

# PORTRAIT DE LA PRÉDATION FURTIVE CHEZ LES APHIDIPHAGES

Georges-Maheux  
2<sup>e</sup> prix

par Arnaud Sentis

La majorité des prédateurs aphidiphages utilise une stratégie active de recherche des proies qui déclenche des comportements de défense chez les pucerons (Lucas et Brodeur 2001). Néanmoins, il existe un autre type de prédation moins connu et moins répandu : la prédation furtive. Décrit pour la première fois en 2001 à la suite d'observations en laboratoire, ce comportement se caractérise par des mouvements lents du prédateur et l'absence de réactions de défense de la part des proies (Lucas et Brodeur 2001).

Cette stratégie de prédation furtive a été observée chez deux aphidiphages seulement jusqu'à maintenant : la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae) et *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Diptera : Chamaemyiidae) (Fréchette *et al.* 2008; Lucas et Brodeur 2001). Leur mode de prédation particulier et leur écologie confèrent à ces deux prédateurs des atouts et des faiblesses à l'égard des autres insectes avec lesquels ils interagissent. Dans ce contexte, cet article présente les caractéristiques de la prédation furtive, de la prédation active et décrit les interactions entre prédateurs furtifs et prédateurs actifs. Nous voyons aussi comment les prédateurs furtifs peuvent bénéficier de la présence de fourmis qui entretiennent les colonies de pucerons. Pour conclure, l'efficacité des prédateurs furtifs en lutte biologique est discutée. Contrairement à *A. aphidimyza*, l'écologie et le comportement de *L. annulipes* et des Chamaemyiidae sont très peu connus, c'est pourquoi la majorité des exemples du texte concernent *A. aphidimyza*.

## Caractéristiques des prédateurs furtifs

Les pucerons sont très vulnérables à cause de leur petite taille et de leur manque de moyens de défense. Pour cette raison, ils sont exploités par de nombreux prédateurs, spécialistes et généralistes (Lucas et Brodeur 2001). En cas d'at-



Photo 1. Deux larves d'*A. aphidimyza* en train de s'alimenter dans une colonie de pucerons. La larve de droite est dissimulée sous un puceron.

taque, les pucerons émettent des phéromones d'alarme, ils peuvent chuter de la plante hôte, s'enfuir en se déplaçant sur la plante et faire des ruades (Dixon 1998). La particularité des prédateurs furtifs repose sur le fait qu'ils ne génèrent aucune de ces réactions bien qu'ils vivent et se nourrissent au sein des colonies de pucerons (Photo 1) (Fréchette *et al.* 2008; Lucas et Brodeur 2001). Au cours des premiers stades larvaires, ces prédateurs se déplacent si lentement que leurs mouvements sont à peine perceptibles. De plus, les larves d'*A. aphidimyza* sont capables de se camoufler avec les cadavres de leurs proies (Lucas 1998). On peut donc comparer un prédateur furtif à un « tireur d'élite » embusqué qui atteint ses cibles sans déclencher l'alarme chez les ennemis.

Les larves des prédateurs furtifs ont une capacité de déplacement et une autonomie alimentaire très faible (Gaimari et Turner 1997). Chez *A. aphidimyza*, juste après l'éclosion, les larves néonates peuvent parcourir une distance maximale de 63 mm linéaires sans s'alimenter (Markkula et Tiittanen 1985). En outre, les larves des prédateurs furtifs ne changent pas ou rarement de colonie de pucerons au cours de leur vie larvaire (Gaimari et Turner 1997; Havelka et Zemek 1999). Par conséquent, l'abondance des pucerons dans la colonie détermine les chances de survie des larves, c'est pourquoi les femelles pondent leurs œufs à proximité ou au sein des colonies de pucerons (Photo 2) (Bouchard et Tourneur 1981; Markkula et Tiittanen 1985; Sluss et Foote 1973; Tracewski 1983). On peut même observer des œufs ou des larves néonates sous les pucerons et cela ne semble pas alarmer ces derniers (Gaimari et Turner 1997; Nijveldt 1988). Il semblerait donc que, contrairement aux prédateurs actifs, les prédateurs furtifs restent inaperçus par les pucerons.

## Caractéristiques des prédateurs actifs

Les prédateurs actifs comme les chrysopes et les coccinelles sont caractérisés par des mouvements rapides et par le déclenchement d'une réaction d'alarme chez leurs proies (Evans 2003). Par opposition au « tireur d'élite », les prédateurs actifs sont les « chars d'assaut » de la prédation aphidiphage. En effet, les prédateurs actifs provoquent un état d'alerte au sein de la colonie se traduisant par l'émission de phéromones d'alarme et une réaction de fuite ou de chute des pucerons pouvant entraîner un éclatement de la colonie (Evans 2003). De plus, les prédateurs actifs, souvent généralistes, peuvent aussi attaquer les larves des prédateurs furtifs; ils représentent un danger important pour ces



© Arnaud Sentis, IRBV

Photo 2. Deux larves d'*A. aphidimyza* en train de consommer le même puceron. Devant ce dernier, on peut aussi observer un œuf d'*A. aphidimyza*.

derniers (Lucas 2005). Ce danger peut se manifester directement par prédation intraguilde ou de façon indirecte par perturbation et consommation de la colonie de pucerons, privant les larves furtives de nutriments et mettant en péril leur survie (Lucas et Brodeur 2001). Les « chars d'assaut » représentent donc un double danger pour le « tireur d'élite », car ils peuvent déclencher l'alarme chez l'ennemi et tuer le « tireur d'élite » lors de l'assaut.

### Interactions entre prédateurs furtifs et prédateurs actifs

Parmi la guilde aphidiphage, les coccinelles et les chrysopes sont reconnues comme des prédateurs intraguilides des œufs et des larves des prédateurs furtifs (Lucas *et al.* 1998; Sluss et Foote 1973; Voynaoud 2008). On parle de prédation intraguilde (IGP, pour intraguilde predation) lorsqu'il y a prédation entre deux compétiteurs d'espèces différentes qui exploitent la même ressource. L'IGP serait donc un mélange de prédation classique et de compétition (Figure 1) (Lucas *et al.* 1998; Polis *et al.* 1989). Plusieurs études ont démontré que l'IGP est commune chez les invertébrés, notamment au niveau des agroécosystèmes (Arim et Marquet 2004; Lucas 2005; Rosenheim *et al.* 1995).

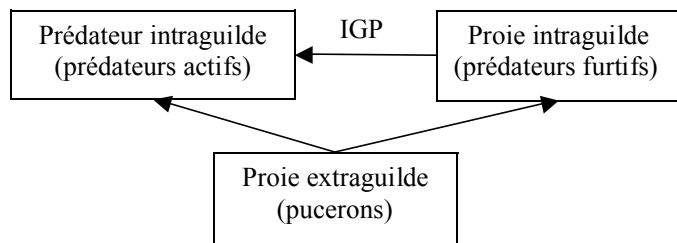


Figure 1. Représentation schématique de la prédation intraguilde. Les flèches indiquent le sens du flux de matière et d'énergie (source : Lucas 2005).

La prédation intraguilde peut être asymétrique, c'est alors toujours le même compétiteur qui attaque l'autre. Elle est symétrique lorsque la prédation se fait dans les deux sens (Lucas 1998, 2005). Pour les prédateurs furtifs, l'IGP est toujours asymétrique en faveur des prédateurs actifs. Lucas *et al.* (1998) ont démontré qu'en laboratoire de 70 à 80 % des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* sont tués par la coccinelle maculée *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera : Coccinellidae) ou la chrysope *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera : Chrysopidae). Les larves furtives sont donc très vulnérables, car ces prédateurs intraguilides sont plus mobiles et de taille supérieure (Lucas 2005). De plus, les larves d'*A. aphidimyza* possèdent peu de moyens de défense et leur principale stratégie de défense consiste à s'éjecter du plant en cas d'attaque (Voynaoud 2008). Néanmoins, les larves des prédateurs furtifs profitent de l'effet de dilution créé par les pucerons. En effet, Lucas et Brodeur (2001) ont démontré que lorsque la densité de pucerons augmente, la prédation des larves d'*A. aphidimyza* par *C. rufilabris* diminue. De récentes études suggèrent que *L. annulipes* devrait aussi bénéficier de cet effet de dilution (Fréchette *et al.* 2008).

### Interactions avec les fourmis

De nombreuses études démontrent que les fourmis sont abondantes dans la majorité des écosystèmes et peuvent entretenir une relation mutualiste avec les pucerons (Stadler et Dixon 2005). En effet, elles défendent les colonies de pucerons contre les prédateurs, car elles exploitent les pucerons et le miellat produit par ces derniers (Kaneko 2003; Stewart-Jones *et al.* 2007). Les fourmis sont comme un « berger » et les pucerons sont ses « moutons ». En échange de laine, les « moutons » sont protégés des loups par le « berger ». Ainsi, en présence de fourmis, le taux d'attaque des prédateurs actifs et des parasitoïdes est fortement diminué (Kaneko 2007; Renault *et al.* 2005). Néanmoins, les prédateurs furtifs, grâce à l'absence de mouvements apparents, ne sont pas attaqués par les fourmis. Ainsi, le « tireur d'élite » est capable de déjouer l'attention du « berger » et d'abattre ses « moutons » sans que ce dernier s'en aperçoive. Guénard (2007) a démontré en laboratoire que, sur une courte période de temps (i.e. 24 heures), les larves d'*A. aphidimyza* ne sont pas détectées par les fourmis. Les larves furtives pourraient ainsi profiter d'une zone libre d'ennemis qui est définie comme un espace au sein duquel la vulnérabilité d'une espèce à un ou plusieurs ennemis est réduite ou supprimée. Ainsi, en présence de fourmis, le danger de prédation intraguilde par les prédateurs actifs serait fortement diminué.

La présence de fourmis modifie aussi le comportement et la physiologie des pucerons, ce qui peut être bénéfique aux larves furtives. Premièrement, les colonies entretenues ont un meilleur taux de croissance et de reproduction et leur persistance est meilleure (Renault *et al.* 2005; Stadler *et al.* 2002). Deuxièmement, chez les espèces de pucerons myrmécophiles, les phéromones d'alarme déclenchent un regroupement plutôt qu'une dispersion des pucerons (Stadler et Dixon 2005). Troisièmement, la présence des fourmis entraîne une







inhibition du comportement de chute et de fuite chez les pucerons ainsi qu'une réduction de l'émission des phéromones d'alarme par ces derniers (Stewart-Jones *et al.* 2007). Pour les prédateurs furtifs, ces changements comportementaux facilitent la prédation en diminuant la fuite et la vigilance des proies.

## Perspectives et lutte biologique

Une grande diversité d'auxiliaires de lutte biologique est utilisée afin de réprimer les populations d'insectes nuisibles. Ces agents de lutte peuvent être des prédateurs, des parasitoïdes ou des pathogènes (Eilenberg *et al.* 2001). Parmi les prédateurs aphidiphages, les prédateurs actifs sont les plus utilisés bien qu'*A. aphidimyza* le soit couramment en Amérique du Nord et en Europe depuis les années 1970 (Nijveldt 1988). Du point de vue de la lutte biologique, l'éclatement des colonies de pucerons causé par le comportement de recherche des prédateurs actifs est un avantage, surtout quand le déplacement des pucerons augmente leur risque de mortalité. Par conséquent, le taux de mortalité des pucerons est supérieur au taux de consommation des prédateurs actifs. Bien que leur stratégie semble moins efficace, les prédateurs furtifs peuvent tout de même jouer un rôle important dans la régulation des populations de pucerons (Meadow *et al.* 1985).

Pour la lutte biologique, il est essentiel de tenir compte des interactions entre l'auxiliaire utilisé et les autres organismes impliqués. Par exemple, la prédation intraguilde, la présence de fourmis ou de proies de remplacement peuvent diminuer l'efficacité de la lutte biologique (Cudjoe *et al.* 1993; Itioka et Inoue 1996). Il serait pertinent, autant au niveau théorique qu'appliqué, d'approfondir les connaissances concernant les effets des prédateurs intraguildes et des fourmis sur les prédateurs furtifs. De plus, il faudrait déterminer s'il existe d'autres prédateurs furtifs. Les Chamaemyiidae sont peu connus (Tracewski 1983), il serait donc intéressant de développer les connaissances concernant leur mode de prédation et de déterminer leur efficacité à réprimer les populations de pucerons.

Comme nous avons pu le voir, il existe diverses stratégies de prédation, chacune ayant ses atouts et ses faiblesses. La connaissance de ces différents prédateurs et de leur écologie est essentielle à la compréhension des dynamiques prédateurs-proies et, par conséquent, à la réussite des programmes de lutte biologique. Il est donc important d'approfondir et de divulguer les connaissances concernant les différentes stratégies de prédation ainsi que leurs implications théoriques et appliquées.

## Références

**Arim, M. et P.A. Marquet. 2004.** Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.* 7 : 557-564.

- Bouchard, D. et J.C. Tourneur. 1981.** Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera : Aphididae). *Ann. Soc. Entomol. Qué.* 26 : 119-130.
- Cudjoe, A.R., P. Neuenschwander et M.J.W. Copland. 1993.** Interference by ants in biological control of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Ghana. *Bull. Entomol. Res.* 83 : 15-22.
- Dixon, A.F.G. 1998.** *Aphid Ecology*. Chapman and Hall, New York, USA. 300 p.
- Eilenberg, J., A. Hajek et C. Lomer. 2001.** Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46 : 387-400.
- Evans, E.W. 2003.** Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *Eur. J. Entomol.* 100 : 1-10.
- Fréchette, B., F. Larouche et É. Lucas. 2008.** *Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies. *Eur. J. Entomol.* 105 : 399-403.
- Gaimari, S.D. et W.J. Turner. 1997.** Behavioral observations on the adults and larvae of *Leucopis ninae* and *L. gaimarii* (Diptera: Chamaemyiidae), predators of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 70 : 153-159.
- Guénard, B. 2007.** Mutualisme fourmis-pucerons et guilde aphidiphage associée : le cas de la prédation furtive. Mémoire de maîtrise, UQAM, Montréal, Canada. 120 p.
- Havelka, J. et R. Zemek. 1999.** Life table parameters and oviposition dynamics of various populations of the predacious gall-midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomol. Exp. Appl.* 91 : 481-484.
- Itioka, T. et T. Inoue. 1996.** The consequences of ant-attendance to the biological control of the red wax scale insect *Ceroplastes rubens* by *Anicetus beneficus*. *J. Appl. Ecol.* 33 : 609-618.
- Kaneko, S. 2003.** Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. *Ecol. Res.* 18 : 199-212.
- Kaneko, S. 2007.** Predator and parasitoid attacking ant-attended aphids: effects of predator presence and attending ant species on emerging parasitoid numbers. *Ecol. Res.* 22 : 451-458.
- Lucas, É. 1998.** Prédation intraguilde et stratégie défensive chez trois prédateurs aphidiphages. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec, Canada. 181 p.
- Lucas, É. 2005.** Intraguild predation among aphidophagous predators. *BioControl* 102 : 351-363.
- Lucas, É. et J. Brodeur. 2001.** A fox in sheep's clothing : furtive predators benefit from the communal defense of their prey. *Ecology* 82 : 3246-3250.
- Lucas, É., D. Coderre et J. Brodeur. 1998.** Intraguild predation among aphid predators: Characterization and influence of extraguilde prey density. *Ecology* 73: 1084-1092.
- Markkula, M. et K. Tiittanen. 1985.** Biology of the midge *Aphidoletes aphidimyza* and its potential for biological control. Pages 74-81 dans N.W. Hussey et N. Scopes (éds.), *Biological Pest Control: The Glasshouse experience*. Cornell University Press, New York, USA.
- Meadow, R.H., W.C. Kelly et A.M. Shelton. 1985.** Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* [Dip: Cecidomyiidae] for control of *Myzus persicae* [Hom: Aphididae] in greenhouse and field experiments in the United States. *Entomophaga* 30 : 385-392.
- Nijveldt, W. 1988.** *Cecidomyiidae*, no 2B. Elsevier Science Publishers, New York, USA. 278 p.
- Polis, G.A., C.A. Myers et R.D. Holt. 1989.** The ecology and evolution of intraguilde predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20 : 297-330.





- Renault, C.K., L.M. Buffa et M.A. Delfino. 2005.** An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol. Res.* 20 : 71-74.
- Rosenheim, J.A., H.K. Kaya, L.E. Ehler, J.J. Marois et B.A. Jaffee. 1995.** Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biol. Control* 5 : 303-335.
- Sluss, T.P. et B.A. Foote. 1973.** Biology and immature stages of *Leucopis verticalis* (Diptera: Chamaemyiidae). *Can. Entomol.* 103 : 1427-1434.
- Stadler, B. et A.F.G. Dixon. 2005.** Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36 : 345-372.
- Stadler, B., A.F.G. Dixon et P. Kindlmann. 2002.** Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. *Ecol. Lett.* 5 : 216-222.
- Stewart-Jones, A., T.W. Pope, J.D. Fitzgerald et G.M. Poppy. 2007.** The effect of ant attendance on the success of rosy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards. *Agric. For. Entomol.* 10 : 37-43.
- Tracewski, K.T. 1983.** Description of the immature stages of *Leucopis* sp. nr. *albipuncta* (Diptera: Chamaemyiidae) and their role as predators of the apple aphid, *Aphis pomi* (Homoptera: Aphididae). *Can. Entomol.* 115 : 735-742.
- Voynaud, L. 2008.** Prédation intraguilde entre prédateur actif et prédateur furtif au sein d'une guildes aphidiphage. Mémoire de maîtrise, UQAM, Montréal, Canada. 74 p.
- .....
- Arnaud Sentis est étudiant au doctorat en cotutelle sous la direction de Jacques Brodeur de l'Institut de recherche en biologie végétale (IRBV) à Montréal et de Jean-Louis Hemptinne de l'Université Paul Sabatier à Toulouse, France. Ses travaux consistent à modéliser et étudier l'effet de la température sur les interactions trophiques et intraguildes au sein d'un système plante-herbivores-ennemis naturels. Il a effectué sa maîtrise à l'UQAM sous la direction de William Vickery et d'Éric Lucas.*

