement du doctorat en biologie végétale: Le Dr. Conrad Cloutier (évaluation de projet, séminaire de fin d'études, soutenance), le Dr. Jeremy McNeil (examen de synthèse, séminaire de fin d'étude, soutenance), le Dr. Yves Carrière (séminaire de fin d'études), le Dr. Nicole Benhamou (examen de

synthèse), le Dr. Gilles Leroux (évaluation de projet), le Dr. Lyne Rochefort (examen de synthèse) et le Dr. Daniel Dostaler (évaluation de projet, examen de synthèse, séminaire I et séminaire de fin d'étude) et enfin le Dr. Luc-Alain Giraldeau (soutenance).

Je remercie les étudiants des laboratoires de Québec et de Montréal. À Québec, je remercie tout particulièrement Marc Fournier pour son aide précieuse et ses nombreux cours d'évolution ainsi qu'André Bouchard pour sa patience à toute épreuve et pour avoir conservé de précieuses photocopies de mes résultats. Merci aussi à Hassan Askary, Isabelle Pouliot, Isabelle Couture, Louise Sénéchal, Guy Breton, Marie-Claude Pépin et Steeve Bourassa pour leur bonne humeur et leur contribution respective.

À Montréal, je remercie tout particulièrement Silvia Todorova avec qui j'ai pu partager les petites misères et les grands bonheurs des étudiants au doctorat, et Claude Labrecque qui m'a épaulé à plusieurs reprises. Merci également à Martin Veilleux, Sophie Demougeot, Bernard Estevez, Sophie Lapalme, Sylvain Lallongé, Stephan Giroux, Sophie Lemire, Sandra Gagnon, Isabelle Gagné, Marjolaine Giroux, Ibrahim Baoa et Régine Agora pour leur présence et le cas échéant leur aide technique.

Je remercie également le Dr. Naomi Capuccino pour m'avoir accueilli pendant deux mois à l'Université du Texas à Austin et Bertrand Fournier du service de consultation en analyse de données de l'UQAM pour ses conseils.

Cette étude aurait été difficilement réalisable sans l'appui financier du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada et du fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche du gouvernement du Québec qui m'ont octroyé une bourse de troisième cycle. Je les remercie au passage et je remercie également la Société Canadienne de Lutte contre les Organismes Nuisibles pour la bourse dont j'ai bénéficié. Enfin, je tiens à remercier le Centre de Recherches en Horticulture pour m'avoir accordé une bourse de déplacement, qui m'a permis de présenter mes résultats de recherches dans des congrès internationaux à Florence et à Gembloux.

En dernier lieu (mais j'aurai pu le placer en premier), je dois remercier tout particulièrement ma conjointe Isabelle pour m'avoir supporté lorsque j'étais à Montréal et pour m'avoir attendu lorsque j'étais à Québec. Je ne pourrai terminer sans remercier mes filles Chloé et Anaïs notamment pour m'avoir dérobé et dissimulé mon carnet de résultats en fin de deuxième année.

A V A N T - P R O P O S

Les six chapitres de la thèse ont été ou sont en passe d'être soumis à différentes revues scientifiques avec les titres et co-auteurs suivants:

**CHAPITRE I INTRAGUILD PREDATION AMONG APHID PREDATORS:
CHARACTERIZATION AND INFLUENCE OF EXTRAGUILD PREY DENSITY.**

Éric Lucas, Daniel Coderre & Jacques Brodeur
Ecology 79: 1084-1092. 1998.

**CHAPITRE II INSTAR-SPECIFIC DEFENSE OF *COLEOMEGLLA MACULATA LENGI*
(COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): INFLUENCE ON ATTACK SUCCESS OF THE
INTRAGUILD PREDATOR *CHRYSOPERLA RUFILEABRIS* (NEUROPTERA:
CHRYSOPIDAE).**

Éric Lucas, Daniel Coderre & Jacques Brodeur
Entomophaga 42: 3-12. 1997.

CHAPITRE III SELECTION OF MOULTING AND PUPATION SITES BY *COLEOMEGLLA MACULATA LENGI* TIMB. (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): AVOIDANCE OF INTRAGUILD PREDATION ?

Éric Lucas, Daniel Coderre & Jacques Brodeur
Oikos. Soumission. 1998.

**CHAPITRE IV HOW DO LADYBIRDS (*COLEOMEGLLA MACULATA LENGI*,
COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) FEED ON GREEN LACEWING EGGS (*CHRYSOPERLA RUFILEABRIS*, NEUROPTERA: CHRYSOPIDAE)?**

Éric Lucas
The Canadian Entomologist. Sous presse. 1998.

CHAPITRE V FACTORS AFFECTING OVIPOSITION SITE SELECTION BY THE PREDATORY MIDGE *APHIDOLETES APHIDIIMYZA RONDANI* (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE).

Éric Lucas & Jacques Brodeur
Environmental Entomology. Soumission. 1998.

CHAPITRE VI A FOX IN SHEEP'S CLOTHING: PREDATORS BENEFIT FROM THE COMMUNAL DEFENSE OF THEIR PREY.

Éric Lucas & Jacques Brodeur
Science. Soumission. 1998.

Les références citées dans l'introduction ainsi que celles citées dans la conclusion générale sont présentées dans la bibliographie à la fin de la thèse; les références incluses dans les chapitres I à VI sont décrites à la fin du chapitre correspondant. Enfin, chaque section de la thèse est précédée d'une citation datant du siècle dernier et portant sur l'observation des guildes aphidiphages. Ces citations sont l'oeuvre de Maurice Girard, Émile Blanchard et Jean-Henry Fabre et témoignent d'un temps où les scientifiques étaient également des écrivains.

TABLE DES MATIÈRES

	pages
RÉSUMÉ (court).....	ii
RÉSUMÉ (long).....	iii
ABSTRACT.....	iv
REMERCIEMENTS.....	v
AVANT-PROPOS.....	viii
TABLE DES MATIÈRES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
LISTE DES FIGURES.....	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	2
Prédation intragUILde (IGP)	4
Stratégies défensives.....	14
Système biologique	20
1- La pomme de terre	20
2- Le puceron de la pomme de terre (proie extragUILde)	21
3- La chrysope <i>Chrysoperla rufilabris</i> (prédateur)	24
4- La coccinelle maculée (prédateur)	28
5- La cécidomyie <i>Aphidoletes aphidimyza</i> (prédateur)	33
Objectifs du travail	37
CHAPITRE I INTRAGUILD PREDATION AMONG APHID PREDATORS:	
CHARACTERIZATION AND INFLUENCE OF EXTRAGUILD PREY DENSITY.	
Résumé	44
Abstract	46
Introduction	47
Materials & Methods	49
Results	53
Discussion	60
Acknowledgments	63
References	65
CHAPITRE II INSTAR-SPECIFIC DEFENSE OF COLEOMEGLLA MACULATA LENGI	
(COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): INFLUENCE ON ATTACK SUCCESS OF THE	
INTRAGUILD PREDATOR CHRYSOPELA RUFILEBRIS (NEUROPTERA:	
CHRYSOPIDAE).	
Résumé	72
Abstract	73
Introduction	74
Materials & Methods	75
Results	77
Discussion	82
Acknowledgments	85
References	86

CHAPITRE III SELECTION OF MOULTING AND PUPATION SITES BY *COLEOMEGLLA MACULATA LENGI* TIMB. (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): AVOIDANCE OF INTRAGUILD PREDATION ?

Résumé	92
Abstract	93
Introduction	94
Materials & Methods	95
Results	98
Discussion	105
Acknowledgments	108
References	109

CHAPITRE IV HOW DO LADYBIRDS (*COLEOMEGLLA MACULATA LENGI*, COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) FEED ON GREEN LACEWING EGGS (*CHRYSOPERLA RUFILABRIS*, NEUROPTERA: CHRYSOPIDAE)?

Résumé	115
Abstract	115
Introduction	116
Materials & Methods	117
Results & Discussion	117
Acknowledgments	118
References	119

CHAPITRE V FACTORS AFFECTING OVIPOSITION SITE SELECTION BY THE PREDATORY MIDGE *APHIDOLETES APHIDIIMYZA RONDANI* (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE).

Résumé	123
Abstract	124
Introduction	125
Materials & Methods	126
Results	129
Discussion	135
Acknowledgments	139
References	140

CHAPITRE VI A FOX IN SHEEP'S CLOTHING: PREDATORS BENEFIT FROM THE COMMUNAL DEFENSE OF THEIR PREY.

Résumé	146
Abstract	147
Introduction	148
Results & Discussion	149
Acknowledgments	154
References & Notes	155

CONCLUSION GÉNÉRALE.....	159
BIBLIOGRAPHIE.....	165

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre I	Page
Table 1. Level of IGP and symmetry of IGP among five predator combinations without extraguild (aphid) prey. These combinations were used in the experiment to assess the effect of extraguild prey density on IGP.	52
 Chapitre III	
Table 1. Distribution of <i>Coleomegilla maculata</i> moults and pupae on potato plants.	100

LISTE DES FIGURES

Chapitre I	Page
Figure 1. Intraguild predation (IGP) between various developmental stages of <i>Coleomegilla maculata</i> and <i>Chrysoperla rufilabris</i> in the absence of aphids. The solid and open bars represent the numbers of <i>C. maculata</i> and <i>C. rufilabris</i> killed. The shadowed bar (right) shows the number of interactions where no IGP was recorded. Asterisks indicate significant asymmetry for that combination of predators (X^2 , $df=1$, $P < 0.05$)	54
Figure 2. Intraguild predation (IGP) between <i>Coleomegilla maculata</i> and <i>Aphidoletes aphidimyza</i> in the absence of aphids. The solid and open bars represent the numbers of <i>C. maculata</i> and <i>A. aphidimyza</i> killed. The shadowed bar (right) shows the number of interactions where no IGP was recorded. Asterisks indicate significant asymmetry for that combination of predators (X^2 , $df=1$, $P < 0.05$).	56
Figure 3. Intraguild predation (IGP) between <i>Chrysoperla rufilabris</i> and <i>Aphidoletes aphidimyza</i> in the absence of aphids. The solid and open bars represent the numbers of <i>C. rufilabris</i> and <i>A. aphidimyza</i> killed. The shadowed bar (right) shows the number of interactions where no IGP was recorded. Asterisks indicate significant asymmetry for that combination of predators (X^2 , $df=1$, $P < 0.05$).	57
Figure 4. Effect of aphids on the level of intraguild predation. Bars represent the percentage of replicates where one predator was killed in the absence of aphids (open bars), and with a density of aphids fixed at twice the number consumed by the two predators in a 24 h period (solid bars). Percentages followed by an asterisk are significantly different (X^2 , $df=1$, $P < 0.05$). OL = old larva.	58

Figure 5. Intraguild predation (IGP) as a function of aphid density. Open bars represent the percentage of replicates where one predator was killed. Percentages followed by different letters are significantly different (χ^2 , $df=1$, $P < 0,05$). Numbers of aphids per treatment are indicated below the x axis. $1x =$ twice the daily consumption of both predators.

59

Chapitre II

Figure 1. Vulnerability of *Coleomegilla maculata* larvae in the presence of third instar *Chrysoperla rufilabris*. (A) Mortality (%), (B) Lethal contact (%). Percentages followed by different letters are significantly different (G-Test, $P<0,05$).

78

Figure 2. Percentage of *Coleomegilla maculata* larvae found on the plant, off the plant or dead following an interaction with third instar *Chrysoperla rufilabris*.

79

Figure 3. Mortality (%) of *Coleomegilla maculata* larvae in the presence of third instar *Chrysoperla rufilabris* on the upper and lower surface of a Petri dish. Asterisks indicate significant differences between surfaces (G-Test, $P<0,05$).

80

Figure 4. Percentage of successful defensive behaviours displayed by *Coleomegilla maculata* larvae in the presence of third instar *Chrysoperla rufilabris*.

81

Chapitre III

Figure 1. Distribution of moulting and pupation sites selected by <i>Coleomegilla maculata</i> larvae on a potato plant (on the left). Corresponding mortality of <i>C. maculata</i> pinned larvae in the presence of a <i>Chrysoperla rufilabris</i> 3rd instar larva (on the right). Different letters indicate a significant difference in <i>C. maculata</i> mortality between sites ($P < 0,05$), N.A. = non applicable.	99
Figure 2. Distribution of moulting and pupation sites selected by <i>Coleomegilla maculata</i> larvae in a Petri dish. The asterisk indicates a significant difference between the two selected bars ($P < 0.05$).	102
Figure 3. Mortality of <i>Coleomegilla maculata</i> mobile larvae and moults in the presence of a <i>Chrysoperla rufilabris</i> 3rd instar larva. The asterisk indicates a significant difference between moults and mobile larvae ($P < 0.05$).	103
Figure 4. Percentage of fatal contacts during exuviation and post-exuviation of <i>Coleomegilla maculata</i> in the presence a <i>Chrysoperla rufilabris</i> 3rd instar larva. The asterisk indicates a significant difference between open and solid bars ($P < 0.05$).	104

Chapitre V

Figure 1. Distribution of <i>Aphidoletes aphidimyza</i> eggs (solid bars) and <i>Macrosiphum euphorbiae</i> second instars (open bars) on potato seedlings. Data from lower and upper leaf surfaces were pooled.	130
Figure 2. Density of trichomes on the upper (solid bars) and lower surfaces (open bars) of leaves, apex, and stem of potato seedlings.	131

Figure 3. Number of eggs ($X \pm SE$) laid by *Aphidoletes aphidimyza* females (solid bars) on potato leaves with low ($<25/\text{mm}^2$) or high ($>50/\text{mm}^2$) trichome densities. The open bars represent the numbers of *Macrosiphum euphorbiae* second instars ($X \pm SE$) recovered on leaves at the end of the experiment. The asterisk indicates a significant difference between density treatments (T-Test, $P = 0.045$). 132

Figure 4. Number of eggs ($X \pm SE$) laid by *Aphidoletes aphidimyza* females on potato seedlings with (open bars) or without (solid bars) *Coleomegilla maculata* larvae or adults. No significant differences were found between treatments (T-Test, $P > 0.05$). 133

Figure 5. Percent survival of *Aphidoletes aphidimyza* eggs according to their distribution on potato seedlings when exposed to first instar (A), fourth instar (B) and adult (C) of *Coleomegilla maculata*. Percentages followed by different letters are significantly different (G-Test, $P < 0.05$). U, upper leaf surface, L, lower leaf surface. 134

Figure 6. Percent survival of *Aphidoletes aphidimyza* eggs at low (solid bars) and high (open bars) trichome densities when exposed to various developmental stages of *Coleomegilla maculata*. For each type of predator, percentages followed by an asterisk are significantly different (G-Test, $P < 0.05$). 136

Chapitre VI

Figure 1. Frequency of aphid behaviour associated with perturbation by a furtive predator, *Aphidoletes aphidimyza*, by an active one, *Chrysoperla rufilabris* or without predator. For each behaviour, percentages followed by different letters are significant different (G_2 , $P < 0.05$). 150

Figure 2. Susceptibility of *Aphidoletes aphidimyza* medium larvae against 2nd (open circle) and 3rd instar (solid circle) *Chrysoperla rufilabris* larvae attacks as a function of aphid colony size. A) Mortality of midge larvae, B) Occurrence of 1st attack on the midge, C) Time elapsed before midge death, D) Number of aphid killed before midge death. For each predator instar, values of each parameters followed by different letters are significantly different..... 152

À propos des larves de syrphes ...

"D'un mouvement glutineux de sanguine, un ver bariolé de blanc, de rouge et de noir rampe vers le troupeau. Il se fixe sur la large base de son arrière; il dresse son avant pointu, le projette d'un élan brusque, le brandit, le contorsionne, le rabat sur la couche de poux, au hasard. Que le harpon mandibulaire retombe ici ou ailleurs, le coup fait toujours prise, car la proie est partout. L'ogre aveugle pique à l'aventure, certain de happer dans n'importe quel sens autour de lui."

(Fabre 1897).

INTRODUCTION GÉNÉRALE

À propos de l'introduction: L'introduction générale est organisée en quatre sections. Les deux premières portent sur les aspects théoriques. La première section décrit la prédation intraguild et ses implications et sert de cadre à toute l'étude. La seconde porte sur les mécanismes défensifs des insectes, plus particulièrement ceux utilisés face à des prédateurs intraguildes, et réfère plus particulièrement aux chapitres II à VI. Une troisième section est consacrée au système biologique à l'étude, depuis le support végétal jusqu'aux prédateurs intraguildes. Enfin, la dernière partie de l'introduction énonce les objectifs et hypothèses de travail de chacun des chapitres.

Prédation intragUILDE (IGP)¹

L'étude des interactions entre les organismes vivants a toujours constitué un volet majeur en écologie. Les interactions peuvent générer des effets directs ou indirects, les effets directs résultant d'une interaction physique entre individus de deux espèces (exemples: prédation, défense, interférence, ...), et les effets indirects impliquant la présence d'une troisième espèce intermédiaire entre le générateur et le receveur de l'effet (exemples: compétition par exploitation, compétition apparente, cascade trophique, mutualisme ou commensalisme indirects, ...) (Wootton 1994). Les interactions et leurs effets directs ou indirects, influencent considérablement la structure et la dynamique des communautés ainsi que l'évolution des espèces impliquées tant dans les écosystèmes naturels que modifiés (Wootton 1994, Abrams et al. 1996). L'étude présentée ici porte essentiellement sur les interactions de type prédation intragUILDE (ou IGP pour "intraguild predation") et sur les stratégies défensives associées.

Qu'est-ce que la prédation intragUILDE?

Une guilde représente un ensemble d'organismes qui exploitent une même ressource, laquelle peut s'avérer théoriquement limitée (Polis & McCormick 1987). Le terme guilde s'applique ici au sens large utilisé par Polis et al. (1989) et comprend des organismes qui peuvent être taxonomiquement et écologiquement très différents. Le terme prédation est également utilisé au sens large puisqu'il englobe les prédateurs classiques, les parasitoïdes, les pathogènes ou tout organisme qui en exploite un autre. La prédation intragUILDE représente le cas où un membre de la guilde tue et dévore un autre membre de cette même guilde. L'IGP constitue donc une interaction "hybride" entre la prédation classique (extragUILDE) et la compétition (Polis et al. 1989). Elle se distingue de la compétition par le fait que l'un des deux protagonistes va manger le second, et de la prédation extragUILDE par le fait que l'IGP réduit aussi la compétition (Polis & Holt 1992). Dans une interaction de type IGP, on distingue le prédateur intragUILDE (qui exploite l'autre), la proie intragUILDE (qui partage la même ressource que le précédent) et finalement la proie extragUILDE (ressource commune aux deux précédents).

¹ L'abréviation IGP est employée pour "Intraguild Predation".

L'IGP pourrait avoir une origine évolutive soit dans la compétition, soit dans la prédation (Polis et al. 1989). La consommation complète ou incomplète de la proie intragUILde pourrait constituer un indice à savoir si l'IGP a évolué à partir de prédation ou de compétition par interférence (Polis et al. 1989). L'IGP pourrait également provenir d'une recherche de suppléments nutritionnels qualitatifs (Wissinger et al. 1996). Le prédateur intragUILde ayant, en absence de proie intragUILde, un régime alimentaire non optimal va chercher des éléments manquants chez la proie intragUILde. Cette hypothèse pourrait s'appliquer particulièrement aux espèces qui ne sont pas des carnivores stricts et qui possèdent des régimes alimentaires pauvres.

La suite du propos sera principalement axée sur l'IGP entre prédateurs. On distingue dans notre étude la prédation intragUILde de la prédation extragUILde (entre organismes ne partageant pas la même ressource) et de la prédation intraspécifique (cannibalisme).

Distribution de la prédation intragUILde

L'IGP est un phénomène très répandu dans toutes les communautés et au sein d'un vaste éventail de groupes taxonomiques (Polis et al. 1989, Polis & Holt 1992, Rosenheim et al. 1995). La plupart des prédateurs sélectionnent leur proie en fonction de leur taille et non en fonction de leur niveau trophique, ce qui implique qu'ils peuvent s'attaquer aussi bien à une proie extragUILde, qu'à un prédateur de cette proie (donc intragUILde) de la même taille (Polis & Holt 1992). Les espèces possédant des structures d'âge ou des stades de développement définis sont de bons candidats pour l'IGP, particulièrement lorsque la taille des juvéniles est similaire à celle de la proie, ce qui est fréquemment le cas chez les invertébrés. On note ainsi la présence d'IGP aussi bien chez les mammifères (LaurenSEN 1994), les reptiles (Wright 1981), les amphibiens (Gustafson 1993, Stenhouse et al. 1983), les oiseaux (Wright 1981) et les poissons (Dion & Whoriskey 1993), que chez les invertébrés. Chez les arthropodes prédateurs, l'IGP se retrouve dans la plupart des groupes taxonomiques: Aranea (Hurd & Eisenberg 1990, Moran & Hurd 1994), Scorpionida (Polis & McCormick 1987), Acarina (Yao & Chant 1989), Copepoda (Landry 1978, Yen 1983), Amphipoda (Dick et al. 1990), Brachiopoda (Gilbert 1988), Odonata (Fincke 1992, 1994, Johansson 1993), Mantodea (Hurd & Eisenberg 1990, Moran & Hurd 1994),

Plecoptera (Soluk 1990), Hemiptera (Spence & Carcamo 1991, Cloutier & Johnson 1993), Neuroptera (Sengonca & Frings 1985, Rosenheim et al. 1993), Coleoptera (Park 1954, Sengonca & Frings 1985, Agarwala & Dixon 1992, 1993), Diptera (O'Neill 1992, Caldwell 1993), Hymenoptera (Press et al. 1974). L'IGP se retrouve au sein des communautés naturelles terrestres (Polis & McCormick 1987), d'eau douce (Johansson 1993), marines (Szeinfeld 1991), aquatiques de surface (Spence & Carcamo 1991) et aériennes (O'Neill 1992). L'IGP est également répandue dans les communautés des agroécosystèmes (Rosenheim & Wilhoit 1993, Rosenheim et al. 1993). Si l'IGP implique le plus souvent des espèces carnivores (prédateurs, parasitoïdes), on la retrouve également chez des espèces omnivores (Coll & Izraylevich 1997), principalement détritiphages (Wissinger et al. 1996) ou même principalement phytophages (LeCato 1978, Herrera 1984).

Intensité de la prédation intragUILDE

La prédation intragUILDE peut constituer pour plusieurs espèces un facteur de mortalité de premier ordre. Chez l'anchois du Cap, *Engraulis capensis*, 56% des oeufs étaient dévorés par un prédateur intragUILDE, la sardine d'Afrique du Sud *Sardinops ocellatus* et 88% des sardines capturées avaient des oeufs d'anchois dans l'estomac (Szeinfeld 1991). Autre exemple, chez le guépard, *Acinonyx jubatus*, la prédation intragUILDE par le lion *Panthera leo*, représente 72,2% de la mortalité des juvéniles avant qu'ils n'aient quitté leur tanière (Laurensen 1994).

Différentes formes de prédation intragUILDE

Polis et ses collaborateurs (1989) sont les premiers à avoir clairement énoncé les fondements théoriques de la prédation intragUILDE, bien que des études préalables aient déjà abordé le sujet (Fox 1975). Ils ont proposé de classifier les cas d'IGP principalement selon la symétrie de la relation. Une interaction de type IGP est dite asymétrique lorsque invariablement la première espèce est le prédateur intragUILDE et la seconde espèce la proie intragUILDE. Dans une relation symétrique, la première et la seconde espèce peuvent être selon les circonstances proie ou prédateur.

Selon les conditions écologiques, l'IGP peut prendre différentes formes. On distingue l'IGP de coïncidence, lorsqu'un organisme de grande taille en se nourrissant de sa ressource habituelle dévore par la même occasion des micro-organismes s'attaquant à cette même ressource (Polis et al. 1989). L'IGP peut être

ontogénique lorsque les adultes de la première espèce tuent les juvéniles de la seconde et que les adultes de la seconde tuent les juvéniles de la première. Ce type d'IGP est particulièrement fréquent chez les organismes tels que les arthropodes dont l'écart de taille entre les stades les plus jeunes et les adultes est très grand. L'IGP peut être mutuelle lorsque les individus d'une première espèce s'attaquent aux individus de la seconde espèce indépendamment de leur taille (et vice-versa) (notamment lorsqu'ils sont blessés ou malades). À titre d'exemple, les veuves noires (*Latrodectus*) capturent grâce à une toile de soie plusieurs espèces de scorpions. Ces mêmes espèces de scorpions attaquent les veuves noires au sol (Polis & McCormick 1986). Le cleptoparasitisme secondaire peut également être considéré dans certains cas comme une forme particulière d'IGP. Dans ce cas, les larves du cleptoparasite et de l'hôte exploitent la même ressource, et les premiers stades larvaires du cleptoparasite détruisent les œufs ou les jeunes stades larvaires de l'hôte avant qu'ils n'aient pu utiliser les ressources entreposées par la femelle (Gauld & Bolton 1988). Finalement, l'IGP peut également impliquer des espèces sociales (Mabelis 1984). Ce type d'IGP se retrouve fréquemment chez les fourmis prédatrices (Rosengren 1986) et chez les termites (Levings & Adams 1984).

Facteurs influençant la prédation intragUILDE

Différents facteurs écologiques déterminent l'intensité et la direction de l'IGP. Ces mêmes facteurs ont fréquemment été identifiés comme importants dans la prédation extragUILDE (Werner & Gilliam 1984, Sabelis 1992) ou dans le cannibalisme (Polis 1981, Elgar & Crespi 1992). La taille des protagonistes, tel que mentionné précédemment, constitue un des facteurs les plus importants pour déterminer la direction et l'importance de l'IGP (Polis et al. 1989). L'IGP survient principalement avec des prédateurs qui s'attaquent à des proies de taille inférieure. Tous les facteurs déterminant la taille (et le stade) des individus sont donc très importants: la vitesse de développement d'un organisme, le nombre de générations par année, ainsi que la date de colonisation d'un milieu par une espèce. Plus que la taille réelle de la proie, c'est la taille relative du prédateur et de sa proie qui s'avère primordiale. Ainsi, l'intensité de l'IGP entre les salamandres *Ambystoma opacum* et *A. maculatum*, augmente lorsque le ratio de taille prédateur/proie augmente, et ce jusqu'à un niveau maximum (Stenhouse et al. 1983).

Le stade de développement d'un organisme peut être déterminant dans l'incidence de l'IGP et sa direction. Les stades (ou périodes de développement) immobiles ou à mobilité réduite sont fréquemment attaqués par les prédateurs intraguildes. L'IGP dirigée contre les oeufs, au même titre que le cannibalisme, est très fréquent (Polis 1981, Polis et al. 1989). Les stades de mue et de nymphose, généralement incapables de fuir ou de se défendre activement et sans armure corporelle, constituent également des stades susceptibles à la prédation intraspécifique, intragUILDE ou extragUILDE (Arnold & Wassersug 1978, Wilbur 1980, Polis 1981, Soluk 1990). De plus, chez les stades mobiles, la croissance s'accompagne parfois de changements dans les préférences alimentaires (Hudson 1987), et notamment dans les préférences entre les proies intra- et extraguildes (Cisneros & Rosenheim 1997).

La spécialisation trophique est également un facteur prépondérant dans l'IGP (Polis et al. 1989). Implicitement, un organisme qui a un régime alimentaire très restreint, ne devrait pas y inclure de nouvelles proies (intraguildes), tandis qu'un organisme généraliste, par définition est moins exigeant sur le type de proie qu'il consomme. De plus, un organisme spécialiste a généralement développé des adaptations à sa proie en ce qui a trait à sa stratégie de prédation (recherche de la proie, morphologie des pièces buccales, comportement, toxines spécifiques, ...). Un spécialiste devrait donc être peu adapté à localiser, capturer et dévorer une proie inhabituelle (intragUILDE).

Le degré de satiété influence également l'IGP. Un prédateur affamé élargit son spectre de proies et peut potentiellement y inclure les proies intraguildes, de la même manière qu'un prédateur affamé sera plus enclin au cannibalisme qu'un prédateur à satiété (Fox 1975). De même, un prédateur affamé se déplace plus qu'un prédateur repu pour trouver des proies et a donc une plus grande probabilité de rencontrer une proie intragUILDE (Polis et al. 1989). À titre d'exemple, la punaise prédatrice *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae), prédateur intragUILDE du thrips *Leptothrips mali* (Fitch) (Thysanoptera: Phlaeothripidae)(proie intragUILDE), évite ce dernier lorsque bien nourrie (McCaffrey & Horsburgh 1982).

L'IGP est également influencée par la stratégie de prédation des prédateurs, notamment par le comportement de recherche de la proie. Un prédateur

embusqué qui se déplace peu pour obtenir ses proies sera moins sujet à l'IGP qu'un prédateur actif, plus mobile, qui a donc une plus grande probabilité de rencontrer des prédateurs ou des proies intraguildes. Johansson (1993) a montré que les larves de la demoiselle *Coenagrion hastulatum* (Charp.) (Odonata: Coenagrionidae) qui possèdent une stratégie de recherche de proie de type embusquée, étaient moins sujettes à l'IGP par une larve de libellule, *Aeshna juncea* (L.) (Odonata: Aeshnidae), que les larves de *Leucorrhinia dubia* (V. d. Lind.) (Odonata: Libellulidae) qui possèdent une stratégie de recherche active de proies. De même, la probabilité de rencontre et donc d'IGP, augmente lorsque la stratégie de recherche de proies est similaire chez les deux prédateurs (exemple: même stratégie d'inspection du support végétal).

Les risques d'IGP augmentent avec l'augmentation de la densité de la proie et du prédateur intragUILDE. À titre d'exemple, chez les salamandres *Ambystoma opacum* et *A. maculatum*, le niveau d'IGP augmente lorsque la densité du prédateur intragUILDE (*A. opacum*) ou de la proie intragUILDE (*A. maculatum*) augmente (Stenhouse et al. 1983). Des patrons similaires ont été observés dans des cas de cannibalisme (Fox 1975, Polis 1981).

Les caractéristiques des proies extraguildes affectent également l'IGP. L'intensité de l'IGP augmente lorsque la densité de la proie extragUILDE diminue (Polis et al. 1989). Selon les mêmes auteurs, ceci peut-être dû, soit à un ratio proie intragUILDE/proie extragUILDE plus élevé, soit à une sélection préférentielle de la proie intragUILDE par le prédateur intragUILDE. La diminution de la ressource provoque également une intensification du cannibalisme (Fox 1975, Elgar & Crespi 1992). D'autres caractéristiques de la proie extragUILDE, telles que le mode de distribution ou les stratégies défensives par exemple, devraient également avoir un impact sur l'incidence de l'IGP.

Implications écologiques de l'IGP

La prédation intragUILDE a des implications multiples au sein des communautés (Polis et al. 1989, Polis & Holt 1992). Au niveau individuel, l'IGP procure plusieurs avantages au prédateur intragUILDE. Elle réduit la compétition interspécifique, réduit les risques de prédation ultérieure dans les cas d'IGP symétrique (par exemple lors de période de vulnérabilité accrue) et procure également un apport protéinique au prédateur intragUILDE. Les proies

intraguildes peuvent ainsi constituer jusqu'à 50% de la diète d'un prédateur (Polis et al. 1989). Chez les proies intraguildes, outre la mortalité, l'IGP a contribué au développement d'une panoplie de stratégies défensives (Polis et al. 1989, Polis & Holt 1992, Wissinger & McGrady 1993, Wells & Greenberg 1994).

L'IGP contribue également à une plus grande dispersion des espèces impliquées (Polis et al. 1989, Moran & Hurd 1994). Les proies intraguildes affichent souvent des patrons de distribution spatio-temporel différents de leur prédateur intragUILDE. Le risque encouru par l'IGP restreint ainsi les proies intraguildes à des milieux moins productifs, mais moins risqués, ou encore à des périodes d'activité moins risquées.

L'IGP affecte également les populations du prédateur intragUILDE, de la proie intragUILDE et de la proie extragUILDE. L'IGP constitue dans de nombreux cas un facteur de mortalité très important maintenant la population de proies intraguildes sous la capacité de soutien de l'environnement (k) et capable dans certains cas de provoquer l'extinction de la population (Polis et al. 1989). Plusieurs études montrent que le retrait d'un prédateur intragUILDE provoque une augmentation parfois considérable des populations de proies intraguildes, sans que la compétition exploitative soit le facteur déterminant (Polis & McCormick 1986, 1987, Polis et al. 1989). L'IGP peut augmenter l'abondance de la proie intragUILDE en provoquant une diminution compensatoire de la compétition intraspécifique, ou au contraire augmenter la compétition intraspécifique en ce qui a trait à la recherche de refuge par les proies intraguildes (Polis et al. 1989).

L'IGP a une influence significative sur la structure des communautés (Gustafson 1993). Il est néanmoins très difficile de connaître l'impact réel de l'IGP sur une communauté en raison de la complexité des effets directs et indirects (Polis & Holt 1992). Selon les modèles théoriques, l'IGP peut conduire à trois scénarios principaux: la coexistence, l'extinction ou des états stables alternatifs (Polis & Holt 1992, Holt & Polis 1997). L'IGP permet la coexistence des espèces si la proie intragUILDE est un meilleur compétiteur par exploitation (de la ressource extragUILDE) que le prédateur intragUILDE (Holt & Polis 1997). L'IGP stabilise la population de la proie extragUILDE et empêche son extinction, si le prédateur intragUILDE se rabat sur la proie intragUILDE lorsque la proie extragUILDE se

raréfie (Polis et al. 1989). L'extinction de la proie intragUILDE peut survenir, notamment si la proie extragUILDE est plus productive que la proie intragUILDE et maintient, par le fait même, la densité du prédateur intragUILDE à un niveau très élevé (Polis et al. 1989). L'IGP peut également conduire à des états stables alternatifs ("alternate stable state") (Polis et al. 1989, Polis et Holt 1992, Holt & Polis 1997) dans les systèmes où l'IGP mutuelle est très importante et liée à la structure d'âge des populations. Lorsque les adultes de deux espèces de prédateurs intragUILDES dévorent les jeunes de l'autre espèce, la première espèce à parvenir au stade adulte va contrôler la population de la seconde espèce en tuant ses juvéniles. Si pour une raison ou une autre (exemple: une perturbation), les adultes de la première espèce disparaissent, la seconde peut alors proliférer ce qui modifie complètement la structure de la communauté (Polis et al. 1989).

L'IGP peut également avoir des répercussions sur les phénomènes de cascades trophiques. La théorie des cascades trophiques prédit que dans une communauté où les liens trophiques verticaux sont suffisamment étroits, une augmentation dans l'abondance du prédateur supérieur (3ème niveau) provoque une diminution du prédateur intermédiaire (2ème niveau), et par un effet de cascade une augmentation du consommateur (1er niveau) (Hirston et al. 1960). Lorsque l'IGP est suffisamment forte, que l'on a, non plus une suite de relations linéaires mais plutôt des relations triangulaires, de telles réactions en cascade ne devraient pas se produire (Polis & Holt 1992, mais voir Rosenheim et al. 1993).

Tel que mentionné précédemment, l'IGP constitue une interaction tenant à la fois de la prédation et de la compétition. La prédation et la compétition constituent deux forces évolutives majeures (Edmunds 1974, Price 1975, Connell 1983, Schoener 1983, Sih et al. 1985). De même, l'IGP affecte de façon significative l'évolution de nombreuses espèces (Polis et al. 1989). Chez la proie intragUILDE, l'IGP au même titre que les autres formes de prédation, a notamment généré l'évolution de nombreuses stratégies défensives (voir section suivante).

Importance économique de la prédation intragUILDE

La prédation intragUILDE a des répercussions importantes au niveau appliqués. De nombreuses introductions d'espèces ont échoué en raison d'une méconnaissance des interactions de type IGP entre les espèces (Polis & Holt

1992). L'espèce introduite pour servir de proie aux espèces commerciales (utilisées pour la pêche), peut s'attaquer aux juvéniles de l'espèce commerciale, et provoquer un effet inverse à celui attendu, ou encore l'espèce commerciale introduite peut être victime d'IGP par ses compétiteurs locaux (Polis & Holt 1992). Une tentative d'introduction dans les îles Marcus de homards du genre *Jasus*, à des fins commerciales échoua en raison de prédation intragUILDE très intense de la part de groupes de buccins (Barkai & McQuaid 1988).

De même, l'IGP peut avoir de lourdes conséquences sur les programmes de lutte biologique (Rosenheim et al. 1995, Ehler 1996). L'IGP peut survenir lors de lâchers mono ou multispécifiques, lorsque les différents agents lâchés s'attaquent entre eux, ou lorsque l'agent lâché s'attaque aux ennemis naturels indigènes, ou encore lorsque les ennemis naturels indigènes attaquent l'agent lâché (Polis & Holt 1992, Rosenheim et al. 1993, 1995). Un prédateur peut s'attaquer à un autre prédateur, à un parasitoïde adulte ou à un ravageur parasité ou infecté par un pathogène; un parasitoïde généraliste peut s'attaquer à un prédateur ou à un ravageur infecté, un parasitoïde secondaire facultatif peut s'attaquer aussi bien à un ravageur déjà parasité qu'à un ravageur sain; enfin un pathogène peut infecter un hôte déjà infecté par un autre pathogène, ou encore parasité, ou encore s'attaquer à un parasitoïde adulte ou à un prédateur (Rosenheim 1998). Rosenheim et al. (1995) ont montré que l'IGP est omniprésente dans les guildes d'agents de lutte biologique contre les arthropodes et nématodes nuisibles. Au contraire, l'IGP semble peu fréquente au sein des guildes s'attaquant aux agents phytopathogènes.

Rosenheim et al. (1993) et Rosenheim & Wilhoit (1993) ont mis en évidence l'impact de l'IGP sur un programme de lutte biologique contre le puceron du coton, *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). Des oeufs de la chrysope *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae) ont été introduits à une dose supérieure à la dose prescrite commercialement. L'impact sur le ravageur s'est avéré faible ou nul. Par ailleurs, très peu de larves de chrysopes étaient retrouvées en champs, alors qu'une importante faune de prédateurs généralistes était présente (Hemiptera: Nabidae, Anthocoridae, Reduviidae, Lygaeidae). Une expérience ultérieure a permis de constater, premièrement, le très bon contrôle des pucerons par les chrysopes seules et deuxièmement, la prédation des chrysopes par les autres prédateurs généralistes empêchant du

même coup un contrôle satisfaisant du ravageur. L'IGP était ainsi responsable par un effet de cascade trophique (en réduisant les populations de chrysopes) de la baisse du niveau de contrôle des populations de puceron (Rosenheim et al. 1993).

Les modèles analytiques et empiriques concernant l'effet de prédateurs intraguildes (*sensus lato*) (Rosenheim et al. 1995) ou l'effet des ennemis naturels des agents de lutte (Rosenheim 1998) sur le contrôle biologique débouchent le plus souvent sur des réponses multiples ou contradictoires. Il importe néanmoins, quel que soit le système dans lequel est appliquée la lutte biologique, de ne pas simplement considérer les interactions entre ravageurs et ennemis naturels mais également les interactions entre les agents de lutte et leurs propres ennemis naturels (Rosenheim 1998).

Stratégies défensives

Les prédateurs affectent leurs proies directement en les tuant et indirectement en favorisant le développement de stratégies défensives. La morphologie, la physiologie, la chimie, le cycle vital ou encore le comportement des proies peuvent être modifiés de manière à minimiser les risques de prédation (Sih 1987). Les différentes stratégies de défense développées par les proies ainsi que les différentes stratégies d'attaque développées par les prédateurs reflètent ainsi la course évolutive aux armements ("evolutionary arms race") qu'ils se livrent (Krebs & Davies 1987).

Différents mécanismes de défenses

Le terme défense s'applique ici aux seules stratégies employées pour contrer ou limiter les risques d'attaque par une ou plusieurs autres espèces, et non pas aux stratégies développées pour faire face aux stress abiotiques ou encore aux stratégies défensives lors des combats intraspécifiques pour le choix de partenaires sexuels.

Les défenses ont été classées de différentes façons selon les chercheurs (Edmunds 1974; Endler 1986, 1991; Sih 1987; Vulinec 1990). Edmunds (1974) distingue les stratégies défensives primaires et secondaires. Les défenses primaires (ou indirectes) opèrent indépendamment de la présence de prédateur et visent à réduire les probabilités de rencontre. Les défenses secondaires entrent en fonction lorsque le prédateur rencontre la proie. Établissant un parallèle entre les actions de la proie et les différentes phases de prédation, Endler (1986, 1991) a proposé une classification très élégante des différents types de défense. Nous avons adopté cette classification pour définir les principaux modes de défense des espèces animales:

- 1) La phase de rencontre: Les défenses de la proie réduisent ici les risques de rencontre avec le prédateur, en étant rare ou en évitant les lieux ou les périodes d'activité du prédateur ou encore par des capacités de détection supérieures à celles du prédateur. Jeffries et Lawton (1984) ont avancé l'hypothèse que la recherche d'espace sans ennemi ("Enemy free space") était l'un des facteurs déterminant la structure de la niche écologique d'un grand nombre d'espèces.

La ségrégation spatiale peut se faire au niveau du micro- ou du macro-habitat (Lederhouse 1990). Par exemple, le monarque, *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Danaidae) en migrant vers le nord éviterait ainsi une mortalité élevée due au parasitisme. La rareté d'une proie lui confère également une certaine protection, puisque les prédateurs s'attaquent disproportionnellement plus aux proies les plus communes (sélection apostatique).

2) La phase de détection: À ce stade, les défenses de la proie réduisent ses probabilités d'être détectée par le prédateur, ce par l'immobilité, les colorations cryptiques ou encore la confusion. L'immobilité est souvent associée aux colorations cryptiques qui ont pour fonction de faire passer l'insecte inaperçu. Pour des proies grégaires, un prédateur voit ses chances de réussir une attaque réduites par la confusion qui résulte de la vision d'un grand nombre de proies en mouvement (Edmunds 1974).

3) La phase d'identification comme proie potentielle: Les défenses de la proie consistent ici à éviter d'être identifiée comme une proie potentielle par le prédateur, par la masquarade, l'aposématisme, le mimétisme ou la confusion (comme précédemment). La masquarade consiste à prendre l'aspect d'un objet bien visible mais non identifié comme proie potentielle. Elle est notamment répandue chez les chenilles qui prennent fréquemment l'aspect de fientes d'oiseau (Papilionidae) ou de brindilles (Geometridae) (Lederhouse 1990). Les animaux aposématiques possèdent des toxines, des venins ou un goût désagréable et avertissent leurs prédateurs du risque de les attaquer en arborant des patrons de colorations tranchés à dominante noire et rouge, noire et jaune (Edmunds 1974). L'aposématisme implique donc un apprentissage de la part du prédateur, ou une réponse d'évitement innée (Edmunds 1974). Le mimétisme Müllerien réfère à un groupe d'espèces aposématiques arborant un patron de couleur similaire ce qui augmente l'efficacité du message (Edmunds 1974). Finalement, le mimétisme Batesien caractérise les espèces sans toxines, dard ou autre goût désagréable mais qui copient le patron aposématique d'une espèce sympatrique possédant des défenses chimiques (Edmunds 1974). Les prédateurs évitent de s'attaquer au modèle original aposématique et évitent par la même occasion de s'attaquer au mimique.

4) La phase d'approche: À ce niveau, les stratégies défensives de la proie visent à empêcher le prédateur de l'approcher et de l'atteindre, ce par la fuite, par des comportements imprévisibles ou des comportements d'intimidation. La réponse défensive la plus répandue chez un animal ayant détecté un prédateur est un déplacement rapide dans une autre direction (Edmunds 1974). La fuite peut prendre un grand nombre de formes différentes selon l'organisme (course, bond, chute au sol, nage, vol, etc...), y compris l'utilisation de refuges. Le recours à des comportements imprévisibles confère également une certaine protection (Edmunds 1974). Plusieurs lépidoptères nocturnes ont ainsi recours à des vols anarchiques imprévisibles lorsqu'ils détectent l'écho-sonar des chauves-souris (Fullard 1982, 1987). Les espèces possédant des pics d'émergence, caractérisés par l'apparition soudaine de populations très nombreuses parviennent également à saturer les prédateurs présents par leurs nombre (Karban 1982, Evans 1990).

5) La phase de maîtrise: Les défenses de la proie lui évitent d'être maîtrisée par le prédateur, par sa force, l'autotomie, la présence de dard et/ou de toxines, la présence d'épines ou de carapace, le combat en retour ou encore les défenses de groupe (Endler 1986). Les proies ayant recours à l'autotomie sacrifient une partie de leur corps pour échapper à leur prédateur (Edmunds 1974, Greene 1988). Un grand nombre d'espèces se défendent activement en attaquant leur agresseur (Eisner et al. 1968, Sih 1987). Un grand nombre d'espèces sont protégées par d'impressionnantes carapaces ou par des épines (Edmunds 1974). Enfin, chez les espèces grégaires ou sociales, le fait d'être en groupe confère également une forme de protection par un effet de dilution (Turchin & Kareiva 1989) ou encore par des stratégies de défenses agressives (Hölldobler & Wilson 1990).

6) La phase de consommation: La stratégie défensive de la proie consiste à ici à éviter d'être digérée par des effets émétiques ou par la présence de poisons. Des proies au goût désagréable peuvent être émétiques et induire des vomissements chez le prédateur, ce qui peut en certains cas permettre leur survie (Endler 1986). Le passage sans dommage à travers le système digestif peut également constituer une forme de défense à ce niveau.

Efficacité des systèmes défensifs

La classification d'Endler a l'avantage d'être dynamique et de considérer non pas une défense seule, mais plutôt un enchaînement de défenses. Pour la proie, la défense la plus efficace est celle qui interrompt la séquence de prédation le plus tôt possible notamment en raison des risques encourus et de l'énergie requise (Lederhouse 1990, Endler 1986, 1991). En général, plus la séquence de prédation progresse, plus les mécanismes de défense et de prédation deviennent spécialisés (Endler 1991).

Quel que soit le type d'organisme considéré, il doit faire face au cours de son cycle à plusieurs espèces d'ennemis naturels, le plus souvent avec une écologie et des modes d'attaques différents. Sa survie ne reposera donc pas sur un seul mode de défense, mais plutôt sur un éventail défensif utilisable de concert ou séquentiellement. Ainsi, les défenses employées contre les insectes prédateurs sont souvent inefficaces contre les insectes parasitoïdes (Gross 1993). Les stratégies de défense des cicindelles prédatrices (Coleoptera: Cicindellidae) contre les asiles (Diptera: Asilidae), les lézards et les oiseaux (Pearson 1985, 1988) illustrent bien leur caractère complémentaire. Leur grande taille corporelle et le vol constituent les défenses les plus efficaces des adultes contre les lézards et autres prédateurs terrestres. Leur taille corporelle (considérée petite cette fois) les protège également contre les oiseaux. Leur coloration abdominale orange aposématique et la présence de composés chimiques défensifs les protègent contre les asiles en vol.

L'élaboration et le recours à une stratégie défensive sont toujours accompagnés d'un coût. Les défenses morphologiques requièrent la fabrication de dard, d'épines ou de carapaces qui peuvent notamment réduire la mobilité de l'insecte (Lagergren et al. 1997). Pour les insectes pharmacophages, séquestrant les toxines de la plante, l'alimentation sur des plantes toxiques est le plus souvent accompagnée d'une baisse de fitness (taille inférieure, temps de développement plus long, etc...) si l'on excepte le bénéfice face au risque de prédation (Edmunds 1974, Blum 1981). À l'utilisation de défenses comportementales est également associé un coût (Sih 1987, Krebs & Kacelnik 1991) comprenant à la fois l'énergie requise pour le comportement de défense et le temps investi. L'insecte doit éviter la prédation mais il doit également satisfaire à des besoins biologiques divers (alimentation, excrétion, reproduction, oviposition, respiration en

surface pour certains insectes aquatiques, etc...) (Hansell 1985). L'insecte doit donc régulièrement effectuer des compromis entre, d'une part, se protéger, et d'autre part, répondre à ses besoins (alimentation, reproduction, oviposition, ...).

Défense et ontogénie

Nombre d'espèces, dont les insectes holométaboles, possèdent un cycle vital complexe polymorphe avec alternance de stades mobiles et immobiles ou sessiles. Nombre d'espèces modifient leur mode d'alimentation et leur habitat au cours de leur développement. Enfin la grande majorité des espèces subissent une croissance en taille considérable au cours de leur cycle. De tels changements amènent une grande variation dans la vulnérabilité des différents stades de développement à leurs ennemis naturels. Il apparaît donc primordial de considérer les stratégies défensives de toutes les phases de développement d'un insecte et particulièrement les phases les plus vulnérables.

À ce titre, les phases de développement sessiles ou immobiles sont considérées comme étant particulièrement vulnérables (Wilbur 1980, Soluk 1990). Chez les insectes holométaboles, elles correspondent au stade d'oeuf, aux mues larvaires et au stade nymphal. Ces phases de développement sont protégées par une panoplie de défenses chimiques, morphologiques et comportementales (Hinton 1955, 1981). Néanmoins, l'une des stratégies défensives les plus répandues et efficaces (fuite et combat étant impossibles) consiste à éviter la rencontre avec son ennemi naturel en sélectionnant des sites ou des périodes à moindre risque. Cette stratégie a l'avantage d'intervenir au début de la séquence de prédation et de limiter ainsi les risques encourus et l'investissement énergétique. C'est alors la phase (ou stade) mobile précédent la phase immobile qui sélectionne le site et la période d'immobilité. Par exemple, le doryphore de la pomme de terre *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) ou la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) sélectionnent des sites de nymphose protégés dans le sol (Balachowsky 1963, Harris 1973).

Défense et prédation intragUILDE

La prédation intragUILDE implique que les deux protagonistes partagent la même ressource (ou proie extragUILDE) et donc que les probabilités maximales de rencontre et d'IGP devraient avoir lieu au niveau de la ressource extragUILDE. Les caractéristiques écologiques de la proie extragUILDE (distribution, densité,

défenses,...), tel que mentionné précédemment, vont alors grandement influer sur l'IGP et sur les stratégies défensives de la proie intragUILDE.

Un exemple de défense contre l'IGP associée aux caractéristiques de la ressource extragUILDE a été mis en évidence par Wells et Greenberg (1994) au sein d'une guilde nécrophage. Plusieurs espèces de mouches, calliphores (Diptera: Calliphoridae) et sarcophages (Diptera: Sarcophagidae) exploitent la même ressource (charognes) et sont impliquées dans des interactions de type IGP. Les espèces victimes d'IGP réduisent les risques notamment par une ségrégation spatiale en exploitant des carcasses de petite taille, non exploitées par le prédateur intragUILDE.

La prédation intragUILDE, lorsqu'elle a lieu entre prédateurs (*sensus stricto*), implique en outre que les protagonistes possèdent un arsenal offensif pour capturer et tuer leurs proies extragUILDES. On est donc logiquement en droit de s'attendre à l'utilisation de cet arsenal en tant que défense face à un prédateur intragUILDE, au moins lorsque la victime est un prédateur généraliste. Les scorpions qui sont fréquemment impliqués dans des interactions de type IGP constituent un bon exemple (McCormick & Polis 1990, Polis & McCormick 1986, 1987). Pour se défendre contre leurs prédateurs intragUILDES, les scorpions utilisent fréquemment les mêmes armes que contre leurs proies extragUILDES. Ils se placent en position pour piquer, (metasoma avec dard pointé vers l'avant), et ils frappent l'adversaire lui injectant ainsi leur venin toxique.

Système biologique

Le système tritrophique de l'étude est constitué au niveau inférieur de la pomme de terre commerciale, *Solanum tuberosum* L., au niveau intermédiaire du puceron de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Homoptera: Aphididae) et au niveau supérieur de trois prédateurs aphidiphages: la chrysope *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae), la coccinelle maculée *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) et la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). La présente section ne constitue pas une revue exhaustive de l'écologie des espèces concernées, mais plutôt un résumé. Des informations supplémentaires sont présentées dans les différents chapitres de la thèse.

La pomme de terre a été choisie car elle est aisée à cultiver en serre et constitue en outre un modèle vertical intéressant avec des feuilles possédant une architecture complexe. Au niveau intermédiaire, le puceron de la pomme de terre a été choisi pour 1) les techniques d'élevage qui sont parfaitement maîtrisées dans le laboratoire, 2) la facilité de synchronisation des stades qui permet la production d'un grand nombre d'individus de stade et taille identiques, 3) sa grande taille qui en fait un bon candidat pour des études descriptives. Les trois prédateurs ont été sélectionnés parce que 1) ils exploitent en nature fréquemment la même ressource, 2) leur écologie est relativement bien connue, 3) ils sont élevés commercialement pour la lutte biologique (pour la coccinelle maculée l'élevage commercial semble avoir été abandonné) et 4) les trois espèces diffèrent de par certaines caractéristiques écologiques telles que la stratégie d'attaque, le spectre alimentaire et la mobilité.

1- La pomme de terre

La pomme de terre commerciale *S. tuberosum* L., variété Norland, appartient à la famille des solanacées, qui comprend entre autres la tomate, l'aubergine, le piment et le tabac. Au niveau économique, elle constitue une culture de première importance dans le monde. Elle est cultivée de manière intensive aussi bien en Europe, en Russie, en Chine qu'en Amérique du Nord (Radcliffe 1982).

La culture de la pomme de terre au Québec regroupe plus de 500 producteurs qui se partagent 18 000 ha. La production en 1991-1992 était de 355 000 tonnes, soit 13% de la production canadienne (Aber 1994) et des gains associés se montant à 46 millions de dollars (MAPAQ 1992).

La pomme de terre émerge du sol en mai, a une croissance végétative en juin; la floraison a lieu courant juillet et la sénescence et la récolte en août, septembre ou octobre dépendant des variétés (Aber 1994). Les cultures de pomme de terre sont fréquentées par une grande variété d'organismes. Au Nouveau-Brunswick, Boiteau (1983a, 1983b) a identifié en trois ans 565 espèces d'arthropodes à partir d'un échantillonnage de plus de 470 000 spécimens. Bien que 80% des espèces ne soient que de passage dans les cultures de pomme de terre (Boiteau 1983a), un grand nombre d'arthropodes et de maladies occasionnent des pertes économiques importantes. Chez les insectes, les ravageurs les plus importants sont les pucerons et le doryphore de la pomme de terre (Boiteau 1987).

Parmi les espèces recensées par Boiteau (1983a), 23% étaient des prédateurs dont 52% de prédateurs généralistes. Les groupes les plus importants étaient par ordre, les Carabidae, les Arachnides, les Staphylinidae, les Coccinellidae, les Syrphidae et les Chrysopidae. Les Coccinellidae constituaient les prédateurs les plus abondants au niveau de la canopée (Boiteau 1983b). La coccinelle maculée constituait l'une des coccinelles dominantes dans l'état de New York (Obrycki et al. 1983), ainsi qu'en Pennsylvanie (Mack & Smilowitz 1979), mais était rarement présente au Nouveau-Brunswick (Boiteau comm. pers.).

2- Le puceron de la pomme de terre (proie extragUILDE)

Au Québec, les trois espèces de pucerons dommageables pour la pomme de terre sont le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* Sulzer, le puceron du nerprun *Aphis nasturtii* Kaltenbach et le puceron de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Homoptera: Aphididae) (Aber 1994). Ce dernier est l'espèce la plus commune et la plus abondante. Les adultes de *M. euphorbiae* mesurent de 2 à 3,5 mm et sont de couleur verte ou rose. Le puceron de la pomme de terre possède une origine nord-américaine et une distribution mondiale (Blackman &

Eastop 1984). Le puceron de la pomme de terre constitue la ressource commune aux trois prédateurs intraguildes (et donc la proie extragUILDE).

Le cycle saisonnier du puceron est hétéroécique (changement saisonnier d'hôte), les roses sauvages ou cultivées, *Rosa* spp. (Rosaceae) constituant son hôte primaire et les Solanaceae constituant son hôte secondaire principal (pomme de terre et tomate). Des plantes de la famille des composées (Asteraceae) peuvent également représenter un hôte secondaire (exemple: la laitue). De plus, les pucerons s'attaquent en serres aux cinéraires, chrysanthèmes, hortensias, oeilletts, pétunias, tulipes, primeveres, narcisses, ... et en champs au pois, haricot, luzerne, céleri, tabac, concombre, oignon, houblon, iris, pomme, maïs, patate douce, poivre, aubergine, etc... (Radtke & Rieckmann 1991).

Le puceron possède un cycle holocyclique en Amérique du Nord. Les œufs d'hiver sont déposés sur les rosacées et donnent au printemps une génération aptère (Davidson & Lyon 1987). Les premiers individus ailés, qui apparaissent lors des deuxième et troisième générations sur l'hôte primaire (Radcliffe 1982), migrent vers l'hôte secondaire et colonisent la pomme de terre en juin ou juillet, selon la température (CPVQ 1991, Aber 1994). Mi-septembre (plus tôt au Québec), les femelles ailées (gynopares) désertent les champs de pomme de terre pour recoloniser les hôtes d'hiver (Metcalf et al. 1962). Les femelles gynopares vont produire par parthénogénèse une génération de femelles aptères sexuées (ovipares) (Radcliffe 1982). Les mâles ailés apparaissent sur l'hôte secondaire et migrent à leur tour vers l'hôte primaire (Radcliffe 1982). La dernière génération annuelle a lieu sur les hôtes primaires et est constituée de femelles aptères qui s'accouplent avec les mâles et pondent leurs œufs d'hiver sur des rosacées (Metcalf et al. 1962).

Le cycle vital a été étudié par MacGillivray et Anderson (1958) à 71,2° F (20-21° C) et prend de la naissance à la maturité, environ 10 jours, soit 1,7 jour pour le stade I, 1,9 jour pour le stade II, 2,1 jours pour le stade III, 2,4 jours pour le stade IV et 1,5 jour pour le stade V. Chaque femelle parthénogénétique donne naissance à plus de 50 immatures et une génération complète prend deux à trois semaines (Metcalf et al. 1962).

Les dommages occasionnés par *M. euphorbiae* sont de deux types. En premier lieu, il est vecteur d'une trentaine de virus des plantes dont le virus de l'enroulement de la pomme de terre (PLRV), le virus Y de la pomme de terre (PVY) ou le virus de la mosaïque de la laitue (Blackman & Eastop 1984, Davidson & Lyon 1987). Le second type de dommages provient directement de la succion de sève. De fortes densités du ravageur peuvent causer l'enroulement des feuilles supérieures (top-roll), l'apparition de nécroses de couleur violette, et une réduction substantielle des tubercules (Veen 1985 dans McKinlay 1992). Selon Gibson (1974), *M. euphorbiae* peut occasionner des pertes au niveau de la récolte supérieures à 60%.

La guilde des ennemis naturels du puceron de la pomme de terre comprend une vaste gamme d'organismes (prédateurs, parasitoïdes et pathogènes). En Amérique du Nord, *Aphidius nigripes* Ashmead (Hymenoptera: Aphidiidae) est l'un des principaux endoparasitoïdes du puceron de la pomme de terre. Chez les prédateurs, les groupes d'importance majeure sont les Carabidae, Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae, Anthocoridae, Nabidae et Lygaeidae (Radcliffe 1982, Boiteau 1987, Radtke & Rieckmann 1991). Plusieurs champignons entomopathogènes s'attaquent également au puceron de la pomme de terre, principalement les genres *Conidiobolus*, *Erynia*, *Entomophthora*, *Pandora* et *Zoophthora* (Radcliffe et al. 1993, Milner 1997). Leur impact demeure tributaire de conditions climatiques favorables à l'épidémie, et leur efficacité sur des populations peu abondantes est incertaine (Radcliffe et al. 1993, Milner 1997).

Pour échapper à leurs ennemis naturels, les pucerons ont développé une batterie de défenses. La taille relative entre le puceron et son ennemi naturel constitue le facteur majeur déterminant l'efficacité des mécanismes de défenses. Les pucerons se protègent par des défenses individuelles telles que la ruade (kicking), la fuite, la chute au sol ou encore en répandant une sécrétion corniculaire sur la tête de l'agresseur (Dixon 1985). De plus, la plupart des pucerons vivent en colonies et le simple fait de vivre en groupe leur confère une protection par un effet de dilution (Turchin & Kareiva 1989). Les pucerons utilisent de plus les phéromones d'alarmes (Nault et al. 1973), un positionnement de groupe qui protège les parties les plus vulnérables (Völkl & Stadler 1996) et, dans certains cas, une caste stérile de soldats pour se défendre (Aoki 1977).

3- La chrysope *Chrysoperla rufilabris*

La chrysope *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae) est un prédateur de la guilde exploitant le puceron de la pomme de terre. *C. rufilabris* appartient au groupe de *Chrysoperla carnea* Stephens (=*Chrysopa*). Les deux espèces sont biologiquement très proches (Tauber & Tauber 1983) et *C. carnea* a été beaucoup plus étudié que *C. rufilabris*, ce qui explique les mentions fréquentes concernant *C. carnea*.

Distribution et habitat

Chrysoperla rufilabris se retrouve dans l'est et le centre-nord de l'Amérique du Nord, de l'est du Canada au nord, jusqu'à la Floride et le nord-est du Mexique au sud (Tauber & Tauber 1983). Aux États-unis, elle constitue l'une des espèces dominantes de chrysope avec *C. carnea*. Elle est cependant plus répandue que *C. carnea* dans les zones humides des États-unis (sud-est) (Tauber & Tauber 1983).

Elle se retrouve en outre dans de nombreux écosystèmes tels que les agrumes, les céréales, les pâtures, les cultures en rang (Ru et al. 1976, Hydorn & Whitcomb 1979), les vergers et les prairies (Principi & Canard 1974), la luzerne, la pomme de terre et le coton (Burke & Martin 1956, Legaspi et al. 1994). Au Québec, *C. rufilabris* est notamment l'une des espèces de chrysope dominante en verger de pommiers (Tourneur et al. 1992).

Cycle vital et saisonnier

Les chrysopes sont des organismes holométaboles, avec trois stades larvaires. Au printemps, les adultes migrent des sites d'hivernation vers les cultures (New 1975). Les adultes pondent sur le végétal où les larves se développent par la suite. En verger de pommiers au Québec, les premières larves apparaissent vers la mi-juin. Ils subsistent jusqu'à la mi-octobre (Tourneur et al 1992). La larve de 3ème stade tisse un cocon de soie sous les feuilles et les stades de prénymphe et de nymphe ont lieu dans ce cocon (Burke & Martin 1956).

Le temps de développement est relativement court (New 1975). Le stade embryonnaire dure en moyenne 3,7 jours, le stade I: 2,4 jours, le stade II: 2,3 jours, le stade III libre: 3,0 jours, le stade de prénymphe: 2,7 jours et enfin la

nymphose: 6,5 jours (de 23 à 31°C) (Burke & Martin 1956). La durée totale du cycle (oviposition à émergence des adultes) à 22,2°C est de 24,2 jours (Tauber & Tauber 1983). Les Chrysopidae sont principalement crépusculaires et nocturnes (Riek 1970 dans New 1975).

Prédation

Les larves de *C. rufilabris* sont prédatrices tandis que les adultes se nourrissent de pollen ou de nectar (Sheldon & MacLeod 1971) (mais voir chapitre I). L'activité prédatrice des larves s'arrête avant et après chaque mue (Burke & Martin 1956). Bien que principalement aphidiphage, le régime alimentaire des larves est relativement étendu (New 1975). Les chrysopes s'attaquent entre autres aux pucerons, cochenilles, cicadelles, acariens, doryphores de la pomme de terre (Nordlund et al. 1991), mouches blanches (Breene et al. 1992, Legaspi et al. 1996) et aux oeufs de *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyralidae) (Andow 1990). Selon Clausen (1941), les larves de *C. rufilabris* se nourrissent également des larves mineuses de *Agromyza jucunda* v.d.W. (Diptera: Agromyzidae) en perçant les tissus de la feuille avec leurs mandibules. Plusieurs espèces de proies ont été testées pour l'élevage du chrysope, et une meilleure croissance est obtenue sur pucerons (*Aphis craccivora* Koch, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.)) (Homoptera: Aphididae) et sur *Phtorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae) que sur *Drosophila melanogaster* Meigan (Diptera: Drosophilidae) et *Tribolium castaneum* Herbst (Coleoptera: Tenebrionidae) (Hydorn & Whitcomb 1979).

La recherche des proies par les larves d'hémérobes et de chrysopes est efficace. De type campodéiforme, les larves sont très mobiles (New 1975) et très agressives (Nordlund et al. 1991). On distingue la recherche extensive (ligne droite et rapide) et la recherche intensive (sinuée et lente) qui fait suite à un contact avec la proie (El Arnaouty & Ferran 1993). La vue a peu d'importance dans la localisation de la proie, leur efficacité vient de leur grande mobilité combinée avec des réponses photo et géotactiques définies (New 1975). Une fois la proie détectée, la larve de chrysope la capture et la perce puis aspire le contenu de sa victime par un canal étroit formé par les mandibules et les maxilles (Principi & Canard 1974). Selon Sengonca & Grootenhurst (1985), chez *C. carnea*, la consommation des larves de 3ème stade larvaire représente environ 85% de la consommation totale d'oeufs de lépidoptères.

Le cannibalisme chez les chrysopes est très important, particulièrement des jeunes stades larvaires sur les oeufs (New 1975) (Canard & Duelli 1984). Il peut fournir une ressource alimentaire en cas de disette (New 1975). On a calculé qu'une femelle de *C. carnea* pond, en laboratoire, suffisamment d'oeufs pour que cinq larves puissent survivre jusqu'au stade adulte lorsque la nourriture est rare (New 1975).

Ennemis naturels

Les chrysopes possèdent de nombreux ennemis naturels et sont attaqués à tous les stades de leur développement (New 1975). Il est néanmoins difficile de trouver des références spécifiques à *C. rufilabris*. La fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Buren) (Hymenoptera: Formicidae) représente un prédateur majeur des oeufs, larves et nymphes de chrysope, dans les vergers d'amandiers (Tedders et al. 1990). Nyffeler et al. (1987) affirment que *C. rufilabris* et les Coccinellidae peuvent constituer plus de 50% de la diète de *Peucetia viridans* Hentz (Aranea: Oxyopidae). Les adultes sont également victimes en vol d'attaques par les odonates (New 1975), les asiles (Diptera: Asilidae), les empis (Diptera: Empidiidae) (Alrouechdi et al. 1984) et les oiseaux nocturnes (New 1975). Les adultes peuvent représenter également une portion appréciable du régime des martins-pêcheurs (New 1975).

Les larves des Chrysopidae sont attaquées par une panoplie de prédateurs généralistes s'attaquant également aux pucerons, incluant les anthocorides, les coccinelles, les syrphes, les hémérobes et les autres espèces de chrysopes (Neuroptera) (Alrouechdi et al. 1984). Les Coccinellidae, notamment la coccinelle à sept points, *Coccinella septempunctata* L., ainsi que les punaises prédatrices des familles Nabidae, Anthocoridae, Reduviidae & Lygaeidae s'attaquent aux larves de chrysopes (Sengonca & Frings 1985, (Rosenheim & Wilhoit 1993).

Les chrysopes sont également parasités par un grand nombre d'espèces de parasitoïdes. Les oeufs sont notamment attaqués par des Trichogrammatidae et des Scelionidae (Hymenoptera) (Alrouechdi et al. 1984). Les larves et les nymphes servent d'hôtes à des parasitoïdes appartenant aux Heloridae, Eulophidae, Encyrtidae, Ichneumonidae (Hymenoptera). Ces parasitoïdes

constituent d'importants facteurs de régulation des populations (Alrouechdi et al. 1984). Les adultes sont également parasités par *Chrysopophthorus chrysopimarginis* Goidanich (Hymenoptera: Braconidae) et des larves de *Forcipomyia eques* Johansson (Diptera: Ceratopogonidae) ont été retrouvées à plusieurs reprises fixées sur les veines alaires (Alrouechdi et al. 1984). Les jeunes larves de *Hydnocera* spp. (Coleoptera: Cleridae) parasitent les cocons de Chrysopidae (New 1975).

Stratégies défensives

Les oeufs de la plupart des espèces de chrysopes, y compris ceux de *C. rufilabris*, sont pondus au bout de pédicelles fixés sur les feuilles (6 à 8 mm de hauteur). On considère généralement que ces pédicelles constituent une protection contre d'éventuels ennemis naturels (Clausen 1941, Hinton 1981). Les larves néonates de plusieurs espèces escaladent néanmoins les pédicelles des oeufs non éclos pour les dévorer (Hinton 1981). Le comportement nomade de *C. carnea*, espèce soeur de *C. rufilabris*, pendant le stade reproducteur dissémine la progéniture de la femelle sur une grande superficie, et localement espace les oeufs individuellement, diminuant ainsi les risques de parasitisme et de cannibalisme (Duelli 1984).

Bien que les larves de *C. rufilabris* ne se couvrent pas de débris protecteurs comme plusieurs espèces de la famille, des comportements tels que la courbure réflexe du corps et la chute au sol leur permettent dans certains cas d'échapper à leurs ennemis naturels (Canard & Principi 1984). Les larves de *C. carnea* peuvent également séquestrer des cardénolides toxiques dérivés de leur proie *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe (Homoptera: Aphididae) qui pourraient les protéger contre les prédateurs (New 1975). De plus, les larves de *C. carnea* peuvent sécréter un composé défensif par l'anus (New 1975).

Chez les adultes, l'activité nocturne ou crépusculaire pourrait constituer une défense contre les prédateurs diurnes (New 1975). Les chrysopes ont en outre développé un organe auditif (tympan) sur chacune de leurs ailes antérieures près de la base de la veine radiale (Miller 1984). Les adultes nocturnes, lorsqu'ils sont en vol et qu'ils perçoivent les ondes des sonars des chauves-souris, modifient leur stratégie de vol afin d'éviter d'être capturés (Miller 1984). Ceci se

traduit de différente manière selon les cas: piquée vers le sol, vol circulaire, en zig-zag, ou encore vol irrégulier.

4- La coccinelle maculée

La coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) comprend trois sous-espèces *C. maculata fuscilabris*, *C. maculata strenua* et *C. maculata lengi*. C'est cette dernière que nous avons utilisée dans la présente étude (Gordon 1985).

Distribution et habitat

La coccinelle maculée est commune dans l'Amérique du Nord tempérée ainsi qu'au nord de l'Europe (Benton & Crump 1981). Elle est présente également au Vénézuela (Hagen 1962) et au Pérou (Gordon 1985). On retrouve la coccinelle maculée dans un grand nombre d'écosystèmes naturels et agricoles dont les pommes de terre (Mack & Smilowitz 1980), fèves, pois, tomates, asperges, cucurbitacées (Groden et al. 1990), navets, la luzerne (Giles et al. 1994), le maïs (Coderre & Tourneur 1988), le blé (Rice & Wilde 1991), le coton, les vergers de pêchers (Putman 1964) et les prairies (Richerson et DeLoach 1973). La coccinelle maculée possède une niche spatiale dans les parties basses de la plante tout au moins dans le maïs (Coderre et al. 1987) et l'avoine et ce en raison d'un phototactisme négatif et d'un hygrotactisme positif (Ewert & Chiang 1966).

Cycle vital et saisonnier

La coccinelle a un développement holométabole avec quatre stades larvaires (parfois cinq) (Warren & Tadic 1967). À 26,7°C le stade I dure en moyenne 2,7 jours, le stade II 2,9 jours, le stade III 4,0 jours, le stade IV 5,6 jours et la nymphose 4,0 jours, soit un total de 18 à 21 jours. À la fin de sa croissance, la larve de stade IV s'attache à un support par l'extrémité de son abdomen pour nymphoser (Warren & Tadic 1967).

Au printemps a lieu la migration des adultes des sites d'hivernation vers les cultures. Pendant l'été, les générations se succèdent sur les plantes herbacées. En automne, les adultes regagnent les sites d'hivernation pour passer l'hiver.

De vastes agrégations pouvant atteindre plusieurs milliers d'individus se forment alors sur ces sites.

Prédation

Chez les coccinelles aphidiphages, les stades larvaires ainsi que les adultes possèdent des pièces buccales broyeuses et sont prédatrices des mêmes proies (Clausen 1941). En général, chez les coccinelles, les jeunes larves utilisent en permanence la digestion extra-orale, tandis que les larves âgées et les adultes ingèrent en totalité les petites proies et utilisent la digestion extra-orale avec les plus grandes proies (Cohen 1995).

La coccinelle maculée est polyphage (Hodek 1973) et se nourrit de pollen (Smith 1961), aussi bien que de proies animales. Elle peut effectuer son cycle complet sur pollen. *C. maculata* est un important prédateur des oeufs de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) (Conrad 1959), de la noctuelle de la tomate (= ver de l'épi de maïs) *Heliothis zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae), de la légionnaire d'automne *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) et de la noctuelle d'automne *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) (Warren & Tadic 1967). Elle s'attaque également aux oeufs et larves du doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Groden et al. 1990, Giroux et al. 1995), aux larves du criocère de l'asperge *Crioceris asparagi* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae), aux larves du charançon postiche de la luzerne *Hypera postica* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) (Giles et al. 1994), aux acariens (Putman 1957), aux aleurodes (Labrecque 1994), aux psylles (Conrad 1959) et à un grand nombre d'espèces de pucerons (Simpson & Buckhardt 1960, Mack & Smilowitz 1980, Coderre 1988). La coccinelle maculée s'attaquerait en outre à la syrphe *Mesogramma polita* Say (Diptera: Syrphidae), au miride *Trigonotilus rubicornis* (Geoffrey) (Hemiptera: Miridae), au pentatome *Podisus placidus* Uhl. (Hemiptera: Pentatomidae), à la punaise assassine *Sinea diadema* Fab. (Hemiptera: Reduviidae) et aux oeufs et larves d'autres espèces de coccinelles (Conrad 1959). La coccinelle maculée peut également être élevée sur diète artificielle (Warren & Tadic 1967, Hodek 1996).

Chez les coccinelles aphidiphages, il existe, comme chez la chrysope, deux types de recherche: la recherche extensive (déplacements rapides et linéaires) et la

recherche intensive (déplacements lents et sinueux) après ingestion d'une proie (Carter & Dixon 1982, Ettifouri & Ferran 1992).

Le cannibalisme est très répandu chez les coccinelles aphidiphages. Il survient principalement chez les larves néonates qui dévorent les oeufs non-éclos de la masse d'oeufs et chez les larves et adultes qui s'attaquent aux stades plus jeunes en absence d'autres ressources potentielles (Hagen 1962, Majerus 1994). Une larve peut se développer uniquement à partir d'oeufs de sa propre espèce (Warren & Tadic 1967). Les stades ou phases de développement à faible mobilité ou à téguments non sclérifiés tels que les oeufs, les larves en mue, les prénymphe et les nymphes sont les plus susceptibles au cannibalisme (Majerus 1994, Ceryngier & Hodek 1996).

Ennemis naturels

Les ennemis naturels des coccinelles en général et plus encore de *C. maculata* sont peu connus, particulièrement les prédateurs. C'est pourquoi, les mentions suivantes portent fréquemment sur d'autres espèces de coccinelles aphidiphages possédant une écologie relativement similaire. Certaines espèces aphidiphages, notamment sur les sites d'hibernation, sont dévorées par les grizzlis ou par les musaraignes (Ceryngier & Hodek 1996). Plusieurs espèces d'oiseaux sont mentionnés à l'occasion comme prédateurs possibles des adultes au sol ou en vol (Ceryngier & Hodek 1996). Chez les invertébrés, les araignées constituent un groupe important d'ennemis de coccinelles, soit en tant que chasseresse comme l'araignée sauteuse *Phidippus audax* (Hentz) (Aranea: Salticidae) (Ceryngier & Hodek 1996) ou l'araignée lynx *Peucetia viridans* (Hentz) (Aranea: Oxyopidae) (Nyffeler et al. 1987), soit en tant que tisseuse dans leur toile comme *Araneus diadematus* Clerck (Aranea: Araneidae) (Majerus 1994). Selon Majerus (1994), les coccinelles peuvent également être attaquées par des carabes, des staphylin, des cantharides, des guêpes, des forficules et plusieurs espèces d'hémiptères prédateurs. Les fourmis constituent un autre groupe important d'ennemis naturels des coccinelles, notamment lorsqu'ils sont en association avec des pucerons. Dans ce cas, les coccinelles, larves et adultes, à proximité de la colonie de pucerons sont attaquées et parfois tuées (Majerus 1994, Ceryngier & Hodek 1996). La fourmi de feu, *Solenopsis molesta* Say (Hymenoptera: Formicidae) s'attaque notamment à la coccinelle maculée (LaRochelle 1979).

Plus de cent espèces de parasites et parasitoïdes s'attaquent aux coccinelles (Richerson 1970). Les parasites des coccinelles aphidiphages sont principalement des acariens (Podapolipidae) et des nématodes (Steiner nematidae, Mermitidae et Allantonematidae). La coccinelle maculée ne semble pas attaquée par les acariens, néanmoins, elle est parasitée par le nématode *Agamermis decaudata* Christie (Richerson 1970). La coccinelle est fortement attaquée par un braconide parasitoïde, *Dinocampus coccinellae* Schrank (Hymenoptera: Braconidae) (Ceryngier & Hodek 1996). Ce sont les coccinelles adultes qui sont le plus souvent attaquées, mais les larves et les nymphes peuvent l'être également. La coccinelle maculée est également parasitée par *Clistomorpha triangulifera* (Loew) (Diptera: Tachinidae) et *Homalotylus terminalis terminalis* (Say) (Hymenoptera: Eulophidae) (Richerson 1970).

Les coccinelles aphidiphages sont également victimes d'organismes pathogènes; protozoaires et champignons. La coccinelle maculée est notamment sensible à la bactérie *Bacillus thuringiensis* Berliner (Giroux et al. 1994) et au champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* Vuillemin (Todorova et al. 1996).

Stratégies défensives

La couleur jaune-orange des oeufs est considérée comme étant aposématique, et les oeufs sont suspectés d'être toxiques (Hinton 1981); ce qui a été mis en évidence chez *Adalia bipunctata* L. et *Coccinella septempunctata* L. (Coccinellidae: Coccinellinae) (Agarwala & Dixon 1991, 1992, Gauthier 1996). La stratégie de ponte en masse d'oeufs pourrait accentuer le "message" aposématique (Mills 1982) et en outre diminuer la mortalité par un effet de dilution.

Lorsque menacés, les larves et adultes produisent de petites gouttelettes de sécrétion au niveau de l'articulation fémoro-tibiale (Majerus 1994). Ce type de défense protégerait très bien la coccinelle mexicaine du haricot, *Epilachna varivestris* Mulsant des fourmis (Eisner & Happ 1960 dans Hagen 1962). La masse de sécrétions toxiques atteint chez *A. bipunctata* près de 20% du poids frais de l'insecte (Holloway et al. 1993) ce qui représenterait un coûteux investissement (Holloway et al. 1993, Majerus 1994). La saignée réflexe peut également originer

de la surface dorsale des segments abdominaux et constituer chez les pré-nymphes une défense contre les parasitoïdes (Majerus 1994). Les coccinelles ont également recours à la chute lorsqu'attaquées sur un plant par des fourmis et autres prédateurs (Happ & Eisner 1961 dans Majerus 1994).

Les nymphes des Coccinellidae sont sessiles et apparaissent de ce fait très vulnérables aux prédateurs et parasitoïdes. La coccinelle mexicaine du haricot, *E. varivestris*, une espèce phytopophage, se protège à l'aide de poils glandulaires couverts à l'extrémité d'une substance défensive répulsive contenant de l'azamacrolide (alcaloïde) (Attygale et al. 1993). Les nymphes des coccinelles aphidiphages ne possèdent pas ordinairement ce type de défenses chimiques, mais, en contre-partie, possèdent des défenses mécaniques. Bien que fixe, la nymphe peut, si elle est menacée, se dresser ou se replier ("flipping") (Hodek 1973) ce qui constitue une protection contre les parasitoïdes (Majerus 1994). La nymphe est de plus munie de pièges à pinces ("gin traps") qui sont constitués par des fentes intersegmentales entourées de marges fortement sclérisées et dentées. Si la nymphe est dérangée, elle se tend et se détend, actionnant le piège qui peut ainsi coincer un membre de l'agresseur (Hinton 1946, 1955). Ces pièges à pince ont montré leur efficacité contre les acariens prédateurs (Hinton 1946) et contre les fourmis (Eisner & Eisner 1992).

Les coccinelles adultes, contrairement aux larves, seraient protégés notamment contre les fourmis par leur exosquelette fortement sclérisifié (Majerus 1994). De plus, les colorations vives rouges et noires représentent un avertissement pour les prédateurs visuels indiquant la présence d'autres types de défense (Hagen 1962, Majerus 1994). La plupart des coccinelles aposématiques se caractérisent par une odeur nauséabonde, un goût désagréable et parfois par des effets toxiques envers les espèces qui la consomment (Ceryngier & Hodek 1996, Majerus 1994). Pasteels et ses collaborateurs (1973) ont recherché de façon systématique la présence d'alcaloïdes chez 30 espèces de Coccinellidae et ont montré que les espèces les plus aposématiques (colorations les plus marquées) possédaient des alcaloïdes tandis que les espèces ternes n'en possédaient pas. Ils ont également montré que, à des degrés divers, ces alcaloïdes contribuaient à protéger les coccinelles notamment contre la fourmi *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *C. maculata* possède un alcaloïde毒ique qui serait soit la précoccinelline ($C_{13}H_{23}N$), soit la myrrhine ($C_{13}H_{23}N$) (Blum 1981).

L'haemolymphe des Coccinellidae est toxique pour les vertébrés et quelques autres animaux, mais non pour certains oiseaux (Heikertinger 1932 dans Iablokoff-Khnzorian 1982, Ceryngier & Hodek 1996). Ajoutons que la coccinelle maculée adulte possède un patron élytral rosé-noir relativement proche de plusieurs autres espèces de Coccinellidae et devrait bénéficier du mimétisme Müllerien. Chez les Coccinellidae, il existe ainsi des complexes d'espèces Müllerienes (mais voir Majerus 1994). Outre les défenses chimiques, les Coccinellidae lorsque dérangés peuvent tomber en thanatose, c'est à dire prendre l'aspect d'insectes morts. Dans ce cas, les pattes et les antennes sont pressées étroitement le long du corps et l'insecte demeure immobile. Ce phénomène est associé à la sécrétion glandulaire décrite précédemment (Hodek 1973).

5- La cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza*

Aphidoletes aphidimyza Rondani est un diptère nématocère de la famille des Cecidomyiidae. La famille des Cecidomyiidae compte 1200 espèces nord-américaines (Borror et al. 1989) et 3000 espèces de par le monde (Gagné 1981). Elle comprend une grande majorité d'espèces phytophages galligènes, quelques espèces parasites et quelques espèces prédatrices d'acariens ou de pucerons (Clausen 1941). Seuls les genres *Aphidoletes* et *Monobremia* sont considérés comme se nourrissant exclusivement sur des pucerons (Harris 1973).

Distribution et habitat

On retrouve *A. aphidimyza* au Proche Orient (Israël), en Afrique (Egypte, Soudan), en Amérique du Nord (Canada, États-Unis), en Amérique du Sud (Chili), en extrême-orient (Japon) aux îles Hawaï et dans différents pays d'Europe (France, ex-URSS, Angleterre, ex-Tchécoslovaquie, Autriche, Allemagne, Finlande, Pays-Bas, Italie..) (Harris 1973, Nijveldt 1988). Dans la nature, on retrouve *A. aphidimyza* dans nombre d'écosystèmes naturels et agricoles dont les vergers de pommiers (Chouinard et al. 1992), les crucifères, le coton, le bleuet et la pomme de terre (Meadow et al. 1985).

Cycle vital et saisonnier

Les cécidomyies sont holométaboles. L'éclosion des oeufs a lieu sur le végétal deux à sept jours après la ponte (Bouchard et al. 1988a, Malais & Ravensberg 1993). La vie larvaire dure de sept à quatorze jours (Coutin 1974, Malais & Ravensberg 1993). Le nombre de stade larvaire n'est pas défini avec précision, il y en aurait trois (Harris 1973), ou quatre (Azab 1965 dans Markkula & Tiittanen 1985). Les larves de dernier stade se laissent tomber au sol, s'enfouissent et tissent un cocon pour la nymphose (Coutin 1974, Harris 1973). À l'occasion ce cocon peut être fabriqué sur la plante (Harris 1973). La nymphose a lieu deux à quatre jours après la formation du cocon (Markkula & Tiittanen 1985) et dure de neuf à quinze jours à 21°C (Bouchard et al. 1988b, Malais & Ravensberg 1993). Les adultes s'accouplent et pondent sur le végétal. La durée totale du cycle est de 15 à 24 jours à 21-23°C (Bouchard et al. 1981, Malais & Ravensberg 1993).

La nymphose de la cécidomyie a lieu au printemps avant l'émergence (Harris 1973, Markkula & Tiittanen 1985). Au Québec, en vergers de pommiers, l'émergence des adultes survient en mai-juin, les premiers oeufs sont pondus dans les colonies d'*Aphis pomi* de Geer (Homoptera: Aphididae) début juin (Tourneur et al. 1992). La diapause hivernale est induite par des basses températures, ou une courte photophase (Markkula & Tiittanen 1985). *A. aphidimyza* hiberne sous forme de larve dans son cocon, dans le sol (Coutin 1974, Malais & Ravensberg 1993).

Les cécidomyies adultes sont nocturnes (Malais & Ravensberg 1993). La ponte et l'accouplement ont lieu entre le coucher et le lever du soleil. Les adultes sont inactifs pendant le jour (Bouchard et al. 1981), et demeurent immobiles dans les parties ombragées de la plante (Markkula & Tiittanen 1985).

Prédation

Chez *A. aphidimyza*, les stades larvaires sont prédateurs alors que les femelles adultes se nourrissent de miellat et que les mâles adultes ne se nourrissent pas (Malais & Ravensberg 1993). Les larves peuvent également se nourrir de miellat à l'éclosion (Malais & Ravensberg 1993). *A. aphidimyza* s'attaque à plus de 60 espèces de pucerons, ce qui en fait la plus polyphage des cécidomyies (Harris 1973). Elle demeure néanmoins strictement aphidiphage, et meurt si elle doit se

nourrir de cochenilles ou d'acariens (Azab 1965 dans Markkula & Tiittanen 1985).

Lorsqu'elle attaque une proie, la larve introduit ses pièces buccales à la jonction tibia-fémur, à la partie sterno-pleurale de l'abdomen, au thorax ou aux antennes et perce les membranes intersegmentaires (Coutin 1974, Bouchard et al. 1982). Ses mandibules possèdent des bordures à l'aspect de harpon qui lui servent probablement à causer la blessure initiale et à maintenir la proie par la suite (Harris 1973). La larve injecte alors une toxine dans la proie qui la paralyse puis dissout son contenu corporel en dix minutes (Coutin 1974, Bouchard et al. 1981). Par la suite, la larve aspire l'intérieur du corps de sa proie. La digestion dure de quelques minutes à 24 heures (Coutin 1974, Malais & Ravensberg 1993).

Il faut noter que *A. aphidimyza* ne déclenche que peu de réaction de fuite chez le puceron attaqué, et pas du tout lorsqu'il s'agit de jeunes pucerons attaqués par des larves de premier stade (Klingauf 1967 dans Markkula & Tiittanen 1985). À l'éclosion, les larves de premier stade détectent leurs proies dans une surface de 2,7 cm² (Wilbert 1973). Une larve placée à une extrémité de feuille, met environ une demi-minute (de recherche apparente) pour localiser et attaquer un puceron larvaire placé à l'autre extrémité de la feuille (Milne 1960). L'autonomie moyenne des larves de premier stade est d'environ 63 mm sans nourriture (Wilbert 1973). La localisation se fait principalement de manière olfactive, mais la vision intervient également (Wilbert 1974). Les larves de *A. aphidimyza* marquent une préférence pour les plus jeunes stades larvaires, au détriment des stades avancés (Milne 1960, Coutin 1974). Lorsque les pucerons sont disponibles "à volonté", la cécidomyie en tue plus qu'elle n'en a besoin. Ces proies sont non consommées (Harris 1973).

Ennemis naturels

Les ennemis naturels de *A. aphidimyza* sont relativement méconnus. Harris (1973) rapporte la présence d'un hyménoptère braconide endoparasite des larves sans en préciser l'espèce. Voukassovich (1925 dans Harris 1973) rapporte également l'espèce parasitoïde *Synopeas rhanis* Walker (Hymenoptera: Platygastridae). Un parasitoïde du genre *Gastrancistrus* (Hymenoptera: Pteromalidae) a émergé d'une larve d'*Aphidoletes aphidimyza* (Gilkeson 1986). *Aphanogmus fulmeki* Szelenyi (Hymenoptera: Ceraphronidae) pond dans les

jeunes stades larvaires de la cécidomyie (Gilkeson et al. 1993). Les adultes de la coccinelle maculée, *C. maculata* s'attaquent aux larves de cécidomyie en champs (Lucas, non publié).

Stratégies défensives

Les stratégies défensives de la cécidomyie sont inconnues. Plusieurs comportement pourraient néanmoins avoir un potentiel défensif. Les larves ont développé un comportement de saut, leur permettant de bondir jusqu'à une distance de 15 cm (Milne 1960). Un tel comportement pourrait permettre une fuite efficace en présence d'un prédateur. La toxine paralysante des larves de *A. aphidimyza* pourrait également servir à des fins défensives. Elle est localisée dans la glande salivaire et est composée de plusieurs composés de haut poids moléculaire (Laurema et al. 1986). Elle peut paralyser des pucerons, des larves de *Anthocoris nemorum* (L.) (Hemiptera: Anthocoridae), des adultes de *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae) et des adultes de *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) (Laurema et al. 1986) et pourrait donc constituer une défense efficace contre certains prédateurs. Finalement, les larves de grande taille descendent ou se laissent tomber au sol avant de creuser en vue de la nymphose (Milne 1960). Le sol pourrait constituer un refuge contre les ennemis naturels.

Objectifs du travail

1- Pourquoi une telle étude ?

Les fondements théoriques de la prédation intragUILDE n'ont été clairement établis qu'à la fin des années 1980; l'IGP constitue donc un champ de recherche en plein développement comme en témoigne le grand nombre de publications récemment parues sur le sujet. L'IGP constitue de surcroît un domaine de recherche complexe, tenant à la fois de la prédation classique, du cannibalisme et de la compétition. Bien qu'une imposante littérature porte sur ces différents sujets, l'IGP pose une problématique originale avec de nombreuses implications tant au niveau des individus, des populations que des communautés.

Il n'existe pas, à ma connaissance, d'étude portant spécifiquement sur les stratégies défensives déployées face au risque d'IGP. Les mentions relevées dans la littérature sont le plus souvent périphériques au sujet principal et anecdotiques. Comme l'IGP est reconnue de plus en plus comme une interaction écologique majeure, elle doit avoir généré ou contribué au développement de stratégies défensives. Il importe donc de décrire et de comprendre ces stratégies défensives et de connaître leur efficacité et leurs limites.

2- Potentiel du système biologique

Le système biologique choisi constitue un système de prédilection pour l'étude de l'IGP et des mécanismes défensifs associés et ce pour différentes raisons. En premier lieu, tel qu'expliqué précédemment, les guildes aphidiphages exploitent une ressource éphémère et distribuée contagieusement. Il en découle une réponse numérique agrégative et reproductive des membres de la guilde sur une courte période et donc une forte probabilité de rencontre et d'IGP. Plusieurs exemples concrets d'IGP au sein de telles guildes ont du reste récemment été mis en évidence (Rosenheim et al. 1993, Hironori & Katsuhiro 1997).

En second lieu, la coccinelle maculée, la chrysope *C. rufilabris* et la cécidomyie *A. aphidimyza* sont présents dans les champs de pommes de terre et appartiennent tous les trois à la guilde exploitant le puceron de la pomme de

terre. Diverses études ont démontré que chacun des trois prédateurs a déjà été impliqué dans des interactions de type IGP, soit en tant que proie intragUILDE, soit en tant que prédateur intragUILDE (voir système biologique). Une espèce de chrysope soeur de *C. rufilabris*, *C. carnea*, était tantôt la proie, tantôt le prédateur intragUILDE de la coccinelle à sept points *C. septempunctata* (Sengonca & Frings 1985). Dans une autre étude, *C. carnea* toujours, était la proie intragUILDE de punaises prédatrices (Rosenheim et al. 1993). Les coccinelles aphidiphages sont fréquemment impliquées dans des interactions de type IGP (Agarwala & Dixon 1992, Ceryngier & Hodek 1996, Hironori & Katsuhiro 1997) et *C. maculata* est citée comme prédateur de syrphes, réduves et mirides (voir section correspondante). Enfin, la cécidomyie constituait une proie intragUILDE de la coccinelle maculée en champs (voir section correspondante).

Finalement, les trois espèces prédatrices diffèrent notablement dans leurs caractéristiques écologiques (régime trophique, stade prédateur, mobilité, mode d'attaque, de recherche, ...) et devraient manifester des réponses différentes tant au niveau de l'IGP que des stratégies défensives pour contrer l'IGP. Ces différentes réponses permettent de poser une multitude de questions fondamentales et pourrait avoir des implications au niveau de la lutte biologique.

3- Objectif général

L'objectif général de l'étude était de dresser un tableau des interactions de type IGP et des stratégies défensives associées au sein du système aphidophage. La thèse est articulée en deux phases successives. La première partie du travail consistait à caractériser l'IGP entre les différents organismes du système et à identifier les espèces et stades impliqués. Elle a en outre permis de connaître la direction et l'intensité de l'IGP ainsi que l'effet de la présence et de la densité de pucerons (proie extragUILDE) sur l'interaction. Dans la seconde partie, à partir des résultats précédents, des couples de prédateurs impliqués dans des interactions de type IGP à haute intensité ont été sélectionnés. Dans les couples de prédateurs choisis, les mécanismes défensifs employés par les proies intragUILDES ont été caractérisés. La diversité écologique des espèces et la présence dans chacune d'elles de quatre stades eux-mêmes très différents (oeuf, larve, nymphe et adulte) offrait une vaste étendue de possibilités différentes.

4- Caractérisation de la prédation intragUILDE (Chapitre I)

Toutes les paires de prédateurs, de deux espèces différentes, susceptibles d'être impliqués dans l'IGP ont été sélectionnés. Pour chacune d'elle, l'intensité de l'IGP, la direction (prédateur et proie), la symétrie de l'interaction en absence, puis en présence de proie extragUILDE (puceron) ont été déterminées. Les prédictions suivantes ont été avancées selon les caractéristiques écologiques des protagonistes:

Taille: Dans toutes les interactions de type prédation, que ce soit le cannibalisme (Polis 1981, Elgar & Crespi 1992) ou la prédation extragUILDE (Werner & Gilliam 1984, Sabelis 1992), la taille est un facteur clé dans l'issue de la confrontation, le vainqueur étant presque toujours le plus grand. Au sein de notre système, les individus de plus grande taille devraient donc remporter les interactions.

Régime alimentaire: La spécialisation trophique est l'un des facteurs déterminants l'issue de l'IGP (Polis et al. 1989). Un organisme spécialiste tel que la cécidomyie devrait être peu enclin à attaquer des proies différentes (intraguildes) et peu adapté lors de confrontations avec des membres de la guilde. Les organismes spécialistes devraient donc être les victimes lors d'interaction de type IGP avec des organismes généralistes.

Mobilité: La fuite constitue la réponse défensive la plus répandue chez les animaux en présence de prédateur (Edmunds 1974). Les stades immobiles ou sessiles, incapables de fuir ou de se défendre activement sont particulièrement vulnérables à la prédation (Arnold & Wassersug 1978, Wilbur 1980, Polis 1981). Dans notre système, les protagonistes sessiles ou à mobilité réduite comme les oeufs, larves en mue et nymphes devraient donc être très susceptibles à l'IGP par les organismes plus mobiles.

Densité de proies extragUILDE: L'effet de la densité de proies extragUILDES (pucerons) sur l'IGP a été évalué. Les données de la littérature portant sur la prédation intragUILDE (Polis et al. 1989) et sur le cannibalisme (Polis 1981), prédisent que l'intensité de l'interaction devrait diminuer en présence de

ressource extérieure (proies extraguildes). Dans le même sens, l'intensité de l'IGP devrait donc diminuer avec l'augmentation de la densité de pucerons.

5- Stratégies défensives (Chapitres II à VI)

À partir des résultats du chapitre I, cinq couples de proies et de prédateurs intraguildes ont été sélectionnés selon les critères suivants:

1- la vulnérabilité: Les couples proie/prédateur choisis étaient caractérisés par un niveau d'IGP élevé ou très élevé. Une grande susceptibilité à l'IGP devrait se traduire par la présence de stratégies défensives chez la proie intragUILDE.

2- le stade ontogénique: Les couples proie/prédateur choisis couvraient les différentes étapes de développement d'un insecte holométabole, incluant des stades mobiles et immobiles. Les différences écologiques (taille, mobilité, durée, vulnérabilité, ...) entre ces différents stades devraient amener des réponses très différentes à l'IGP.

3- l'espèce: Les couples proie/prédateur choisis permettaient de tester des interactions entre chaque paire d'espèces des trois prédateurs (coccinelle-cécidomyie, coccinelle-chrysope et cécidomyie-chrysope). L'écologie très différente des espèces de prédateurs devraient amener des réponses différentes.

6- Description des chapitres

Le chapitre I décrit l'IGP entre les trois prédateurs de la guilde du puceron de la pomme de terre. Trente-sept combinaisons de différents stades/espèces ont été testées en absence de pucerons. L'importance de la taille, de la spécificité alimentaire et de la mobilité des protagonistes a été mise en évidence. Par la suite, l'effet de la présence et de la densité de pucerons (proie extragUILDE) a été évalué. Trois types de réponses différentes ont été caractérisées et discutées selon les caractéristiques écologiques des protagonistes.

Les chapitres II à VI traitent des stratégies défensives des proies intraguildes; les chapitres II et III portent sur les défenses de la coccinelle maculée, le chapitre IV sur les défenses des chrysopes et les chapitres V et VI sur les défenses de la cécidomyie. Le chapitre II examine plus particulièrement les défenses comportementales des différents stades larvaires de la coccinelle

maculée lorsqu'opposés à une larve de chrysope. Dans le chapitre III, nous avons émis l'hypothèse que la coccinelle maculée sélectionne des sites de mue et de nymphose lui procurant un refuge face au risque d'IGP. Le chapitre IV évalue la valeur défensive du pédicelle des oeufs de chrysope lorsqu'attaqués par la coccinelle maculée. Le chapitre V décrit la stratégie de sélection de sites de pontes par la cécidomyie et l'influence de la densité de pucerons, de la densité de trichomes et de la présence de prédateurs intraguildes. Finalement, le chapitre VI établit le caractère de prédateur furtif de la larve de cécidomyie. Nous avons émis l'hypothèse que la cécidomyie est protégée des prédateurs actifs par un effet de dilution généré par la colonie de pucerons. La réponse a été évaluée et discutée en présence de deux prédateurs de tailles différentes.

À propos des coccinelles ...

"Tout le monde a remarqué l'odeur pénétrante que répandent certains insectes. Si l'on vient à toucher une coccinelle, le petit animal si connu sous le nom de *Bête à bon dieu*, une odeur assez désagréable se manifeste et demeure très persistante après les doigts; on peut même apercevoir le suintement d'une liqueur jaunâtre sur les côtés du corps, en arrière du prothorax: c'est la liqueur odorante... Les sécrétions de ce genre sont évidemment un moyen de défense; il n'est pas douteux que les animaux voraces renoncent souvent à s'emparer de l'insecte qui tout à coup répand autour de lui une odeur très-pénétrante."

(Blanchard 1877).

CHAPITRE_I

**INTRAGUILD PREDATION AMONG APHID PREDATORS:
CHARACTERIZATION AND INFLUENCE OF EXTRAGUILD PREY DENSITY.**

Résumé

La prédation intragUILDE (IGP) est une interaction commune chez les invertébrés et chez les vertébrés, qui affecte l'abondance et la distribution d'un grand nombre d'espèces. Plusieurs paramètres influencent la magnitude et la direction de l'IGP: spécificité alimentaire, taille, mobilité, agressivité des protagonistes et également densité de proies extraguildes. Nous avons étudié en laboratoire l'IGP entre trois espèces de prédateurs aphidiphages: *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) et *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae) qui attaquent fréquemment le puceron de la pomme de terre (proie extragUILDE), *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). Nous avons caractérisé le degré et la symétrie de l'IGP entre les différents stades des prédateurs en absence de proie extragUILDE. *A. aphidimyza*, spécialiste aphidophage était plus vulnérable à l'IGP que *C. rufilabris* et *C. maculata* deux prédateurs généralistes. L'interaction *C. maculata/C. rufilabris* était symétrique (IGP mutuelle), tandis que les interactions *C. maculata/A. aphidimyza* et *C. rufilabris/A. aphidimyza* étaient asymétriques, respectivement en faveur de la coccinelle et du chrysope. Les stades sessiles ou à mobilité réduite des trois espèces se sont révélés extrêmement vulnérables à l'IGP. Généralement, les individus de plus grande taille remportaient les confrontations. À taille similaire, les chrysopes étaient supérieures aux coccinelles.

Nous avons également cherché à savoir si l'IGP diminuait lorsque des proies extraguildes étaient introduites dans le système. Les résultats portant sur cinq combinaisons de prédateurs ont mis en évidence trois types de réponses possibles: 1) une diminution exponentielle de l'IGP (chrysope 1er stade larvaire vs coccinelle 1er stade larvaire); 2) un niveau constant d'IGP (chrysope 3ème stade larvaire vs coccinelle 1er stade larvaire); 3) un niveau constant d'IGP à faibles densités, diminuant à hautes densités (chrysope 3ème stade larvaire vs cécidomyie larve âgée). Quatre scénarios théoriques sont dérivés de ces réponses, chacun d'entre eux étant discuté selon les attributs écologiques des protagonistes. Cette étude montre que l'IGP est influencée par des facteurs inhérents aux prédateurs et par des facteurs externes tels que la densité de la

proie extragUILDE. Les résultats sont ensuite discutés dans un contexte de lutte biologique.

Abstract

Intraguild predation (IGP), a common interaction in invertebrates and vertebrates, affects the abundance and distribution of many species. Several parameters influence the magnitude and direction of IGP: feeding specificity, size, mobility and aggressiveness of the protagonists, as well as extraguild prey density. Under laboratory conditions, we studied IGP among three species of aphid predators: *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) and *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae) that commonly attack the potato aphid (extraguild prey), *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). We characterized the levels and symmetry of IGP among the various stages of the predators in the absence of extraguild prey. The aphid specialist, *A. aphidimyza*, was more vulnerable to IGP than *C. rufilabris* and *C. maculata*, two generalist predators. The *C. maculata/C. rufilabris* interaction was symmetric (mutual IGP), whereas the *C. maculata/A. aphidimyza* and *C. rufilabris/A. aphidimyza* interactions were asymmetric, respectively in favor of the coccinellid and the lacewing. Sessile and low mobility stages of all species were extremely vulnerable to IGP. Generally, the larger-sized individual won confrontations. For similar sizes, lacewing larvae were superior to coccinellid larvae.

We also tested whether IGP decreases when extraguild prey are introduced into the system. Data from five predator combinations revealed three types of responses: 1) an exponential decrease in IGP (lacewing instar I vs coccinellid instar I); 2) a constant IGP (lacewing instar III vs coccinellid instar I); 3) a constant IGP at low densities decreasing at high densities (lacewing instar III vs gall midge old larva). Four theoretical scenarios are derived from these responses, each is discussed according to the ecological attributes of the protagonists. This study shows that IGP is influenced by factors inherent to the predators and external factors such as extraguild prey density. The results are discussed further in the context of aphid biological control.

Introduction

Intraguild predation (IGP) occurs when one species in a predatory guild feeds on another predatory species within the guild. The aggressor is the intraguild predator (IGpredator), the victim the intraguild prey (IGprey) and the common resource is the extraguild prey. As outlined by Polis et al. (1989), IGP is considered to be an extreme form of competition or a type of classical predation that may affect the distribution, abundance and evolution of animal species. IGP not only provides an additional food resource to IGpredators, it may reduce inter- or intraspecific competition and predation risk in the cases of mutual IGP. IGP may represent an important mortality factor that can produce local extinctions of IGprey populations; conversely, it can increase IGprey abundance by causing a compensatory decrease in intraspecific competition. At the community level, IGP can cause spatial and temporal segregation of intraguild predators and prey, with the IGprey restricted to less suitable habitats or periods (Sih et al. 1985, Hurd and Eisenberg 1990, Moran *et al.* 1996).

Size, as well as the degree of feeding specificity of the protagonists, are two important factors that determine the nature, symmetry and outcome of IGP. IGP occurs mainly with generalist predators that attack prey of smaller size, including conspecifics (Polis 1981, Polis et al. 1989). In most taxa, the incidence of mortality is inversely correlated with size, with smaller individuals being more vulnerable and threatened by more predators (Werner and Gilliam 1984). This, however, is not always the case as small individuals can eat larger individuals (Polis et al. 1989, Fincke 1992). Furthermore, the hierarchy of IGP may change because of predator ontogeny (Hurd 1988, Wissinger 1989). Implicitly, a specialist predator should be less adapted to attacking a nonpreferred prey, and thus be at a disadvantage during confrontations with generalist predators. The mobility of protagonists also determines the outcome of IGP, fleeing being one of the most common and effective defensive strategies of prey (Edmunds 1974, Sih 1987). Sessile stages, or those with reduced mobility, are particularly vulnerable since they are more easily captured (New 1991).

Although it is clear that extraguild prey can influence the nature and issue of IGP (Polis et al. 1989), the link between extraguild prey density and level of IGP

in terrestrial and aquatic communities has not been fully explored. Specifically, a few experimental studies showed a gradual reduction in IGP levels with increased extraguild prey density; this indicates that when a predator's usual prey is rare or unavailable, the predator may broaden its diet to include new organisms such as other predator species in the same guild (Bailey and Polis 1987). More studies have investigated the effects of food (extraguild prey) on cannibalism (Fox 1975, Polis 1981), and different patterns of extraguild prey and predator density-dependence have been described (see Dong and Polis 1992). In most cases, cannibalism increases as the abundance of extraguild prey or alternative food decreases.

We use a system, the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Homoptera: Aphididae) and three aphidophagous predators (the lacewing *Chrysoperla rufilabris* Burmeister, the spotted lady beetle *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake and the gall midge *Aphidoletes aphidimyza* Rondani), that has several advantages to study IGP. *Coleomegilla maculata* and *C. rufilabris* are generalist predators that actively search for prey (Canard & Duelli 1984). Both adult and larval stages of *C. maculata* are predaceous, whereas only *C. rufilabris* larvae are predators. *Aphidoletes aphidimyza* is a furtive predator specialized on aphids (New 1991). Larvae creep and paralyze aphids before extracting the body contents. Aphid/predator interactions, as well as the predators' searching strategies, are well known for *C. maculata* (Frazer 1988a), *C. rufilabris* (Canard & Duelli 1984) and *A. aphidimyza* (Markkula & Tiittanen 1985, Nijveldt 1988). The three predatory species have overlapping niches and may coexist in the field (Boiteau 1983, Frazer 1988b). They are commercially available and can be used in conjunction to suppress aphids in biological control programs. Furthermore, rearing of parthenogenetic aphids easily generates a great number of identical extraguild prey for tests.

Our first objective was to characterize, under laboratory conditions, the occurrence of IGP between all stages of each predatory species in the absence of extraguild prey. We predicted that 1) the specialist *A. aphidimyza* will be a victim of IGP following confrontations with the generalist predators, *C. maculata* and *C. rufilabris*; 2) sessile or slow-moving stages will be victims of IGP by mobile stages; 3) larger-sized protagonists will win the confrontations. The

second objective was to test the hypothesis that IGP decreases when the extraguild prey density increases.

Material & Methods

A colony of potato aphids, *M. euphorbiae*, established from individuals collected near Québec City (Canada) was maintained on potato plants, cv Norland. *Chrysoperla rufilabris* and *C. maculata* were purchased from Groupe Biocontrôle Inc. (Sainte-Foy, Canada) and *A. aphidimyza* from Plant Products Inc. (Montréal, Canada). Upon reception, they were reared in the laboratory on *M. euphorbiae*. All colonies were maintained at $20 \pm 1^\circ\text{C}$, 60-70% R.H., and under a photoperiod of 16L: 8D.

IGP in the absence of aphids (extraguild prey)

We first characterized, in the absence of prey, the level and symmetry of IGP among the different stages of each of the three predator species. Combinations of two predators were chosen based on predator 1) developmental stage (eggs, larvae, pupae and adults), 2) size (eggs and young larvae vs old larvae and adults), and 3) mobility [sessile (eggs, pupae), slightly mobile (gall midge larvae) and highly mobile individuals (coccinellid and lacewing larvae, adults)]. Obviously, combinations of non-predatory stages were not included. The 37 tested combinations are shown in Figures 1, 2 and 3.

Predators of a specific age class were obtained by rearing neonate larvae in synchronous cohorts until they reached the desired stage. Coccinellid and lacewing larvae were used in the test 48 h after molting. Gall midges were classified as "young" (<48 h) and "old" larvae (>168 h) since there is a controversy over the number of *A. aphidimyza* larval stages (Markkula and Tiittanen 1985). Predators were starved for 24 h prior to testing in order to increase their motivation to forage. Tests were carried out in growth chambers at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 70% R.H. and 16L:8D.

Two experimental setups maximizing interactions between predators were used. The first one, for *C. maculata* / *C. rufilabris* interactions, used a plastic funnel

(7.5 cm in height x 9.8 cm in diameter) coated with fluon to prevent the insects from escaping, a lid with a meshed opening (muslin) and a jar (12.5 x 6 cm) filled with water into which the funnel was introduced. A potato plant stem bearing a single mature leaf was placed in the funnel. The basal section of the stem was plunged into the water and fixed with modelling clay onto the funnel's bottleneck. For treatments involving *A. aphidimyza*, a second set-up, consisting of a Petri dish (5 cm in diameter) covered with a moistened filter paper, was used as preliminary tests showed that young larvae were often found dying on the funnel surfaces.

In all combinations involving eggs, they were placed in groups of five in a manner analogous to their natural distribution: in a mass for *C. maculata*, in a loose mass for *A. aphidimyza*, and scattered for *C. rufilabris*. Lacewing eggs were glued at their stalk (Lepage® bondfast) on the upper leaf surface, in their natural position. Coccinellid eggs were placed along the mid-vein of the upper leaf surface, and those of *A. aphidimyza* in the center of the filter paper. Pupae were glued near the mid-vein of the lower leaf surface. Larvae and adults were introduced on the upper surface of the leaf at opposite ends. Tests were conducted with one individual of each of the two predator species, except for eggs.

After 24 h, predators were recovered, examined under a stereo microscope, and survival determined. Evidence of consumption of the IGP was used to distinguish IGP from natural mortality. Control treatments and data from IGP experiments showed that natural mortality was low (from 0 to 6.7%), except for adults of *A. aphidimyza* and pupae of *C. maculata* where 11.7% and 16.7% of the control individuals died within 24 h, respectively. IGP on eggs was scored when at least one egg from the mass was consumed. IGP on coccinellid pupae was estimated from the percentage of adult emergence adjusted for natural mortality, as punctures made on pupae by chrysopids were not obvious. In this instance, 20 pupae were maintained under experimental conditions to determine the proportion of emergence in the absence of IGP. A level of IGP (*IL*; proportion of replicates with IGP over the total number of replicates) as well as an index of symmetry (*SI*; proportion of replicates in which a given predator was eaten over the total number of replicates in which there was IGP) were

calculated for each pair of predators. Fifteen replicates per combination of predators were carried out.

The indices of symmetry for each tested pair were compared to a theoretical index of 50% corresponding to a symmetric interaction using a test of conformity (goodness of fit) (Scherrer 1984). Following arcsine transformation, the mean number of eggs consumed per treatment were analysed using a one-way ANOVA.

IGP in the presence of aphids (extraguild prey)

In order to determine the effect of extraguild prey on IGP, we first compared IGP levels in the absence or presence of aphids. From the results of the previous experiment, five predator combinations were chosen based on the level of IGP (*IL*), the index of symmetry (*SI*), and the mobility of predators so as to obtain an array of possibilities (Table 1).

A population of early second instar aphids was introduced in the experimental set-up on plant material 24 h prior to testing. The aphid density was fixed at twice the number consumed by the two predators in a 24 h period, as determined by preliminary experiments. Predators were introduced within the system as described above and the occurrence of IGP determined after 24 h. Fifteen replicates were used for each treatment.

Levels of IGP in absence (control) or in the presence of aphids were compared using a Chi-square test (Scherrer 1984). Following arcsine transformation, the mean number of eggs consumed in the presence and absence of prey was compared using an ANOVA.

The effect of extraguild prey on IGP was further studied for three combinations of predators at seven different densities of aphids. Based on the results from the previous experiment on the effect of aphids on IGP, we selected three combinations that showed (i) the greatest reduction in IGP (93% to 0%, *C. rufilabris* LI x *C. maculata* LI), (ii) a constant level of IGP in the presence of prey (100% to 100%, *C. rufilabris* LIII x *C. maculata* LI), and (iii) a nonsignificant intermediary decrease in IGP (100% to 87%, *C. rufilabris* LIII x *A. aphidimyza* late larva).

Table 1. Level of IGP and symmetry of IGP among five predator combinations without extraguild (aphid) prey. These combinations were used in the experiment to assess the effect of extraguild prey density on IGP.

<u>Species / stage</u>		<u>Mobility⁽¹⁾</u>	<u>IL⁽²⁾</u>	<u>SI⁽³⁾</u>
Predator 1	Predator 2	Pred.1/Pred.2		
<i>C. maculata/LI</i>	<i>C. rufilabris/LI</i>	++/++	93%	7%
<i>C. maculata/LI</i>	<i>C. rufilabris/LIII</i>	++/+++	100%	0%
<i>C. maculata/LI</i>	<i>A. aphidimyza/OL</i>	++/+	53%	100%
<i>C. rufilabris/LI</i>	<i>A. aphidimyza/Eggs</i>	++/0	100%	100%
<i>C. rufilabris/LIII</i>	<i>A. aphidimyza/OL</i>	+++/+	100%	100%

1. Mobility ranked as: +++ high, ++ moderate, + low. 0 indicates sessile stage.

2. IL = level of IGP (see text for details)

3. SI = index of symmetry (100% indicates unidirectional interaction; i.e., the first predator always kills the second one)

Each one was tested with the following prey densities: 0, 0.25x, 0.5x, 1x, 1.5x, 2x, 3x. 1x = once the number of aphids consumed by the two predators in a 24 h period. The corresponding numbers of aphids are shown in Figure 5. Tests with third instar lacewings were conducted on plants bearing two leaves because of the high aphid densities required. Predators were introduced at the leaf extremities and experimental conditions were the same as described above. Differences in IGP levels were tested using contingency tables. The general test was followed by a multiple comparisons test corresponding to the experimentwise error rate (Scherrer 1984), which consists in recalculating the alpha significance level (original $\alpha = 0.05$) and comparing the groups two by two using a G test.

Results

IGP in the absence of aphids (extraguild prey)

C. maculata X *C. rufilabris*: There was no IGP in 49% of the tests between the coccinellid and the lacewing. However, when IGP occurred all developmental stages of both predators were involved, except for lacewing pupae (Fig. 1). Coccinellid egg masses were highly vulnerable to lacewing larvae and, to a lesser extent, to adults. Third instar larvae consumed 97% of the eggs from a mass, more so than to early larval instars (61%) and adults (4%) (ANOVA, $F= 55.6$, $df=2$, $P< 0.0001$). Similarly, lacewing egg masses were frequently attacked by coccinellids. A large proportion of eggs within a mass were eaten by coccinellid fourth larval instars (84%) and adults (75%), whereas early instars consumed significantly fewer eggs (24%) (ANOVA, $F=14.7$, $df=2$, $P=0.0001$).

Young larvae were attacked by old larvae and, in the case of lacewings, by adult coccinellids. Notably, for an equivalent predator size, lacewing larvae won confrontations with coccinellid larvae. Lacewing LIII frequently fed on coccinellid pupae, whereas lacewing pupae were not attacked by coccinellids. Only a few adult lacewings were killed by *C. maculata* LIV.

Results indicate significant asymmetrical interactions between protagonists, except for the adult coccinellid x lacewing LIII interaction.

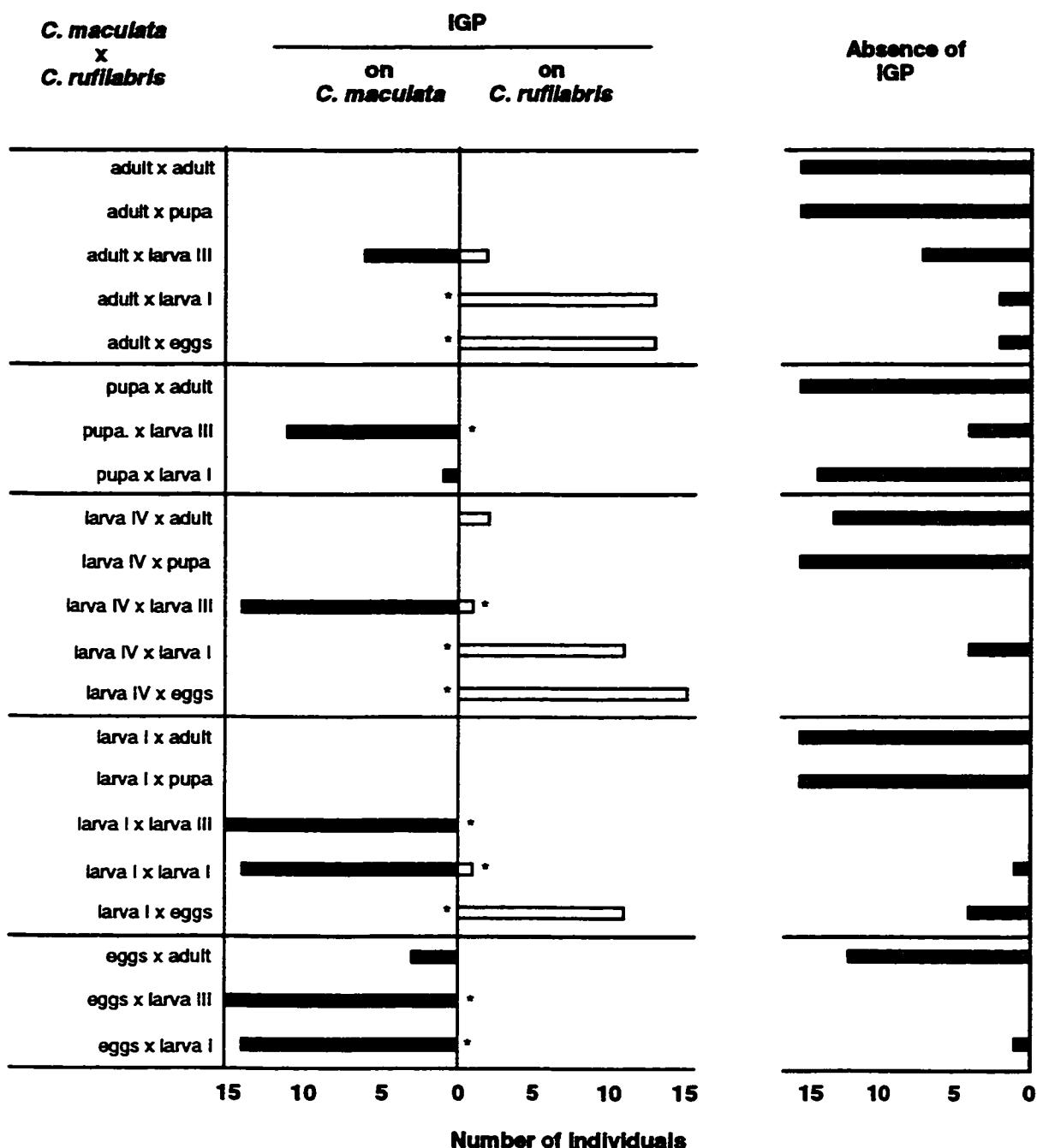


Figure 1. Intraguild predation (IGP) between various developmental stages of *Coleomegilla maculata* and *Chrysoperla rufilabris* in the absence of aphids. The solid and open bars represent the numbers of *C. maculata* and *C. rufilabris* killed. The shadowed bar (right) shows the number of interactions where no IGP was recorded. Asterisks indicate significant asymmetry for that combination of predators (X^2 , $df=1$, $P < 0.05$). $n=15$.

However, at the species level, IGP could be considered mutual between *C. maculata* and *C. rufilabris*.

C. maculata X A. aphidimyza: IGP occurred in nearly 72% of the tests involving the coccinellid and the gall midge. The interaction was always asymmetric and favoring the coccinellid (Fig. 2). All tested *A. aphidimyza* stages were vulnerable to coccinellid adults and larvae.

C. rufilabris X A. aphidimyza: Ninety six percent of the tests involving the lacewing and the gall midge resulted in IGP. As with *C. maculata*, IGP was highly asymmetric favoring the lacewing (Fig. 3).

The proportion of *A. aphidimyza* eggs from a mass attacked by lacewings and coccinellids was always high (>80%), except for lacewing adults (49%) (ANOVA, $F=11.7$, $df=5$, $P<0.0001$, followed by LSD).

IGP in the presence of aphids (extraguild prey)

Adding aphids modified IGP levels in several ways (Fig. 4). A significant decrease in IGP was observed for the following pairs: coccinellid LI vs gall midge OL ($X^2 = 5.4$, $df=1$, $P=0.0201$), lacewing LI vs gall midge eggs ($X^2 = 12.9$, $df=1$, $P=0.0003$) and lacewing LI vs coccinellid LI ($X^2 = 36.2$, $df=1$, $P<0.0001$). In the latter case, IGP completely disappeared. However, the addition of prey did not decrease IGP between lacewing LIII vs gall midge OL ($X^2 = 2.1$, $df=1$, $P=0.1432$) and lacewing LIII vs coccinellid LI.

Similarly, the mean number of gall midge eggs consumed by lacewing first instar larvae significantly decreased from 4.8 out of 5 (96%) in the absence of aphids to 1.6 out of 5 (32%) in the presence of aphids (ANOVA, $F=54.9$, $df=1$, $P<0.0001$).

The effect of prey density on the level of IGP varied depending on the combination of predators tested. For the pair coccinellid LI vs lacewing LI, which showed the largest reduction in IGP when 2X prey had been introduced in the system, the interaction was unidirectional (lacewing eating coccinellid) and IGP level decreased rapidly with increasing prey density ($X^2 = 77.3$, $df=6$, $P<0.0001$; Fig. 5.A), whereas it remained constant and maximum (100%) for the lacewing LIII vs coccinellid LI pair ($P=1$; Fig. 5.B).

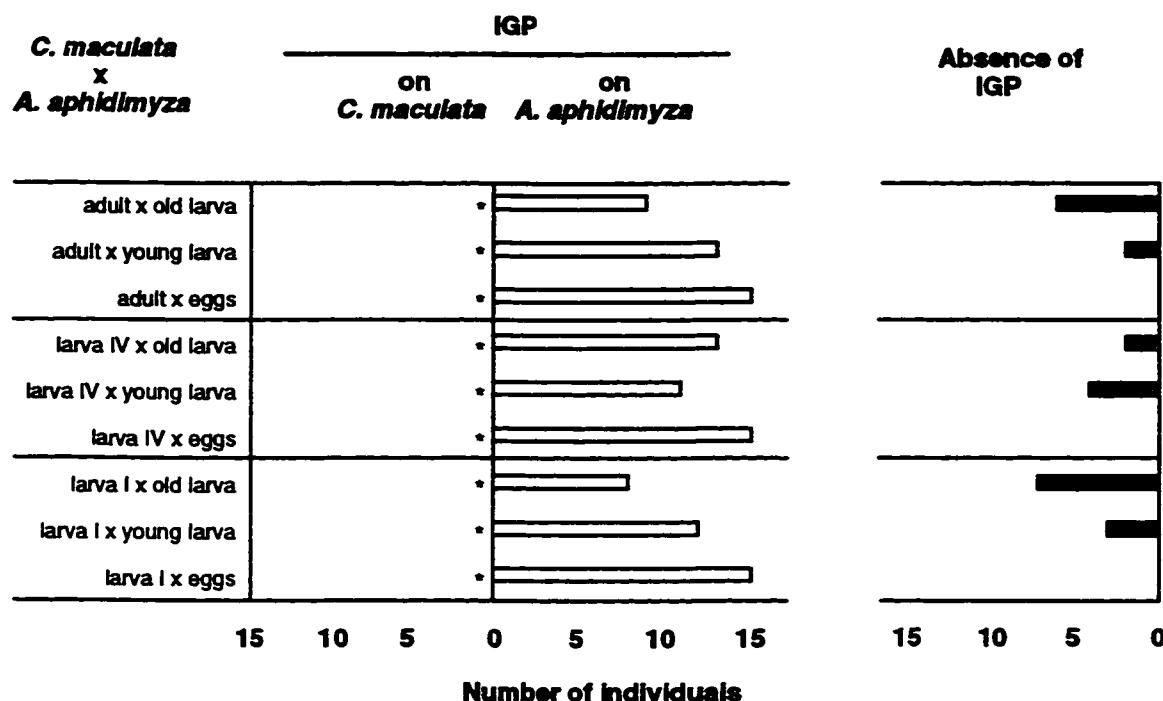


Figure 2. Intraguild predation (IGP) between *Coleomegilla maculata* and *Aphidoletes aphidimyza* in the absence of aphids. The solid and open bars represent the numbers of *C. maculata* and *A. aphidimyza* killed. The shadowed bar (right) shows the number of interactions where no IGP was recorded. Asterisks indicate significant asymmetry for that combination of predators (X^2 , $df=1$, $P < 0.05$). $n=15$.

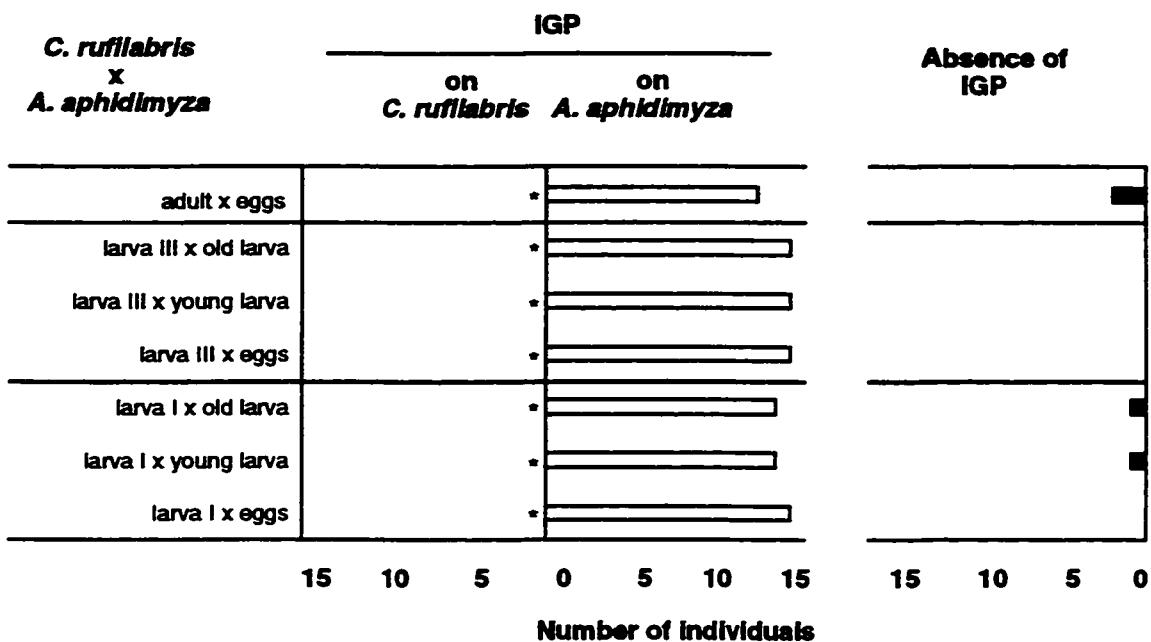


Figure 3. Intraguild predation (IGP) between *Chrysoperla rufilabris* and *Aphidoletes aphidimyza* in the absence of aphids. The solid and open bars represent the numbers of *C. rufilabris* and *A. aphidimyza* killed. The shadowed bar (right) shows the number of interactions where no IGP was recorded. Asterisks indicate significant asymmetry for that combination of predators (χ^2 , $df=1$, $P < 0.05$). $n=15$.

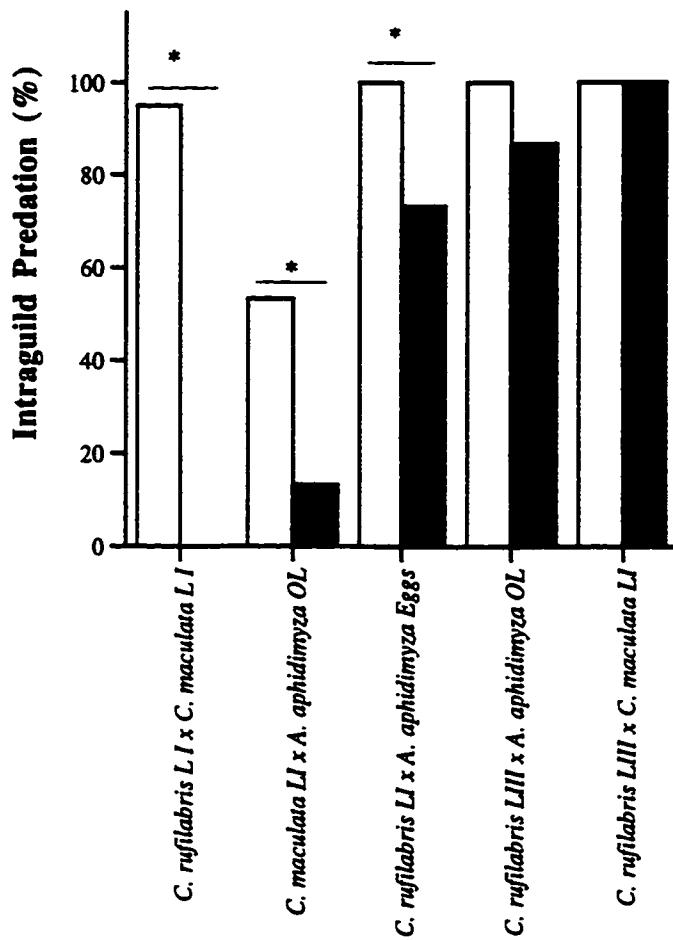


Figure 4. Effect of aphids on the level of intraguild predation. Bars represent the percentage of replicates where one predator was killed in the absence of aphids (open bars), and with a density of aphids fixed at twice the number consumed by the two predators in a 24 h period (solid bars). Asterisks above pairs of bars indicate that percentages are significantly different (χ^2 , $df=1$, $P < 0.05$). OL = old larva. n=15.

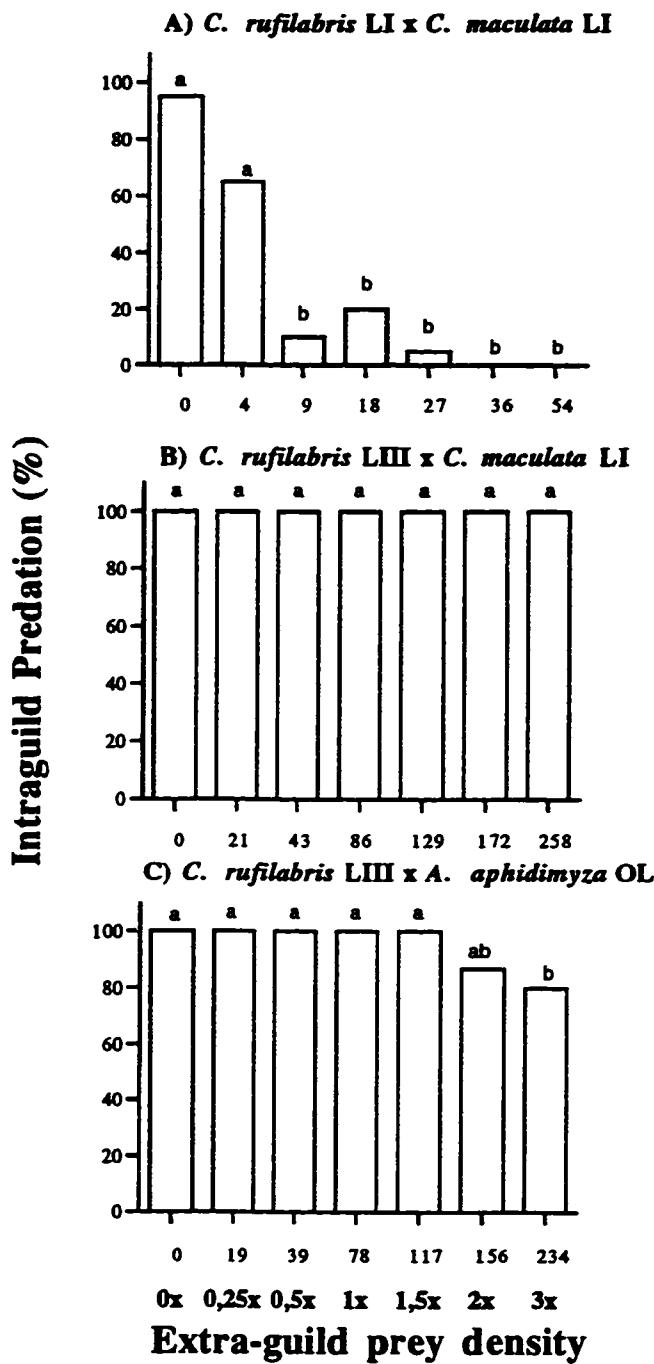


Figure 5. Intraguild predation (IGP) as a function of aphid density. Open bars represent the percentage of replicates where one predator was killed. Percentages followed by different letters are significantly different (χ^2 , $df=1$, $P < 0,05$). Numbers of aphids per treatment are indicated below the x axis. 1x = twice the daily consumption of both predators. $n=15$.

For the lacewing LIII vs gall midge OL pair, which previously showed a slight decrease in IGP with 2X prey, the level of IGP was maximum for densities 0 to 1.5x, after which it decreased respectively to 87% and 80% for densities 2x and 3x, respectively ($X^2 = 8.4$, $df=2$, $P=0.015$; Fig. 5.C). A significant decrease in the level of IGP is observed between initial densities and density 3x (G test., $G=5.8$, $df=1$, $P=0.0178$).

Discussion

We characterized, under controlled conditions, the level and symmetry of IGP among three aphidophagous predatory species. In most cases, the results are consistent with our initial predictions. In the absence of extraguild prey, IGP occurred in the majority of the tested combinations, most often at very high levels. Interactions between individuals of the same developmental stage were highly asymmetric. At the species level, the relationship *C. rufilabris* x *C. maculata* was mutual IGP (Polis et al. 1989), whereas the interactions involving *A. aphidimyza* were highly asymmetric, with the gall midge always being the IGprey. Significant and non-exclusive factors influencing an organism's vulnerability to IGP, and thereby the symmetry of the interaction, were size, mobility, feeding specificity and extraguild prey density.

In most cases, predator size ratio determined the outcome of an interaction, smaller individuals being killed by larger ones. The early developmental stages, which are the smallest-sized individuals, were particularly vulnerable to predation. Nevertheless, larger size does not constitute an absolute advantage and a few exceptions occurred. Third instar lacewing larvae attacked adult coccinellids with some success and were almost always victorious during confrontations with the larger fourth instar *C. maculata* larvae (see also Sengonca and Frings 1985). The lacewing's advantage could be attributed either to its greater aggressiveness, or to the shape of its mouth parts which allowed a solid hold following an attack.

With regards to the symmetry of the relationship, size, although significant, was less important than mobility of the protagonists. Confirming our

prediction, sessile and slow-moving stages were heavily attacked by a mobile predator. Our results may, to a certain extent, depend upon the experimental set-up we used, as it may have interfered with the escape behavior of vulnerable mobile stages. Nevertheless, ovipositing females and pre-molting larvae are expected to select egg-laying and pupation sites that reduce mortality by natural enemies, the avoidance of hazardous sites being one of the most widespread and efficient defensive mechanisms of sessile stages (Sih 1987).

The feeding specificity of the protagonists also influenced the outcome of the interactions. Interspecific interactions involving *A. aphidimyza* were asymmetric, both with the coccinellid and the lacewing, and IGP levels were consistently high (>82%). Larvae of the gall midge, a specialist predator of aphids, possess highly specialized mouth parts and inject a paralyzing toxin (Laurema et al. 1986). Such high specialization renders the gall midge completely ineffective toward organisms such as coccinellids and lacewings. In contrast, *C. rufilabris* (Nordlund et al. 1991) and *C. maculata* (Giroux et al. 1995) attack a large range of prey. Although we cannot discriminate between mobility and feeding specificity in *A. aphidimyza*, and since our study involves only three species of aphid predators, our results suggest that specialist predators are more likely to become IGprey when involved in IGP interactions.

Our findings partially confirm that IGP decreases if extraguild prey are present. The significant reductions in IGP we observed following the addition of aphids occurred when the level of IGP, in the absence of prey, was either high or low. However, with some combinations of predators, the level of IGP remains stable or decreases only at very high extraguild prey densities. Increases in extraguild prey densities never modified the symmetry of the relationship between the two predators. Sengonca and Frings (1985) observed, in Petri dishes, a great reduction in IGP between larvae of *C. carnea* and *Coccinella septempunctata* when aphids were added. They also found high levels of IGP on eggs and early larval stages even in the presence of aphids.

Based on the different responses we obtained, we suggest four theoretical scenarios to characterize the relationship between extraguild prey density and IGP in terrestrial invertebrates. In the first, IGP decreases steadily with increased extraguild prey density. This scenario occurs for two predators that

forage for prey randomly, without their searching behavior influencing chances of meeting. For example, predation of the phytoseiid mite *Amblyseius cucumeris* by the predatory bug *Orius tristicolor* decreases with increasing densities of their common extraguild prey *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera) (Gillespie and Quiring 1992). Similarly, Polis and McCormick (1987) showed that the percentage of IGP in the diet of *Pauroctonus mesaensis* (Scorpionida) increases with decreased availability of extraguild prey.

In the second, IGP decreases exponentially as extraguild prey are introduced. In this instance, a confrontation presents a risk for both protagonists and, in the presence of extraguild prey, predators should avoid IGP interactions. This scenario corresponds to the situation observed with the lacewing LI and coccinellid LI pair where the index of symmetry (7%) indicates a risk of mortality for either predator. Spence and Cárcamo (1991) also observed that the addition of food in the habitat dramatically reduced IGP and cannibalism among pondskaters (Gerridae).

In the third, IGP remains constant regardless of extraguild prey density. Three nonexclusive explanations may contribute to this type of response. First, IGpredators face no risk in encountering and attacking IGprey. This scenario was observed between lacewing LIII and coccinellid LI. Second, aspects of predator foraging behavior (e.g., period of activity, searching pattern) increase encounter rate, a significant component of prey vulnerability (Sih and Moore 1990). Lacewings and coccinellids are active foragers and explore the plant similarly: both forage primarily along leaf edges (Frazer 1988b). Third, concentration of the resources (prey) increases the risk of predator confrontation. For three species of Odonata that developed in flooded tree cavities, the smallest cavities did not allow cohabitation of two species (Fincke 1994).

In the last scenario, IGP remains constant and high at low extraguild prey densities but decreases at very high densities. Such a scenario was observed between lacewing LIII and gall midge OL. As previously described, high rates of IGP at low aphid densities occur if one predator (lacewing) runs no risk in confronting the second (gall midge). The decrease at high prey densities could

be explained in two ways. First, predators benefit from selective predation on IGprey by excluding potential competitors from the habitat when extraguild prey densities are low (Spence 1983, Polis and McCormick 1987). Cannibalism in the giant damselfly *Megaloprenus coerulatus* is density-dependent and functions to reduce competition for food (Fincke 1994). Second, The IGprey (gall midge) lives among the prey (aphids) and profits from a dilution effect which increases its chances of survival (Turchin and Kareiva 1989). This midge is a furtive predator (Klingauf 1967) that triggers little defensive reaction by aphid prey and causes little disturbance in gregarious prey. Such furtive hunting could reduce detection of gall midges by IGpredators. Similarly, larvae of the damselfly *Coenagrion hastulatum*, which possess a "sit and wait" strategy were less prone to IGP by dragonfly larvae than another larval dragonfly, *Leucorrhinia dubia*, which actively searches prey (Johansson 1993).

Our results have several implications for aphid biological control. As IGP represents a major ecological force within aphidophagous guilds (Rosenheim et al. 1993), and since predator mobility, size and specificity largely determine the prevalence and symmetry of IGP, the choice and number of species to use, as well as the choice of the developmental stages to introduce, are crucial to the success of a control program. For example, introduction of sessile stages or young larval stages of coccinellids, lacewings and gall midges should be avoided as they are susceptible to IGP. Furthermore, third instar lacewings should not be introduced jointly with other predators as they attack the latter even at very high aphid densities. In addition to the biological attributes of the predators, the complexity of the ecosystem may influence IGP. Rosenheim et al. (1993) showed that survival of *C. carneae*, a control agent against the cotton aphid *Aphis gossypii*, decreased by 90% following IGP interactions with indigenous predators.

Acknowledgments

This research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to D. Coderre and J. Brodeur, and by graduate scholarships from NSERC and the Entomological Society of

Canada (ESC) to E. Lucas. We thank S. Lapalme, A. Bouchard and M. Fournier for technical assistance. We are very grateful to C. Cloutier, J. McNeil, M. McPeek and J. Rosenheim and two anonymous reviewers for helpful and constructive comments on an earlier version.

References

- Bailey K.H. and G.A. Polis. 1987. An experimental analysis of optimal and central place foraging by the harvester ants, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia* 72: 440-448.
- Boiteau, G. 1983. The arthropod community of potato fields in New Brunswick 1979-1981. *The Canadian Entomologist* 115: 847-853.
- Canard, M and P. Duelli. 1984. Predatory behavior of larvae and cannibalism. Pages 92-100 in Canard, M., Y. Semeria and T.R. New, editors. *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk N.V., Boston, Massachusetts, USA.
- Dong, Q., and Polis, G.A. 1992. The dynamics of cannibalistic populations: a foraging perspective. Pages 12-37 in M.A. Elgar and B.J. Crespi, editors. *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in Animals*. Longman Inc., New York, New York, USA.
- Fincke, O.M. 1992. Interspecific competition for tree holes: Consequences for mating systems and coexistence in neotropical damselflies. *American Naturalist* 139: 80-101.
- Fincke, O.M. 1994. Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia* 100: 118-127.
- Fox, L. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 293-302.
- Frazer, B.D. 1988a. Coccinellidae. Pages 231-247 in Minks, A.K., P. Harrewijn and W. Helle, editors. *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. Volume 2B. Elsevier Science Publishers, New York , New York, USA.

Frazer, B.D. 1988b. Predators. Pages 217-230 in Minks, A.K., P. Harrewijn and W. Helle, editors. *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. Volume 2B. Elsevier Science Publishers, New York , New York, USA.

Gillespie D.R. and D.J.M. Quiring. 1992. Competition between *Orius tristicolor* (White) (Hemiptera: Anthocoridae) and *Amblyseius cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae) feeding on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *The Canadian Entomologist* 124: 1123-1128.

Giroux, S., R.-M. Duchesne and D. Coderre. 1995. Predation of *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae): comparative effectiveness of predator developmental stages and effect of temperature. *Environmental Entomology* 24: 748-754.

Hurd, L.E. 1988. Consequences of divergent egg morphology to predation and coexistence inn two sympatric, congeneric mantids (Orthoptera: Mantidae). *Oecologia* 76: 547-550.

Hurd, L.E., and Eisenberg, R.M. 1990. Arthropod community responses to manipulation of a bitrophic predator guild. *Ecology* 71: 2107-2114.

Johansson, F. 1993. Intraguild predation and cannibalism in odonate larvae: effects of foraging behaviour and zooplankton availability. *Oikos* 66: 80-87.

Klingauf, F. 1967. Abwehr- und meidereaktionen von blattläusen (Aphididae) bei bedrohung durch räuber und parasiten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 60: 269-317.

Laurema, S., G.B. Husberg and M. Markkula. 1986. Composition and functions of the salivary gland of the larvae of the aphid midge *Aphidoletes aphidimyza*. Pages 113-118 in Hodek, I., editor. *Ecology of Aphidophaga*. Dr. W. Junk N.V., Dordrecht, The Netherlands.

- Markulla, M. and K. Tiittanen. 1985. Biology of the midge *Aphidoletes* and its potential for biological control. Pages 74-81 in Hussey, N.W. and N. Scopes, editors. Biological Pest Control: The Glasshouse Experience. Cornell University Press, New York, New York, USA.
- Moran, M.D., Rooney, T.P., and Hurd, L.E. 1996. Top-down cascade from a bitrophic predator in an old-field community. *Ecology* 77: 2219-2227.
- New, T.R. 1991. Insects as Predators. The New South Wales University Press, Kensington, Australia.
- Nijveldt, W. 1988. Cecidomyiidae. Pages 271-277 in Minks, A.K., P. Harrewijn and W. Helle, editors. World Crop Pests, Aphids. Volume 2B. Elsevier Science Publishers, New York, New York, USA.
- Nordlund, D.A., D.C. Vacek and D. N. Ferro. 1991. Predation of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) eggs and larvae by *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) larvae in the laboratory and field cages. *Journal of Entomological Science* 26: 443-449.
- Polis, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 225-251.
- Polis, G.A. and S.J. McCormick. 1987. Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology* 68: 332-343.
- Polis, G.A., C.A. Myers and R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297-330.
- Rosenheim, J.A., L. R. Wilhoit and C.A. Armer. 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96: 439-449.

- Rosenheim, J.A., H.K. Kaya, L.E. Ehler, J.J. Marois and B.A. Jaffee. 1995. Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5: 303-335.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Chicoutimi, Canada.
- Sengonca, C. and B. Frings. 1985. Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. *Entomophaga* 30: 245-251.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. Pages 203-224 in C.W. Kerfoot and A. Sih, editors. *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire, USA.
- Sih, A., Crowley, P., McPeek, M. Petrancka, J. and Strohmeier, K. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.
- Sih, A. and R.D. Moore. 1990. Interacting effects of predator and prey behaviour in determining diets. Pages 771-796 in R.N. Hughes, editor. *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. NATO ASI Series, Vol. G 20. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- Spence, J.R. 1983. Pattern and process in co-existence of waterstriders. *Journal of Animal Ecology* 52: 497-511.
- Spence, J.R. and H.A. Cárcamo. 1991. Effects of cannibalism and intraguild predation on pondskaters (Gerridae). *Oikos* 62: 333-341.
- Turchin, P. and P. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology* 70: 1008-1016.
- Werner, E.E. and J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.

Wissinger, S.A. 1989. Seasonal variation in the intensity of competition and predation among dragonfly larvae. *Ecology* 70: 1017-1027.

À propos des coccinelles ...

"Il est fâcheux que la pacifique réputation de l'insecte soit en désaccord avec ses moeurs. Ici, comme toujours, la réalité tue la poésie. À vrai dire, la Bête à bon Dieu est une bête de carnage, un massacreur de haut titre comme il n'y en a guère de plus acharné. Elle broute les bancs de pucerons, à petits pas et laissant place nette. Où elle a paturé, pêle-mêle avec ses larves qui ont même régime carnivore, rien ne reste de vivant sur le rameau pouilleux."

(Fabre 1897).

CHAPITRE II

**INSTAR-SPECIFIC DEFENSE OF *COLEOMEGLLA MACULATA LENGI*
(COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): INFLUENCE ON ATTACK SUCCESS OF
THE INTRAGUILD PREDATOR *CHRYSOPERLA RUFILABRIS*
(NEUROPTERA: CHrysopidae).**

Résumé

Le comportement des différents stades larvaires de la coccinelle *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake a été étudié en laboratoire lors de confrontations avec un prédateur intragUILde soit la chrysope *Chrysoperla rufilabris* Burmeister. La susceptibilité des larves de coccinelle à la prédation par des chrysopes de stade III décroît avec l'âge et dépend des stratégies défensives utilisées par la larve. Les larves de stades I et II étaient capturées significativement plus souvent par la chrysope que les larves de stades III et IV. À l'approche d'une chrysope, les jeunes stades démontrent généralement une réaction d'évitement (chute, fuite ou retraite) et ne survivaient pas après avoir été capturés. Les larves plus âgées utilisent, outre les comportements d'évitement, une stratégie défensive plus agressive en se contorsionnant ou en mordant la chrysope. La proportion de contacts causant la mort de la coccinelle s'avérait moindre pour les stades âgés (<2%), que pour les premiers (35%) et seconds stades larvaires (19%). L'efficacité de capture de *C. rufilabris* était reliée au ratio de taille coccinelle/chrysope. La chute, lorsqu'elle était possible, constituait la principale défense employée par tous les stades. Elle permettait au premier stade larvaire de diminuer sa mortalité à un niveau comparable aux stades plus avancés. Néanmoins, à plusieurs occasions, la chrysope est parvenu à contourner cette défense en maintenant la coccinelle dans les airs, ou en se laissant tomber avec elle, pour poursuivre l'attaque au sol.

Abstract

We conducted a laboratory study of the behavioural interactions between larval stages of the lady beetle *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake and an intraguild predator, the lacewing *Chrysoperla rufilabris* Burmeister. Ladybird susceptibility to predation by third instar *C. rufilabris* is age-specific and influenced by larval defensive strategies. First and second instars of *C. maculata* were captured more consistently by chrysopid larvae than third and fourth instars. Young coccinellids generally exhibit escape reactions (dropping, fleeing, retreating) but, do not survive after being caught by lacewings. In addition to escape reactions, older larvae may actively defend themselves by wriggling or biting, even after being pierced. The proportion of physical interactions that resulted in coccinellid death was significantly lower for older instars (<2%) than for first (35%) and second (19%) instars. Capture efficiency by *C. rufilabris* was related to the coccinellid-chrysopid size ratio. Dropping off the leaves, the most common defensive behaviour displayed by coccinellid larvae, contributed to reduce overall mortality of first instars to a level similar to the one observed for older stages. However, lacewings were able to prevent coccinellid dropping by impaling and holding their prey in the air, or by falling with the ladybirds to the ground where they continued their attack.

Introduction

With the exception of rare superpredators, predatory organisms are also vulnerable to predation (Polis *et al.*, 1989; Laurensen, 1994). When a predator kills and consumes another predator belonging to the same guild (exploiting the same prey), the interaction is termed intraguild predation (Polis *et al.*, 1989; Polis & Holt, 1992). Aphidophagous species, because of their diversity and abundance in the vicinity of aphid colonies, are likely to be involved in intraguild predation (Rosenheim *et al.*, 1993; 1995; Lucas *et al.*, 1998). Predator mobility, size and feeding specificity are the main ecological characteristics which determine the outcome of intraguild confrontations in aphidophagous insects (Lucas *et al.*, 1998).

Arthropods have evolved an array of morphological, chemical and behavioural defensive mechanisms to avoid predation and parasitism (Edmunds, 1974; Endler, 1986, 1991; Sih, 1987). The type of defensive strategy used varies during the course of development of an organism. The maximum size of prey attacked by a predator generally increases with the size (and hence the age) of the predator (Sabelis, 1992). Concurrently, prey mobility and vigor increase with size, which enhances the efficiency of defensive strategies. For example, the nature, frequency and efficiency of defensive behaviours (walking, kicking, dropping) of the pea aphid, *Acyrtosiphum pisum* Harris, toward the predatory bug, *Anthocoris nemorum* L., depend upon the relative sizes of the predator and prey (Evans, 1976), aphid kicking behaviour being more efficient when the predator-prey size ratio is low (see also Dixon, 1958). Similarly, reactions of the basswood aphid, *Eucallipterus tiliae* L., to an attack by the lady beetle, *Adalia bipunctata* L., vary according to the size of the protagonists (Wratten, 1976). Kicking behaviour was exhibited only against first and second instar coccinellids, running was more frequently displayed when the predator-prey size ratio was low and, conversely, jumping was used when the ratio was high.

We studied the behavioural defensive strategies of the different larval stages of the spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae), against a sympatric intraguild predator, the lacewing, *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae). As shown by

Lucas *et al.* (1998), eggs, larvae, pupae and adults of the spotted lady beetle are vulnerable to attacks by lacewing larvae. Levels of intraguild predation between lacewing third instar larvae and spotted lady beetle larvae exceeded 90%.

The objective of the present study was to examine the instar-specific defensive capacity of *C. maculata*. We predicted that the 1) vulnerability of coccinellid larvae decreases with age, 2) defensive behaviour of the coccinellid larvae changes with age as their vigor and escape capacity increase, fighting behaviour being restricted to older instars. These predictions were tested in the laboratory by observing behavioural interactions between *C. maculata* larvae (I, II, III, IV instars) and third instar of the lacewing *C. rufilabris*.

Materials & methods

Chrysoperla rufilabris and *Coleomegilla maculata* originated from commercial rearings (Biocontrôle Inc., Québec, Canada) and were reared under laboratory conditions at 23°C (16L : 8D) and fed potato aphids, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas. Predators were allowed to feed for 24 h following eclosion (1st instar) or moulting (II, III, IV instars), after which they were starved for 24 h prior to the test in order to increase their motivation to search for prey. No extraguild prey (aphids) were used during the experiments in order to maximize *C. maculata* - *C. rufilabris* interactions. All experiments were carried out at 24°C.

The first experiment was aimed at comparing, on a plant, the survival and defensive strategies exhibited by I, II, III and IV larval instars of the spotted lady beetle when in the presence of a lacewing third instar larva. The experimental arena consisted of a 7 to 10 cm high potato plant (cv. Norland), trimmed in such a way that only one horizontal leaf remained (ca 6 x 5 cm). Tests started by introducing a coccinellid larva in the center of the upper surface of the leaf and a chrysopid larva on the stem, with its head directed toward the leaf. Tests lasted a maximum of 30 minutes, but could be terminated earlier with 1) the coccinellid dropping to the ground following contact, an attack or a very close encounter (< 2 mm) with the chrysopid, 2) the escape of

the coccinellid toward the base of the stem following conditions similar to dropping, or 3) the death of the coccinellid after an attack by the chrysopid. A test was considered valid when the chrysopid came into contact with the coccinellid (anterior part), or when the coccinellid reacted to a light brush by the chrysopid.

Following every approach or attack, we characterized the behaviour displayed by coccinellid larvae. Successful defensive behaviours were classified as:

- Retreating: the coccinellid moved back, over a short distance (< 2 cm), without turning around;
- Fleeing: the coccinellid turned around and moved over a long distance (> 2 cm);
- Dropping: the coccinellid dropped to the ground;
- Biting: the coccinellid bit or attempted to bite the chrysopid.
- Wriggling: the coccinellid wriggled either to prevent the chrysopid from strengthening its hold or to free itself.

Coccinellid instar-specific vulnerability was evaluated by comparing mortality and the proportion of lethal contacts, that is the number of contacts resulting in the death of the coccinellid over the total number of contacts during the test. These parameters were compared using likelihood ratio G tests. If there were significant differences, then the means were compared by using the G-test additivity rule for degrees of freedom (Scherrer, 1984). Fifteen replicates were carried out for each treatment and predators were used only once.

A second experiment was aimed at comparing coccinellid instar-specific survival depending on whether interactions with chrysopid larvae occurred on the lower or upper leaf surface. The coccinellid could drop only when on the lower surface. A Petri dish (7 cm in diameter), the sides of which were coated with fluon, served both as the "upper surface" (Petri right side up) and as the "lower surface" (Petri upside down).

The coccinellid was first introduced in the Petri dish, followed by the chrysopid at the opposite section. Tests lasted 15 minutes and ended with the death of one of the predators or the dropping of the coccinellid. Conditions for determining the validity of the experiment were the same as for the preceding one.

For each larval stage, the mortality on the lower surface was compared to that on the upper surface (goodness of fit G-test). Mortality was further compared between larval stages (likelihood ratio G test). The proportion of coccinellids having dropped from the lower surface was compared, according to coccinellid instar, using a G-test. Fifteen to seventeen replicates per surface were carried out for each coccinellid instar.

Results

Coccinellid mortality on plants differs significantly according to the larval stage involved ($G_3=10.9$, $P<0.02$). Mortality of first and second instars (47%) was significantly higher than that of third and fourth instars (<15%) (Figure 1A). Similarly, the percentage of fatal contacts decreased significantly with larval age ($G_3=35.5$, $P<0.0001$) (Figure 1B). No lacewing was killed during encounters with coccinellids.

The outcome of confrontations differed markedly according to the larval stage involved. In all cases, young instars (I and II) were expelled from the plant. They were either killed or left the plant following escape (dropping and fleeing), whereas 28% and 56% of third and fourth instar larvae, respectively, remained on the leaf after 30 minutes (Figure 2).

In Petri dishes, larval mortality was lower on the lower than on the upper surface. Mortality decreased significantly by 79% for first instars ($G_1=18.7$, $P<0.0001$) and by 100% for fourth instars ($G_1=9.95$, $P<0.01$). A similar tendency was observed for second and third instars, although the decrease was not significant. As with the preceding experiment, mortality of coccinellids introduced on the upper surface decreased with larval age ($G_3=9.97$, $P<0.04$) (Figure 3). However, the vulnerability of all stages was similar on the lower surface ($G_3=7.81$, $P>0.08$).

The nature and frequency of successful defensive behaviours differ according to coccinellid instar (Figure 4). Differences are observed essentially between

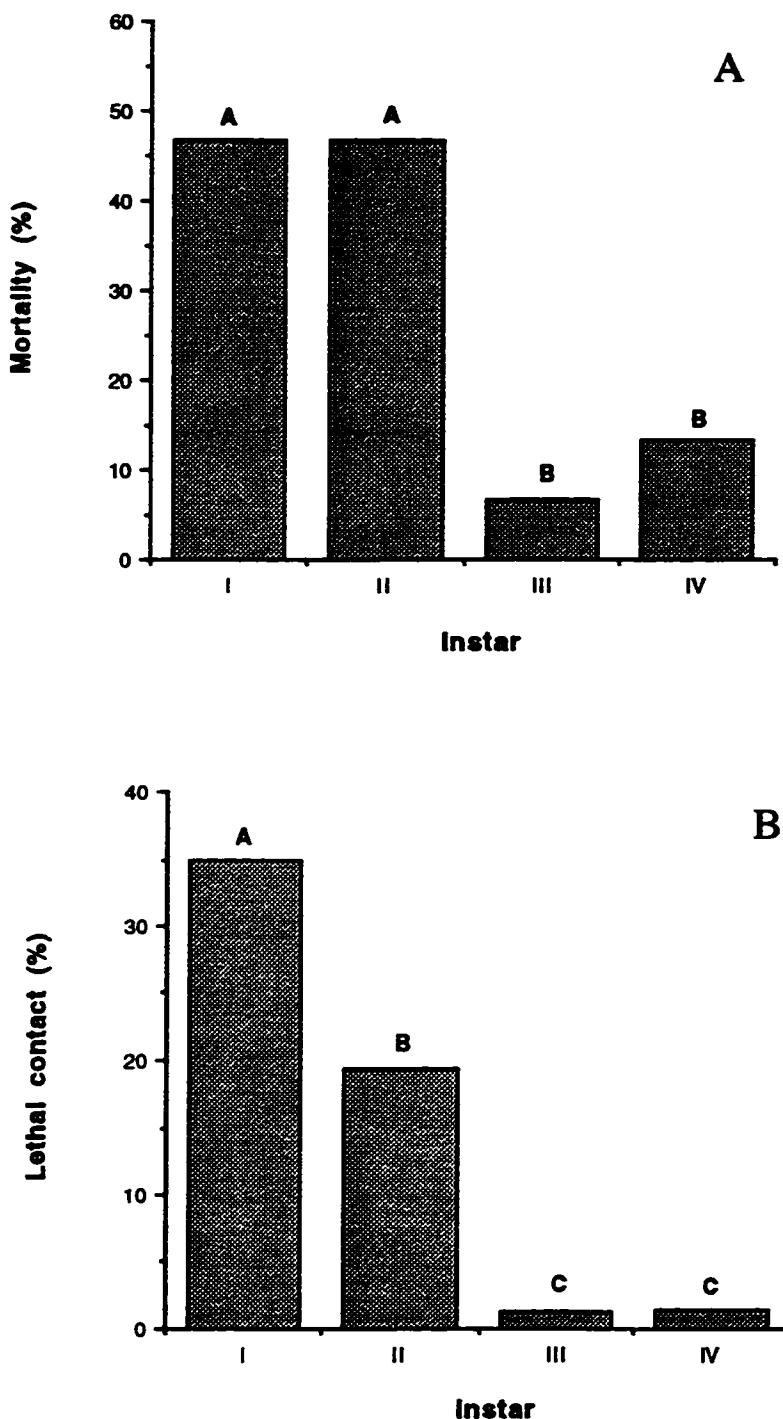


Figure 1. Vulnerability of *Coleomegilla maculata* larvae in the presence of third instar *Chrysoperla rufilabris*. (A) Mortality (%), (B) Lethal contact (%). Percentages followed by different letters are significantly different (G-Test, $P<0,05$). $n=15$.

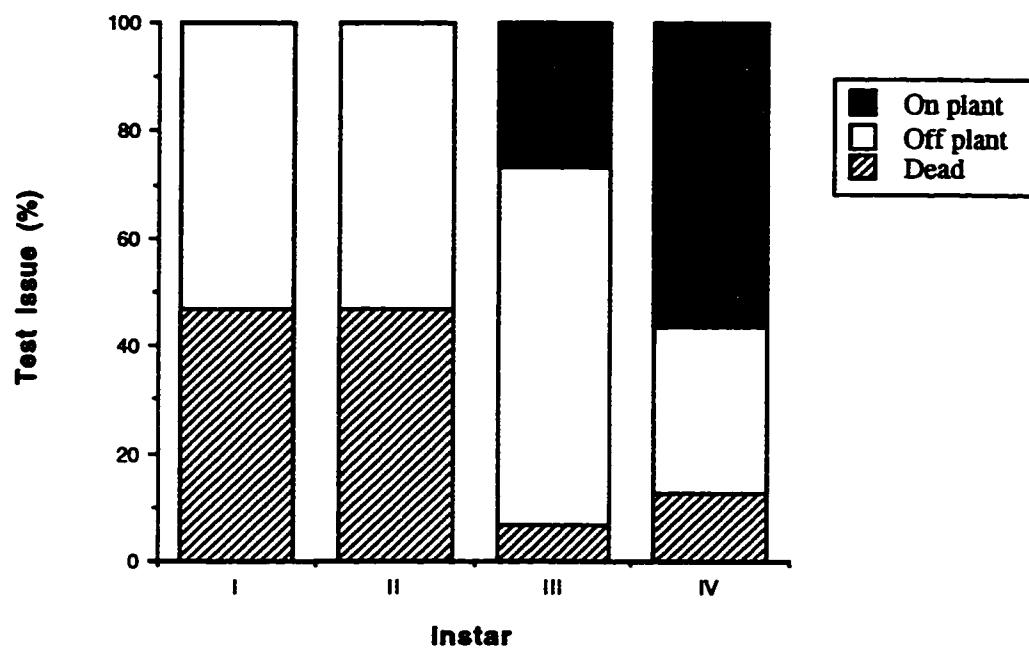


Figure 2. Percentage of *Coleomegilla maculata* larvae found on the plant, off the plant or dead following an interaction with third instar *Chrysoperla rufilabris*. n=15.

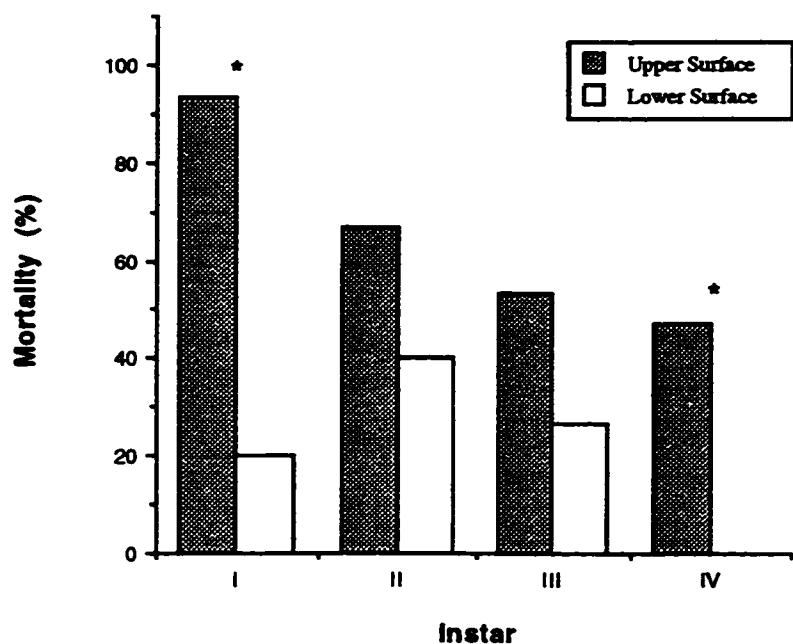


Figure 3. Mortality (%) of *Coleomegilla maculata* larvae in the presence of third instar *Chrysoperla rufilabris* on the upper and lower surface of a Petri dish. Asterisks indicate significant differences between surfaces (G-Test, $P<0,05$). $n=15$ to 17.

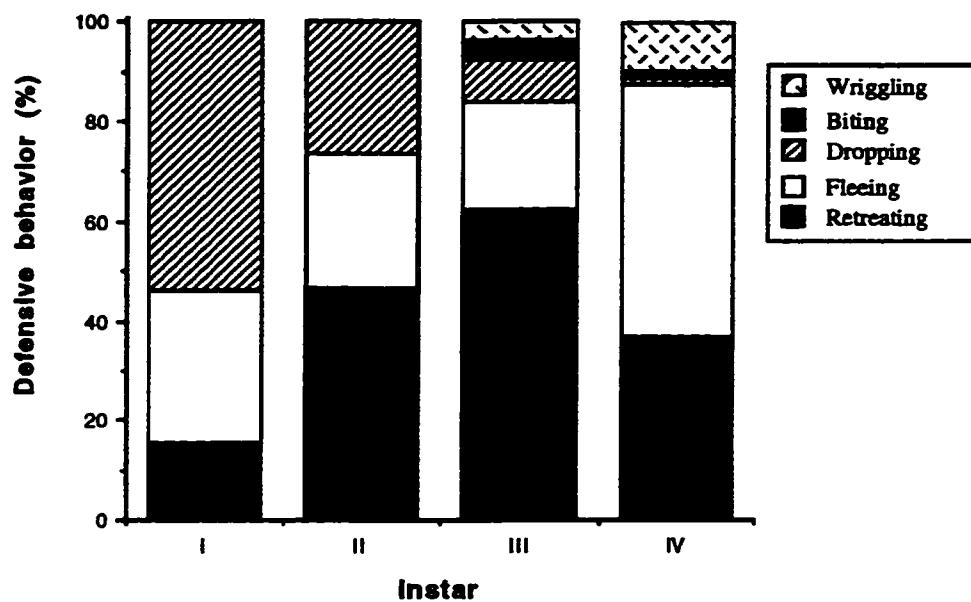


Figure 4. Percentage of successful defensive behaviours displayed by *Coleomegilla maculata* larvae in the presence of third instar *Chrysoperla rufilabris*. n=15.

young (I and II) and old (III and IV) instars. Escape reactions (retreating, fleeing & dropping) accounted for all of the successfull defensive behaviours used by first and second instars. They also represent the great majority of defenses employed by older larvae. Third and fourth instars exhibited two different types of successfull defense: biting and wriggling, which represent 7.5% and 11.0% respectively of the defensive behaviour they used.

In Petri dishes, during the tests carried out on the lower surface, there was no significant difference between the coccinellid instars in the use of dropping as a means of escaping the lacewing. Proportions ranged from 53% to 93% ($G_3=0.91$, $P>0.80$).

Discussion

Our experiments show significant variation both in vulnerability and defensive behaviour of *C. maculata* larval stages. Consistent with our prediction, vulnerability of lady beetle larvae decreased with age. Such a pattern may result from morphological and/or behavioural differences between stages.

In arthropods, size is a key factor in predator-prey interactions and, if we exclude ambush and trap-building species, as well as those that use venom or hunt in groups, the great majority of predators attack lower-sized prey, against which they are the most efficient (Sabelis, 1992). During larval development, lady beetles, like most aphidophagous insects (Syrphidae, Cecidomyiidae, Chrysopidae, Hemerobiidae), undergo a considerable increase in size, which is accompanied by an increase in speed mouvement and vigour. In our tests, smaller (younger) lady beetle larvae were much more vulnerable than larger (older) larvae. Canard & Duelli (1984) have shown that predation efficiency of a lacewing larva (proportion of successful attacks per encounter) is nearly 100% when the lacewing/prey size ratio is high, whereas it may fall to less than 10% with larger prey or with prey that actively defend themselves. Similarly, during heterospecific confrontations between coccinellids, Agarwala & Dixon (1992) have also observed that the youngest larvae were the most vulnerable.

However, as shown by Lucas *et al.* (1998), when opponents were of similar size or when the coccinellid larva was bigger than the chrysopid larva (Coccinellid IV x Chrysopid III), coccinellids were most often killed by chrysopids. Sengonca and Frings (1985) also noted the superiority of *Chrysoperla carnea* Stephens larvae over *Coccinella septempunctata* L. larvae with similar vigour. A possible explanation lies in the conformation of the mouthparts of the two species. Lacewings possess very elongated hook-like mouth parts, which allow them to capture prey at a certain distance from the insect's body (Gepp, 1984). Furthermore, once integuments are pierced, prey have difficulty freeing themselves from lacewings. On the other hand, coccinellids possess crushing-type mouthparts (Iablokoff-Khnzorian, 1982) which do not permit attacks from a distance. Thus, large body size does not appear to be a dissuasive defense for spotted lady beetles against lacewings, as observed in other predator-predator interactions (Pearson, 1988).

Besides morphological characteristics, defensive behaviours of lady beetle larvae change with age. In our experimental set-ups, lady beetles could defend either during the attack *per se*, or during the subjugation phase. Young larvae (I and II instars) cannot actively defend themselves successfully during the subjugation phase, and must therefore escape prior to actual contact with the aggressor. On the other hand, older larvae (III and IV instars) possess two types of relatively efficient behavioural defenses: escape-type behaviours which occur during an attack and aggressive behaviours which occur during subjugation and provide older larvae with an additional opportunity to escape from predation. The most efficient defensive strategies are generally those involving several mechanisms (Gross, 1993). The absence of efficient aggressive defenses in young larvae is also observed in insects attacked by parasitoids, for which aggressive behaviours are more efficient in older larvae than young larvae (Gross, 1993). Oviposition success of *Aphelinus asychis* Walker (Aphelinidae) on the pea aphid, *A. pisum*, is lower when attacking large than small aphid nymphs (Gerling *et al.*, 1990).

Escape behaviours were the principal defensive reactions of all lady beetle larval stages. This is a very common pattern in arthropods, be they herbivores (Norman, 1995) or predators (Pearson, 1988; New, 1991; Lovei & Sunderland, 1996).

Dropping represents a major and efficient component of the spotted lady beetle defensive strategy, particularly for young larvae. It allows coccinellid larvae to leave instantly the searching area of other intraguild predators. Contrary to retreating, fleeing or fighting behaviours, which depend upon the motor capacities and the vigour of the individual, dropping is independent of the age/size of the attacked larva. However, dropping to the ground does not have the same consequences for a first instar larva than for a fourth instar larva. Survival of the larva after dropping is dependent upon the risks of predation by ground predators (see Winder, 1990; Winder *et al.*, 1994), dessication (Roitberg & Myers, 1979) and on the capacity of the larva to find another feeding site. Older coccinellid larvae are better equipped to escape from predators, to survive abiotic stresses and, furthermore, they have greater autonomy in absence of food. Risks associated with dropping are therefore lower for older larvae. In some instances, the lacewing circumvented the dropping behaviour of lady beetles either by falling with its prey without releasing it, or by holding the lady beetle in the air with its buccal hooks until the prey died. Five drops out of 72 (6.9%), involving at least one of each larval instar, were thus prevented.

For third and fourth coccinellid instars, 7.5 and 11.0% respectively of the successful defensive strategies involved aggressive behaviour. In predatory arthropods, the use of fighting as a defense during interspecific interactions is common, for example in earwigs (Barnard, 1983), tiger beetles (Pearson, 1988), ground beetles (Lovei & Sunderland, 1996), nabids (Lattin, 1989) and predatory ants (Hölldobler & Wilson, 1990). An aggressive defense requires the appropriate weapons (Sih, 1987), and predators, because of their mode of survival, possess natural weapons intended to kill prey or to be used as a means of defense.

Fighting-type defenses, nevertheless, represent ultimate defenses (Alcock, 1984) and, for the victim, it is preferable to interrupt the predation sequence in its initial phases since risks of mortality or injuries, as well as the amount of energy required, increase with fighting (Endler, 1991). In our study, the use of second-line defenses (fighting) represents less than 11% of all defenses used successfully.

Acknowledgments

This research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to D. Coderre and J. Brodeur, and by graduate scholarships from NSERC, the Pest Management Society of Canada (PMSC) and the Entomological Society of Canada (ESC) to E. Lucas. We thank M. Veilleux & S. Demougeot for their help conducting the experiments.

R e f e r e n c e s

-
- Agarwala B.K. & Dixon, A.F.G.** - 1992. Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. *Ecol. Entomol.*, 17, 303-309
- Alcock, J.** - 1984. Animal Behaviour, an Evolutionary Approach. 3rd ed. *Sinauer Associates Inc.*, Sunderland (Massachusetts), 596 p.
- Barnard, C.J.** - 1983. Animal behaviour, Ecology and Evolution. *John Wiley and Sons*, New York , 339 p.
- Canard, M & Duelli, P.** - 1984. Predatory behaviour of larvae and cannibalism. In: Biology of Chrysopidae (M. Canard, Y. Semeria & T.R. New, eds). - *Junk*, Boston, 92-100.
- Dixon, A.F.G.** - 1958. Escape responses shown by certain aphids to the presence of *Adalia decempunctata*. *Trans. R. Entomol. Soc. London*, 110, 319-334
- Edmunds, M.** - 1974. Defence in Animals. *Longman Inc*, New York , 358 p.
- Endler, J.A.** - 1986. Defense against predators. In: Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates (M.E. Feder, & G.V. Lauder, eds) - *Univ. of Chicago Press*, Chicago, 109-134.
- Endler, J.A.** - 1991. Interactions between predators and prey. In: Behavioural Ecology; An Evolutionary Approach (J.R. Krebs, & N.B. Davies, eds) - *Blackwell Scientific Publications*, Oxford, 169-202.
- Evans, H.F.** - 1976. The role of predator-prey size ratio in determining the efficiency of capture by *Anthocoris nemorum* and the escape reactions of its prey, *Acyrtosiphon pisum*. *Ecol. Entomol.*, 1, 85-90.

- Gepp, J.** - 1984. Morphology and anatomy of preimaginal stages of Chrysopidae: a short survey. In: Biology of Chrysopidae (M. Canard, Y. Semeria & T.R. New, eds). - Junk, Boston, 9-18.
- Gerling, D., Roitberg, B.D. & Mackauer, M.** - 1990. Instar-specific defense of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*: influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *J. Insect Behav.*, 3, 501-514.
- Gross, P.** - 1993. Insect behavioural and morphological defenses against parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.*, 38, 251-273.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O.** - 1990. The Ants. *Harvard Univ. Press*, Cambridge (MA), 732 p.
- Iablokoff-Khnzorian, S.M.** - 1982. Les coccinelles; coléoptères - Coccinellidae. *Société nouvelle des éditions Boubée*, Paris, 568 p.
- Lattin, J.D.** - 1989. Bionomics of the Nabidae. *Annu. Rev. Entomol.*, 34, 383-400.
- Laurenzen, M.K.** - 1994. High juvenile mortality in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and its consequences for mutual care. *J. Zool. (London)*, 234, 387-398.
- Lovei, G.L. & Sunderland, K.D.** - 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.*, 41, 231-256.
- Lucas, E., Coderre, D. & Brodeur, J.** - 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79, 1084-1092.
- New, T.R.** - 1991. Insects as predators. *New South Wales University Press*, Kensington (Australia), 172 p.
- Norman, A.P.** - 1995. Adaptative changes in locust kicking and jumping behaviour during development. *J. Exp. Biol.*, 198, 1341-1350.

- Pearson, D.L. - 1988. Biology of tiger beetles. *Annu. rev. Entomol.*, 33, 123-147.
- Polis, G.A. & Holt, R.D. - 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 7, 151-154
- Polis, G.A., C.A. Myers & R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20, 297-330.
- Roitberg, B.D. & Myers, J.H. - 1979. Behavioural and physiological adaptations of pea aphids (Homoptera: Aphididae) to high ground temperatures and predator disturbance. *Can. Entomol.*, 111, 515-519.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, R. & Armer, C.A. - 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia*, 96, 439-449.
- Rosenheim, J.A., Kaya, H.K. , Ehler, L.E. , Marois, J.J. & Jaffee, B.A. - 1995. Intraguild predation among biological control agents: Theory and evidence. *Biol. Control*, 5, 303-335.
- Sabelis, M.W. - 1992. Predatory Arthropods. In: Natural enemies, the Population Biology of Predators, Parasites and Diseases (Crawley, M.J., ed) Blackwell Scientific Publications, Oxford, 225-265.
- Scherrer, B. - 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Chicoutimi (Canada), 850 p.
- Sengonca, C. & Frings, B. - 1985. Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. *Entomophaga*, 30, 245-251.

Sih, A. - 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological Overview. In: *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities* (W.C. Kerfoot, & A. Sih, eds) - *University Press of New England*, Hanover (NH.), 203-224.

Statview for Mc-Intosh - 1992. *Abacus Concept Inc.*, Berkeley (CA), 466 p.

Winder, L. - 1990. Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecol. Entomol.*, 15, 105-110.

Winder, L., Hirst, D.J., Carter, N., Wratten, S.D. & Sopp, P.J. - 1994. Estimating predation of the grain aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators. *J. Appl. Ecol.*, 31, 1-12.

Wratten, S.D. - 1976. Searching by *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) and escape behaviour of its aphid and cicadellid prey on lime (*Tilia x vulgaris* Hayne). *Ecol. Entomol.*, 1, 139-142.

À propos des larves de chrysopes ...

"Sa larve se met sur le dos un vêtement très bizarre, formé de toutes les peaux de pucerons qui ont assouvi sa faim. On dirait un chef sauvage portant à sa ceinture les scalps de ses malheureux adversaires. Si on lui enlève cette belliqueuse couverture, elle sème le carnage autour d'elle, et en quelques heures s'est refait une nouvelle toilette de ses dépouilles opimes."

(Girard 1884).

CHAPITRE III

SELECTION OF MOULTING AND PUPATION SITES BY *COLEOMEGILLA MACULATA LENGI* TIMB. (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): AVOIDANCE OF INTRAGUILD PREDATION ?

Résumé

Au moment de la mue et de la nymphose, les insectes sont vulnérables à toute une panoplie d'ennemis naturels. La sélection de micro-habitats appropriés peut alors constituer une des composantes de la stratégie défensive de l'insecte. Nous avons émis l'hypothèse que la coccinelle maculée *Coleomegilla maculata lengi* (Coccinellidae) sélectionnait des sites de mue et de nymphose lui procurant un refuge face au risque de prédation intragUILDE. Les sites de mue et de nymphose de la coccinelle ont été décrits. Pour chaque site, les risques de prédation par un prédateur intragUILDE la chrysope *Chrysoperla rufilabris* (Chrysopidae) ont également été évalués.

La grande majorité des mues (>60%) avaient lieu sur le plant de pomme de terre dans des sites utilisés par les larves mobiles (non en mue). À l'opposé, 90% des larves quittaient le plant pour nymphoser, et les sites de nymphose différaient significativement des sites utilisés par les larves mobiles de 4ème stade. Les sites de nymphose étaient significativement plus éloignés de la colonie de pucerons que les sites de mue. Lorsqu'un refuge artificiel était présent, il était sélectionné par les larves de 2ème, 3ème et 4ème stade aussi bien pour la mue que pour la nymphose. La vulnérabilité des stades sessiles (mues ou nymphes) différait en fonction de leur position sur le plant, la feuille supportant la colonie de pucerons constituant le site le plus à risque. Les différences dans la stratégie de sélection des micro-habitats pour la mue et la nymphose ont été attribuées à trois principales contraintes auxquelles la larve doit faire face au moment de sélectionner un site de mue/nymphose: le risque de prédation associé au site, le risque de prédation associé à la recherche du site et finalement la dépendance par rapport à la ressource. La sélection des sites de nymphose hors-plant (comparativement à la sélection des sites de mues) se justifiait par 1) une plus grande période d'exposition à la prédation intragUILDE, 2) de plus grandes capacités de combat et de fuite chez les larves de 4ème stade, 3) une plus grande autonomie de la larve et 4) une plus grande capacité de déplacement après la nymphose.

Abstract

Moult ing and pupating insects are vulnerable to an array of natural enemies and one possible component of their defensive strategy is the selection of suitable microhabitats. We hypothesised that larvae of the spotted lady beetle *Coleomegilla maculata lengi* (Coccinellidae) select moulting and pupation sites that effectively reduce their susceptibility to intraguild predation. Moulting and pupation sites were characterized and the associated risk of predation by the lacewing *Chrysoperla rufilabris* (Chrysopidae), a common intraguild predator, was evaluated.

The great majority of moults (>60%) occurred on the potato plant in sites similar to those used by mobile larvae. In contrast, 90% of the larvae left the plant to pupate, and pupation sites were significantly different from sites used by 4th instar larvae. Pupation sites were also more distant from the aphid colony than moulting sites. Second, 3rd and 4th instar larvae selected artificial shelters when present, for both moulting and pupation. Vulnerability of sessile stages (pupae or moults) differed according to their position on the plant, the leaf supporting an aphid colony being the most risky site. The different micro-habitat selection strategy for moulting and pupating was attributed to three main constraints larvae have to face: predation-risk at the site, predation-risk during prospection, and resource dependance. The selection of a pupation site outside of the plant (compared to moulting sites) would be advantagous given 1) a greater time of exposure to intraguild predation, 2) a better fighting and escaping ability of 4th instar larvae, 3) a greater autonomy of the larvae in absence of food, and 4) a greater displacement capacity after pupation.

Introduction

Ontogenetic transformation phases like shedding (amphibians, reptilians, birds) or moulting and metamorphosis (arthropods) may disrupt physiological, morphological and behavioural patterns of animals. Such disruptions temporarily handicap normal reproductive, foraging and defensive functions (Soluk 1990). For instance, several studies have demonstrated that shedding and moulting individuals are highly vulnerable to intraspecific (Polis 1981, Crump 1992), intraguild (Dick et al. 1990) and extraguild predation (Soluk 1990). One of the main detrimental effects associated with shedding and moulting is reduced locomotion (Wassersug and Sperry 1977). Sessile stages cannot benefit from escape or aggressive behaviours normally displayed by mobile individuals and are more likely to be killed by predators.

Holometabolous insects are immobile (or sessile) as eggs and pupae as well as during moulting. Moulting, a periodic process of shedding the exoskeleton, is divided into two phases: exuviation, the shedding of the old cuticle, and post-exuviation, the sclerification of new teguments. The insect usually remains immobile during the first phase, whereas it can move during the second. Few studies have evaluated the vulnerability of moulting insects to natural enemies. However, it has been shown that moulting individuals may reduce mortality through predator avoidance in time or space, one of the most common defensive strategy of slow-moving or sessile animals (Sih 1987, Evans 1990). For instance, larvae of the mayfly *Ephemerella subvaria* McDunnough moult more frequently during daytime when predatory stoneflies are less active (Soluk 1990). The springtail *Isotoma carpenteri* Börner (Collembola: Isotomidae) delays moulting when predation risk by pseudoscorpions is high (Witt & Dill 1996).

Pupation is a more complex process than moulting, and includes thorough physiological and morphological transformations, such as genesis of sexual organs and wings. Pupae are usually sessile and protected by morphological (Hinton 1955; Völkl 1995), chemical (Edmunds 1974, Bowers 1992, Attygale et al. 1993), and behavioural defenses (Hinton 1955). Pre-pupating stages have been shown to select pupation sites that lower the probability of predation or of hyperparasitism. For example, Brodeur and McNeil (1989, 1992) showed that the

aphid parasitoid *Aphidius nigripes* Ashmead has the ability to induce its host to leave the aphid colony and to mummify in specific microhabitats where the incidence of hyperparasitism of pupae is reduced. Tschinkel (1981) observed that Tenebrionid larvae tend to disperse just prior to pupation to reduce the risk of cannibalism. Also, aquatic larvae of *Toxorhynchites* sp. (Diptera: Culicidae) enter a phase of "frenzy killing" at the end of their larval development and eliminate, without feeding on them, all invertebrate predators they encounter in the water hole (Corbet and Griffiths 1963).

In the present work, we studied the susceptibility to predation of moulting and pupating spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata lengi* Timb. (Coleoptera: Coccinellidae), a common predator of several aphid species. The immature coccinellid goes through four larval instars, therefore three moults, before pupating (Warren and Tadic 1967). Just prior to moulting and pupating, the larva stops feeding and attaches itself to the substrate by the anal pseudopod (Majerus 1994). As shown by Lucas et al. (1997, 1998) larvae and pupae of *C. maculata* are highly vulnerable to intraguild predation. In this paper, we tested the hypothesis that coccinellid larvae select moulting and pupating sites that lower mortality by natural enemies. We first characterized moulting and pupation sites of *C. maculata*, and then compared them to the within plant distribution of free living larvae. Next, we determined how moulting and pupation site selection might reduce the probability of attack by the lacewing *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae), a sympatric intraguild predator.

Materials & methods

C. rufilabris and *C. maculata* were purchased from Groupe Biocontrôle Inc. (Sainte-Foy, Canada) and reared on the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* Thomas at 23 +/- 1°C, 70% R.H. and L16:D8. All experiments were carried out under the same environmental conditions described above.

Distribution of moults, pupae and mobile larvae

A 4 - 6 leaves potato plant was placed in a plastic container (15 cm in height x 12 cm in diameter), with a muslin covered lid which prevented insects from escaping. The stem of the plant passed through a hole in the cage floor into a second container filled with water. Leaves were identified as follows: the lowest leaf: F1, the second leaf: F2, etc. An aphid colony was established, using clip-cages, on the second leaf (F2), 24 h prior to the test. The aphid density was fixed at 20, 30, 40 and 50 aphids (2nd instar) for *C. maculata* L1, L2, L3 and L4, respectively, and maintained every day. The test started by introducing a coccinellid larva at the base of the plant, a minimum of 24 h before moulting and terminated once moulting or pupation occurred. As exuviae remained attached on the plant, their position was an accurate indication of transformation sites. Exuviae were recorded as being found on or off the plant, and for those on the plant, the precise location (F1, F2, F3-6, terminal, stem), leaf (main or secondary leaflets), upper or lower the surface, and edge or center of the leaf. For mobile larvae, their position on the plant was recorded every hour over a 24 h period. A minimum of 15 replicates were carried out for each larval instar. A distance-index was attributed for each exuvia concerning its position compared to the aphid colony position: 1) exuvia on the same leaf, same leaflet and same surface as the colony, 2) exuvia on the same leaf, same leaflet, but on the surface opposite to the colony, 3) exuvia on the same leaf, but on another leaflet than the colony, 4) exuvia on another leaf than the colony, 5) exuvia off the plant.

Moult and pupation sites were compared with a likelihood ratio G test according to their position on the plant, the leaf, and the side of the leaf. A goodness of fit G test compared the distribution of coccinellids on the surface of the leaflet and on the part of the leaflet to a theoretical ratio of 50%. The mean proportion of selection of each part of the plant by mobile larvae was then compared for each coccinellid instar to the position of the following moult or pupa by a G likelihood ratio test. The distance-index (exuvia-colony) of the moult and of the pupa was compared by a Mann-Whitney U-test.

Selection of an artificial shelter

Tests were performed to evaluate the utilisation of an artificial shelter (refuge) by moult and pupating coccinellid larvae. A *C. maculata* larva was placed in

a Petri dish (5 cm x 1 cm) covered with muslin. Each Petri dish contained a moist cotton wick (1.5 cm x 0.5 cm), pollen as a food source and a clear plastic bubble as a shelter (3 cm x 3 cm). Since the plastic shelter was transparent, light intensity should not be a significant factor in site selection. Four stages (*C. maculata* L1-1st moult, L2-2nd moult, L3-3rd moult, L4-pupation) were tested and the position of exuviae found on Petri dish, cotton wick, pollen and plastic shelter was recorded. Twenty replicates were carried out per treatment. A theoretical randomized distribution of exuviae on the four sites was calculated based on their relative surface (Petri dish: 77% of total surface, cotton wick: 2.5%, pollen: 1.6% and plastic shelter: 18.9%). The theoretical and observed distributions of each coccinellid instar for moulting/pupating sites were compared using a G-test.

Vulnerability of mobile larvae and moults

Vulnerability of mobile and moulting *C. maculata* to *C. rufilabris* was evaluated on a potato stem (10-13 cm), standardized to one leaf (6 x 5 cm) and located at a height of 3 - 5 cm. Moulting larvae were selected after they had attached to the substrate but prior to exuviation.

A mobile (L1, L2, L3 or L4) or a moulting larva (1st, 2nd or 3rd) of *C. maculata* was placed in the center of the upper side of the leaf. A 3rd instar larva of *C. rufilabris*, starved for 24 h before the test, was then introduced on the stem, its head facing the leaf. The experiment lasted 1) 30 min, or 2) until the chrysopid killed the coccinellid, or 3) ended when the coccinellid left or fell from the leaf. A replicate was considered valid when the lacewing came in contact (front part) with the coccinellid. The occurrence of predation during the exuviation and post-exuviation phases were recorded. The proportion of fatal contacts was calculated by dividing the number of contacts from the chrysopid that caused the death of the coccinellid by the total number of contacts between the two predators. Fifteen replicates per treatment were done. Mortality of mobile larvae and moults, as well as the proportion of fatal contacts during the exuviation and post-exuviation phases were compared using a likelihood ratio G test.

Risk associated to moulting site

Coccinellid vulnerability to *C. rufilabris*, during the moulting process, was evaluated at different sites on the potato plant. Given difficulty to synchronise coccinellid moults, we used 2nd instar *C. maculata* larvae pinned by their last abdominal segment to the plant as "pseudomoult". Pseudomouls did not have a superior defensive capacity than mobile larvae because they were not able to escape and *C. maculata* 2nd instar larvae did not have efficient aggressive defenses against *C. rufilabris* 3rd instar larvae (Lucas et al. 1997). In addition, over 90% of non-attacked pseudomouls were alive after 24 h. Pseudomouls were fixed in 14 different sites on the plant: on the stem, on the terminal portion and for leaves F1, F2 and F3+, on both surfaces and on the edge and the center of the leaf. Forty *M. euphorbiae* 2nd instar aphid nymphs were introduced on the second leaf (F2) and kept in a clip-cage 24 h before the beginning of the experiment. The test started with the introduction of a 3rd instar *C. rufilabris* larva on the petiole of the second leaf. Fifteen replicates were used. After 24 h, the mortality of pseudomouls by the lacewing was determined under a microscope. Mortality of pseudomouls was compared by likelihood ratio G tests according to the position on the plant (F1, F2, F3-6, terminal, stem), as well as the surface and the position (edge or center) on the leaf.

Results

Distribution of moults, pupae and mobile larvae

Mouls occurred in microhabitats similar to those used by foraging mobile larvae (L1 vs 1st moult: $G_5=10.83$, $P>0.050$, L2 vs 2nd moult: $G_5=8.94$, $P>0.100$, L3 vs 3rd moult: $G_5=10.48$, $P>0.050$). There was no significant difference between sites selected for 1st, 2nd and 3rd moulting ($G_{10}=14.11$, $P>0.100$), most of them occurring on the plant. All parts of the plant were used for moulting except for the stem (Figure 1, left). The terminal portion was used only by the 1st moult. Main and secondary leaflets were used in the same proportion for the three moults ($G_2=0.83$, $P>0.500$) (Table 1). Both surfaces of the leaf were also equally used for the 1st ($G_1=1.03$, $P>0.250$) and the 3rd moult ($G_1=0.41$, $P>0.250$).

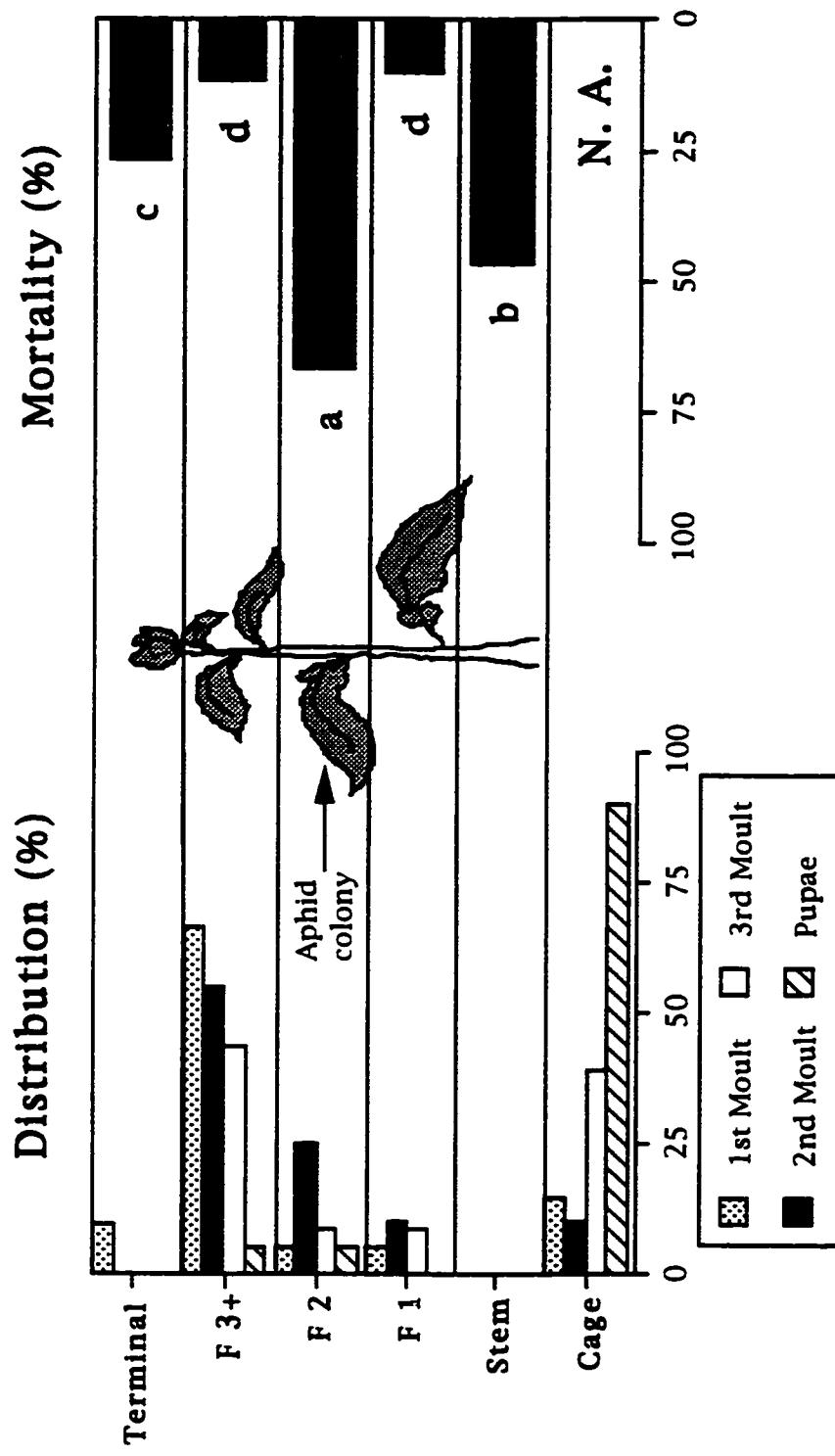


Figure 1. Distribution of moulting and pupation sites selected by *Coleomegilla maculata* larvae on a potato plant (on the left). Corresponding mortality of *C. maculata* pinned larvae in the presence of a *Chrysoperla rufilabris* 3rd instar larva (on the right). Different letters indicate a significant difference in *C. maculata* mortality between sites ($P < 0.05$). N.A. = non applicable, $n > 14$.

Table 1- Distribution of *Coleomegilla maculata* moults and pupae on potato plants. n>19.

Number (n)	Moults			Pupae		
	1st		2nd	3rd		
- on plant	18		18		13	2
- off plant	3		2		8	18
Sites	%	n	%	n	%	n
<u>Side of the leaf</u>						
- upper	33.3 (a)	6	16.7 (a)	3	38.5 (a)	5
- lower	66.7 (a)	12	83.3 (b)	15	61.5 (a)	8
<u>Leaflet chosen (**)</u>						
- main	37.5 (a)	6	50.0 (a)	9	30.8 (a)	4
- secondary	62.5 (a)	10	50.0 (a)	9	69.2 (a)	9
<u>Site on the leaflet (***)</u>						
- center	8.3 (a)	1	15.4 (a)	2	23.1 (a)	3
- edge	91.7 (b)	11	84.6 (b)	11	76.9 (a)	10

Different letters indicate a significant difference within a site for each instar (P <0.05).

(*) As only two individuals pupated on the plant, statistical analysis was not carried out.

(**) In some cases, moult/pupation occurred on terminal part (no leaflet).

(***) When moult occurred on smallest leaflets, it was not possible to choose between center and edge.

However, the 2nd moult was found significantly more often on the lower surface of the leaf ($G_1=4.66$, $P<0.050$). The edges, that represent about 50% of the leaf surface, were more often used for moulting than the center of the leaf by the 1st moult ($G_1=5.80$, $P<0.025$) but not by the 2nd and 3rd moults.

Pupation sites differed significantly from moulting sites ($G_{15}=47.15$, $P<0.001$) (Figure 1, left), 90% of 4th instar larvae left the plant to pupate on the cage. Mobile 4th instar larvae foraged in microhabitats different from sites selected for pupation ($G_5=14.27$, $P<0.025$). Pupae were excluded from the analysis concerning face, leaflet and edge/center use, because pupation occurred only twice on the plant.

The distance between pupation site and the aphid colony was greater than the distance between moulting site and the aphid colony (Mann-Whitney-U, 1st moult vs pupa: $P<0.001$, 2nd moult vs pupa: $P<0.001$ and 3rd moult vs pupa: $P<0.001$). There was no difference in the distance-index between the three moults (Mann-Whitney-U, 1st vs 2nd moult: $P=0.506$, 1st vs 3rd moult: $P=0.225$, 2nd vs 3rd moult: $P=0.137$).

Selection of an artificial shelter

In the Petri dish, moulting and pupation sites were similar ($G_9=16.04$, $P>0.050$) (Figure 2). Second moult ($G_3=12.59$, $P<0.010$), 3rd moult ($G_3=20.81$, $P<0.005$) and pupation ($G_3=9.27$, $P<0.050$) occurred more often in the shelter than predicted by the theoretical proportion (18.90%).

Vulnerability of mobile larvae and moults

First moults were no more susceptible to lacewing predation than mobile 1st and 2nd instar larvae ($G_1=1.23$, $P>0.250$) (Figure 3). All other moulting/pupating stages were more vulnerable than mobile larvae (2nd moult vs 2nd and 3rd instar: $G_1=12.02$, $P<0.005$, 3rd moult vs 3rd and 4th instar: $G_1=15.50$, $P<0.005$). Mortality by lacewing predation was similar for the three moults ($G_2=0.901$, $P>0.500$). The proportion of fatal contacts was significantly higher during exuviation than during the post-exuvial phase (1st moult: $G_1=33.67$, $P<0.005$, 2nd moult: $G_1=9.66$, $P<0.005$, 3rd moult: $G_1=35.05$, $P<0.005$) (Figure 4).

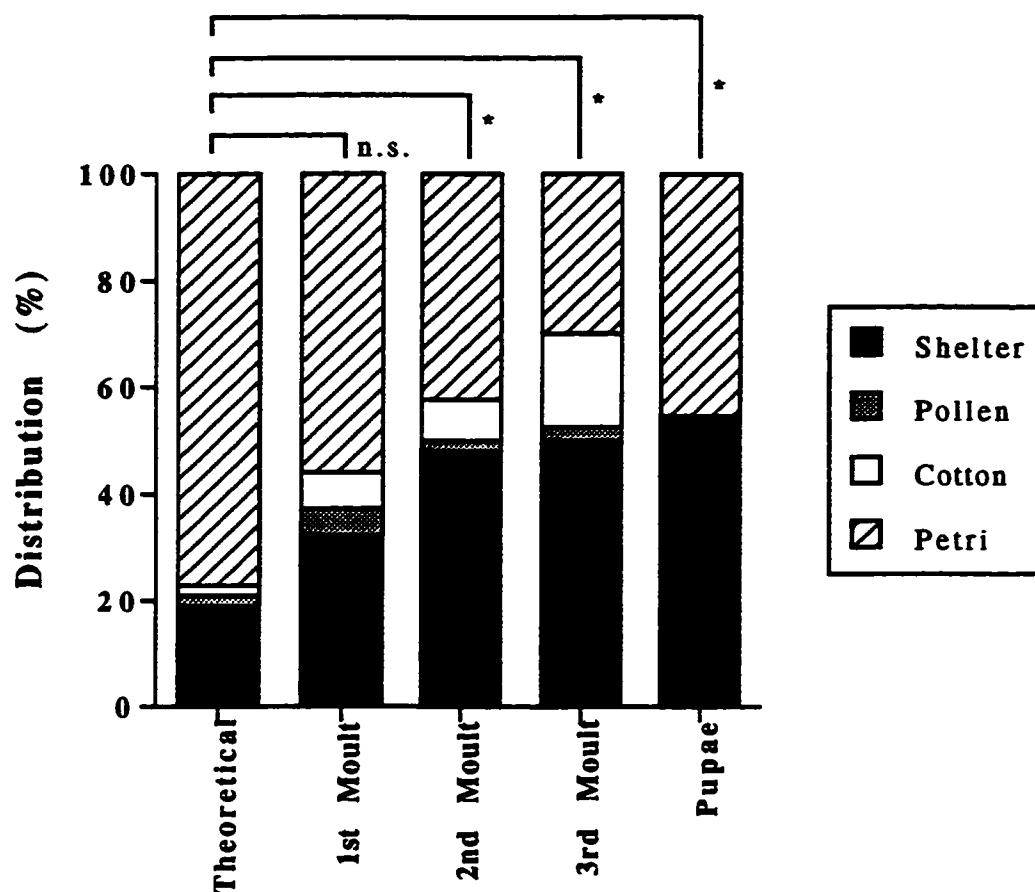


Figure 2. Distribution of moulting and pupation sites selected by *Coleomegilla maculata* larvae in a Petri dish. The asterisk indicates a significant difference between the two selected bars ($P < 0.05$). n=20.

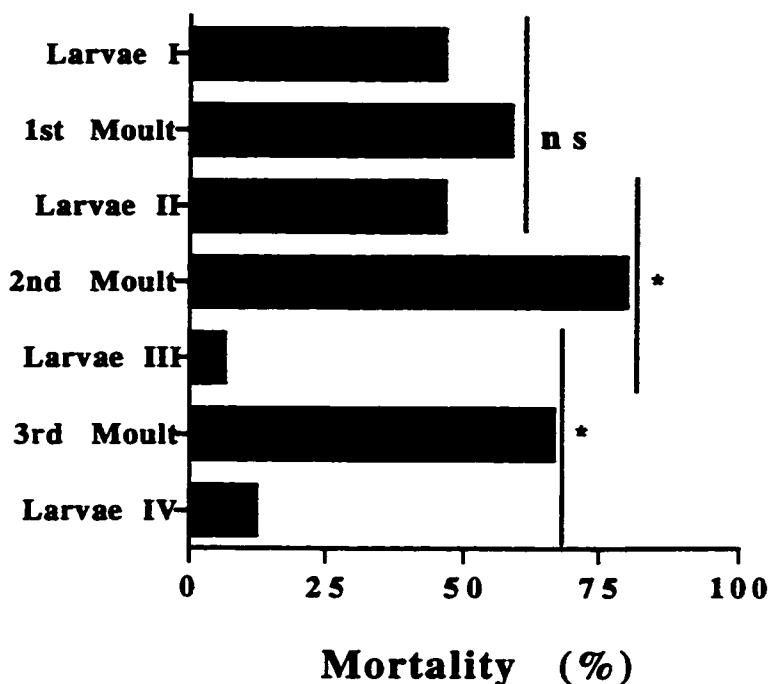


Figure 3. Mortality of *Coleomegilla maculata* mobile and moulting larvae in the presence of a *Chrysoperla rufilabris* 3rd instar larva. The asterisk indicates a significant difference between moults and mobile larvae ($P < 0.05$). $n=15$.

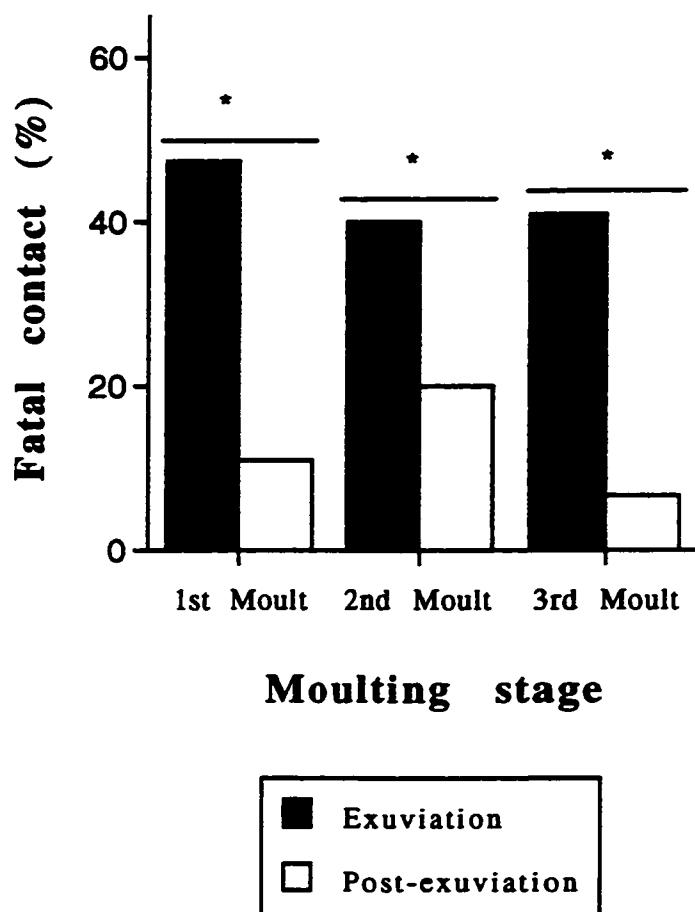


Figure 4. Percentage of fatal contacts during exuviation and post-exuviation of *Coleomegilla maculata* in the presence a *Chrysoperla rufilabris* 3rd instar larva. The asterisk indicates a significant difference between open and solid bars ($P < 0.05$). n=15.

Risk associated to moulting site

Vulnerability of pseudomoults (pinned larvae) to lacewing predation differed greatly according to the site on the plant ($G_4=66.49$, $P<0.005$) (Figure 1, right), the leaf bearing the aphid colony (F2) being the most risky site for moulting/pupating. Leaves without aphids (F1 and F3+) were the safer microhabitats ($G_1=4.45$, $P<0.050$). The face of the leaf ($G_1=0.97$, $P>0.250$) and the different parts of the leaf ($G_1=0.09$, $P>0.750$) did not affect the susceptibility of pseudomoults.

Discussion

Natural enemies and search for enemy free space by potential prey greatly influence the structure of ecological niches (Jeffries and Lawton 1984). In species with complex life cycles such as amphibians and holometabolous insects, frequent habitat shifts occur either during or between larval, adult and metamorphosis stages or periods (Wilbur 1980). For highly vulnerable transformation phases, selection of a protected site could be an effective defensive strategy against predation. In our study, we observed that *C. maculata* microhabitat selection differed significantly for pre-moult and pre-pupating larvae. More specifically, the majority of moults occurred on the plant, whereas 90% of 4th instar larvae left the plant to pupate.

Both premoult and prepupating larvae face the same trade-off: maximizing their growth rate versus minimizing their mortality due to natural enemies. Moult individuals (Fig. 3 and 4) and pupae (Majerus 1994, Lucas et al. 1998) were very vulnerable to intraguild predation by lacewing larvae. For moult/pupating individuals, the site selected highly influenced survival and the most risky site in our study was the leaf supporting the aphid colony (Fig. 1). The clumped distribution of aphids results in an aggregative numerical response of aphid predators in the vicinity of the aphid colony (Frazer 1988), in a shift to an area restricted search behavior (Dixon 1959), and therefore in a higher probability in aphidophagous predator encounters (Hassell 1978). Sites off the plant, considering the distance from the resource (aphids), should then be viewed as safer sites against intraguild predation. Thus, the different site

selection strategy by moulting and pupating larvae could be explained considering the different constraints they must face: 1) their risk during prospection for a site (prospection-risk), 2) their risk during the moult/pupation in the site (site-predation risk) and 3) their dependency on the resource (resource-dependency).

Mouls occurred on the plant in sites used by mobile larvae, and in sites relatively close to the resource. Two constraints can justify this behaviour. First, the larva has to stay close to its food source. In fact, one of the major reasons for larval mortality is the disappearance of food when aphid colonies collapsed (Majerus 1994). If the larva abandons its food site to moult, it has to find it back rapidly, or search for a new one after moulting; secondly, prospecting for a more secure moulting site could be dangerous since it increases chances of a fatal encounter (prospection risk), especially if the main stem of the plant is used, because the main stem is the only access to the upper parts of the plant. Finally, exuviation/post-exuviation lasts for less than an hour which represents less than 1% of the total duration of the preimaginal development of *C. maculata*, thus is a short period of exposure to predation. Thus, the optimal strategy may be to moult on the plant, at the site used by mobile larvae. When available, artificial shelters were selected as moulting sites by 2nd and 3rd mouls, implying that while larvae do not have to leave the resource (resource-dependance) and to prospect for a less risky site (prospection risk), they may select the most suitable local microhabitat.

Pupation sites differ from sites where moulting and mobile larvae occur. Pupation sites were also farther from the resource (aphid colony) than moulting sites. When selecting a pupation site, the coccinellid larva face different constraints than when selecting a moulting site. First, the prepupating 4th instar larva is not as resource-dependent as younger instars because the alate imago emerging from the pupa has a much greater displacement potential than the larva emerging from a moult. Moreover, according to the ephemeral existence of aphid colonies (Majerus 1994) and the duration of the pupal stage, the probability that the food resource will still be available at adult emergence is low. Secondly, pupation lasts 3.8 days at 26.7 °C (Warren and Tadic 1967), which represents 20% of the preimaginal developmental time of *C. maculata*, compared to less than one hour for moulting

and therefore a much longer period of exposure to predation. Thirdly, prospecting for pupation site (by 4th instar) may be less risky than for moulting site (by 1st, 2nd and 3rd instars), since 4th instar larvae are more mobile, stronger and less vulnerable to predation than younger larvae (Lucas et al. 1997, 1998, Sengonca and Frings 1985). Selecting a pupation site away from the plant could be considered as an adaptive response to the high risk of intraguild predation in the vicinity of the food source. Pupae can nevertheless be attacked on the soil by ground predators like carabids (Winder 1990).

Other factors aside from intraguild predation risk, may influence the selection of a pupating site away from the plant. For instance, pupal cannibalism and parasitism by *Phalacrotophora* sp. (Diptera: Phoridae) of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) occurred more intensely on host plants of prey aphids than in other pupation sites. Furthermore, the level of pupal cannibalism was superior close to the aphid colony due to intensive searching by larvae near the aphid colony (Osawa 1992). Also, extraguild predation risk could induce the search for a protected pupal site. Some species of caterpillars select pupation sites according to their cryptic color (West and Hazel 1982). The search for micro-climatic conditions that reduce the duration of pupation (and in consequence of exposure to natural enemies), can also affect site selection, as hypothesized for mummies of *Aphidius nigripes* Ashmead (Hymenoptera: Aphidiidae) (Brodeur and McNeil 1992). In Japan, the winter pupation of *Coccinella septempunctata bruckii* (Mulsant) occurred on stones instead of on plants, where pupae faced the sun in an optimal angle to increase energy captation. The pupation duration and the time of exposure to natural enemies were thereby reduced (Sakuratani et al. 1991).

Pupating aphidophagous coccinellids are attacked by an array of natural enemies including predators (hoverflies, lacewings, hemipteran predators), parasitoids (phorids) and conspecifics (Majerus 1994). The simultaneous occurrence of different defensive strategies is common among animals (Edmunds 1974). Therefore, depending on the enemy, defensive mechanisms other than avoidance of risky sites may be involved. For instance, many defenses used against predators are not efficient against parasitoids (Gross 1993). *C. maculata* pupae could also be protected in some instances by flipping behaviour, by "gin-traps" (sclerotised toothed along junctions of movable

abdominal segments) (Eisner and Eisner 1992; Hinton 1955), by their black coloration that could act as a warning colour (Majerus 1994) and by the presence of toxic alkaloids (precoccinelline or myrrhine) (Blum 1981).

Acknowledgments

This research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to D. Coderre and J. Brodeur, and by graduate scholarships from NSERC, from le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche du Québec (FCAR), and the Canadian Pest Management Society to E. Lucas. We thank M. Veilleux and S. Demougeot for their technical assistance.

R e f e r e n c e s

-
- Attygalle, A.B., McCormick, K.D., Blankespoor, C.L., Eisner, T. and Meinwald, J. 1993. Azamacrolides: A family of alkaloids from the pupal defensive secretion of a ladybird beetle (*Epilachna varivestis*). - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90: 5204-5208.
- Blum, M.S. 1981. Chemical Defenses of Arthropods. - Academic Press., New York.
- Bowers, M.D. 1992. The evolution of unpalatability and the cost of chemical defense in insects. - In: Roitberg, B.D. and Isman, M.B. (eds), Insect Chemical Ecology; An Evolutionary Approach. Chapman and Hall, New York, pp. 216-244.
- Brodeur, J. and McNeil, J.N. 1989. Seasonal microhabitat selection by an endoparasitoid through adaptative modification of host behavior. - Science: 244: 226-228.
- Brodeur, J. and McNeil, J.N. 1992. Host behaviour modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: a strategy to reduce hyperparasitism. - Ecol. Entomol. 17: 97-144.
- Corbet, P.S. and Griffiths, A. 1963. Observations on the aquatic stages of two species of *Toxorhynchites* (Diptera: Culicidae) in Uganda. - Proc. R. Entomol. Soc. London A 38: 125-135.
- Crump, M.L. 1992. Cannibalism in amphibians. - In: Elgar, M.A. and Crespi, B.J. (eds), Cannibalism; Ecology and Evolution Among Diverse Taxa. Oxford Science Publications, Oxford pp. 256-276.
- Dick, J.T.A., Irvine, D.E. and Elwood, R.W. 1990. Differential predation by males on moulted females may explain the competitive displacement of *Gammarus duebeni* by *G. pulex* (Amphipoda). - Behav. Ecol. Sociobiol. 26: 41-45.

- Dixon, A.F.G. 1959. An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). - J. Anim. Ecol. 39: 739-751.
- Edmunds, M. 1974. Defence in Animals. - Longman Inc., New York.
- Eisner, T. and Eisner, M. 1992. Operation and defensive role of "gin traps" in a Coccinellid pupa (*Cycloneda sanguinea*). - Psyche 99: 265-273.
- Evans, D.L. 1990. Predation Prevention: Avoidance and escape behaviors; Introduction. - In: Evans, D.L. and Schmidt, J.O. (eds), Insect Defenses, Adaptative Mechanisms and Strategies of Prey and Predators. State University of New York Press, Albany, pp. 173-174.
- Frazer, B.D. 1988. Predators. - In: Minks, A.K. and Harrewijn, P. (eds), Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control. vol. B. Elsevier Science Publishing Company Inc., New York, pp. 217-230.
- Gross, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. - Annu. Rev. Entomol. 38: 251-273.
- Hassell, M.P. 1978. The Dynamics of Arthropods Predator-Prey Systems. - Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Hinton, H.E. 1955. Protective devices of endopterygote pupae. - Trans. Soc. Br. Entomol. 12: 49-93.
- Jeffries, M.J. and Lawton, J.H. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. - Biol. J. Linn. Soc. 23: 269-286.
- Lucas, E., Coderre, D. and Brodeur, J. 1997. Instar-specific defense of *Coleomegilla maculata lengi* (Coccinellidae): influence on attack success of the intraguild predator *Chrysoperla rufilabris* (Chrysopidae). - Entomophaga 42: 3-12.

- Lucas, E., Coderre, D. and Brodeur, J. 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. - *Ecology* 79: 1084-1092.
- Majerus, M.E.N. 1994. *Ladybirds*. - HarperCollins Publishers, Toronto, Ontario.
- Osawa, N. 1992. Effect of pupation site on pupal cannibalism and parasitism in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). - *Jap. J. Entomol.* 60: 131-135.
- Polis, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 225-251.
- Sakuratani, Y., Ikeuchi, K. and Ioka, T. 1991. Seasonal changes in angle of pupation of *Coccinella septempunctata bruckii* in relation to solar altitude. - In: Polgar, L., Chambers, R.J., Dixon, A.F.G. and Hodek, I. (eds), *Behaviour and Impact of Aphidophaga*. SPB Academic Publishing bv, The Hague, pp. 259-264.
- Sengonca, C. and Frings, B. 1985. Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. - *Entomophaga* 30: 245-251.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. - In: Kerfoot, C.W. and Sih, A. (eds), *Predation, Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, pp. 203-224.
- Soluk, D.A. 1990. Postmoult susceptibility of *Ephemerella* larvae to predatory stoneflies: constraint on defensive armour. - *Oikos* 58: 336-342.
- Tschinkel, W.R. 1981. Larval dispersal and cannibalism in a natural population of *Zophobas atratus* (Coleoptera: Tenebrionidae). - *Anim. Behav.* 29: 990-996.

- Völkl, W. 1995. Behavioral and morphological adaptations of the coccinellid, *Platynaspis luteorubra* for exploiting ant-attended resources (Coleoptera: Coccinellidae). - J. Insect Behav. 8: 653-670.
- Warren, L.O. and Tadic, M. 1967. Biological observations on *Coleomegilla maculata* and its role as a predator of the fall webworm. - J. Econ. Entomol. 60: 1492-1496.
- Wassersug, R.J. and Sperry, D.G. 1977. The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). - Ecology 58: 830-839.
- West, D.A. and Hazel, W.N. 1982. An experimental test of natural selection for pupation site in swallowtail butterflies. - Evolution 36: 152-159.
- Wilbur, H.M. 1980. Complex life cycles. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 11: 67-93.
- Winder, L. 1990. Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. - Ecol. Entomol. 15: 105-110.
- Witt, D.L. and Dill, L.M. 1996. Springtail postmoult vulnerability to pseudoscorpion predation: mechanisms and implications. - J. Insect Behav. 9: 395-406.

À propos des oeufs de chrysopes ...

"À proximité des troupeaux noirs parqués sur le genêt, se dressent de mignonnes aigrettes dont les fils soyeux portent chacun au bout un corpuscule vert, un oeuf. Ce sont les pontes de l'Hémerobe, autre consommateur de pucerons, pontes originales, oscillantes, éveillant le souvenir des filaments suspenseurs en usage chez les Eumènes... Un faisceau de frêle colonnettes exhausse les oeufs au dessus du support. C'est une ponte sur pilotis. Dans quel but ce dispositif singulier ? Comme mes prédecesseurs, j'admire la gracieuse gerbe, qui pour épis porte des oeufs, sans pouvoir me rendre compte de son utilité. Le beau a sa raison d'être tout autant que l'utile et c'est peut-être là l'unique explication."

(Fabre 1897).

CHAPITRE IV

**HOW DO LADYBIRDS (*COLEOMEGLLA MACULATA LENGI*, COLEOPTERA:
COCCINELLIDAE) FEED ON GREEN LACEWING EGGS (*CHRYSOPERLA
RUFILABRIS*, NEUROPTERA: CHRYSOPIDAE)?**

Résumé

Les femelles chrysopes pondent des oeufs au bout de pédicelles de 6 à 8 mm. Ces pédicelles ont un rôle protecteur dans certaines situations. La valeur défensive des pédicelles de *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) a été évaluée face à un prédateur intraguild potentiel: la coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). Les larves I, IV et les adultes de la coccinelle s'attaquaient avec succès aux oeufs sur pédicelle. Chacun des stades utilisait une stratégie comportementale différente pour atteindre et consommer l'oeuf de chrysope.

Abstract

Lacewing females lay eggs on 6 to 8 mm stalks. These stalks protect the egg in some instances. The defensive value of *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) egg stalks has been evaluated against a potential intraguild predator: the twelve-spotted ladybeetle, *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). Larvae I, IV and adult ladybeetles successfully predated lacewing eggs on their stalk, with each stage using a different behavioural strategy to reach and eat the lacewing egg.

Introduction

Intraguild predation, a common interaction among arthropods (Polis et al. 1989) has been investigated recently in aphidophages (Rosenheim et al. 1993; Lucas et al. 1998). Sessile stages of coccinellids, gall midges and lacewings (eggs, moulting individuals and pupae) were shown to be highly vulnerable to intraguild predators (Lucas et al. 1998). Several defensive mechanisms have already been described for eggs of aphidophages, including chemical (Eisner et al. 1996) and structural protection (Canard and Duelli 1984) and behavioural avoidance through females' selection of protected oviposition sites (Lucas et al. unpub.).

Eggs of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) are laid on individual 6 to 8 mm stalks which may provide defense against arthropod predators (Canard and Duelli 1984). According to Hinton (1981), eggs of chrysopids are protected against 1) vertebrate predators due to their small size, 2) non-climbing invertebrates by the stalk, 3) climbing invertebrates by their tough chorion, and 4) large predators able to reach them from the leaf surface by their inability to press them against a rigid surface in order to eat them. The egg pedicel was shown to reduce cannibalism significantly in species with actively searching larvae (Duelli and Johnson 1991), and destalked eggs were more susceptible to predation by coccinellid beetles than were stalked ones (Chen and Young 1941 in Eisner et al. 1996). However, predatory mites prey on stalked lacewing eggs (Alrouechy et al. 1984). Furthermore, stalked eggs of another lacewing species *Ceraeochrysa cubana* (Hagen), were vulnerable to ant predation, and Eisner et al. (1996) described the behaviour of attacking ants as follows: "an ant ascended a stalk, straddled the egg, and cut the egg from the stalk with its mandibles". Another neuropteran, *Ceraeochrysa smithi* (Navas) coated her stalks with droplets of an oily fluid improving egg protection against ants (Eisner et al. 1996). We recently showed in the laboratory that eggs of *Chrysoperla rufilabris* Burmeister were susceptible to predation by the twelve spotted ladybeetle *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Lucas et al. 1998). Further experiments were undertaken to describe the behavioural strategies used by juvenile and adult *C. maculata* to feed on lacewing eggs.

Material & Methods

Adults and larvae of *C. rufilabris* and *C. maculata* were purchased from Groupe Biocontrôle Inc. (Sainte-Foy, Canada). Upon receipt, they were reared in the laboratory on the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* Thomas and maintained at $20 \pm 1^\circ\text{C}$, 60-70% R.H. under a photoperiod of 16 h light and 8 h dark. The coccinellids were starved for 24 h prior to testing to increase their motivation to forage. Tests were carried out in the laboratory at $25 \pm 1^\circ\text{C}$ and 70% R.H.. Five eggs of *C. rufilabris* were glued (Lepage bondfast) at their stalk on the upper surface of a potato leaf (cv Norland.) in a manner analogous to their natural position and distribution (scattered). One individual (1st, 4th instar larva or adult) of *C. maculata* was then introduced to the system. After 24 h, the number of eggs eaten was recorded. Fifteen replicates were carried out separately for each stage of *C. maculata*. Their relative efficacy of predation was compared using a G test (likelihood ratio). During the day, one period of observation (30 min) was made on the predatory behaviour of each coccinellid.

Results & Discussion

A significantly greater proportion of lacewing eggs were eaten by 4th instar (63/75=84%) and adult (60/75=80%) coccinellids than by first instars (23/75=31%) ($G_2=50.42$, $p<0.0001$). Adult and 1st instar ladybirds ate no eggs in 13%, and 27% of exposures. All 4th instars ate at least 1 egg ($G_2=3.68$, $p>0.05$). Detailed observations showed all stages of *C. maculata* to attack successfully lacewing eggs by using different behaviours. First instar larvae grasped the stalk and climbed until they reached the base of the egg with their mandibles and then fed *in situ* ($n=15$). This behaviour occurred where the chrysopid egg was laid on upper or lower surface of the leaf. Fourth instars pushed the stalk over until they reached the egg ($n=17$), while adults stood on their hind legs and ate the egg directly off the stalk ($n=5$). In some cases (<10%), the stalk was broken, mainly with adults coccinellids.

Our observations and those of others (Eisner et al. 1996) confirm that lacewing eggs, despite the presence of the pedicel, can be easily eaten by predators. All stages of *C. maculata* have the capacity to eat lacewing eggs, the behaviour of the beetle changing with age. During their development, the weight, size and physical capacity of the larvae increased considerably (see Lucas et al. 1997). Old larvae, the stalk being too thin to support their weight, were sufficiently strong and heavy to bend the stalk. First instars were unable to bend the stalk, but were sufficiently small and light to climb it, as do 1st instars of lacewings, mites (Alrouechy et al. 1984) and small ants (Eisner et al. 1996). Protective devices such as a tough chorion or difficult handling (see above) were not effective against ladybird predation. The lower predation levels by 1st instar larvae may be due to their inability to detect eggs and/or the difficulty of climbing the stalk.

Acknowledgments

I thank M. Fournier and S. Lapalme for technical assistance, M. Panzutto for reviewing the English and J. Brodeur for reviewing an earlier draft of the manuscript. This research was supported by graduate scholarships from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Canadian Pest Management Society of Canada to E. Lucas.

References

- Alrouechy, K., Y. Sémeria and T.R. New. 1984. Ecology of natural enemies. pp. 187-192 in Canard M., Y. Semeria and T.R. New (Eds), *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk, Boston, Massachusetts, USA.
- Canard, M and P. Duelli. 1984. Predatory behavior of larvae and cannibalism. pp 92-100 in Canard M., Y. Semeria and T.R. New (Eds), *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk, Boston, Massachusetts, USA.
- Duelli, P. and J.B. Johnson. 1991. Adaptive significance of the egg pedicel in green lacewings (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). pp 125-134 in Canard, M., H. Aspöck and M.W. Mansell (Eds), *Current research in Neuropterology. Proceedings of the fourth international Symposium on Neuropterology*. Toulouse, France.
- Eisner, T., A.B. Attygale, W. E. Conner, M. Eisner, E. MacLeod and J. Meinwald. 1996. Chemical egg defense in a green lacewing (*Ceraeochrysa smithi*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 93: 3280-3283.
- Hinton, H.E. 1981. Biology of Insect Eggs. Vol. II. Pergamon Press Ltd. Toronto, Canada.
- Lucas, E., D. Coderre & J. Brodeur. 1997. Instar-specific defense of *Coleomegilla maculata lengi* (Coccinellidae): influence on attack success of the intraguild predator *Chrysoperla rufilabris* (Chrysopidae). *Entomophaga* 42 (1/2): 3-12.
- Lucas, E., D. Coderre & J. Brodeur. 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79: 1084-1092.
- Polis, G.A., C.A. Myers and R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297-330.

Rosenheim, J.A., L. R. Wilhoit and C.A. Armer. 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96: 439-449.

À propos des chrysopes ...

"On les appelle, de leur nom vulgaire, les demoiselles terrestres, de leur nom scientifique, les hémérobes. Sans doute comme moyen de défense, ils exhalent une odeur stercoraire très-pénétrante, qui contraste avec leur apparence délicate et élégante."

(Blanchard 1877).

CHAPITRE_V

**FACTORS AFFECTING OVIPOSITION SITE SELECTION BY
THE PREDATORY MIDGE *APHIDOLETES APHIDIMYZA RONDANI*
(DIPTERA: CECIDOMYIIDAE).**

Résumé

Les oeufs et larves néonates de la cécidomyie aphidiphage *Aphidoletes aphidimyza* Rondani sont vulnérables à la prédation intragUILDE. Les larves sont en outre vulnérables au manque de nourriture. Nous avons étudié en laboratoire sur plants de pomme de terre, le rôle joué par les femelles de *A. aphidimyza* dans la survie et le développement des juvéniles, lors de la sélection des sites d'oviposition. La préférence d'oviposition, mesurée par le nombre d'oeufs déposés dans différents micro-habitats, était positivement corrélée avec la densité de pucerons de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) et avec la pubescence de la plante. Néanmoins, les femelles de cécidomyie n'avaient pas la capacité de discriminer entre des plants colonisés ou non par la coccinelle prédatrice *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake. Finalement, la survie des oeufs de *A. aphidimyza* en présence de larves et d'adultes de *C. maculata* était plus élevée dans les sites à forte densité de trichomes que dans les autres micro-habitats. La sélection par les femelles lors de l'oviposition, de feuilles pubescentes infestées de pucerons traduit les contraintes subies par les larves de cécidomyie en ce qui a trait à la dépendance par rapport à la ressource et au risque de prédation.

Abstract

Eggs and neonate larvae of the aphidophagous midge *Aphidoletes aphidimyza* Rondani are vulnerable to intraguild predation. Larvae are also vulnerable to starvation. The role of *A. aphidimyza* females in selecting suitable oviposition sites for offspring survival and development was investigated in the laboratory on potato plants. Oviposition preference, measured as the number of eggs laid in different microhabitats, was positively correlated with density of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) and plant pubescence. However, midge females do not have the capacity to discriminate between plants colonized or not by the coccinellid predator, *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake. Nevertheless, *A. aphidimyza* egg survival in the presence of *C. maculata* larvae and adults was higher in sites characterized by high density of trichomes than in other microhabitats. The selection of pubescent leaves infested with aphids by ovipositing females reflect both the food dependance and predation risk constraints of immature midges.

Introduction

Oviposition site selection by insects is often made to counterbalance foraging profitability of emerging larvae and vulnerability of eggs to natural enemies. Insect eggs are vulnerable to predation and parasitism and, although they cannot rely on escape or aggressive behaviors present in mobile stages, an array of morphological and chemical defensive devices have evolved (Hinton 1981). For example, eggs may be laid on a stalk (Duelli & Johnson 1991), covered by excrement (Damman & Cappuccino 1991), or protected by armor or oil (Eisner et al. 1996). Furthermore, females can increase egg survival through maternal care or selection of less exposed oviposition sites (Edmunds 1974, Hinton 1981). Choice of a suitable oviposition site also ensures that emerging larvae are in close proximity to a food source. Neonate larvae are usually fragile individuals and subject to dessication and starvation.

The aphidophagous midge *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) is a specialist predator of aphids commonly used in biological control programs (Markulla & Tiittanen 1985). Females lay single or small clusters of eggs on foliage, within or close to aphid colonies (Nijveldt 1988). Ovipositing females have the capacity to discriminate between plant species, plant varieties, artificial substrates, and plants infested or not by aphids (Mansour 1976). El-Titi (1972/1973, 1974) showed that females are able to locate a single infested *Brassica* plant among 75 non-infested plants in a glasshouse, and lay eggs according to aphid density. Such well-developed discriminating capacities are crucial for *A. aphidimyza* survival as neonate larvae have an autonomy of about 63 mm before starving to death (Wilbert 1973).

Confined within aphid colonies *A. aphidimyza* are vulnerable to intraguild predators. Under laboratory conditions, we showed that 70-80% of eggs and larvae of *A. aphidimyza* were killed by the twelve spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) or the lacewing, *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae) (Lucas et al. 1998). Interactions between the midge and its intraguild predators were asymmetric, in favor of the coccinellid and the lacewing. Furthermore, the intensity of intraguild predation generally decreased as the abundance of aphids increased (Lucas et al. 1998).

Selective pressures associated with both the necessity for neonates to find prey rapidly and the risk of intraguild predation on eggs and larvae must have had a significant role in shaping *A. aphidimyza* oviposition strategy. Oviposition site selection could therefore result in a trade-off between ovipositing near a colony in order to favour neonate foraging or further away to reduce the potential impact of intraguild predation.

In this study, we examined some of the factors that influence oviposition site selection by *A. aphidimyza* females. We predicted that when prey are available, females select protected oviposition sites in the vicinity of aphid colony. We also predicted that females avoid aphid colony already exploited by other aphidophagous predators. In the laboratory, we examined the effect of aphid density, plant architecture, trichome density and presence of an intraguild predator on the distribution of *A. aphidimyza* eggs. Next, we determined how oviposition site selection may influence predation on *A. aphidimyza* eggs by the twelve spotted lady beetle.

Material & Methods

Potato aphids, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Homoptera: Aphididae) were collected near Québec City (Canada) and maintained on potato plants, *Solanum tuberosum*, cv Norland. *Coleomegilla maculata* and *A. aphidimyza*, originally obtained from commercial suppliers, were reared on *M. euphorbiae* at $23 \pm 1^\circ\text{C}$ and 60-70% relative humidity under a photoperiod of 16L:8D. In all tests, 2-4-day-old mated *A. aphidimyza* females were used.

Oviposition site selection. Oviposition sites were first characterized according to plant architecture and aphid density. The experimental set-up consisted of a potato seedling with eight leaves placed in a cage (266 mm in height x 105 mm in diameter). Twenty-four hours prior to the test, two cohorts of 20 second instar aphids were introduced on the 2nd (L2) and 5th (L5) leaves using clip-cages. At the beginning of the experiment, clip-cages were removed and five *A. aphidimyza* females were introduced in the cage. Three days later, the position of all *A. aphidimyza* eggs and aphids was recorded and classified as being on the apex, stem or leaves (leaf 1, leaf 2, leaf 3, ... leaf 8) of the potato seedling. This experiment was replicated twelve times. The relationship

between the number of eggs laid and aphid density was analysed using a linear regression (Scherrer 1984).

Effect of trichome density. To evaluate the effect of trichome density on oviposition site selection by *A. aphidimyza*, we first examined the distribution and density of trichomes on 40-50 cm high potato seedlings bearing 11 leaves. Trichome density was measured on different parts of the plant (stem, leaf 1, leaf 2, leaf 3,... leaf 11, apex) and a height index was used, ranging from 1 (lowest leaf) to 12 (apex). We placed a glass ring (1.56 mm in diameter) in the middle of the leaf, adjacent to the main veins, and recorded the number and type of trichomes on both surfaces of the leaf disk (1.91 mm^2) using a stereomicroscope. Two types of trichomes have been observed on potato (Tingey & Laubengayer 1981). Type A are short with a tetralobulate gland at the tip, while type B are long and glandless. Both types of trichomes were pooled in the analysis, as their relative proportion remained constant among plant parts. These observations were replicated twelve times. A linear regression was used to determine the relationship between trichome density and the height index (Scherrer 1984).

Next, we determined if there was a relationship between trichome density and oviposition preference by *A. aphidimyza*. In this instance, one leaf with a low density of trichomes ($< 25 \text{ trichomes/mm}^2$) was offered next to a leaf with a high density of trichomes ($> 50 \text{ trichomes/mm}^2$) to ovipositing females. The two leaves were excised, their petiole plunged into cups filled with water, and placed side by side in the a cage (26 x 36 x 37 cm). Leaves were of similar size, held at the same height, and infested by 16 second instar aphids. Five *A. aphidimyza* females were introduced in the cage at the beginning of the test. Three days later, the number of aphids and *A. aphidimyza* eggs were recorded on each leaf using a stereomicroscope. Eight replicates were conducted. Paired T-tests were used to compare the number of eggs and aphids on both leaves (Scherrer, 1984).

Effect of predator presence. We determined if *A. aphidimyza* females have the capacity to detect the presence of a coccinellid predator on a plant and avoid laying eggs. Two 10 cm high potato seedlings bearing four leaves were placed 50 mm apart in a cage (26 x 36 x 37 cm). A colony of 30 second instar aphids was settled on the third leaf as previously described. For treatments with live predators, 40 aphids were used to compensate for predation and aphids were added daily to the initial number. In all experiments, a predator-free seedling was tested against one with *C. maculata*. Four coccinellid treatments were conducted: 1) two dead adults, 2) two live adults, 3) four dead first instars, and 4)

four live first instars. These treatments allowed us to evaluate the effect of movement and aposematic elytral pattern of adult coccinellids on oviposition pattern of *A. aphidimyza*. Posterior wings of live coccinellids were cut before experiment to prevent flying and the pots were covered with fluon to prevent insect climbing. All coccinellids were found alive at the end of the experiment. Dead predators were glued (Lepage bondfast) on the upper and lower surface of the third or fourth leaf. Four *A. aphidimyza* females were introduced in the cage at the beginning of test. The experiment lasted 72 h and the number of eggs laid on each plant was recorded. Thirteen replicates were conducted per treatment. Paired T-tests were used to compare the number of eggs laid on plants with and without predators (Scherrer 1984).

Susceptibility of *A. aphidimyza* eggs to predation. We examined, in the absence of aphids, the influence of egg distribution and trichome density on the susceptibility of *A. aphidimyza* eggs to predation by *C. maculata*. In the first experiment, a loose batch of five one-day-old eggs was placed in ten sites on a potato seedling: stem, petiole, and upper and lower surfaces of the edge, leaflet, central vein and center of the leaf. Tests started by introducing one coccinellid, starved for 24 h, at the base of the stem. Predator treatments consisted of first and fourth instar larvae and adult of *C. maculata*. Egg mortality was recorded after 24 h. Ten to eleven replicates were carried out for each treatment and predators were used only once. Survival of eggs among sites were compared by G-tests (likelihood ratio).

To determine the effect of trichome density on egg survival, two foliar disks (9 mm in diameter) with low trichome density (<50 type B trichomes) and two foliar disks with high trichome density (>80 type B trichomes) were randomly deposited upper side down on agar in a Petri dish (80 x 15 mm). A batch of ten *A. aphidimyza* eggs was placed in the center of each disk. Tests started with the introduction of a coccinellid predator in between the leaf disks and lasted for two hours. Three stages of the predator were tested: first and fourth instar larvae and adult. Eggs were examined immediately after the test and evidence of predation was assessed under a stereomicroscope. Eleven replicates were obtained for each treatment and predators were used only once. Egg survival, under conditions of low or high trichome density, was compared using Paired T-tests (Scherrer, 1984).

Results

Oviposition site selection. Four hundred and ninety two of the 499 *A. aphidimyza* eggs were laid on the undersurface of the leaves (98.6%), either singly (18.8%), in compact masses (12.6%) or in loose batches (68.6%). All parts of the potato plant were used for oviposition, but very few eggs (1.2%) were found on the stem (Fig. 1). There was a significant positive relationship between the number of eggs laid and aphid density (REG., $F=5.58$, $df=1,138$, $P=0.02$, $R^2=0.04$). However, the relationship was less obvious in the inferior part of the plant (leaves 1 to 4) (Fig. 1).

Effect of trichome density. Trichome density ranged from 2.62 to 16.58 trichomes/mm² on the upper leaf surface, and from 12.30 to 85.34 trichomes/mm² on the lower leaf surface. Trichome density increased with height on the plant (REG., $F=163.18$, $df=1,102$, $P=0.0001$, $R^2=0.62$) (Fig. 2), with a maximum density of 100.21 trichomes/mm² in the apex. Stems were glabrous.

Females of *A. aphidimyza* laid significantly more eggs on leaves with high trichome density than on leaves with low trichome density ($T=-2.44$, $df=7$, $P=0.045$; Fig. 3). The number of aphids recovered on both types of leaves were similar at the end of the experiment ($T=-0.40$, $df=7$, $P=0.7035$), suggesting that aphid density did not influence oviposition site selection.

Effect of predator presence. Coccinellids did not affect the choice of an oviposition site by *A. aphidimyza* (Fig. 4). The number of eggs laid was similar on predator-free plants than on those with live adults ($T=-0.73$, $df=12$, $P=0.477$), dead adults ($T=-1.34$, $df=12$, $P=0.205$), live larvae ($T=1.65$, $df=12$, $P=0.124$), and dead larvae ($T=1.12$, $df=12$, $P=0.285$).

Susceptibility of *A. aphidimyza* eggs to predation. Survival of *A. aphidimyza* eggs differed significantly according to oviposition sites in the presence of fourth instar larvae ($G_9=68.04$, $P=0.0001$; Fig. 5B) and adult coccinellids ($G_9=73.28$, $P=0.0001$; Fig. 5C), whereas there was no significant difference with first instar larvae ($G_9=15.44$, $P=0.09$; Fig. 5A). The incidence of predation was highest on

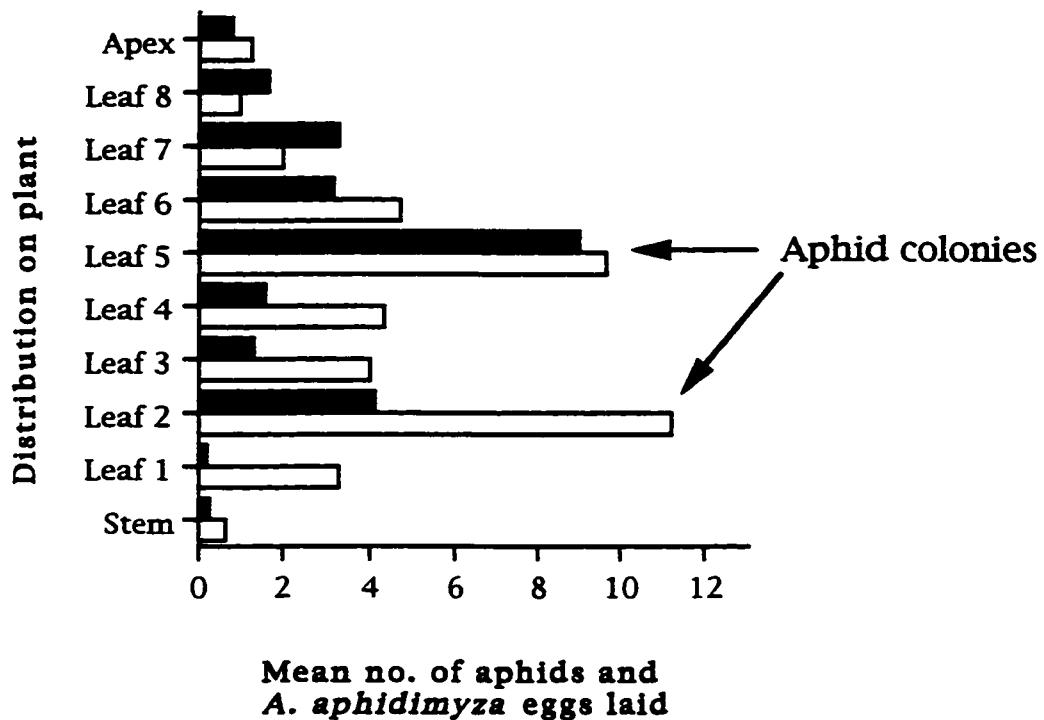


Figure 1. Distribution of *Aphidoletes aphidimyza* eggs (solid bars) and *Macrosiphum euphorbiae* second instars (open bars) on potato seedlings. Data from lower and upper leaf surfaces were pooled. n=12.

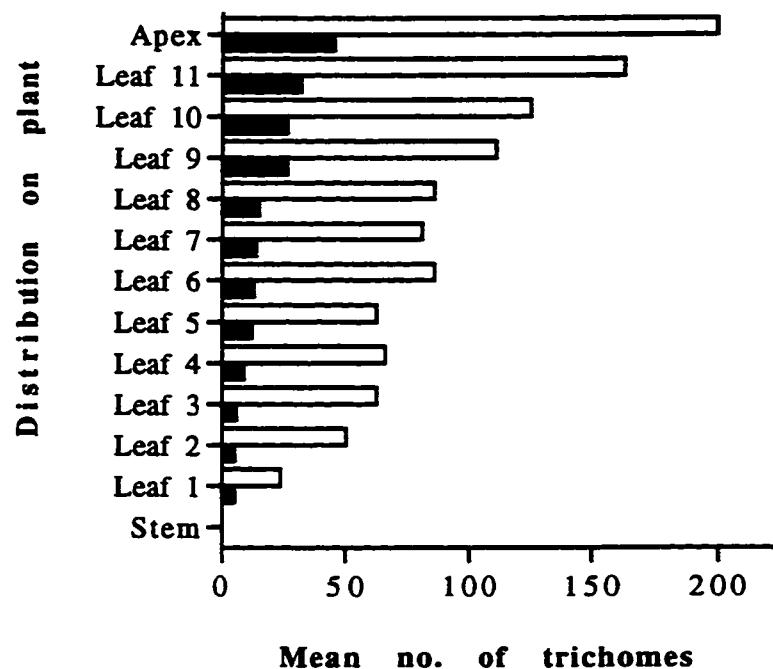


Figure 2. Density of trichomes on the upper (solid bars) and lower surfaces (open bars) of leaves, apex, and stem of potato seedlings. n=12.

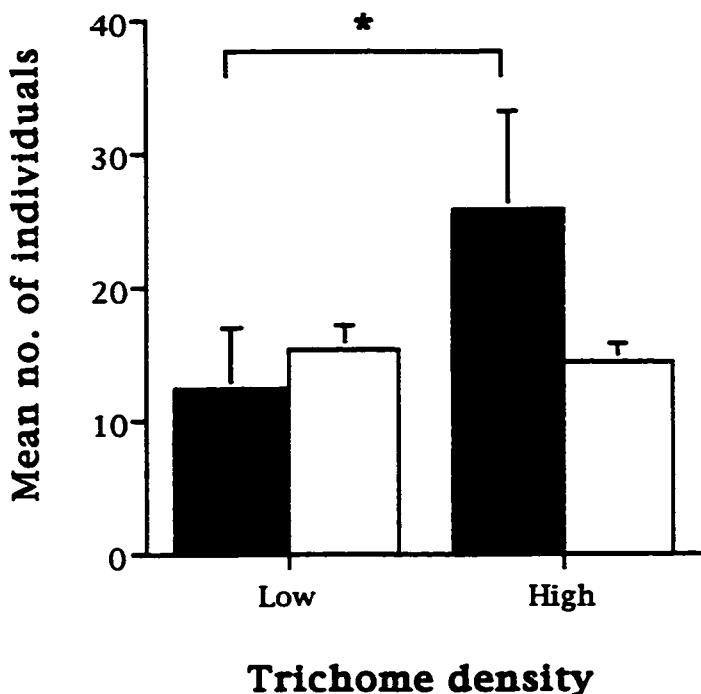


Figure 3. Number of eggs ($X \pm SE$) laid by *Aphidoletes aphidimyza* females (solid bars) on potato leaves with low ($<25/\text{mm}^2$) or high ($>50/\text{mm}^2$) trichome densities. The open bars represent the numbers of *Macrosiphum euphorbiae* second instars ($X \pm SE$) recovered on leaves at the end of the experiment. The asterisk indicates a significant difference between density treatments (T-Test, $P = 0.045$). $n=8$.

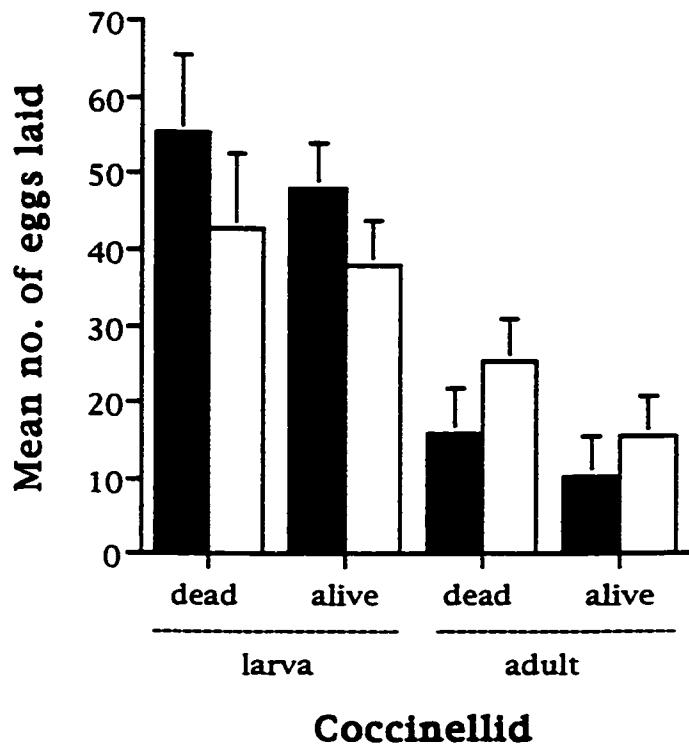


Figure 4. Number of eggs ($X \pm SE$) laid by *Aphidoletes aphidimyza* females on potato seedlings with (open bars) or without (solid bars) *Coleomegilla maculata* larvae or adults, dead and alive. No significant differences were found between treatments (T-Test, $P > 0.05$). $n=13$.

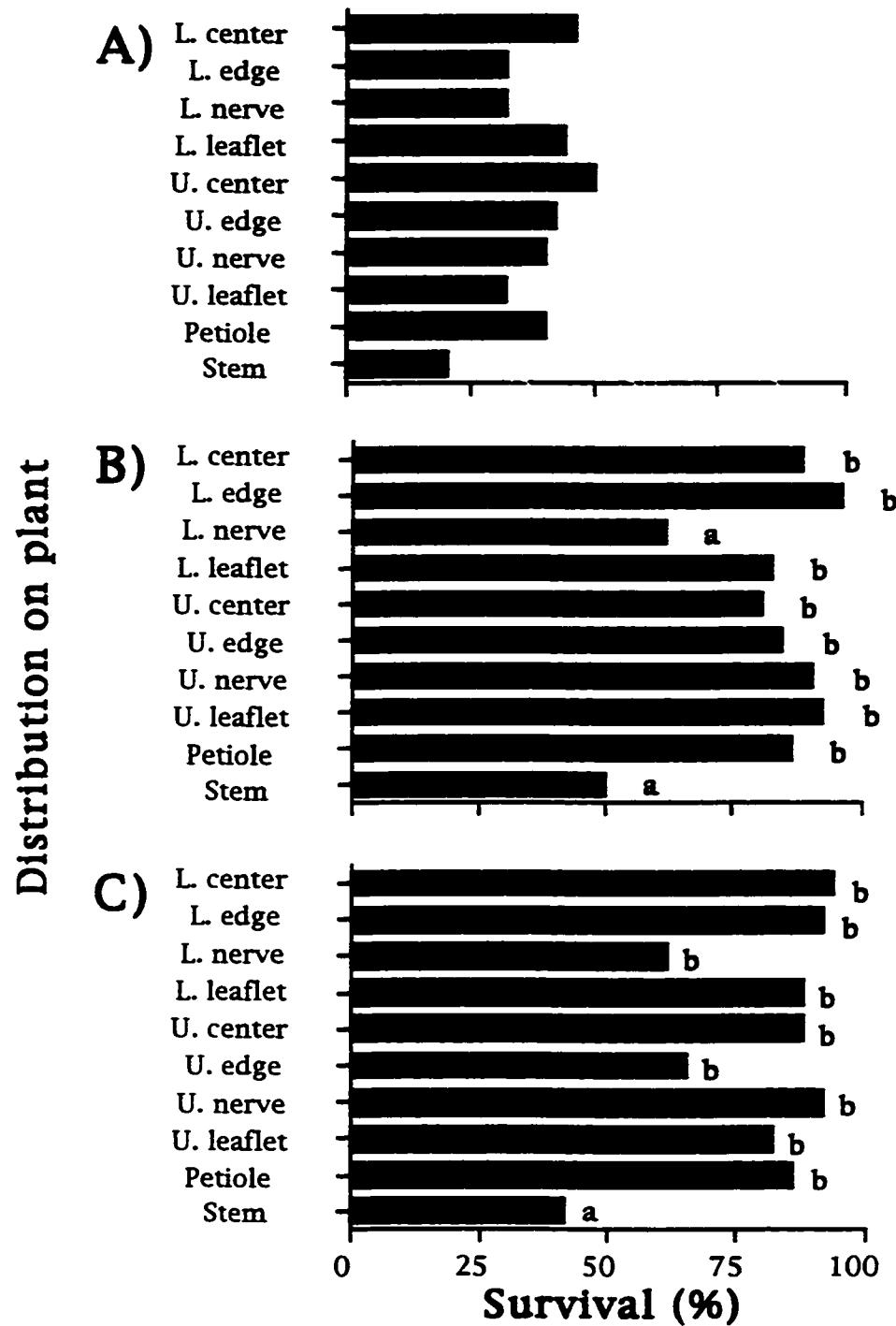


Figure 5. Percent survival of *Aphidoletes aphidimyza* eggs according to their distribution on potato seedlings when exposed to 1st instar (A), 4th instar (B) and adult (C) of *Coleomegilla maculata*. Percentages followed by different letters are significantly different (G-Test, $P < 0.05$). U, upper leaf surface; L, lower leaf surface. $n > 9$.

the stem for fourth instar ($G_1=4.03$, $P=0.045$) and adult coccinellids ($G_1=5.04$, $P=0.03$).

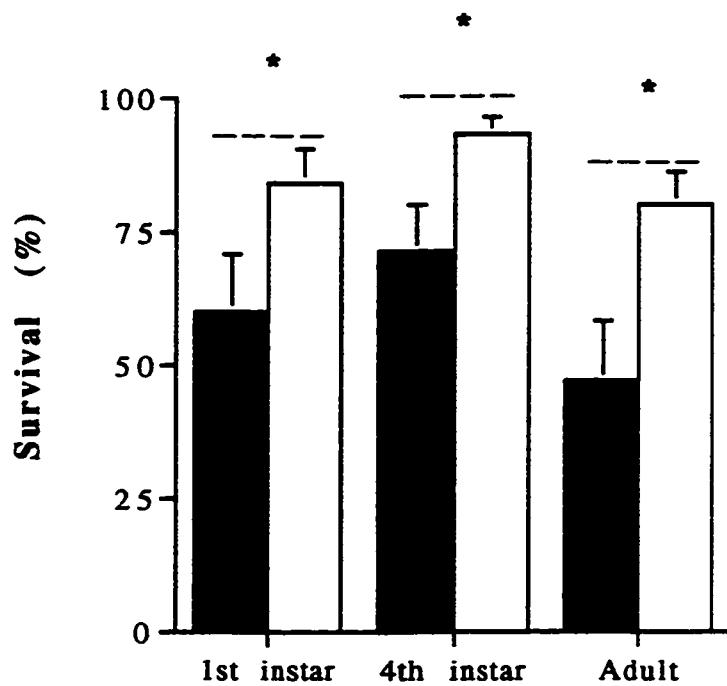
In Petri dishes, coccinellids ate more eggs on leaf disks with low trichome density than on disks with high trichome density (first instar, $T= -2.01$, $df=10$, $P=0.036$; fourth instar, $T= -3.79$, $df=10$, $P=0.002$; adult, $T= -4.77$, $df=9$, $P=0.001$; Fig. 6).

Discussion

This study emphasizes the role of *A. aphidimyza* females in providing both food and protection to immature midges. Ovipositing females face the apparent trade-off between foraging profitability of emerging larvae and vulnerability to intraguild predators by selecting pubescent leaves infested with aphids.

Neonate larvae of *A. aphidimyza* have a poor capacity to resist dessication and starvation, with a low autonomy of 63 mm before dying (Wilbert 1973). Furthermore, Wilbert (1973) showed that neonate larvae, which use olfactory and visual cues to locate aphids, could not detect prey unless they are very close to them (ca. 3 mm). Offspring performance is therefore closely tied to female ovipositional decision. Our results are similar to those of El-Titi (1972/1973), where the number of eggs laid by *A. aphidimyza* increased as a function of aphid density. On potato plants, almost all eggs were laid on the undersurface of leaves in the vicinity of aphid colonies.

Selective pressures other than those to enhance feeding opportunities of neonate larvae may have had a significant role in shaping preference of *A. aphidimyza* to lay eggs within an aphid colony. Aphids typically form large aggregation of conspecifics that often attract an array of natural enemies. Within aphidophagous guilds, eggs and larvae of *A. aphidimyza* are highly vulnerable to intraguild predation (Lucas et al. 1998). However, we (Lucas & Brodeur, unpublished data) showed that, confined within aphid colony, *A. aphidimyza* may benefit from a dilution effect that reduces the incidence of intraguild predation. The dilution effect decreases the individual's probability of being attacked once the prey colony had been detected by natural enemies (Taylor 1977, Inman & Krebs 1987). Thus, females ovipositing within an aphid colony not only provide food to neonate larvae but also protection against intraguild predators.



C. *maculata* developmental stage

Figure 6. Percent survival of *Aphidoletes aphidimyza* eggs at low (solid bars) and high (open bars) trichome densities when exposed to various developmental stages of *Coleomegilla maculata*. For each type of predator, percentages followed by an asterisk are significantly different (G-Test, $P < 0.05$). $n=11$.

Trichomes constitute outgrowths from the epidermis of leaves, shoots or roots that affect, mechanically or chemically, insect feeding, locomotion, attachment to the plant, and oviposition (Norris & Kogan 1980). In several systems, plant pubescence has been either shown to increase or reduce oviposition in both phytophagous and predaceous insects. For example, whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) laid significantly more eggs on hirsute and pubescent cultivars of soybean and cotton than on glabrous ones (Butler et al. 1986, McAuslane 1996). On the other hand, the number of eggs laid by cereal leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) on wheat (Norris & Kogan 1980), and by predatory lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) on potato (Obrycki & Tauber 1984) was lower at higher leaf trichome density.

In this study, *A. aphidimyza* females prefer to lay eggs in sites with high trichome density where predation by coccinellid is reduced. Obrycki & Tauber (1985) observed that adult and immature coccinellids were more abundant on potato cultivars with lowest trichome density, while eggs were less abundant, suggesting higher level of egg predation on less pubescent plants. A few studies have described how plant pubescence may interfere with the foraging behavior of aphidophagous coccinellid (*C. maculata*, *Adalia bipunctata*, *Coccinella septempunctata*, *Coccinella transversoguttata* and *Hippodamia convergens*), chrysopid and syrphid larvae (Norris & Kogan 1980, Obrycki & Tauber 1984, Hodek & Honěk 1996). On tobacco, high density of trichomes reduced the searching speed of *H. convergens* larvae (Elsey 1974) and increased their probability of being captured by glandular trichomes (Belcher & Thurston 1982). Similarly, glandular trichomes increase *C. maculata* larval mortality and reduce consumption of *Helicoverpa zea* (Boddie) eggs on tomato (Barbour et al. 1993). On the other hand, trichomes should not constitute a major mechanical obstacle to cecidomyid movement. Midge larvae are maggot-like and of small size, with neonate larvae measuring 0.3 mm and fully grown larvae about 2.5 x 0.7 mm. They are then better adapted to move between trichomes than large campodeiform coccinellid larvae. Of significance, small first instar *C. maculata* consumed more eggs of *A. aphidimyza* than large fourth instar coccinellids.

In addition to diminishing predator locomotive capability, trichomes may operate as a physical barrier to predators by preventing egg detection and capture on plant substrate. Several aphidophagous species use tactile cues to find their prey (Canard & Duelli 1984, Majerus 1994) and small eggs sticked within a tangle of trichomes may be difficult to locate.

There may be another advantage for *A. aphidimyza* females who select aphid-infested sites with high trichome density. These sites usually correspond to younger leaves (the density of trichomes on potato decreases as leaves expand) and thereby to microhabitats which are often the most suitable for *M. euphoriae* development (Boiteau 1997). Midge females might therefore associate trichome density to the ongoing and future quality of the microhabitat for their offspring. This strategy, called "buy-futures", was first proposed by Kan (1988) who observed that aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) prefer to lay their eggs in young aphid colonies consisting of nymphs and/or fundatrices than in degenerating colonies. Thus, factors associated with antipredator defence and the ongoing and future quality of the microhabitat may work together to make young pubescent leaves the most suitable oviposition sites for *A. aphidimyza*. However, this hypothesis would not hold for *Myzus persicae* (Sulzer), an aphid species that colonizes senescent potato leaves (Boiteau 1997).

The degree to which predation risk is involved in shaping ovipositional decision of *A. aphidimyza* is not fully understood. We expected females to have evolved discriminating capacities that enable them to detect the presence of intraguild predators on potential oviposition sites. However, we were unable to demonstrate any avoidance for plants colonized by coccinellid predators. Three non-exclusive reasons might be involved. First, *A. aphidimyza* females could not be able to detect aphidophagous predators, which form a very diverse guild, and/or gauge the likelihood of attack on their offspring. Second, the 'aphid stimulus' is sufficiently strong to negate the perception of danger by females and favor the completion of the oviposition sequence. This argument does not preclude the selection of protected sites nearby the aphid colony. Third, midge eggs are not costly to produce and females increase the probability that at least one egg will survive by ovipositing even in situation of high predation risk.

Our results, together with findings by El-Titi (1972/1973), Wilbert (1973) and Mansour (1976) attest to the distinct and acute discriminating capacities of foraging *A. aphidimyza* females. Further work is required on the mechanisms of prey location, assessment of aphid and trichome densities, and egg laying behavior to better understand the observed oviposition strategy.

Acknowledgments

This research was supported by grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to J. Brodeur and by graduate scholarships from NSERC, and Le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche du Québec (FCAR) to E. Lucas. We thank M. Fournier and A. Bouchard for their help and suggestions, I. Pouliot and M.-C. Pépin for technical assistance, and D. Coderre for reviewing the manuscript.

References

-
- Barbour, J.D., R.R. Farrar Jr. & G.G. Kennedy.** 1993. Interaction of *Manduca sexta* resistance in tomato with insect predators of *Helicoverpa zea*. *Entomol. Exp. Appl.* 68: 143-155.
- Belcher, D.W. & R. Thurston.** 1982. Inhibition of movement of larvae of the convergent lady beetle by leaf trichomes of tobacco. *Environ. Entomol.* 11: 91-94.
- Boiteau, G.** 1997. Comparative propensity for dispersal of apterous and alate morphs of three potato-colonizing aphid species. *Can. J. Zool.* 75: 1396-1403.
- Butler, G.D. Jr., T.J. Henneberry & F.D. Wilson.** 1986. *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) on cotton: adult activity and cultivar oviposition preference. *J. Econ. Entomol.* 79: 350-354.
- Canard, M & P. Duelli.** 1984. Predatory behavior of larvae and cannibalism, pp. 92-100. *In* M. Canard, Y. Semeria & T.R. New [Eds], *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk, Boston, MA.
- Damman, H. & N. Cappuccino.** 1991. Two forms of egg defence in a chrysomelid beetle: egg clumping and excrement cover. *Ecol. Entomol.* 16: 163-167.
- Duelli, P. & J.B. Johnson.** 1991. Adaptive significance of the egg pedicel in green lacewings (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae), pp. 125-134. *In* M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell [Eds], *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology*, Toulouse, France.
- Edmunds, M.** 1974. *Defence in Animals*. Longman Inc., New York, NY.

- Eisner, T., A.B. Attygale, W. E. Conner, M. Eisner, E. MacLeod & J. Meinwald. 1996. Chemical egg defense in a green lacewing (*Ceraeochrysa smithi*). Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A. 93: 3280-3283.
- Elsey, K.D. 1974. Influence of plant host on searching speed of two predators. Entomophaga 19: 3-6.
- El-Titi, A. 1972/1973. Einflüsse von Beutedichte und Morphologie der Wirtspflanze auf die Eiablage von *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera: Itonidae). Z. Ang. Entomol. 72: 400-415.
- El-Titi, A. 1974. Zur Auslösung der Eiablage bei der Aphidophagen Gallmücke *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). Entomol. Exp. Appl. 17: 9-21.
- Hinton, H.E. 1981. Biology of Insect Eggs. Vol I, II. Pergamon Press Inc., Toronto, Ont.
- Hodek, I. & A. Honěk. 1996. Distribution in habitats, pp. 95-142. In I. Hodek & A. Honěk [Eds], Ecology of Coccinellidae. Kluwer Academic Publishers, Boston, MA.
- Inman, A.J. & J. Krebs. 1987. Predation and group living. Trends Ecol. Evol. 2: 31-32.
- Kan, E. 1988. Assessment of aphid colonies by hoverflies. II Pea Aphids and 3 syrphid species; *Betasyrphus serarius* (Wiedemann), *Metasyrphus frequens* Matsumura and *Syrphus vitripennis* (Meigen) (Diptera: Syrphidae). J. Ethol. 6: 135-142.
- Lucas, E., D. Coderre & J. Brodeur. 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. Ecology 79: 1084-1092.
- Majerus, M.E.N. 1994. Ladybirds. HarperCollins Publishers, Toronto, Ontario.

Mansour, M.H. 1976. Some factors influencing egg laying and site of oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* (Dipt: Cecidomyiidae). *Entomophaga* 21: 281-288.

Markulla, M. & K. Tiittanen. 1985. Biology of the midge *Aphidoletes* and its potential for biological control, pp. 74-81. In N.W. Hussey & N. Scopes [Eds], *Biological Pest Control: The Glasshouse Experience*. Cornell University Press, New York, N.Y.

McAuslane, H.J. 1996. Influence of leaf pubescence on ovipositional preference of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on soybean. *Environ. Entomol.* 25: 834-841.

Nijveldt, W. 1988. Cecidomyiidae, pp. 271-277. In A.K. Minks, P. Harrewijn & W. Helle [Eds], *World Crop Pests, Aphids*. vol. 2B. Elsevier Science Publishers, New York, N.Y.

Norris, D.M. & M. Kogan. 1980. Biochemical and morphological bases of resistance, pp. 23-62. In *Breeding plants resistant to insects*. F.G. Maxwell & P.R. Jennings [Eds]. John Wiley and Sons, Toronto, Ont.

Obrycki, J.J. & M.J. Tauber. 1984. Natural enemy activity on glandular pubescent potato plants in the greenhouse: an unreliable predictor of effects in the field. *Environ. Entomol.* 13: 679-683.

Obrycki, J.J. & M.J. Tauber. 1985. Seasonal occurrence and relative abundance of aphid predators and parasitoids on pubescent potato plants. *Can. Entomol.* 117: 1231-1237.

Scherrer, B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur, Chicoutimi, Qc.

Taylor, R.J. 1977. The value of clumping to prey. *Oecologia* 30: 285-294.

Tingey, W.M. & J.E. Laubengayer. 1981. Defense against the green peach aphid and potato leafhopper by glandular trichomes of *Solanum berthaultii*. J. Econ. Entomol. 74: 721-725.

Wilbert, H. 1973. Zur suchfähigkeit der eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). Entomol. Exp. Appl. 16: 514-524.

À propos des chalcides ...

"Faute d'appui direct sur la tige, tant la couche de poux est compacte, l'insecte s'assied, c'est le mot, sur l'un des pucerons entourant la victime choisie; puis il ramène en avant le ventre de façon que la pointe de l'outil soit sous les yeux de l'opérateur. Ainsi se verra manoeuvrer la machine, ainsi sera mieux dirigée la sonde vers le point mathématique qu'il s'agit d'atteindre sans tuer le patient. La lardoire est dégainée, courte et fine. Sans hésitation appréciable, elle plonge dans la panse, molle vésicule de beurre. Le puceron atteint nullement ne proteste, l'affaire est conduite en douceur. Za ! Ça y est: un oeuf est en place dans la bedaine dodue."

(Fabre 1897).

CHAPITRE VI

**A FOX IN SHEEP'S CLOTHING: PREDATORS BENEFIT FROM THE
COMMUNAL DEFENSE OF THEIR PREY.**

Résumé

De nombreuses espèces animales, grégaires ou sociales, vivent de façon temporaire ou permanente en groupe afin de réduire le risque de prédatation. La cécidomyie solitaire, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), est un prédateur spécifique des pucerons et demeure à l'intérieur des colonies tout au long de son développement larvaire. Les données présentées démontrent que la colonie de pucerons, non seulement procure de la nourriture aux larves de cécidomyie, mais également les protège contre les prédateurs intraguildes. Les larves de *A. aphidimyza* manifestent un comportement de prédatation furtif qui ne déclenche que très peu de réaction de défense chez les pucerons et ne perturbe pas significativement la colonie. Confinée à l'intérieur de la colonie, la cécidomyie bénéficie d'un effet de dilution qui réduit l'incidence de prédatation intraguildé. Les pucerons apparaissent ici non plus comme une simple source de nourriture, mais également comme garde du corps de la cécidomyie.

Abstract

Many animals live in temporary or permanent groups to reduce predation risk. The solitary midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), preys specifically on aphids and spends its entire larval development within their prey colony. Data are presented showing that aphid colonies not only provide food to midge larvae but also protection against intraguild predators. Foraging *A. aphidimyza* display furtive hunting which triggers little defensive reaction by aphids nor stimulates any significant disturbance of the gregarious prey. At the opposite, lacewing display active-searching predation generating significant defensive behaviour by aphids. In addition, within the aphid colony, the midge benefits from a dilution effect which reduces the incidence of intraguild predation. Thus, prey not only serve as a food source, but also act as a form of body guard for its predator.

Introduction

Potential benefits of living in groups include increased foraging efficiency, information transfer among individuals, mate location, thermoregulation and defense against natural enemies (Wittenberger 1981; Pulliam & Caraco 1984). One form of communal defense is the dilution effect which decreases the individual's probability of being attacked once prey patch had been detected by predators (Taylor 1977; Inman & Krebs 1987). The dilution effect has been observed in many different species, including zooplankton (Folt 1987), butterflies (Calvert et al. 1979), spiders (Uetz & Hieber 1994), fish (Morgan & Godin 1985), and ostrich (Bertram 1980). Groups of different prey species may also obtain an advantage of dilution as benefits are independent of genetic relatedness of individuals (Treisman 1975). However, the intriguing case in which predators profit from the communal defense of its prey has never been reported.

The predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) is specific to aphids in its larval stages. Females lay eggs close to aphid colonies and, upon hatching, neonate larvae enter the colony, where they remain and exploit aphids throughout larval development (Lucas & Brodeur, submitted). The larvae possess specialized mouthparts to pierce aphid tegument, inject a paralyzing toxin, and then suck aphid's body fluids. Aphid colonies are relatively sedentary and heavily exploited by a suite of natural enemies (Dixon 1998). Therefore, due to the close association of the midge with the aphid colony, larvae of *A. aphidimyza* are vulnerable to intraguild predation. However, intraguild predation on *A. aphidimyza* decreases with increased aphid density (Lucas et al. 1998).

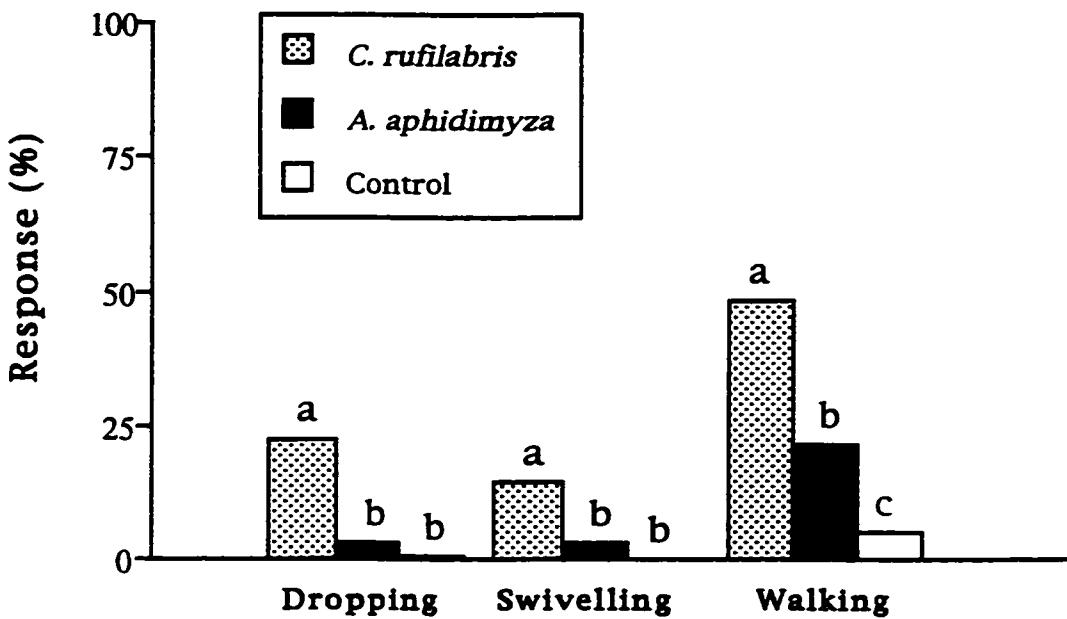
We hypothesized that midge larvae profit from a dilution effect produced by aphids (Turchin & Kareiva 1989) which enhances their chances of survival. In the laboratory, we first compared patterns of predation behavior of *A. aphidimyza* with that of the lacewing, *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae), an active-searching predator of aphids (and other arthropods). We then examined how aphid density influences the predation risk of *A. aphidimyza* by *C. rufilabris*.

Results & Discussion

Predators were purchased from biological control agent suppliers and reared on the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Homoptera: Aphididae). Gall midge larvae were selected based on size and only "old" larvae (>168 h) were used. First and 3rd instar lacewing larvae were used 48 h after moulting. To establish aphid colonies, early second instar aphids were introduced on the lower surface of a potato leaf 24 h prior to testing. Clip-cages were used to prevent aphids from dispersing and thus favor cohesion among individuals. All experiments were carried out at 23°C, 60-70% relative humidity, under a 16:8 h light:dark photoperiod cycle.

To examine defensive behaviors displayed by potato aphids in response to attacks by either furtive or active-searching predators, we used large *A. aphidimyza* larvae and first instar *C. rufilabris*, as these two organisms are of similar size. Following clip cage removal, tests started by introducing a predator larva close to a colony of 9 to 13 aphids. Following every predator approach or attack, we recorded the nature and frequency of aphid defensive behaviors. These were classified as swivelling, walking away from the feeding site and dropping off the plant, a typical behavior associated with alarm pheromone and characterized by repeated up and down movements of the abdomen (Dixon 1998). Aphid colonies without a predator served as controls. Each test lasted 45 min, and there were twelve replicates per treatment.

Foraging lacewing larvae usually resulted in the breakup of the aphid colony, due to the majority of prey walking away or dropping the plant (Fig. 1), which often blew up the entire colony. In contrast, midges did not elicit strong defensive reactions in the aphids, with the incidences of dropping or swivelling being similar to controls (Fig. 1). Further observations showed that cohesion among aphids is maintained in most colonies (18 out of 20) 24 h following midges introduction. During bioassays, 95% of the *A. aphidimyza* larvae were found within the aphid colony (Lucas, unpub. data). Midge larvae creep and paralyse aphids, thereby disactivating behavioral defenses of their colonial prey (Klingauf 1967).



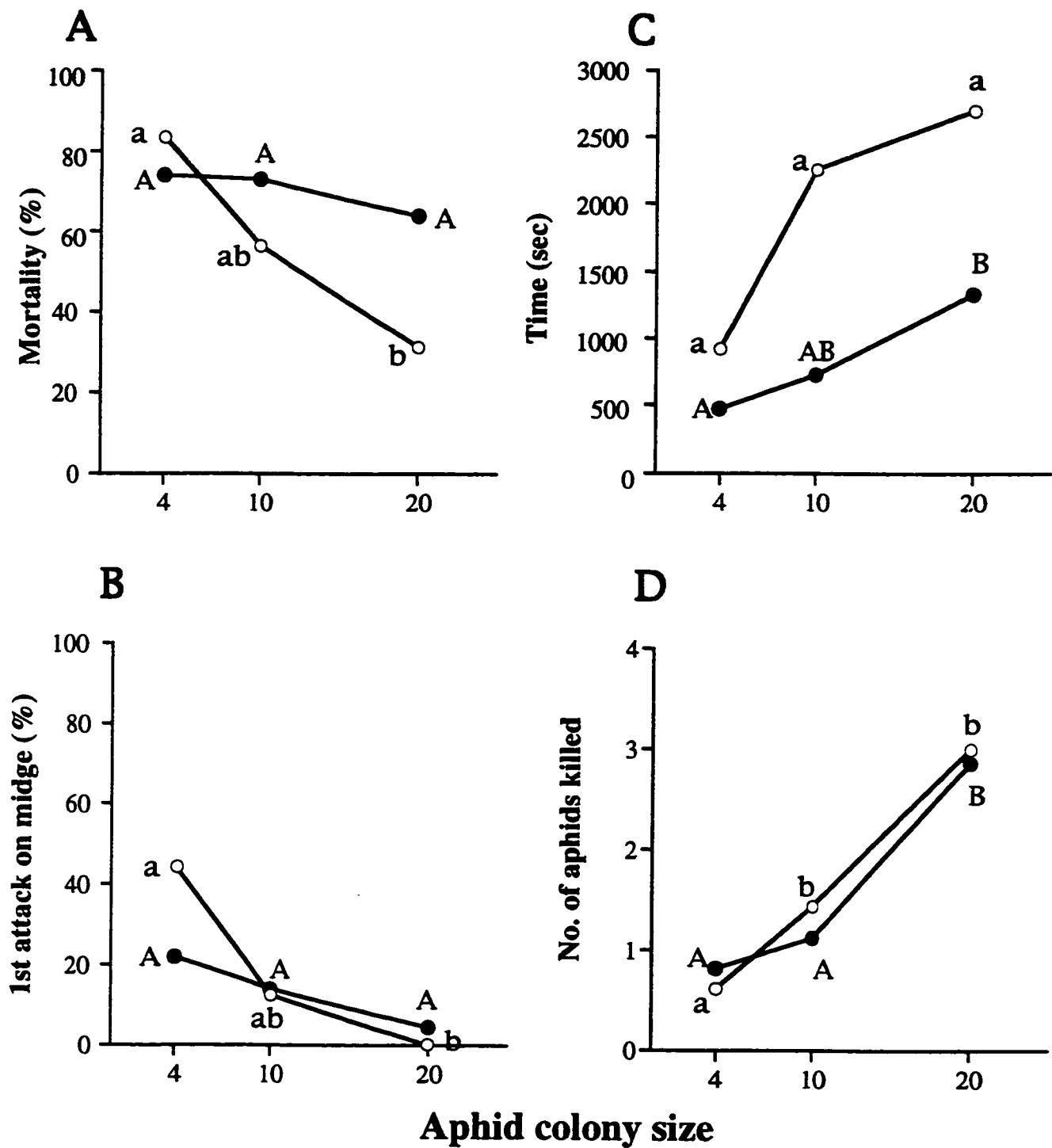
Aphid defensive behavior

Figure 1 Frequency of aphid behaviour associated with perturbation by a furtive predator, *Aphidoletes aphidimyza*, by an active one, *Chrysoperla rufilabris* or without predator. For each behaviour, percentages followed by different letters are significant different (G_2 , $P < 0.05$). $n=12$.

Furthermore, they often covered themselves with exuvia and dead or paralysed aphids. This may serve as camouflage as shown for chrysopid larvae (Milbrath et al. 1993).

To test whether or not *A. aphidimyza* benefit from a dilution effect, we examined their susceptibility to predation by 2nd and 3rd instar *C. rufilabris* within colonies of three different sizes: 4, 10 and 20 aphids/colony. Aphid colonies were formed as previously described and 30 min prior to the test a larva of *A. aphidimyza* was gently introduced into the aphid colony. Tests started with the release of a *C. rufilabris* larva and ended when the lacewing either killed the midge larva or left the leaf. We first compared the lacewing capture success on aphids and midges, defined as the total number of successful captures relate to the total number of attacks, regardless of colony sizes. We then compared (i) midge mortality risk (the number of midges killed by lacewings divided by the total number of midges tested); (ii) frequency of first attack on midges (the proportion of replicates where the midge was the first prey attacked); (iii) time to midge death; and (iv) number of aphids killed prior to midge capture, as a function of aphid colony size.

Capture success of lacewing larvae is similar for aphids and midges (G-test; 2nd instar, $G_5=1.37$, $P>0.900$; 3rd instar, $G_5=4.73$, $P>0.250$), suggesting that the difference in prey vulnerability is not a significant factor when testing for density-dependent effects. Mortality of midges to 2nd instar *C. rufilabris* decreased significantly with an increase in aphid density ($G_2=10.00$, $P=0.009$; Fig. 2A), as did the occurrence of 1st attack on midges ($G_2=11.04$, $P=0.004$; Fig. 2B). However, these parameters were not significantly affected by colony size (mortality: $G_2=0.66$, $P>0.500$; Fig. 2A; occurrence of 1st attack: $G_2=3.12$, $P>0.100$; Fig. 2B) when the lacewing was a 3rd instar. For both predator larval instars, the time to midge death (Kruskal-Wallis; 2nd instar, $H=7.54$, $df=2$, $P=0.023$; 3rd instar, $H=11.86$, $df=2$, $P=0.003$) and the number of aphids killed prior to midge capture (2nd instar, $H=17.84$, $df=2$, $P<0.001$; 3rd instar, $(H=12.68$, $df=2$, $P=0.002$) increased with an increase in aphid density (Fig. 2C, D).



Aphid colony size

Figure 2. Susceptibility of *Aphidoletes aphidimyza* medium larvae against 2nd (open circle) and 3rd instar (solid circle) *Chrysoperla rufilabris* larvae attacks as a function of aphid colony size. A) Mortality of midge larvae, B) Occurrence of 1st attack on the midge, C) Time elapsed before midge death, D) Number of aphid killed before midge death. For each predator instar, values of each parameters followed by different letters are significantly different. $n>14$.

These results are consistent with our initial hypothesis that, foraging *A. aphidimyza* larvae benefit from a dilution effect within the aphid colony thus reducing intraguild predation. However, the effectiveness of such mechanism is influenced by the nature and foraging behavior of intraguild predators. Most aphids were disturbed and eventually dislodged from their feeding sites by large predators, thereby eliminating the dilution effect.

The benefit of living in crowded habitats may be negated by an increased number of attacks on the group (Turner & Pitcher 1986; Inman & Krebs 1987; Wrona & Dixon 1991; Uetz & Hieber 1994), as natural enemies tend to aggregate at large groups of prey (Curio 1976; Taylor 1984; Turchin & Kareiva 1989). This question was critically explored for aphids by Turchin & Kareiva (1989), who showed that aggregation of conspecific fireweed aphids, *Aphis varians*, significantly reduced predation risk to individual aphids by coccinellid beetles. Although coccinellids exhibited a strong aggregating response to aphid clumps and increased their feeding rate (functional response), the aphid's probability of being killed was reduced through a dilution effect. In this instance, predation pressure by coccinellids was essentially countered by continuous increase in colony size. These conclusions are most likely to hold for *A. aphidimyza* threaten by similar predatory guilds. Although the probability that a colony would be detected is positively correlated with aphid density, overall predation risk of individual midges would decrease with increasing aphid colony size.

Our findings are important in three respects. First, they provide a unique example of an adaptive process in which a predator usurps (*sensu* Brodeur & Vet 1994), for its own benefits, the communal defense of its prey. Aphids could, therefore, be viewed as a functional component of *A. aphidimyza* defensive strategy that contributes to protect developing larvae from intraguild predators. Yet, the effectiveness of the dilution effect would depend on the nature and foraging behavior of predators.

Second, selective pressures other than those to reduce predation risk must have had an important role in shaping furtive behavior of *A. aphidimyza*. It is likely that furtive predation constitutes a significant mechanism for the evolution of prey specialization. Larval defensive and feeding behaviors of aphid-specific midge larvae offer interesting contrasts with that of active and sit-and-wait

predators. Furtive tactics favor maintenance of prey fidelity throughout predator larval development, thereby the establishment of stable predator-prey associations (Milbrath et al. 1993, 1994).

Third, the present findings may have significant implications for the evolution of ectosymbiotism. Predatory ectosymbionts of eusocial insects constitute a rich community of species (Kistner 1981) that share several biological attributes of furtive predators. Of significance, they live in the vicinity of the prey and have the capacity to deactivate their defensive systems (Hölldobler & Wilson 1990). This might suggest that furtive behavior constitute a preadaptation leading to predatory ectosymbiotism. Within the Cecidomyiidae, a family characterized by its life history diversity, species may be mycophagous, phytophagous, gall-making, predator, and ectophagous or endophagous parasitoid (Gagné 1981). At least, one *Termitomastus* species develops as an ectosymbiont of eusocial termites (Silvestri 1920 in Wilson 1971) and, predictably, may have originated from a furtive predatory ancestor. Any attempt to examine the selective role of furtive predation by species that exploit colonial or social prey will contribute to develop a more complete theory of predator-prey associations.

Acknowledgments

This research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to J. Brodeur, and by graduate scholarships from NSERC (Canada), FCAR (Quebec), and Canadian Pest Management Society of Canada (CPMS) to E. Lucas. We thank L. Sénéchal and A. Bouchard for technical assistance.

References & Notes

Bertram, B.C.R. 1980. Vigilance and group size in ostriches. *Anim. Behav.* 28: 278-286.

Brodeur, J. & L.E.M. Vet. 1994. Usurpation of host behaviour by a parasitic wasp. *Anim. Behav.* 48: 187-192.

Calvert, W.H., L.E. Hedrick & L.P. Brower. 1979. Mortality of the monarch butterfly, *Danaus plexippus*: Avian predation at five overwintering sites in Mexico. *Science* 204: 847-851.

Curio, E. 1976. *The Ethology of Predation*. Springer-Verlag. New York . USA.

Dixon, A.F.G. 1998. *Aphid Ecology: An Optimization Approach*. Chapman et Hall. London. U.K.

Folt, C.L. 1987. An experimental analysis of costs and benefits of zooplankton aggregation. pp. 300-314. In W.C. Kerfoot & A. Sih (Eds). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New-England. Durham. USA.

Gagné, R.J. 1981. Cecidomyiidae. pp 257-292. In Biosystematics Research Institute of Canada (Ed). *Manuel of Nearctic Diptera*. Hull. Canada.

Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press. Cambridge. USA.

Inman, A.J. & J. Krebs. 1987. Predation and group living. *Trends Ecol. Evol.* 2: 31-32.

Kistner, D.H. 1981. Social and evolutionary significance of social insect symbionts. pp. 340-408. In H.R. Hermann (Ed). *Social Insects*, Vol. I. Academic Press. New York . USA.

- Klingauf, F. 1967. Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. Z. Angew. Entomol. 60: 269-317.
- Lucas, E., D. Coderre & J. Brodeur. 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. Ecology 79: 1084-1092.
- Milbrath, L.R., M.J. Tauber & C.A. Tauber. 1993. Prey specificity in *Chrysopa*: an interspecific comparison of larval feeding and defensive behavior. Ecology 74: 1384-1393.
- Milbrath, L.R., M.J. Tauber & C.A. Tauber. 1994. Larval behavior of predaceous sister-species: orientation, molting site, and survival in *Chrysopa*. Behav. Ecol. Sociobiol. 35: 85-90.
- Morgan, M.J. & J-G.J. Godin. 1985. Antipredator benefits of schooling behaviour in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*). Z. Tierpsychol. 70: 236-246.
- Pulliam, H.R. & T. Caraco. 1984. Living in groups: Is there an optimal group size? pp 122-147. In J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds). Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, 2nd ed. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland. USA.
- Taylor, R.J. 1977. The value of clumping to prey. Oecologia 30: 285-294.
- Taylor, R.J. 1984. Predation. Chapman & Hall. New York . USA.
- Treisman, M. 1975. Predation and the evolution of gregariousness. II. An economic model for predator-prey interaction. Anim. Behav. 23: 801-825.
- Turchin, P. & P. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: An effective strategy for reducing predation risk. Ecology 70: 1008-1016.
- Turner, G.F. & T.J. Pitcher. 1986. Attack abatement: A model for group protection by combined avoidance and dilution. Am. Nat. 128: 228-240.

Uetz, G.W. & C.S. Hieber. 1994. Group size and predation risk in colonial web-building spiders: Analysis of attack abatement mechanisms. *Behav. Ecol.* 5: 326-333.

Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harward University. Cambridge. USA.

Wittenberger, J.F. 1981. *Animal Social Behavior*. Duxbury Press. Boston. USA.

Wrona, F.J. & R.W.J. Dixon. 1991. Group size and predation risk: a field analysis of encounter and dilution effects. *Am. Nat.* 137: 186-201.

À propos des larves de chrysopes ...

"Il ne manque à la larve de l'Hémerobe qu'une taille plus grande pour être effroyable animal. Hérissé de sauvages bouquets de poils, haut de pattes, presque d'allure, l'affreux vert se fait béquille du bout de l'intestin. C'est un cul-de-jatte monté sur des échasses. Les mandibules sont de puissantes pinces recourbées et creuses qui plongent dans la bedaine du puceron et la tarissent sans autre manoeuvre de la bouche."

(Fabre 1897).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au travers des différents chapitres de cette thèse, deux grandes conclusions émergent. Premièrement, la prédatation intragUILDE est une interaction très importante dans le système que nous avons étudié, et probablement dans la plupart des guildes aphidiphages. Deuxièmement, et conséquemment, la prédatation intragUILDE a amené le développement de toute une batterie de stratégies défensives chez les proies intragUILDÉES.

Cette étude ainsi que plusieurs autres témoignent des implications majeures de l'IGP tant au niveau fondamental (Polis et al. 1989, Polis & Holt 1992, Rosenheim 1998) qu'au niveau appliquée (Rosenheim et al. 1995, Elher 1996). La prédatation intragUILDE, au même titre que le cannibalisme, devrait être particulièrement intense dans certains systèmes. Les guildes aphidiphages exploitant une ressource distribuée de manière contagieuse et le plus souvent éphémère sont des systèmes de prédilection pour ce type d'interaction. La prédatation intragUILDE peut même représenter le principal facteur de mortalité pour certaines espèces. La cécidomyie *A. aphidimyza* a une faible probabilité, en raison de sa petite taille, d'être attaquée par des prédateurs vertébrés. De plus, étant donné sa distribution au coeur des colonies de pucerons, elle ne devrait pas avoir de prédateurs invertébrés extragUILDE d'importance et les mentions concernant les parasitoïdes sont anecdotiques (Gilkeson et al. 1993). En revanche, elle partage en tout temps une ressource commune avec une gamme d'autres prédateurs intragUILDÉS: coccinelles, chrysopes, syrphes, anthocorides, géocorides... (Frazer 1988). Ces prédateurs, dont plusieurs sont généralistes, devraient donc représenter un facteur de mortalité majeur pour les larves de *A. aphidimyza*. J'ai moi-même observé sur le terrain, près d'une colonie de pucerons de l'asclépiade (*Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe), une larve âgée de cécidomyie se faire attaquer et dévorer par un adulte de coccinelle maculée.

A partir de nos résultats, il est logique de penser que d'autres guildes exploitant une ressource éphémère distribuée contagieusement, telles que les guildes nécrophages (Wells & Greenberg 1994) ou coprophages (Hanski 1987) constituent également des systèmes propices à l'IGP. Dans ces systèmes, beaucoup d'espèces sont plus ou moins omnivores et le cannibalisme est

fréquent (Hanski 1987). De plus, les prédateurs constituent souvent la majorité des espèces et sont responsables de l'élimination d'un grand nombre de proies parasitées et de parasitoïdes. L'IGP peut donc se manifester ici soit entre espèces copro- ou nécrophage, soit entre ennemis naturels de ces espèces.

Le premier chapitre de la thèse a permis de mettre en évidence pour la première fois, l'effet complexe de la ressource extragUILDE sur l'IGP. Dans la littérature, tant au niveau du cannibalisme (Polis 1981, Dong & Polis 1992), que de l'IGP (Polis et al. 1989), les auteurs considèrent que la présence d'une ressource, respectivement hétérospécifique et extragUILDE, devait amener une baisse d'intensité de l'interaction. Nos expériences ont montré que si dans l'ensemble, cette règle se vérifie, dans certains cas la baisse ne se fait sentir qu'à très haute densité, ou encore que le niveau d'IGP demeure constant, indépendamment de la densité de la ressource extragUILDE. Ces résultats amènent de nouvelles questions: est-il possible que dans certains systèmes, le prédateur intragUILDE sélectionne préférentiellement la proie intragUILDE plutôt que la proie extragUILDE? Lorsque le risque de blessure ou de mortalité est très faible ou nul, cette stratégie devrait être sélectionnée.

Nos résultats, ainsi que d'autres travaux, nous amènent à proposer trois origines évolutives non-exclusives à l'IGP, selon les protagonistes intra- et extragUILDES. Premier cas, l'IGP survient dans un système où la ressource extragUILDE est limitée, mais de qualité satisfaisante (exemple: guildes nécrophages et coprophages). Dans ce cas, l'IGP a été sélectionnée principalement parce qu'elle élimine un compétiteur. Le compétiteur n'est pas nécessairement dévoré. À titre d'exemple, les larves nécrophages de *Sarcophaga aratrix* (Diptera: Sarcophagidae) tuent les larves compétitrices de *Calliphora* (Diptera: Calliphoridae), une seule larve pouvant tuer jusqu'à 40 compétiteurs en trois heures sans les dévorer (Hanski 1987). Autre exemple, plusieurs espèces de parasitoïdes détruisent, lors de la ponte, les oeufs d'autres parasitoïdes déjà présents sur ou dans l'hôte attaqué (Godfray 1994). Deuxième cas, l'IGP survient dans un système où la ressource extragUILDE est non-limitante mais de faible qualité nutritive. Cette fois, l'IGP est sélectionnée principalement parce qu'elle procure directement des suppléments nutritifs absents de la diète extragUILDE. La proie intragUILDE est alors invariablement dévorée. Wissinger et ses collaborateurs (1996), ont ainsi noté que la prédation intragUILDE entre les

larves de deux espèces de trichoptères détritiphages survenait indépendamment de la densité des larves. Or, le régime alimentaire des espèces impliquées est principalement composé de lignine, cellulose et hémicellulose et devrait donc être nutritionnellement incomplet. Ajoutons que plusieurs cas de cannibalisme ou de prédation chez des insectes principalement phytophages sont motivés par une recherche de nutriments ou de toxines absents de la diète végétale (Jolivet 1997). Troisième cas, le plus simple, l'IGP est le fait d'un prédateur généraliste. L'IGP est sélectionnée ici au même titre que la prédation extragUILDE, parce qu'elle fournit un gain alimentaire au prédateur. Dans ce cas, la victime est également dévorée mais la proie intragUILDE n'est pas spécifiquement recherchée par le prédateur intragUILDE.

La seconde partie du travail aura permis de mettre en évidence plusieurs stratégies défensives chez chacun des trois prédateurs. Chez la chrysope, seule la protection des oeufs a été évaluée et il est apparu que contrairement à ce qui est rapporté dans la littérature, les pédicelles sont peu efficaces tout au moins face à la coccinelle maculée. D'autres observations (notamment au chapitre I), nous amènent à penser que les nymphes en revanche sont très bien protégées notamment contre les coccinelles, et ce possiblement en raison de leur cocon. Ce qui est corroboré par Sengonca et Frings (1985) pour les nymphes de *C. carnea*.

Chez la coccinelle maculée, l'étude sur les défenses des larves a confirmé les hypothèses communément véhiculées dans la littérature voulant que la vulnérabilité des individus à la prédation diminue avec l'âge. Nous avons néanmoins montré que les stratégies défensives efficaces changeaient avec l'âge, et que seules les larves âgées pouvaient avoir recours avec succès à certaines défenses de type agression. La taille, et plus particulièrement la taille relative prédateur-proie, apparaissait déterminante dans la capacité d'utilisation des défenses agressives. C'est la première fois, que la sélection des sites de mue et de nymphose était comparée. Ces deux phases de transformation constituent des stades vulnérables. Toutefois, la différence marquée dans la sélection des sites a montré clairement combien la dépendance à la ressource d'une part, et le temps d'exposition d'autre part, peuvent modifier la réponse de l'individu. Il est donc insuffisant de mesurer la vulnérabilité des individus à une menace ponctuelle pour évaluer les risques encourus et il apparaît nécessaire d'intégrer

la notion de temps d'exposition au dispositif expérimental. L'influence de la période d'exposition se retrouve également chez les herbivores avec l'hypothèse de croissance lente - forte mortalité ("slow-growth-high mortality") qui énonce qu'un développement prolongé expose plus l'organisme à ses ennemis naturels et accroît de ce fait ses risques de mortalité (Benrey & Denno 1997).

Les informations sur les stratégies défensives de *A. aphidimyza* étaient à peu près inexistantes. Nous avons mis en évidence en premier lieu comment la femelle protégeait ses œufs en sélectionnant des sites à forte densité de trichomes et, deuxièmement, comment les larves se protégeaient en vivant au sein des colonies de pucerons. Nous avons pour la première fois, caractérisé de façon précise la prédation furtive en la démarquant de la prédation active. Il est apparu qu'un prédateur furtif, bien qu'étroitement au contact de sa proie ne déclenchaît pas (ou très peu) de réaction de défense chez celle-ci. Étant donné ceci, la plupart des caractéristiques écologiques du prédateur furtif devraient être influencées par les caractéristiques de sa proie (biologie, écologie, défense...).

Le fait que les cécidomyies soient protégées contre les prédateurs intraguildes par leurs propres proies illustre bien un effet à double-tranchant de l'agrégation pour le puceron. D'un côté, elle protège les pucerons contre les prédateurs actifs extérieurs, mais d'un autre, elle protège les prédateurs furtifs contre ces mêmes prédateurs. Plusieurs questions intéressantes se posent alors: cet effet de dilution qui protège les pucerons et les larves de cécidomyie protège-t-il également les pucerons parasités? Les pucerons parasités, s'ils sont à même de bénéficier des défenses passives de leur hôtes, sont-ils à même de bénéficier des défenses actives de ces hôtes (phéromones d'alarme,...)? Notre travail a également démontré que cet effet de dilution était inefficace face à certains prédateurs, probablement parce qu'ils perturbent la colonie. On peut alors se demander si, outre la mortalité directe, le prédateur furtif n'est pas également victime de la disparition de sa ressource chassée par le prédateur actif. On peut également se poser toute une série de questions concernant l'efficacité de cet effet de dilution pour la cécidomyie selon les caractéristiques de la colonie: existe-t-il une taille optimale de colonie pour la protection des prédateurs furtifs? Existe-t-il un âge optimal de la colonie pour la protection des prédateurs furtifs? Comment les prédateurs furtifs cohabitent-ils avec les

fourmis mutualistes qui entretiennent des relations étroites avec les pucerons? Est-il possible d'établir un modèle mathématique susceptible de prédire la survie des cécidomyies en fonction 1) des caractéristiques des colonies de pucerons, et 2) des caractéristiques du (ou des) prédateur(s) actifs.

Ces fascinantes observations sur les prédateurs furtifs nous amènent à considérer la prédation furtive comme une forme hybride entre la prédation active classique et le parasitisme. Les similitudes écologiques apparaissent entre le mode de vie des prédateurs furtifs et les parasites des espèces sociales. Or, plus de cinquante espèces de pucerons produisent des morphes stériles défensives ou soldats et constituent à ce titre des espèces sociales (au moins à un certain degré) (Stern & Foster 1997). De plus, au moins une espèce de cécidomyie du genre *Termitomastus* est un ectosymbionte de termites du genre *Anoplotermes* sp.(Isoptera: Termitidae) (Silvestri 1920 in Wilson 1971). Dans cette perspective, il est logique de penser que la prédation furtive d'espèces grégaires ait pu constituer un stade évolutif intermédiaire vers le parasitisme social.

Dans un contexte de lutte biologique, cette étude permet également de tirer plusieurs conclusions. En lutte biologique, un débat de longue date a opposé les chercheurs en ce qui concerne le nombre d'espèces d'agents de lutte à employer (Turnbull & Chant 1961, Watt 1965, Huffaker et al. 1971, Force 1974, Ehler & Hall 1982, Keller 1984, Mackauer 1990). Aucune tendance générale n'est ressortie de cette discussion, et il semble que la réponse diffère selon le système dans lequel on travaille. Notre étude, et d'autres plus appliquées (Rosenheim et al. 1993), montrent combien les interactions entre agents de lutte peuvent provoquer l'échec ou au contraire assurer le succès d'un programme de lutte biologique. Un exemple de recommandation qui ressort du présent travail pourrait être de ne pas effectuer de lâchers d'oeufs de cécidomyies, car la femelle est en grande partie responsable de leur survie par la sélection de sites de ponte protégés. Autre recommandation, les larves de cécidomyie ne devraient pas être utilisés conjointement avec des larves de troisième stade de chrysope, les chrysopes de 3ème stade brisant l'effet de dilution protecteur des colonies de pucerons. Autre recommandation, les coccinelles et chrysopes, si elles sont utilisées conjointement devraient avoir des tailles similaires, car on sait que plus la différence de taille est grande, moins le risque encouru par le prédateur intragUILDE lors des confrontations est grand et plus la probabilité d'IGP est

élevée. Du point de vue pratique, cela signifie qu'il faut éviter des lâchers (par exemple de 1er stade) à des dates différentes. Finalement, une question primordiale issue de ce travail touche à la complémentarité des prédateurs furtifs et actifs. Sont-ils compatibles? Leur écologie très différente permet-elle d'espérer un meilleur contrôle de la proie extragUILDE? Quelle serait alors la stratégie d'utilisation optimale des deux types de prédateurs (séquence de lâchers, priorité, nombre et stade)?

BIBLIOGRAPHIE (introduction et conclusion générale)

A

- Aber, M. 1994. Manuel de l'observateur: pomme de terre. Réseau d'avertissement phytosanitaire du Québec. Québec. Canada.
- Abrams, P.A., B.A. Menge, G.G. Mittelbach, D.A. Spiller & P. Yodzis. 1996. The role of indirect effects in food webs. pp. 371-395. In G.A. Polis & K.O. Winemiller (Eds). Food Webs; Integration of Patterns and Dynamics. Chapman & Hall. Toronto. Canada.
- Agarwala, B.K. & A.F.G. Dixon. 1991. Cannibalism and interspecific predation in ladybirds. pp. 95-102. In R.J. Polgar, R.J. Chambers, A.F.G. Dixon & I. Hodek (Eds). Behaviour and Impact of Aphidophaga. SPB Academic Publishing bv. The Hague. Pays-Bas.
- Agarwala, B.K. & A.F.G. Dixon. 1992. Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. Ecol. Entomol. 17: 303-309.
- Agarwala, B.K. & A.F.G. Dixon. 1993. Why do ladybirds lay eggs in clusters?. Funct. Ecol. 7: 541-548.
- Alruechedi, K., Y. Sémeria & T.R. New. 1984. Ecology of natural enemies. pp. 187-192. In M. Canard, Y. Semeria & T.R. New (Eds). Biology of Chrysopidae. Dr. W. Junk. Boston. États-Unis.
- Andow, D.A. 1990. Characterization of predation on eggs masses of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 83: 482-486.
- Aoki, S. 1977. *Colophina clematis* (Homoptera: Pemphigidae), an aphid species with "soldiers". Kontyù 45: 276-282.
- Arnold, S.J. & R.J. Wassersug. 1978. Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes (*Thamnophis*): Social behavior as a possible defense. Ecology 59: 1014-1022.
- Attygale, A.B., K. McCormick, C.L. Blankspoor, T. Eisner & J. Meinwald. 1993. Azamacrolides: A family of alkaloids from the pupal defensive secretion of a ladybird beetle (*Epilachna varivestis*). Proc. Natl. Acad. Sci. 90: 5204-5208.

B

- Balachowsky, A.S. 1963. Entomologie appliquée à l'agriculture. Masson et Cie éditeurs. Paris. France.
- Barkai, A. & C. McQuaid. 1988. Predator-prey reversal in marine benthic ecosystem. Science 242: 62-64.

- Benrey, B. & R.F. Denno. 1997. The slow-growth-high-mortality hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology* 78: 987-999.
- Benton, A.H. & A.J. Crump. 1981. Observations on the spring and summer behavior of the 12-spotted ladybird beetle, *Coleomegilla maculata* (deGeer) (Coleoptera: Coccinellidae). *J. N.Y. Entomol. Soc.* 89: 102-108.
- Blackman R.L. & V.F. Eastop. 1984. *Aphids on the World's Crops, An Identification Guide*. John Wiley & Sons. New York . États-Unis.
- Blanchard, E. 1877. *Métamorphoses, moeurs et instincts des insectes*, 2ème éd. Germer Baillièvre et Comp. Paris. France.
- Blum, M.S. 1981. *Chemical Defenses of Arthropods*. Academic Press. New York . États-Unis.
- Boiteau, G. 1983a. The arthropod community of potato fields in New Brunswick, 1979-1981. *Can. Entomol.* 115: 847-853.
- Boiteau, G. 1983b. The arthropod fauna of potato fields: Composition and seasonal abundance. *Agric. Can. Contrib.* 1983-16E.
- Boiteau, G. 1987. The significance of predators and cultural methods. pp. 201-223. In G. Boiteau, R.P. Singh & R.H. Parry (Eds). *Potato Pest Management in Canada - Lutte contre les parasites de la pomme de terre au Canada*. Fredericton. Canada.
- Borror, D.J., C.A. Triplehorn & N.F. Johnson. 1989. *An Introduction to the Study of Insects*, 6th ed. Saunders College Publishing. Orlando. États-Unis.
- Bouchard, D., J.C. Tourneur & R.O. Paradis. 1981. Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae). *Ann. Soc. Entomol. Que.* 26: 119-130.
- 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. Entomol. Que.* 27: 80-93.
- Bouchard, D., S.B. Hill & J.G. Pilon. 1988a. Control of green apple aphid populations in an orchard achieved by releasing adults of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). pp. 257-260. In E. Niemczyk & A.F.G. Dixon (Eds). *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*. SPB Academic Publishing. The Hague. Pays-Bas.
- Bouchard, D., J.G. Pilon & J.C. Tourneur. 1988b. Voracity of mirid, syrphid and cecidomyiid predators under laboratory conditions. pp. 231-234. In E.

- Niemczyk & A.F.G. Dixon (Eds). *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*. SPB Academic Publishing. The Hague. Pays-Bas.
- Breene, R.G., R.L. Meagher Jr., D.A. Nordlund & Y-T Wang. 1992. Biological control of *Bemesia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in a greenhouse using *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae). *Biol. Control* 2: 9-14
- Burke, H.R. & Martin D.F. 1956. The biology of three chrysopid predators of the cotton aphid. *J. Econ. Entomol.* 49: 698-700.
- C _____
- Caldwell, J.P. 1993. Brazil nut fruit capsules as phytotelmata: Interactions among anuran and insect larvae. *Can. J. Zool.* 71: 1193-1201.
- Canard, M & M.M. Principi. 1984. Development of Chrysopidae. pp. 57-75. In M. Canard, Y. Semeria & T.R. New (Eds). *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk. Boston. États-Unis.
- Canard, M & P. Duelli. 1984. Predatory behavior of larvae and cannibalism. pp. 92-100. In M. Canard, Y. Semeria & T.R. New (Eds). *Biology of Chrysopidae*. Dr. W. Junk. Boston. États-Unis.
- Carter, M.C. & A.F.G. Dixon. 1982. Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. *J. Anim. Ecol.* 51: 865-878.
- Ceryngier, P. & I. Hodek. 1996. Enemies of Coccinellidae. pp. 319-350. In Hodek, I. & A. Honěk (Eds). *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers. Boston. États-Unis.
- Chouinard, G., M. Roy & C. Vincent. 1992. Ravageurs et faune auxiliaire des vergers de pommiers au Québec en 1992. Agriculture Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec). Résumé des recherches 21: 7-9.
- Cisneros, J.J. & J.A. Rosenheim 1997. Ontogenetic change in prey preference in the generalist predator *Zelus renardii* and its influence on predator-predator interactions. *Ecol. Entomol.* 22: 399-407.
- Clausen, C.P. 1941. *Entomophagous Insects*. McGraw-Hill. New York . États-Unis.
- Cloutier, C. & S.G. Johnson. 1993. Predation by *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthocoridae) on *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae): Testing for compatibility between biocontrol agents. *Environ. Entomol.* 22: 477-482.
- Coderre, D. 1988. The numerical response of predators to aphid availability in maize: Why coccinellids fail? pp. 219-223. In E. Niemczyk and A.F.G. Dixon (Eds). *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*. SPB Academic Publishing. The Hague. Pays-Bas.

- Coderre, D. & J.C. Tourneur. 1988. Déclin estival des populations aphidiennes du maïs. *Rev. Entomol. Qué.* 32: 16-24.
- Coderre, D., L. Provancher & J.C. Tourneur. 1987. Oviposition and niche partitionning in aphidophagous insects on maize. *Can. Entomol.* 119: 195-203.
- Cohen, A.C. 1995. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 85-103.
- Coll, M. & S. Izraylevich. 1997. When predators also feed on plants: effects of competition and plant quality on omnivore-prey population dynamics. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 155-161.
- Connel, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competitive competition: Evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Conrad, M.S. 1959. The spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata* (DeGeer), as a predator of European corn borer eggs. *J. Econ. Entomol.* 52: 843-847.
- Coutin, R. 1974. Cecidomyides. p. 86. Dans OILB/SROP (Eds). *Les organismes auxiliaires en verger de pommiers. Groupe de travail pour la lutte intégrée en arboriculture.* Wageningen. Pays-Bas.
- CPVQ. 1991. Pomme de terre; protection. Gouvernement du Québec. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation. Publication du gouvernement du Québec. Québec. Canada.
- D** -----
- Davidson, R.H. & W.F. Lyon. 1987. *Insects Pests of Farm, Garden and Orchard.* 8th ed. John Wiley & Sons. New York . États-Unis.
- Dick, J.T.A., D.E. Irvine and R.W. Elwood. 1990. Differential predation by males on moulted females may explain the competitive displacement of *Gammarus duebeni* by *G. pulex* (Amphipoda). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 41-45.
- Dion, R. & F. Whoriskey. 1993. Resource partitioning in a spring spawning freshwater fish assemblage dominated by Catostomids (*Catostomus commersoni*, *C. catostomus*). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 40: 47-58.
- Dixon, A.F.G. 1985. *Aphid Ecology.* Chapman and Hall. New York . États-Unis.
- Dong, Q. & G.A. Polis. 1992. The dynamics of cannibalistic populations: A foraging perspective. pp. 12-37. In M.A. Elgar & B.J. Crespi (Eds). *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa.* Oxford University Press. Oxford. Royaume Uni.
- Duelli, P. 1984. Oviposition. pp. 129-133. In M. Canard, Y. Semeria & T.R. New (Eds). *Biology of Chrysopidae.* Dr. W. Junk. Boston. États-Unis.

E

- Edmunds, M. 1974. Defence in Animals. Longman Inc. New York . États-Unis.
- Ehler, L.E. & R.W. Hall. 1982. Evidence for competitive exclusion of introduced natural enemies in biological control. *Environ. Entomol.* 11: 1-4.
- Ehler, L.E. 1996. Structure and impact of natural enemy guilds in biological control of insect pests. pp. 337-342. In G.A. Polis & K.O. Winemiller (Eds). Food Webs; Integration of Patterns & Dynamics. Chapman & Hall. Toronto. Canada.
- Eisner, T, Y.C. Meinwald, D.W. Alsop & J.E. Carrel. 1968. Defense mechanisms of arthropods. XXI. Formic Acid and n-Nonyl Acetate in the defensive spray of two species of *Helluomorphoides*. *Ann. Entomol. Soc. America* 61: 610-612.
- Eisner, T. & M. Eisner. 1992. Operation and defensive role of "gin traps" in a coccinellid pupa (*Cyclonedda sanguinea*). *Psyche* 99: 265-273.
- El Arnaouty, S.A. & A. Ferran. 1993. Behavioral relations between the green lacewing *Chrysoperla carnea* Steph. and its prey: Influence of the distance separating the prey. *Aphidophaga* 5 - IOBC Symposium 1993.
- Elgar, M.A. & B.J. Crespi. 1992. Ecology and evolution of cannibalism. pp. 1-12. In M.A. Elgar & B.J. Crespi (Eds). Cannibalism; Ecology and Evolution Among Diverse Taxa. Oxford Science Publications. Oxford. Royaume Uni.
- Endler, J.A. 1986. Defense against predators. pp. 109-134. In M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds). Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates. University of Chicago Press. Chicago. États-Unis.
- Endler, J.A. 1991. Interactions between predators and prey. pp. 169-202. In J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds). Behavioural Ecology; An Evolutionary Approach. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Royaume Uni.
- Ettifouri, M. & A. Ferran. 1992. Influence d'une alimentation préalable et du jeûne sur l'apparition de la recherche intensive des proies chez *Semiadalia undecimnotata*. *Entomol. Exp. Appl.* 65: 101-111.
- Evans, D.L. 1990. Phenology as a defense: a time to die, a time to live. pp. 191-202. In D.L. Evans & J.O. Schmidt (Eds). Insect Defenses. State University of New York Press. Albany. États-Unis.
- Ewert, M.A. & H.C. Chiang. 1966. Dispersal of three coccinellids in a corn field. *Can. Entomol.* 98: 999-1003.

F

- Fabre, J.H. 1897. Souvenirs entomologiques. 1ère édition. Delagrave. Paris. France.

- Fincke, O.M. 1992. Interspecific competition for tree holes: Consequences for mating systems and coexistence in neotropical damselflies. *Am. Nat.* 139:80-101.
- Fincke, O.M. 1994. Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia* 100:118-127.
- Force, D.C. 1974. Ecology of insect host-parasitoid communities. *Science* 184: 624-632.
- Fox, L. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6: 293-302.
- Frazer, B.D. 1988. Predators. pp. 217-230. In A.K. Minks & P. Harrewijn (Eds). *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*, vol. B. Elsevier Science Publishing Company Inc. New York . États-Unis.
- Fullard, J.H. 1982. Echolocation assemblages and their effects on moth auditory systems. *Can. J. Zool.* 60: 2572-2576.
- Fullard, J.H. 1987. The defensive function of auditory enhancers in the neotropical moth *Anthaea lichyi* (Lepidoptera: Notodontidae). *Can. J. Zool.* 65: 2042-2046.

G

- Gagné, R.J. 1981. Cecidomyiidae. pp. 257-292. In Biosystematics Research Institute of Canada (Ed). *Manuel of Nearctic Diptera*. Hull. Canada.
- Gauld, I. & B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History). Oxford University Press. Oxford. Royaume Uni.
- Gauthier, C. 1996. Un exemple d'adaptation chez les Coccinellidae: la protection chimique des oeufs; Étude comportementale et analyses biochimiques. Mémoire de fin d'étude, D.I.A. Gembloux. Belgique.
- Gibson, R.W. 1974. The induction of top-roll symptoms on potato plants by the aphid *Macrosiphum euphorbiae*. *Ann. Appl. Biol.* 74: 19-26.
- Gilbert, J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1286-1303.
- Giles, K.L., J.J. Obrycki & T.A. Degooyer. 1994. Prevalence of predators associated with *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) and *Hypera postica* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) during growth of the first crop of alfalfa. *Biol. Control* 4: 170-177.

- Gilkeson, L.A. 1986. Genetic Selection, Evaluation and Management of Non-diapause *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) for Control of Greenhouse Aphids in Winter. Ph.D. thesis, McGill University. Montreal. Canada.
- Gilkeson, L.A., J.P. McLean & P. Dessart. 1993. *Aphanogmus fulmeki* Ashmead (Hymenoptera: Ceraphronidae), a parasitoid of *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). Can. Entomol. 125: 161-162.
- Girard, M. 1884. Les métamorphoses des insectes. 6ème édition. Librairie Hachette. Paris. France.
- Giroux, S., D. Coderre, C. Vincent & J.C. Côté. 1994. Effects of *Bacillus thuringiensis* var. *San Diego* on predation effectiveness, developement and mortality of *Coleomegilla maculata lengi* (Col: Coccinellidae) larvae. Entomophaga 39: 61-69.
- Giroux, S., R.-M. Duchesne & D. Coderre. 1995. Predation of *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae): Comparative effectiveness of predator developmental stages and effect of temperature. Environ. Entomol. 24: 748-754.
- Godfray, H.C.J. 1994. Parasitoids; Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. Princeton. États-Unis.
- Gordon, R.D. 1985. North American Coccinellidae. J. New York Entomol. Soc. 93: 1-912.
- Green, H.W. 1988. Anti-predator mechanisms in reptiles. pp. 1-152. In C. Gans & R.B. Huey (Eds). Biology of the Reptilia, Vol. 16. Alan Liss. New York . États-Unis.
- Groden, E., F.A. Drummond, R.A. Casagrande & D.L. Haynes. 1990. *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae): Its predation upon the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) and its incidence in potatoes and surrounding crops. J. Econ. Entomol. 83: 1306-1315.
- Gross, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. Annu. Rev. Entomol. 38: 251-273.
- Gustafson, M.P. 1993. Intraguild predation among larval plethodontid salamanders: A field experiment in artificial stream pools. Oecologia 96: 271-275.
- H _____
- Hagen, S. 1962. Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. Annu. Rev. Entomol. 7: 289-326.

- Hairston, N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. Am. Nat. 94: 421-425.
- Hansell, M.H. 1985. Ethology. pp. 1-94. In G.A. Kerkut & L.I. Gilbert (Eds). Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Vol. 9 Behaviour. Pergamon Press. Elmsford. États-Unis.
- Hanski, I. 1987. Nutritional ecology of dung- and carrion-feeding insects. pp. 837-884. In F.J.R. Slansky & J.G. Rodriguez (Eds). Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates. John Wiley & Sons. New York. États-Unis.
- Harris, K.M. 1973. Aphidophagous Cecidomyiidae (Diptera): Taxonomy, ecology and assessments of field populations. Bull. Entomol. Res. 63: 305-325.
- Herrera, C.M. 1984. Avian interference of insect frugivory: An exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. Oikos 42: 203-210.
- Hinton, H.E. 1946. The "gin traps" of some beetle pupae; A protective device which appears to be unknown. Trans. Roy. Entomol. Ass. London 97: 473-496.
- Hinton, H.E. 1955. Protective devices of endopterygote pupae. Trans. Soc. Br. Entomol. 12: 49-93.
- Hinton, H.E. 1981. Biology of Insect Eggs. Vol. I. Pergamon Press Inc. New York . États-Unis.
- Hironori, Y. & S. Katsuhiro. 1997. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. Entomophaga 42: 153-163.
- Hodek, I. 1973. Biology of Coccinellidae. Academia Publishing House Prague.
- Hodek, I. 1996. Food relationships. pp. 143-238. In Hodek, I. & A. Honěk (Eds). Ecology of Coccinellidae. Kluwer Academic Publishers. Boston. États-Unis.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The Ants. Belknap Press and Harvard University Press. Cambridge. États-Unis.
- Holloway, G.J., P.W. de Jong & M. Ottenheim. 1993. The genetics and cost of chemical defense in the two-spot ladybird (*Adalia bipunctata* L.). Evolution 47: 1229-1239.
- Holt, R.D. & G.A. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. Am. Nat. 149: 745-764.
- Hudson, W.G. 1987. Ontogeny of prey selection in *Sirthenea carinata*: generalist juveniles become specialist adults. Entomophaga 32: 399-406.

- 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. In C.B. Huffaker (Ed.). Biological Control. Plenum. New York . États-Unis.
- Hurd, L.E. & R.M. Eisenberg. 1990. Arthropod community responses to manipulation of a bitrophic predator guild. *Ecology* 71: 2107-2114.
- Hydorn, S.B. & W.H. Whitcomb. 1979. Effects of larval diet on *Chrysopa rufilabris*. *Fla. Entomol.* 62: 293-298.
- I _____
- Iablokoff-Khnzorian, S.M., 1982. Les coccinelles; Coléoptères - Coccinellidae. Société Nouvelle des Éditions Boubée. Paris. France.
- J _____
- Jeffries, M.J. & J.H. Lawton. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biol. J. Linn. Soc.* 23: 269-286.
- Johansson, F. 1993. Intraguild predation and cannibalism in odonate larvae: Effects of foraging behaviour and zooplankton availability. *Oikos* 66:80-87.
- Jolivet, P. 1997. Biologie des coléoptères chrysomélides. Société Nouvelle des Éditions Boubée. Paris. France.
- K _____
- Karban, R. 1982. Increased reproductive success at high densities and predator satiation for periodical cicadas. *Ecology* 63: 321-328.
- Keller, M.A. 1984. Reassessing evidence for competitive exclusion of introduced natural enemies. *Environ. Entomol.* 13: 192-195.
- Krebs, J.R. & A. Kacelnik. 1991. Decision-making. pp. 105-136. In J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds). Behavioural Ecology; An Evolutionary Approach. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Royaume Uni.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1987. An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Publications. Toronto. Canada.
- L _____
- Labrecque, C. 1994. Aspects du potentiel comme agents de lutte des coccinelles *Coleomegilla maculata lengi* (Timb.) et *Delphastus pusillus* (LeConte) contre l'aleurode des serres *Trialeurodes vaporariorum* (West.) (Homoptera: Aleurodidae). Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal. Montréal. Canada.
- Lagergren, R., M. Hellsten & J.A.E. Stenson. 1997. Increased drag, and thus lower speed: a cost for morphological defence in *Bosmina* (*Eubosmina*) (Crustacea: Cladocera). *Funct. Ecol.* 11: 484-488.

- Landry, M.R. 1978. Predatory feeding behavior of a marine copepod, *Labidocera trispinosa*. Limnol. Oceanogr. 23: 1103-1113.
- LaRochelle, A. 1979. Les coléoptères Coccinellidae du Québec. Cordulia, supplément 10: 1-11.
- Laurema, S., G.B. Husberg & M. Markkula. 1986. Composition and functions of the salivary gland of the larvae of the aphid midge *Aphidoletes aphidimyza*. pp. 113-118. In I. Hodek (Ed.). Ecology of Aphidophaga. Academia Prague & Dr. W. Junk. Dordrecht. Pays-Bas.
- Laurenzen, M.K. 1994. High juvenile mortality in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and its consequences for mutual care. J. Zool. (London) 234: 387-398.
- LeCato, G.L. 1978. Functional response of flour beetles to density of cigarette beetles and the role of predation in population regulation. Environ. Entomol. 7: 77-80
- Lederhouse, R.C. 1990. Avoiding the hunt: Primary defenses of lepidopteran caterpillars. pp. 175-190. In D.L. Evans & J.O. Schmidt (Eds). Insect Defenses. State University of New York Press. Albany. États-Unis.
- Legaspi, J.C., R.I. Carruthers & D.A. Nordlund. 1994. Life history of *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) provided sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) and other food. Biol. Control 4: 178-184.
- Legaspi, J.C., J.A. Correa, R.I. Carruthers, B.C. Legaspi Jr. & D.A. Nordlund. 1996. Effect of short-term releases of *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) against silverleaf whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) in field cages. J. Entomol. Sci. 31: 102-111.
- Levings, S.C. & E.S. Adams. 1984. Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a panamanian mangrove forest. J. Anim. Ecol. 53: 705-714.
- M -----
- Mabelis, A.A. 1984. Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). Neth. J. Zool. 34: 1-20.
- MacGillivray, M.E. & G.B. Anderson. 1958. Development of four species of aphids (Homoptera) on potato. Can. Entomol. 90: 148-155.
- Mack, T.P. & Z. Smilowitz. 1979. Diel activity of green peach aphid predators as indexed by sticky traps. Environ. Entomol. 8: 799-801.
- Mack, T.P. & Z. Smilowitz. 1980. Development of a green peach aphid natural enemy sampling procedure. Environ. Entomol. 9: 440-445.

- Mackauer, M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. pp. 41-63. In M. Mackauer, L.E. Ehler & J. Rolland (Eds.). Critical Issues in Biological Control. Intercept. New York . États-Unis.
- Majerus, M.E.N. 1994. Ladybirds. HarperCollins Publishers. Toronto. Canada
- Malais, M. & W.J. Ravensberg. 1993. Connaitre et reconnaître: Mode de vie des ravageurs de serre et de leurs ennemis naturels. Koppert B.V. Berkel en Rodenrijs. Pays-Bas.
- MAPAQ. 1992. Profil sectoriel de l'industrie bio-alimentaire au Québec. Service de l'information et des statistiques. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Québec. Canada.
- Markulla, M. & K. Tiittanen. 1985. Biology of the midge *Aphidoletes* and its potential for biological control. pp. 74-81. In N.W. Hussey & N. Scopes (Eds). Biological pest Control: The Glasshouse Experience. Cornell University Press. New York. États-Unis.
- McCaffrey, J.P. & R.L. Horsburgh. 1982. Interspecific interactions between *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) and *Leptothrips mali* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). Environ. Entomol. 11: 1104-1107.
- McCormick, S.J. & G.A. Polis. 1990. Prey, predators and parasites. pp. 294-320. In G.A. Polis (Ed). Biology of Scorpions. Standford University Press. Standford. États-Unis.
- McKinlay, R.G. 1992. Vegetable Crop Pests. CRC Press Inc. Boca Raton. États-Unis.
- Meadow, R.H., W.C. Kelly & A.M. Shelton. 1985. Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* (Dip: Cecidomyiidae) for control of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) in greenhouse and field experiments in the United States. Entomophaga 30: 385-392.
- Metcalf, C.L., W.P. Flint & R.L. Metcalf. 1962. Destructive and Useful Insects, their Habits and Control. 4th ed. McGraw Hill Book Company. New York . États-Unis.
- Miller, L.A. 1984. Hearing in green lacewings and their responses to the cries of bats. pp. 134-149. In M. Canard, Y. Semeria & T.R. New (Eds). Biology of Chrysopidae. Dr. W. Junk. Boston. États-Unis.
- Mills, N.J. 1982. Voracity, cannibalism and coccinellid predation. Ann. Appl. Biol. 101: 144-148.
- Milne, D.L. 1960. The gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of clover flower-heads. Trans. R. Entomol. Soc. London 112: 73-108.
- Milner, R.J. 1997. Prospects for biopesticides for aphid control. Entomophaga 42: 227-239.

Moran, M.D. & L.E. Hurd. 1994. Short-term responses to elevated predator densities: noncompetitive intraguild interactions and behavior. *Oecologia* 98: 269-273.

N

Nault, L.R., L.J. Edwards & W.E. Styer. 1973. Aphid alarm pheromones: Secretion and reception. *Environ. Entomol.* 2: 101-105.

New, T.R. 1975. The biology of Chrysopidae and Hemerobiidae (Neuroptera), with reference to their usage as biological control agents: A review. *Trans. R. Entomol. Soc. London*. 127: 115-140.

Nijveldt, W. 1988. Cecidomyiidae. pp. 271-277. In A.K. Minks, P. Harrewijn & W. Helle (Eds). *World Crop Pests, Aphids*. vol. 2B. Elsevier Science Publishers. New York . États-Unis.

Nordlund, D.A., D.C. Vacek & D.N. Ferro. 1991. Predation of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) eggs and larvae by *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) larvae in the laboratory and field cages. *J. Entomol. Sci.* 26: 443-449.

Nyffeler, M., D.A. Dean & W.L. Sterling. 1987. Predation by green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae), inhabiting cotton and woolly croton plants in east Texas. *Environ. Entomol.* 16: 355-359.

O

O'Neill, K.M. 1992. Body size asymmetries in predatory interactions among robber flies (Diptera: Asilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 34-38.

Obrycki, J.J., M.J. Tauber & W.M. Tingey. 1983. Predator and parasitoid interaction with aphid-resistant potatoes to reduce aphid densities: A two-year field study. *J. Econ. Entomol.* 76: 456-462.

P

Park, T. 1954. Experimental studies of interspecies competition II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.* 27: 177-229.

Pasteels, J.M., C. Deroe, B. Tursch, J.C. Braekman, D. Daloze, & C. Hootele. 1973. Distribution des alcaloïdes défensifs des Coccinellidae. *J. Insect Physiol.* 19: 1771-1784.

Pearson, D.L. 1985. The function of multiple anti-predator mechanisms in adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Ecol. Entomol.* 10: 65-72.

Pearson, D.L. 1988. Biology of tiger beetles. *Annu. Rev. Entomol.* 33: 123-147.

- Polis, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 225-251.
- Polis, G.A. & R.D. Holt. 1992. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 7:151-154
- Polis, G.A. & S.J. McCormick. 1986. Scorpions, spiders and solpugids: Predation and competition among distantly related taxa. *Oecologia* 71: 111-116.
- Polis, G.A. & S.J. McCormick. 1987. Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology* 68: 332-343.
- Polis, G.A., C.A. Myers & R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 297-330.
- Press, J.W., B.R. Flaherty & R.T. Arbogast. 1974. Interactions among *Plodia interpunctella*, *Bracon hebetor*, and *Xyllocoris flavipes*. *Environ. Entomol.* 3: 183-184.
- Price, P.W. 1975. Insect Ecology. 1st ed. John Wiley & Sons. Toronto. Canada.
- Principi, M.M. & M. Canard. 1974. Névroptères. pp. 151-162. Dans: Les organismes auxiliaires en verger de pommiers. Organisation Internationale de Lutte Biologique, OILB/SROP (Eds). Wageningen. Pays-Bas.
- Putman, W.L. 1957. Laboratory studies on the food of some coccinellids (Coleoptera) found in Ontario peach orchards. *Can. Entomol.* 89: 572-579.
- Putman, W.L. 1964. Occurrence and food of some coccinellids (Coleoptera) in Ontario peach orchards. *Can. Entomol.* 96: 1149-1155.
- R _____
- Radcliffe, E.B. 1982. Insect pests of potato. *Annu. Rev. Entomol.* 27: 173-204.
- Radcliffe, E.B., D.W. Ragsdale & K.L. Flanders. 1993. Management in aphids and leafhoppers. pp. 117-126. In R.C. Rowe (Ed.). Potato Health Management. American Phytopathological Society Press. St-Paul. États-Unis.
- Radtke, W. & W. Rieckmann. 1991. Maladies et ravageurs de la pomme de terre. Editions Th. Mann. Gelsenkirchen-Buer. Allemagne.
- Rice, M.E. & G.E. Wilde. 1991. Aphid predators associated with conventional- and conservation-tillage winter wheat. *J. Kans. Entomol. Soc.* 64: 245-250.
- Richerson, J.V. & C.J. DeLoach. 1973. Seasonal abundance of *Perilitus coccinellae* and its coccinellid hosts and degree of parasitism in central Missouri. *Environ. Entomol.* 2: 138-141.
- Richerson, J.V. 1970. A world list of parasites of Coccinellidae. *J. Entomol. Soc. B.* C. 67: 33-48.

- Rosengren, R. 1986. Competition and coexistence in an insular ant community - A manipulation experiment (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Zool. Fennici.* 23: 297-302.
- Rosenheim, J.A. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 421-447.
- Rosenheim, J.A. & R. Wilhoit. 1993. Why lacewings may fail to suppress aphids? Predators that eat other predators disrupt cotton aphid control. *California Agriculture, September-October:* 7-9.
- Rosenheim, J.A., R. Wilhoit & C.A. Armer. 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96: 439-449.
- Rosenheim, J.A., H.K. Kaya, L.E. Ehler, J.J. Marois & B.A. Jaffee. 1995. Intraguild predation among biological control agents: Theory and evidence. *Biol. Control* 5: 303-335.
- Ru, N., W.H. Whitcomb & M. Murphey. 1976. Culturing of *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae). *Fla. Entomol.* 59: 21-26.
- S _____
- Sabelis, M.W. 1992. Predatory arthropods. pp. 225-265. In M.J. Crawley (Ed.). *Natural Enemies, the Population Biology of Predators, Parasites and Diseases.* Blackwell Scientific Pub. Oxford. Royaume Uni.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Sengonca, C. & A. Grootenhuis. 1985. The feeding activity of *Chrysoperla carnea* (Stephens) on *Barathra brassicae* L. and *Spodoptera littoralis* (Boisd.). *Z. ang. Entomol.* 100: 219-223.
- Sengonca, C. & B. Frings. 1985. Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. *Entomophaga* 30: 245-251.
- Sheldon, J.K. & E.G. MacLeod. 1971. Studies on the biology of the Chrysopidae. II The feeding behavior of the adult of *Chrysopa carnea* (Neuroptera). *Psyche* 78: 107-121.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. pp. 203-224. In C.W. Kerfoot & A. Sih (Eds). *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities.* University Press of New England. Hanover. États-Unis.

- Sih, A., P. Crowley, M. McPeek, J. Petranka & K. Strohmeier. 1985. Predation, competition and prey communities: A review of fields experiments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 239-311.
- Simpson, R.G. & C.C. Burkhardt. 1960. Biology and evaluation of certain predators of *Theriophis maculata* (Buckton). *J. Econ. Entomol.* 53: 89-94.
- Smith, B.C. 1961. Results of rearing some coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae) larvae on various pollens. *Proc. Entomol. Soc. Ont.* 91: 270-271.
- Soluk, D.A. 1990. Postmoult susceptibility of *Ephemerella* larvae to predatory stoneflies: constraint on defensive armour. *Oikos* 58: 336-342.
- Spence, J.R. & H.A. Carcamo. 1991. Effects of cannibalism and intraguild predation on pondskaters (Gerridae). *Oikos* 62: 333-341.
- Stenhouse, S.L., N.G. Hairston & A.E. Cobey. 1983. Predation and competition in *Ambystoma* larvae: field and laboratory experiments. *J. Herpetol.* 17: 210-220.
- Stern, D.L. & W.A. Foster. 1997. The evolution of sociality in aphids: A clone's-eye view. pp. 150-165. In J.C. Choe & B.J. Crespi (Eds). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press. Cambridge. Royaume Uni.
- Szeinfeld, E.V. 1991. Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 79: 17-26.

T -----

- Tauber, M.J. & C.A. Tauber. 1983. Life history traits of *Chrysopa carnea* and *Chrysopa rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae): Influence of humidity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 282-285.
- Tedders, W.L., C.C. Reilly, B.W. Wood, R.K. Morrison & C.S. Lofgren. 1990. Behavior of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in pecan orchards. *Environ. Entomol.* 19: 44-53.
- Todorova, S.I., J.C. Côté & D. Coderre. 1996. Evaluation of the effects of two *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin strains on the development of *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Col., Coccinellidae). *J. Appl. Ent.* 120: 159-163.
- Tourneur, J.C., D. Bouchard & J.G. Pilon. 1992. Le complexe des ennemis naturels des pucerons en pommeraie au Québec. pp. 179-193. Dans: C. Vincent & D. Coderre (Eds). *La lutte biologique*. Gaëtan Morin Editeur. Boucherville. Canada.
- Turchin, P. & P. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: An effective strategy for reducing predation risk. *Ecology* 70: 1008-1016.

Turnbull, A.L. & D.A. Chant. 1961. The practice and theory of biological control of insects in Canada. Can. J. Zool. 39: 697-753.

V

Völkl, W. & B. Stadler. 1996. Colony orientation and successful defence behaviour in the conifer aphid, *Schizolachnus pineti*. Entomol. Exp. Appl. 78: 197-200.

Vulinec, K. 1990. Collective security: Aggregation by insects as a defense. pp. 251-288. In D.L. Evans & J.O. Schmidt (Eds). Insect Defenses. State University of New York Press. Albany. États-Unis.

W

Warren, L.O. & M. Tadic. 1967. Biological observations on *Coleomegilla maculata* and its role as a predator of the fall webworm. J. Econ. Entomol. 60: 1492-1496.

Watt, K.E.F. 1965. Community stability and the strategy of biological control. Can. Entomol. 97: 887-895.

Wells, J.D. & B. Greenberg. 1994. Resource use by an introduced and native carrion flies. Oecologia 99: 181-187.

Werner, E.E. & J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15: 393-425.

Wilbert, H. 1973. On the seeking behaviour of newly hatched larvae of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). Entomol. Exp. Appl. 16: 514-524.

Wilbert, H. 1974. The perception of prey by the newly hatched larvae of *Aphidoletes aphidimyza*. Entomophaga 19: 173-181.

Wilbur, H.M. 1980. Complex life cycles. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11: 67-93.

Wilson, E.O. 1971. The Insect Societies. Belknap Press of Harward University. Cambridge. États-Unis.

Wissinger, S.A. & J. McGrady. 1993. Intraguild predation and competition between larval dragonflies: direct and indirect effects on shared prey. Ecology 74: 207-218.

Wissinger, S.A., G.B. Sparks, G.L. Rouse, W.S. Brown & H. Steltzer. 1996. Intraguild predation and cannibalism among larvae of detritivorous caddisflies in subalpine wetlands. Ecology 77: 2421-2430.

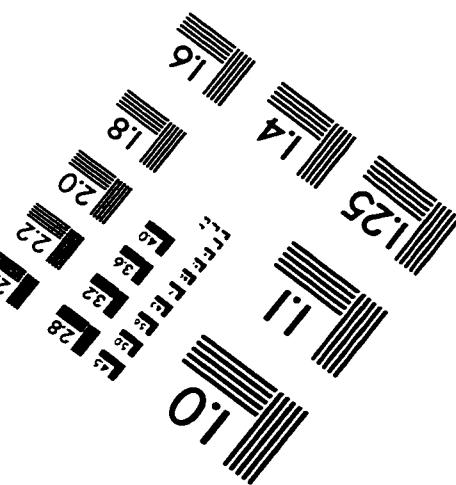
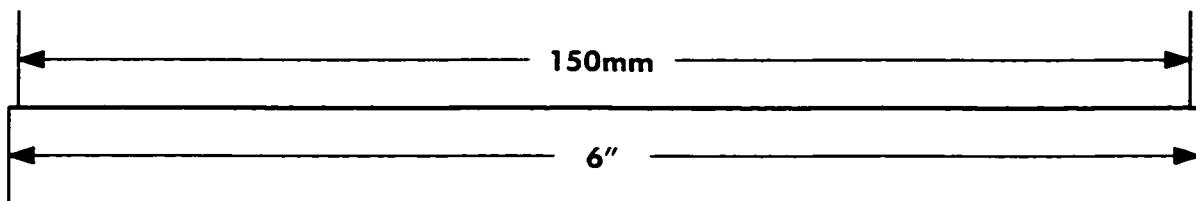
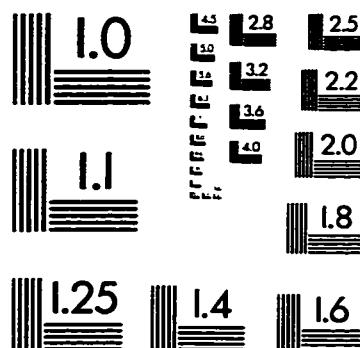
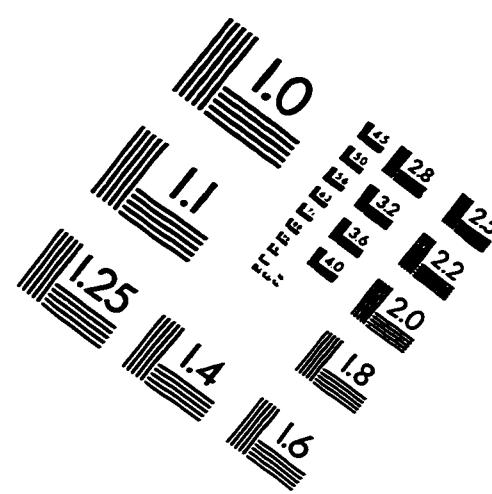
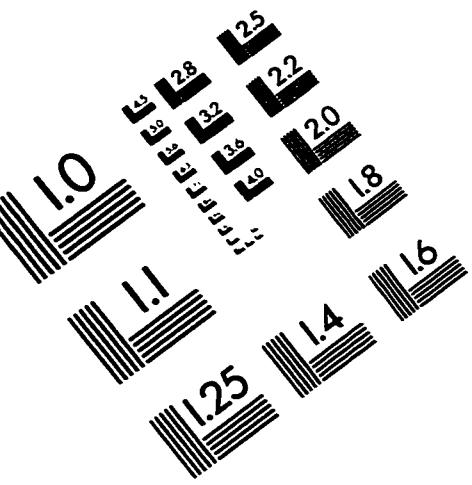
Wootton, J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 25: 443-466.

Wright, S. 1981. Extinction-mediated competition: the *Anolis* lizards and insectivorous birds of the West Indies. Am. Nat. 117: 181-192.

Y

-
- Yao, D.S. & D.A. Chant. 1989. Population growth and predation interference between two species of predatory phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae) in interactive systems. *Oecologia* 80: 443-455.
- Yen, J. 1983. Effects of prey concentration, prey size, predator life stage, predator starvation, and season on predation rates of the carnivorous copepod *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.* 75: 69-77.

IMAGE EVALUATION TEST TARGET (QA-3)



APPLIED IMAGE, Inc
1653 East Main Street
Rochester, NY 14609 USA
Phone: 716/482-0300
Fax: 716/288-5989

© 1993, Applied Image, Inc., All Rights Reserved

