

Diplôme d'Etudes Spécialisées en Gestion de l'Environnement
Université Libre de Bruxelles

Impacts sur l'entomofaune indigène d'une
coccinelle exotique utilisée en lutte biologique

Directeur : Prof. J.-C. VERHAEGHE
Co-directeur : Prof. J.-C. GREGOIRE

Travail de Fin d'Etudes présenté par
LOUIS HAUTIER
en vue de l'obtention du grade académique de
Diplômé d'Etudes Spécialisées en Gestion de
l'Environnement

Année Académique : 2002-2003

Diplôme d'Etudes Spécialisées en Gestion de l'Environnement
Université Libre de Bruxelles

Impacts sur l'entomofaune indigène d'une
coccinelle exotique utilisée en lutte biologique

Directeur : Prof. J.-C. VERHAEGHE
Co-directeur : Prof. J.-C. GREGOIRE

Travail de Fin d'Etudes présenté par
LOUIS HAUTIER
en vue de l'obtention du grade académique de
Diplômé d'Etudes Spécialisées en Gestion de
l'Environnement

Année Académique : 2002-2003

« Lorsque nous arrivâmes dans l'île de Mascareigne, il n'y avait ni rats, ni souris, ni serpent, ni couleuvre, ni crapauds, ni aucun autre animal venimeux ni incommode d'ailleurs. Mais depuis quelques années par l'accident d'une chaloupe qui échoua à la côte et dans laquelle il devait apparemment y avoir des rats, cette vermine a tellement multiplié dans l'île qu'on la prend pour un fléau que Dieu y a envoyé par le désordre qu'elle cause aux plantations. Les habitants n'ont point d'autre moyen de s'en garantir que de dresser des chiens qui vont à la chasse des rats et qui en détruisent quantité. » (François Martin, 1665 in Breton et al., 1997).

Remerciements

Ce sujet de travail de fin d'études m'a été présenté conjointement, un beau jour de décembre, par Etienne Branquart (DGRNE), Jean-Claude Grégoire (ULB) et Jean-Pierre Jansen (CRAGx). Je les remercie profondément tous les trois de m'avoir confié ce sujet de recherche passionnant :

- Jean-Pierre pour m'avoir permis de réaliser ce travail au Centre de Recherches Agronomiques de Gembloux et pour ton assistance lors de la réalisation des expérimentations ;
- Jean-Claude pour ton aide, ton enthousiasme, tes encouragements tout au long de ce travail, mais également pour la relecture attentive de mon manuscrit et tes corrections pertinentes et commentées ;
- Etienne pour tes conseils et remarques précieuses sur mon protocole ainsi que sur les élevages de coccinelles.

Je remercie également l'équipe du CRAGx de m'avoir accueilli et plus particulièrement Anne-Michelle, Josseline et Charly pour leur aide dans les élevages et lors de la préparation des expérimentations.

De même, je remercie M. Jean-Claude Verhaeghe pour la relecture de mon manuscrit et ses remarques tout au long de ce TFE, Jean-François Godeau pour la critique de mon expérimental, Nico pour le prêt de ton matériel photographique qui m'a permis de réaliser de superbes clichés d'Harmonia et Gilles pour nos conversations sur les petites bêtes à bon Dieu.

Et merci à Catherine pour m'avoir supporté durant ce second mémoire.

Résumé

La lutte biologique est souvent présentée comme une méthode de lutte naturelle, « écologique » et sans danger. Pourtant, ce type de lutte, par l'introduction d'espèces exotiques, peut être à l'origine d'invasions biologiques. Ces invasions peuvent générer des impacts négatifs sur l'environnement et sur la biodiversité. Dans le pire des cas, elles mènent à des extinctions d'espèces. Pour éviter ces dommages souvent irréversibles et respecter les conventions internationales de Berne et de Rio, des méthodes d'évaluation des risques ainsi qu'un cadre législatif doivent être mis activement en place. Actuellement ce n'est pas le cas dans la majorité des pays de l'Union Européenne.

Dans ce contexte de vide juridique, une coccinelle asiatique - *Harmonia axyridis* Pallas - a été introduite à des fins de lutte biologique en Belgique et dans d'autres pays européens. Rapidement, cette espèce polyphage exotique s'est propagée dans différents biotopes de notre pays avec des conséquences difficilement prévisibles sur l'entomofaune indigène. Les observations réalisées dans ce travail indiquent qu'*H. axyridis* peut, sans difficulté, s'attaquer à la coccinelle indigène *Adalia bipunctata* L. En effet, en boîte de Petri et en l'absence de ressources alimentaires, les larves L4 d'*H. axyridis* présentent un comportement agressif vis-à-vis d'*A. bipunctata*. Ce comportement se traduit dans 77% des cas par une attaque par un aboutissant dans 93 % des cas à de la prédation taux de prédation de 93%. Après 30 minutes, la mortalité des trois premiers stades larvaires d'*A. bipunctata* dépasse les 80 % en présence d'*H. axyridis*. Et après 24 heures, la mortalité atteint les 100% pour tous les stades d'*A. bipunctata*. De plus, des expériences en conditions semi-naturelles confirment ces observations. Ainsi, l'ajout de 5 larves d'*H. axyridis* dans un système contenant des pucerons et 5 larves d'*A. bipunctata* conduit, après deux semaines, à la mort de toutes les larves d'*A. bipunctata*, attribuable à de la prédation intragilde, tandis que dans des témoins excluant *H. axyridis* une mortalité beaucoup plus faible est enregistrée. Ces résultats démontrent que, dans des conditions de ressources alimentaires limitantes, *H. axyridis* peut infliger à *A. bipunctata* une mortalité importante.

Mots clés : *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, lutte biologique, législation, invasion biologique, prédation intragilde.

Abstract

Biological control is a pests control method often described as natural or " ecological ", and safe. Nevertheless, this method using exotic species can be at the origin of biological invasions which can generate negative impacts on the environment and the biodiversity. In the worst cases, they lead to species extinctions. To avoid these irreversible damage and to respect the international Bern and Rio conventions, risks assessment methods as well as a legislative framework must be developed and implemented. At present this is not the case in the majority of European countries.

In this context, an Asiatic ladybird - *Harmonia axyridis* Pallas – has been introduced in Belgium and into other European countries. This exotic species has quickly moved into several biotopes with consequences on the native entomofauna that are difficult to foresee. Observations made in this work show that *H. axyridis* easily attacks the native ladybird, *Adalia bipunctata* L. Indeed, in Petri dishes and without any other food, *H. axyridis* 4th instar larvae display an aggressive behaviour toward *A. bipunctata*. This behaviour is expressed by a total attack rate of 77 % and a total predation rate of 93 %. After 30 minutes, the mortality of the three first stages larval of *A. bipunctata* already amounts to more than 80 % in the presence of *H. axyridis*. After 24 hour, 100 % mortality is recorded for all *A. bipunctata* stages. Experiments in semi-natural conditions confirm these observations: introducing 5 *H. axyridis* larvae into a system containing aphids and 5 larvae of *A. bipunctata* leads, after two weeks, to the death of all *A. bipunctata* larvae, certainly caused by intraguild predation, since in a *H. axyridis*-free control a weak mortality is recorded.

These results show that *A. bipunctata* can be a prey for *H. axyridis* in conditions of food limitation. Thus, this new exotic species can be an important source of mortality for a native ladybird species.

Key-words : *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, biological control, law, biological invasion, intraguild predation

Table des matières

RÉSUMÉ	5
ABSTRACT	6
TABLE DES MATIÈRES	7
LISTE DES ACRONYMES	9
1 INTRODUCTION	10
1.1 LES INVASIONS BIOLOGIQUES	11
1.1.1 <i>Conséquences environnementales</i>	11
1.1.2 <i>Conséquences économiques</i>	12
1.1.3 <i>Conséquences sociales</i>	12
1.2 LA LUTTE BIOLOGIQUE	13
1.2.1 <i>Historique</i>	13
1.2.2 <i>Stratégies de lutte biologique</i>	14
1.2.3 <i>Effets négatifs et dangers de la lutte biologique</i>	16
1.2.4 <i>Exemples d'effets négatifs suite à l'introduction d'espèces exotiques dans le cadre d'un programme de lutte biologique</i>	19
1.2.5 <i>Recommandations</i>	21
1.2.6 <i>Evaluation du risque</i>	22
1.3 LES IMPACTS DES INVASIONS BIOLOGIQUES SUR LES BIOCENOSSES	26
1.3.1 <i>Compétition</i>	27
1.3.2 <i>Prédation</i>	27
1.3.3 <i>Prédation intraguilde</i>	27
2 CONVENTIONS, CODES DE CONDUITE ET CADRE LÉGISLATIF RELATIFS À L'IMPORTATION D'AGENTS EXOTIQUES DE LUTTE BIOLOGIQUE	29
2.1 CONVENTIONS	29
2.1.1 <i>Convention internationale pour la protection des végétaux</i>	29
2.1.2 <i>Convention de Berne</i>	29
2.1.3 <i>Convention sur la diversité biologique</i>	30
2.2 CODES DE CONDUITE	30
2.2.1 <i>FAO</i>	30
2.2.2 <i>OEPP</i>	31
2.2.3 <i>NAPPO</i>	31
2.2.4 <i>OCDE</i>	32
2.3 LEGISLATIONS	33
2.3.1 <i>Pays de l'Union Européenne</i>	33
2.3.2 <i>Pays hors Union Européenne</i>	35
3 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	38
3.1 TESTS EN BOITE DE PETRI	38
3.2 TESTS EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES	38
4 CADRE DE L'EXPÉRIMENTATION	39
4.1 HARMONIA AXYRIDIS	39
4.2 ADALIA BIPUNCTATA	42
4.3 ACYRTHOSIPHON PISUM	43
5 MATÉRIEL ET MÉTHODES	44
5.1 ÉLEVAGES	44
5.2 EXPÉRIMENTATION EN BOITE DE PETRI.....	44

5.3 EXPERIMENTATION EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES.....	45
5.3.1 <i>Détermination de la densité de pucerons optimale pour le système et pour l'accomplissement du cycle d'Adalia bipunctata</i>	46
5.3.2 <i>Simulation de la présence de deux prédateurs sur une même ressource</i>	46
5.4 TRAITEMENT STATISTIQUE DES DONNEES	47
6 RÉSULTATS ET DISCUSSION	48
6.1 EXPERIMENTATION EN BOITE DE PETRI.....	48
6.1.1 <i>Taux d'attaque, de fuite et de prédation</i>	48
6.1.2 <i>Taux de mortalité</i>	55
6.1.3 <i>Localisation des attaques</i>	58
6.2 EXPERIMENTATION EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES.....	59
6.2.1 <i>Détermination de la densité de pucerons adéquate pour le système et pour l'accomplissement du cycle d'A. bipunctata</i>	59
6.2.2 <i>Simulation de la présence de deux prédateurs sur une même ressource</i>	60
7 CHOIX D'UN AUXILIAIRE ENVIRONNEMENTALEMENT CORRECT	64
7.1 INTRODUCTION ET CONTEXTE	64
7.2 RESULTATS	65
7.2.1 <i>PROMETHEE</i>	65
7.2.2 <i>Plan GAIA</i>	66
7.2.3 <i>Modification de poids d'un des critères</i>	67
CONCLUSIONS	68
PERSPECTIVES DE RECHERCHE	69
<i>En laboratoire</i>	69
<i>Sur le terrain</i>	69
BIBLIOGRAPHIE	70
ANNEXES	77
INDEX DES FIGURES	98
INDEX DES TABLEAUX.....	99
INDEX DES PHOTOGRAPHIES	99

Liste des acronymes

Ad : *Adalia bipunctata* L.

APHIS : Animal & Plant Health Inspection Service (USA)

AQIS: Australian Quarantine and Inspection Service

C7 : *Coccinella septempunctata* L.

CDB : Convention on Biological Diversity

CIPV : convention internationale pour la protection des végétaux

Comm. pers. : Communication personnelle

CRAGx : Centre de Recherches Agronomiques de Gembloux

CSIRO : the Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation

DEFRA : Department for Environment, Food and Rural Affairs (UK)

DGRNE : Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement

EIS : Environmental Impact Statment

ERBIC : Environmental Risks of Biological Control Introductions into Europe

ERMA : Environmental Risk Management Authority

FAO : Food and Agriculture Organization of the United Nations

FONSI : Finding of No Significant Impact

FUSL : Facultés universitaires St-Louis

Ha : *Harmonia axyridis* Pallas

IBACs : Invertebrates as biological control agents

IGP : Intraguild predation

IPP : International Phytosanitary Portal

L1 : Larve du premier stade larvaire

L2 : Larve du second stade larvaire

L3 : Larve du troisième stade larvaire

L4 : Larve du quatrième stade larvaire

MAF : Ministry of Agriculture and Forestry

NAPPO : North American Plant Protection Organization

NEPA : National Environment Policy Act

OCED/OECD : Organisation de Coopération et de Développement Economiques

OEPP/EPPO : Organisation Européenne et méditerranéenne pour la Protection des Plantes

OGM : Organisme Génétiquement Modifié

PM : Phytosanitary Measures

ROBO : Release of Beneficial Organisms in the United States & Territories

TAG : Technical Advisory Group

1 Introduction

Depuis plus de 50 ans, les ravageurs des cultures sont combattus majoritairement par les pesticides, d'utilisation facile et peu coûteuse. Toutefois, l'usage de ces molécules toxiques présente de nombreux inconvénients, qui ne sont plus à démontrer, telles que l'apparition de résistances (Poirié & Pasteur, 1991), la pollution de l'environnement (Carson, 1963 ; Van den Bosch & Aeschlimann, 1986), la réduction de la biodiversité dans les agro-écosystèmes, mais également l'impact sur la santé humaine (Reiss, 2002). C'est pourquoi, dans une optique de développement durable, l'utilisation seule de cette méthode de lutte présente de moins en moins d'avenir. Elle est, par conséquent, de plus en plus remplacée par la lutte intégrée qui combine différentes méthodes de lutte : lutte culturale, lutte biologique, lutte autocide et lutte chimique (Riba & Silvy, 1989). Parmi ces modes, la lutte biologique a un avenir promoteur bien qu'elle soit déjà assez ancienne. En effet, elle a souvent été utilisée par le passé dans des centres de recherches publics pour résoudre des problèmes spécifiques. De nos jours, la lutte biologique a pris un essor considérable dans certains secteurs de l'agriculture, comme celui de la production en serre notamment suite à l'émergence de firmes privées spécialisées dans la production d'auxiliaires (Biobest, Biotop, Koppert). Cet essor s'explique par le fait que la lutte biologique permet de résoudre certains problèmes - résistances, pas de délai de carence¹ - et qu'elle répond également à certaines attentes du consommateur, plus soucieux de son environnement et de sa santé.

En effet, pour celui-ci, cette méthode de lutte détient une image très positive, comme en témoigne l'éternel cliché de « la gentille coccinelle qui mange les vilains pucerons ». Le public la voit comme une méthode de lutte écologique, bénéfique pour l'environnement et qui ne présente aucun risque, grâce à son caractère naturel, au contraire des pesticides de synthèse. De plus, le message souvent diffusé auprès du public par une partie de la communauté scientifique et les médias est qu'il n'y a aucun risque associé à la lutte biologique ; « c'est utiliser la nature pour combattre la nature ».

Pourtant ce mode de lutte n'est pas neutre vis-à-vis de l'environnement (Howarth, 1991 ; Louda *et al.*, 2003). Dans certains cas, lors d'introduction d'espèces exotiques par exemple, cette méthode peut même bouleverser fortement les équilibres naturels et conduire à des invasions, ainsi qu'à des extinctions d'espèces (Simberloff, 1996 a,b). Ainsi, l'utilisation irréfléchie et irresponsable de la lutte biologique peut donc occasionner des méfaits irréversibles sur notre environnement et jeter le discrédit sur cette méthode de lutte, surtout dans un contexte de crise de l'agriculture (ESB, dioxine, OGM) et de prise de conscience de l'importance de la biodiversité et de sa sauvegarde. De plus, lors de la conférence de Rio, la communauté scientifique a fait prévaloir que l'évolution récente de l'activité humaine était à l'origine d'une récente et forte accélération du processus naturel d'extinction des espèces. Parmi les facteurs d'origine anthropique identifiés actuellement comme responsables de cette érosion, l'introduction des taxons en dehors de leur aire d'origine figure en seconde place, après la modification des milieux (Pascal *et al.*, 2000).

Voilà pourquoi l'introduction toute récente, sans précaution préalable, en Belgique et dans d'autres pays européens par les firmes privées, d'une « petite bête à bon Dieu » originaire d'Asie - *Harmonia axyridis* Pallas - a conduit à une invasion dont les conséquences sur notre environnement sont encore très mal connues. C'est pourquoi ce travail vise à étudier l'un des impacts environnementaux de cette invasion : le comportement de prédation de cette coccinelle asiatique vis-à-vis de l'une de nos coccinelles indigènes – *Adalia bipunctata* L.

¹ Délai légal qui doit s'écouler entre le dernier traitement phytosanitaire et la récolte.

1.1 Les invasions biologiques

Une invasion peut se définir comme l'accroissement durable de l'aire de répartition d'un taxon (Williamson, 1996 in Pascal *et al.*, 2000). Dans les écosystèmes, les invasions biologiques existent naturellement et participent à l'évolution dans sa globalité. Par exemple, l'île de Krakatau, apparue en 1927 suite à une éruption volcanique, fut rapidement colonisée par environ 700 espèces d'insectes en moins de 50 ans. L'Homme interfère cependant avec ce processus naturel, directement en introduisant volontairement ou non des espèces, mais également indirectement en modifiant les habitats, autorisant ou favorisant les événements invasifs (Breton *et al.*, 1997 ; Pascal *et al.*, 2000). Ces événements se sont d'ailleurs amplifiés depuis que l'homme se déplace, transportant volontairement ou involontairement des espèces végétales et animales d'une région à l'autre, d'un continent à l'autre. En l'absence d'ennemis naturels et si les conditions sont propices, ces espèces introduites peuvent alors coloniser rapidement le milieu. Elles peuvent ensuite s'installer et devenir, dans certain cas, de véritables fléaux. Ces invasions peuvent avoir des conséquences, directes ou indirectes, majeures ou mineures, de nature environnementale, économique ou sociale.

Ces dernières décennies, le nombre d'invasions n'a cessé de croître, du fait notamment du commerce international de plus en plus intense, des déplacements de plus en plus fréquents sur de longues distances, mais également du fait d'introductions volontaires irréflechies à des fins économiques ou ludiques (chasse, pêche, oisellerie, aquariophilie, ...)

A l'heure de la préservation de la biodiversité et de l'émergence de la biologie de la conservation, ces invasions sont également devenues une préoccupation des écologues.

1.1.1 Conséquences environnementales

L'introduction, volontaire ou involontaire, d'une espèce exotique peut avoir des conséquences irréversibles sur l'environnement. Entre autres, les invasions sont responsables, dans une certaine mesure, de l'homogénéisation d'une partie de la faune et de la flore au niveau mondial (Samways, 1996). Elles entraînent également des extinctions, des modifications profondes de biocénoses. La colonisation de la mer Méditerranée par l'algue tueuse, *Caulerpa taxifolia*, originaire des lagons du Pacifique, en est un exemple. Cette algue s'est dispersée dans l'environnement à partir d'aquariums de la région de Monaco. Actuellement, elle supprime toute la flore indigène. Ce développement réalisé aux dépens d'autres algues et plantes marines, tels les posidonies dont les herbiers sont indispensables à la reproduction de nombreux poissons, déstabilise l'ensemble du milieu méditerranéen (Breton *et al.*, 1997, Menesz, 1999). Un autre exemple identifié dans nos régions est la colonisation par la renouée du Japon, *Fallopia japonica*, aussi bien des bords de rivière que des talus d'autoroute, des prairies abandonnées que des trouées en forêt. Originaire d'extrême-Orient, cette plante s'est propagée en Europe, le long des voies de chemin de fer (Fischesser & Dupuis-Tate, 1996).

Une autre introduction végétale dommageable est celle, en Australie, de deux plantes décoratives du genre *Opuntia*. Ces cactus, transplantés du désert américain, couvraient en 1925 plus de 25 millions d'hectares, avec une densité telle qu'elle ne permettait plus aucun pâturage (Fischesser & Dupuis-Tate, 1996). Ce fléau a heureusement pu être maîtrisé en quelques années, grâce à la mise sur pied d'un programme de lutte biologique qui introduisit un lépidoptère d'Amérique du sud consommateur de ces cactus (cf lutte biologique).

De nombreux autres exemples d'introductions, volontaires ou involontaires, ayant eu des conséquences écologiques dommageables existent : l'introduction de plantes aquatiques (*Eichornia crassipes* aux USA, en Afrique) ou terrestres (*Lythrum salicaria* aux USA), de mammifères (lapin en Australie ; rat musqué - *Ondatra zibethica* - en Europe), d'oiseaux (*Sturnus vulgaris* aux Canada et aux USA), de reptiles (*Boiga irregularis*), de poissons (*Lates niloctus*), de mollusques (*Dreissena polymorpha*, *Crepidula fornicata*), de batraciens (*Bufo marinus*), de crustacés (*Eriocheir sinensis*), d'insectes (*Solenopsis invicta*, *Linepithema humile*), etc (Elton, 1958 ; Pimentel *et al.*, 2001 ; Elliot, 2003).

1.1.2 Conséquences économiques

Bien souvent, aux conséquences environnementales s'ajoutent des conséquences économiques. Aux USA, il est ainsi estimé que les espèces invasives entraînent un coût de plus 23 milliards de dollars par an (Cory *et al.* 2000). Une autre étude réalisée dans six pays - USA, Royaume-Uni, Australie, Afrique du Sud, Inde et Brésil – estime que les invasions causent des dommages de plus de 314 milliards de dollars par an, sans prendre en compte les extinctions dont la valeur économique est difficile à chiffrer (Pimentel *et al.*, 2001).

L'importance économique en agriculture des introductions d'organismes exotiques est d'ailleurs telle qu'elle a entraîné la création de mesures de quarantaine. A cet effet, il existe à l'heure actuelle, des listes (la liste A1 OEPP/EPPO par exemple) reprenant les organismes qu'il est interdit d'introduire lors d'échanges de semences, de plantes ou lors du commerce des denrées. Ces mesures font suite, notamment, aux terribles invasions qui ont ravagé des cultures entières, comme avec l'introduction en Europe du doryphore, du mildiou ou encore du phylloxera. Prenons l'exemple de ces deux insectes ravageurs : le doryphore et le phylloxera.

Le doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae), originaire du Colorado, a d'abord envahi l'est des Etats-Unis avant d'être introduit en Europe. Aux Etats-Unis, il s'est propagé suite à la venue des colons qui, sur leur passage, ont dispersé avec eux les plantes-hôtes de cette chrysomèle (*Solanum* spp.) Ainsi s'établirent, le long de ces voies de passage, des massifs de plantes-hôtes où les doryphores purent se multiplier. En même temps, l'introduction de la pomme de terre, *Solanum tuberosum*, par les colons a constitué un nouvel hôte qui fut rapidement occupé. De la sorte, une grande partie des Etats-Unis a été rapidement colonisée, du Colorado jusqu'en Floride. En Europe, les premiers signes d'invasion remontent à 1877 en Allemagne, où un petit foyer a été découvert. La réaction rapide des autorités allemandes permis dans un premier temps d'enrayer rapidement l'invasion. Ce n'est que 45 ans plus tard, que de nombreuses larves de doryphores furent signalées dans la région de Bordeaux sur une zone de 250 hectares. L'origine la plus probable de cette introduction est la présence accidentelle de cette chrysomèle dans l'équipement des soldats américains. Par après, une fois implantée en France, son aire s'étendit à toute l'Europe (Balachowski & Mesnil, 1936). A l'heure actuelle, malgré les techniques de lutte moderne, le doryphore est toujours présent dans les cultures de pommes de terre.

Le phylloxéra de la vigne, *Phylloxera vitifolii* Fitch, est un aphide d'origine américaine qui vit sur de nombreuses vignes sauvages. C'est vers 1863 qu'il fit son apparition en France suite à l'importation de pieds de vignes américains. Il s'est ensuite propagé à tous les vignobles européens dans lesquels il a causé d'énormes dégâts. Contrairement à la vigne américaine, la vigne européenne présente une écorce plus fine qui permet à ce puceron d'atteindre les vaisseaux conducteurs. De ce fait, en quelques années, la vigne disparut dans presque toute sa totalité en France et dans d'autres pays d'Europe. Il fallu alors reconstituer entièrement les vignobles, pied par pied en greffant les cépages européens sur des portes-greffes américains qui, eux, sont résistants (Balachowski & Mesnil, 1936).

D'autres exemples aux conséquences économiques importantes existent, et plus particulièrement en agriculture : l'introduction de la mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata*, en Californie (Carey, 1996); ou l'introduction d'une espèce de scolyte aux USA, *Scolytus multistratus*, qui propage un champignon phytopathogène responsable de la "maladie de l'orme", *Cerastomella ulmi* (Elton, 1958).

1.1.3 Conséquences sociales

Ces invasions peuvent également engendrer des conséquences sociales importantes, d'ordre sanitaire ou de perception de l'environnement.

Par exemple, l'invasion du continent sud-Américain et nord-Américain par les abeilles dites « tueuses ». L'origine de cette invasion provient de la libération irréflichte, en 1956, par un visiteur du Centre expérimental d'apiculture au Brésil. Ce visiteur ôta les grilles à reines à l'entrée des ruches contenant une sous-espèce d'abeille domestique issue d'Afrique, *Apis mellifera scutellata*. Ces abeilles se sont alors répandues dans tout le Brésil vu que l'environnement y était favorable. Ensuite, elles se sont propagées à travers tout le continent Sud-Américain, avant de gagner en 1993 les Etats-Unis. Contrairement à l'abeille européenne, qui avait été importée en Amérique car aucune abeille

domestique (à miel) ne vivait sur le continent, l'abeille d'origine africaine présente un comportement défensif extrême ainsi qu'une forte tendance à essaimer et à abandonner ses ruches. Elle pique immédiatement tout animal ou être humain qui semble menacer sa colonie. Elle attaque en plus grand nombre (parfois par milliers d'individus) et avec davantage d'opiniâtreté (durant parfois des heures) que les abeilles européennes. Ces abeilles « tueuses » ont déjà causé la mort de près d'un millier de personnes sur le continent américain et ont occasionné de très nombreuses victimes parmi les animaux domestiques. De plus, ces abeilles menacent la survie économique de milliers d'apiculteurs et agriculteurs qui profitent des services rendus par l'abeille européenne tel que la pollinisation (Rinderer *et al.*, 1994).

Un autre exemple, touchant à nouveau les Etats-Unis, est l'arrivée d'un moustique, *Aedes albopictus*, notamment par l'importation de pneus en provenance du Japon, et de plantes ornementales asiatiques. Depuis son établissement en 1985 au Texas, il n'a cessé de coloniser de nouveaux territoires grâce à ses faibles exigences écologiques pour se reproduire. Ce moustique pose d'énorme problème de santé publique car il peut transmettre la dengue, occasionnant une maladie hémorragique, ainsi que d'autres arbovirus qui sont responsables d'encéphalites (Schaffner & Karch, 2000 ; Madon *et al.*, 2002).

D'autres exemples existent comme l'introduction, dans les années 20, d'*Anopheles gambiae*, vecteur de la malaria, en Amérique du sud, qui a permis la propagation de cette maladie dans cette partie du globe (Elton, 1958).

1.2 La lutte biologique

La lutte biologique peut se définir comme une méthode de lutte utilisant des organismes vivants (insectes, bactéries, nématodes, ...) pour contrôler les populations de nuisibles.

Cette méthode de lutte, si elle est bien menée, présente de nombreux avantages tant sur le plan de la santé et de l'économie, que de l'environnement. Elle permet de mener des actions à grande échelle et à long terme avec un faible coût. Par exemple, l'introduction en Afrique dans les années 80 d'un parasitoïde a permis de contrôler la cochenille farineuse du manioc, *Phenacoccus manihoti*, avec un rapport coût / bénéfice estimé pour les fermiers africains de 1 :149 (Herren & Neuenschwander, 1991).

Cette méthode constitue également une alternative crédible à l'utilisation des pesticides, surtout lorsque les résistances croisées abondent. Ainsi, il est difficile de lutter aujourd'hui efficacement en serre par voie chimique contre les aleurodes, les mineuses et les acariens (van Lenteren & Woets, 1988).

Cette méthode peut aussi jouer un rôle important dans la protection de l'environnement. Un récent programme de lutte biologique a permis, sur l'île de St-Hélène, de sauvegarder un arbre endémique - le « gum wood », *Commidendrum robustum* - attaqué par *Orthezia insignis* Browne (Hemiptera, Ortheziidae). Sans cette intervention cet arbre aurait disparu endéans les 2 à 3 ans (Thomas & Willis, 1998).

Toutefois dans certains cas, la lutte biologique peut être à l'origine d'effets adverses vis-à-vis de l'environnement (Howarth, 1991 ; Louda *et al.*, 2003).

1.2.1 Historique

Depuis plus d'un siècle, la lutte biologique est couramment employée en agriculture. Toutefois, les premières traces de lutte organisée contre les déprédateurs des cultures datent du dixième siècle. Les Chinois réalisaient le commerce de nids de fourmis afin de protéger les vergers des attaques des chenilles. A la même époque, le transfert de nids de fourmis se pratiquait également au Yémen pour lutter contre les ravageurs des vergers de dattiers. En Europe, l'idée de contrôle biologique des ennemis des plantes fut formulée pour la première fois par Réaumur en 1734. Il recommanda d'introduire des œufs de chrysopes (Nevroptera, Chrysopidae) dans les serres pour combattre les pucerons (Hemptinne, 1989a).

Par la suite, avec le développement du commerce international, de nouveaux ravageurs furent introduit accidentellement dans diverses régions du monde. Ce fut le cas en Californie avec la cochenille des agrumes, *Icerya purchassi* Mask. (Homoptera, Margarolidae). Une des techniques employées pour contrôler ce nouveau ravageur fut l'introduction en 1888 et 1889 de l'un de ses prédateurs, la coccinelle australienne *Rodolia cardinalis* Mulsant (Coleoptera, Coccinellidae). Ce fut l'un des premiers grands succès et le point de départ de la lutte biologique classique moderne.

Après une première phase dominée par l'empirisme et l'improvisation, une seconde phase, plus rationnelle et méthodique, a vu le jour à partir de la seconde guerre mondiale (Jourdeuil *et al.*, 1991). C'est dans les années 1950, après la résurgence de problèmes de ravageurs liés à l'utilisation croissante d'insecticides, que la lutte biologique a été fortement encouragée en Europe (Van Lenteren, 1997).

Durant cette dernière décennie, de nombreuses questions sont apparues, surtout aux USA, sur l'impact environnemental de la lutte biologique après la parution de quelques études scientifiques relevant le déclin d'espèces rares suite à des programmes de lutte biologique (Howarth, 1991 ; Simberloff *et al.*, 1996 ; Thomas & Willis, 1998 ; Corry & Myers, 2000 ; Louda *et al.*, 2003) mais également suite au développement des OGM, libérés eux aussi dans l'environnement (Tardieu, 1999).

1.2.2 Stratégies de lutte biologique

La lutte biologique peut se scinder en quatre stratégies de lutte : la classique, l'inoculative, l'inondative et la conservatrice (Eilenberg *et al.*, 2001).

La lutte biologique classique

La lutte biologique classique, ou lutte biologique par acclimatation, est la stratégie la plus ancienne. Elle consiste en l'introduction intentionnelle d'un auxiliaire exotique, habituellement co-évolué avec le ravageur, dans le but d'un établissement permanent et du contrôle à long terme du ravageur. Ce type de lutte est principalement utilisé pour maîtriser un ravageur exotique introduit ou une espèce invasive et rétablir ainsi l'équilibre hôte-enneemi naturel (Eilenberg *et al.*, 2001). L'exemple le plus connu de cette stratégie est l'introduction, en Californie, citée précédemment de *R. cardinalis* pour lutter contre *I. purchassi*. Un autre exemple est la lutte à grande échelle contre des adventices par l'introduction d'insectes phytophages. Ainsi, l'introduction en 1926 en Australie de la pyrale originaire d'Argentine, *Cactoblastis cactorum*, permet de contrôler efficacement les cactus du genre *Opuntia* (Louda *et al.*, 2003).

Parallèlement à cette stratégie ancienne, il est également possible d'introduire des organismes exotiques qui n'ont pas co-évolué avec le ravageur. Dans ce cas, la stratégie sera type « nouveau associé » (Hokkanen & Pimentel, 1984).

Toutefois dans ces deux situations, si le programme de lutte est mal conçu, l'espèce introduite pour lutter peut devenir à son tour une espèce invasive gênante et causer des dommages irréversibles à l'environnement.

La lutte biologique par inoculation

Cette stratégie se distingue de la première par son caractère temporaire. Elle vise à libérer, en nombre limité, un auxiliaire qui se multipliera et contrôlera le ravageur durant une période prolongée mais non permanente. Bien souvent, il sera nécessaire de répéter l'opération.

L'effet de ce type de lutte est donc différé à l'inoculation et repose sur la descendance des individus lâchés.

Cette stratégie est utilisée principalement en serre. Par exemple, *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera, Aphelinidae) est inoculé pour combattre la mouche blanche *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera, Aleyrodidae). L'acarien *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot est inoculé, quant à lui, pour combattre un autre acarien, *Tetranychus urticae*. De même, les lâchers de *Aphelinus* spp. (Hymenoptera, Aphelinidae) ou de *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera, Cecidomyiidae) visent à lutter contre les pucerons (van Lenteren & Woets, 1988).

La lutte biologique par inondation ou par augmentation

Cette stratégie peut se comparer à l'application d'un produit phytosanitaire classique sauf qu'il s'agit ici d'employer des organismes vivants. Elle vise un contrôle rapide du ravageur par les organismes directement lâchés afin de réduire ses dégâts. De ce fait, le succès de ce type de lutte dépend principalement du lâcher, contrairement à la méthode inoculative.

L'arsenal de cette lutte se compose de biopesticides, tels les différentes souches de *Bacillus thuringiensis*, mais également d'auxiliaires produits en masse, tels *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Ce dernier, produit en France à plusieurs millions d'unités, est lâché massivement, chaque année, pour lutter contre la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Hawlitzky, 1993).

La lutte biologique par conservation

La conservation se focalise sur l'aménagement du biotope et sur la modification des pratiques culturales dans le but d'améliorer l'action des ennemis naturels indigènes contre les populations de nuisibles. Cette stratégie se distingue de la lutte culturale qui vise à influencer directement la population de ravageur.

Dans l'optique de la lutte par conservation, des bandes de végétation sauvage peuvent être établies aux abords de la culture (tournières enherbées). Ces bandes pourront constituer une zone refuge permettant l'hivernation de divers entomophages, ainsi qu'une source de nourriture (pollen, nectar) et d'hôtes ou de proies alternatives (Chaubet, 1992). Une autre manière d'agir est l'installation d'une polyculture, à la place d'une monoculture, qui fournit des conditions plus favorables aux ennemis naturels en diminuant leur probabilité d'émigration (Risch, 1983 ; Ogot *et al.*, 1998). Il a été ainsi observé une augmentation du taux de parasitisme des œufs d'une pyrale dans une polyculture maïs – courge – légumineuse par rapport à une monoculture de courge (Letourneau, 1987).

Ces différentes stratégies ne présentent pas le même degré de risque pour l'environnement et les organismes non-cibles. En effet, le devenir de l'agent de lutte biologique diffère. Dans le cas de la lutte biologique classique ou par inoculation cet agent va persister et proliférer dans l'environnement, tandis que dans la lutte biologique par inondation, cet agent va théoriquement décroître significativement dans le temps ne permettant pas son établissement (Lynch & Thomas, 2000 ; Eilenberg *et al.*, 2001).

Il est évident que toute introduction réussie (suivie d'établissement) d'agents de lutte biologique classique est irréversible et peut se concevoir dans une certaine mesure, comme une contamination de l'environnement étant donné qu'elle modifie la composition de la faune présente (Elliot *et al.*, 1996). C'est pourquoi la lutte biologique classique présente toujours un risque, parfois très faible, voire nul. Ce risque est également présent dans la lutte biologique par inoculation et inondation lorsqu'elles utilisent des organismes exotiques. Seul la lutte biologique par conservation ne présente, *a priori*, aucun risque majeur pour notre environnement et les organismes non cibles. De plus, les effets de ce dernier type de lutte se cantonnent à l'agro-écosystème visé.

1.2.3 Effets négatifs et dangers de la lutte biologique

La lutte biologique n'est pas sans risque pour notre environnement, surtout lors de l'introduction d'espèces exotiques. Elle peut avoir à la fois des conséquences négatives, directes et indirectes (Malausa, 1999 ; Van Lenteren *et al.*, 2003). Les effets directs, issus de perturbations, peuvent être plus facilement perceptibles que les effets indirects, qui peuvent résulter de cascades d'événements. L'importance de ces derniers peut être pourtant plus grande que l'importance des effets directs. En effet, chaque effet direct sur un organisme non-cible est susceptible d'entraîner une multitude d'effets indirects qui peuvent être positifs, négatifs ou neutres. De plus, il est souvent difficile de détecter si ces effets négatifs sont dus seulement à l'agent de lutte biologique lui-même ou s'il y a eu une synergie avec d'autres facteurs, tels que la fragmentation des paysages (Samways, 1997, Menge, 1997 in Thomas & Willis, 1998), l'altération de certains écosystèmes, la modification des pratiques culturales, la mise sur le marché de nouveaux pesticides, etc.

Van Lenteren *et al.* (2003) ont présenté une synthèse des différents effets négatifs dus à l'utilisation d'ennemis exotiques, repris ci-dessous.

1° Effets directs

1.1 Effets sur les phytophages non-cibles

La libération d'agents de lutte biologique peut affecter l'abondance d'espèces non-cibles dans les écosystèmes naturels et semi-naturels. En effet, certains auteurs signalent que ces introductions sont susceptibles d'entraîner de forte réduction, voire l'extinction, d'espèces non-cibles (Howarth, 1991, Simberloff & Stiling, 1996). Par contre, d'autres clament que ces craintes sont injustifiées et que ces faits sont peu probables (Funasaki *et al.*, 1988 in Howarth, 1991), notamment parce que dans la nature coexistent, à de faibles densités, les phytophages et leurs ennemis naturels sans qu'il y ait eu extinction de ces premiers. En effet, ces ennemis naturels sont une composante de la biodiversité et, bien souvent, ils quittent leurs ressources avant d'avoir entièrement parasité ou mangé leur hôte ou proie. En outre, ces hôtes et proies peuvent échapper à leurs ennemis par divers mécanismes : phénologie différente et isolation spatiale (Van Lenteren *et al.*, 2003).

A ce jour, l'étude rétrospective de Lynch et Thomas (2000) ne recense qu'une seule extinction. Toutefois, il ne faut pas en conclure l'absence de risques mais simplement que les études manquent. De plus, l'enchevêtrement d'introductions officielles, non-officielles, accidentelles et d'autres facteurs pouvant contribuer à des extinctions locales ne facilitent pas la détermination exacte du rôle et du poids de la lutte biologique dans les extinctions.

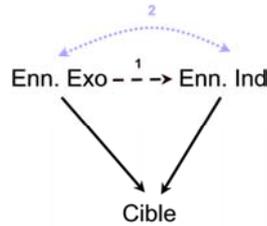
1.2 Effets sur les autres niveaux trophiques : la prédation intraguilde et l'hyperparasitisme

Les agents de lutte biologique libérés sont capables d'attaquer non seulement l'espèce phytophage cible, mais également d'autres espèces qui attaquent, elles aussi, ce phytophage (Figure 1). En effet, des phénomènes de prédation intraguilde ou d'hyperparasitisme peuvent se produire entre ennemis naturels. Ceci peut affecter la régulation naturelle des phytophages (effets indirects).

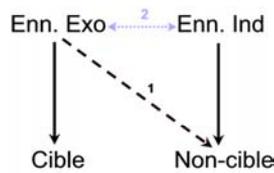
1.3 Propagation de pathogène

La transmission de pathogène est un effet possible mais relevant plus du cas particulier en comparaison avec les deux premiers effets négatifs. En effet, l'ennemi naturel peut dans certain cas être le vecteur d'un pathogène et ainsi agir sur sa propagation dans l'environnement (Bjorn & Schütte, 2003 in Van Lenteren *et al.*, 2003).

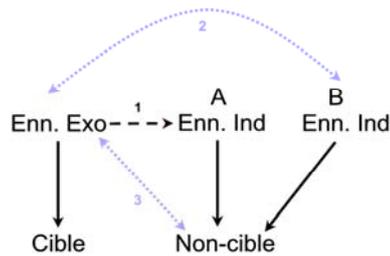
A. (1) attaque de l'ennemi indigène – Enn. Ind - par l'ennemi exotique – Enn. Exo - (prédation intraguilde ou superparasitisme), (2) compétition pour la ressource (cible).



B. (1) attaque d'un organisme non-cible, (2) compétition avec un ennemi indigène pour l'organisme non-cible



C. (1) attaque d'un ennemi indigène (A), (2) compétition avec un autre ennemi indigène (B) pour l'organisme non-cible, (3) l'organisme non-cible échappe à la prédation de l'ennemi indigène (A).



D. (1) attaque de l'ennemi exotique par l'ennemi indigène, (2) compétition apparente entre l'ennemi exotique et l'organisme non-cible vis-à-vis de l'ennemi indigène ou transfert préférentiel du pathogène vers l'organisme exotique plutôt que l'organisme non-cible.

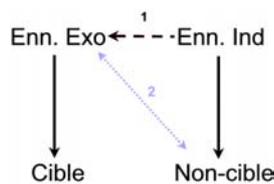


Figure 1. - Schéma de quelques interactions directs – tirets gris - et indirects - pointillés noirs - lors de l'introduction d'un ennemi exotique (d'après Van Lenteren et al., 2003, modifié et adapté).

2° Effets indirects

2.1 Compétition

L'agent de lutte biologique va attaquer et réduire la population de phytophages. Ainsi cet agent peut affecter alors négativement d'autres ennemis naturels qui se nourrissent de cette même ressource alimentaire. De plus lorsque l'agent de lutte biologique et les autres ennemis naturels exploitent une même ressource, il se peut que seule une de ces espèces survive (compétition par exclusion).

2.2 Effets indirects de la prédation intraguilde ou de l'hyperparasitisme

Si l'ennemi naturel exotique est un prédateur intraguilde ou un hyperparasite d'un autre ennemi naturel indigène, la suppression de l'indigène peut directement réduire le taux de prédation ou de parasitisme de celui-ci sur les populations d'hôtes ou de proies (Rosenheim *et al.*, 1995 ; Brodeur & Rosenheim, 2001 in Van Lenteren *et al.*, 2003). Cette réduction du taux de prédation ou de parasitisme peut amener à des pullulations temporaires de nuisibles et à l'augmentation, finalement, de la population de l'ennemi naturel exotique (Polis & Holt, 1992).

2.3 Effet d'enrichissement

L'effet d'enrichissement est un effet peu fréquent et peut aboutir à de la compétition apparente. En effet l'agent de lutte biologique peut être une source additionnelle de nourriture pour d'autres ennemis naturels (prédateur intraguilde ou superprédateur, hyperparasitoïde) et modifier la pression de prédation sur les proies courantes.

2.4 Autres effets indirects

Des effets indirects secondaires peuvent être issus d'effets indirects suite à des cascades d'effets. Mis à part les effets liés aux interactions trophiques, des effets peuvent affecter les besoins non-alimentaires requis pour la survie des espèces non-cibles, comme la protection, la pollinisation ainsi que la dispersion.

2.5 Hybridation

Outre les perturbations écologiques, la libération d'agents de lutte biologique peut également dans certaines situations conduire à des changements génétiques des populations présentes dans l'écosystème. Un des mécanismes est l'hybridation entre les agents de lutte biologique et des biotypes indigènes.

La comparaison des effets négatifs entre la lutte biologique et la lutte chimique montre, dans une certaine mesure, que contrairement à la lutte chimique, la lutte biologique est irréversible (Howarth, 1991 ; Samways, 1997 ; Thomas & Willis, 1998). Une fois qu'une espèce est introduite dans une nouvelle région, si elle s'y maintient, il sera quasi impossible de la déloger. Par contre, il est toujours possible d'arrêter la lutte chimique si les effets adverses sont détectés à temps. Néanmoins, un certain problème d'irréversibilité peut se rencontrer avec des pesticides ayant une longue persistance d'action, bioaccumulables (organochlorés) ou conduisant à la formation de métabolites persistants.

1.2.4 Exemples d'effets négatifs suite à l'introduction d'espèces exotiques dans le cadre d'un programme de lutte biologique

Il existe peu d'exemples ayant fait l'objet d'études scientifiques approfondies évaluant l'impact de l'introduction d'agents de lutte biologique sur la faune et la flore indigène. Une rétrospective des programmes de lutte biologique classique et par inondation contre des insectes, sur base de la base de donnée BIOCAT², par Lynch & Thomas (2000), indique que 87 introductions sur 429 ont eu des conséquences négatives envers des espèces non-cibles. Parmi celles-ci, 17 ont conduit à des réductions sévères de populations ou à des effets similaires, et une seule a provoqué une extinction. Cependant, ces résultats sont à relativiser du fait que cette base donnée n'inclut pas tous les programmes de lutte biologique. De plus, les échecs et les introductions non officielles ou accidentelles ne sont souvent pas mentionnés.

Ce faible taux d'accident peut également s'expliquer par la régularité du suivi de quelques taxa - espèces symboliques ou protégées - du fait de leur attrait pour le public et les scientifiques, et ne donnant ainsi qu'une vue partielle de la faune et flore d'une région. Il existe en outre un manque récurrent de données biologiques collectées avant les introductions et, fréquemment, les études menées se font sur une partie précise de l'écosystème. Finalement, à part les extinctions, les dérèglements causés par l'introduction dans diverses communautés ou écosystèmes sont moins faciles à observer (Simberloff *et al.*, 1996a).

Néanmoins, quelques exemples marquants sont connus. Ils sont souvent d'origine insulaire car les extinctions y sont plus fréquentes, ce qui est notamment prédit par la théorie de la biogéographie insulaire. En effet, sur les îles, les espèces hôtes trouvent moins de refuges que sur la terre ferme. Il est également plus facile de détecter les effets adverses sur les îles étant donné leur surface réduite (Samways, 1997). Par exemple, à Trinidad et dans différentes îles des Antilles, l'introduction de la mangouste indienne, *Herpestes auropunctatus* pour combattre les rats dans les plantations de cannes à sucre a eu des conséquences irréversibles sur la faune locale. Suite à cette introduction, une réduction des populations de rat a bien été observée mais ces prédateurs ont également attaqué, par la suite, de nombreux vertébrés terrestres, contribuant ainsi au déclin d'espèces indigènes d'oiseaux et à l'extinction de serpents et de lézards endémiques sur plusieurs de ces îles (Howarth, 1991, Simberloff *et al.*, 1996 ; Malausa, 1999).

Un autre accident est survenu suite à l'introduction dans les îles Hawaii de trois prédateurs de serpents : *Gonaxis kibweziensis*, *G. quadrilateralis* et *Euglandina rosea*. Un des ceux-ci, *E. rosea* prédateurs a entraîné l'extinction de plusieurs serpents endémiques qui n'existent plus, actuellement, que dans les jardins zoologiques. Dans ces mêmes îles, la disparition d'une libellule très abondante, *Megalagrion pacificum*, s'est produite juste après l'introduction de poissons du genre *Gambusia* pour contrôler les populations de moustiques (Howarth, 1991).

Les continents ne sont pas épargnés non plus. Le continent Nord Américain a connu plusieurs introductions dommageables à l'environnement. Celles-ci ont d'ailleurs fait l'objet d'études scientifiques. Ainsi, jusqu'à récemment, un charançon oligophage d'origine européenne, *Rhynocillus conicus* Froeh (Coleoptera, Curculionidae), a été introduit, depuis 1969, pour lutter contre les chardons d'origine eurasiennne du genre *Carduus*. Ce charançon s'est effectivement attaqué aux chardons visés, mais également à diverse espèces végétales protégées du genre *Cirsium*. De plus, des effets indirects sur l'entomofaune ont été observés, comme la réduction des populations de *Paracantha culta* inféodées à ces espèces protégées (Louda *et al.*, 1997, 2003). Une autre introduction malencontreuse, encore plus ancienne et dont les conséquences se font toujours ressentir, provient de la libération d'un Tachinidae, *Compsilura concinnata*, pour lutter contre le bombyx disparate, *Lymantria dispar*, et le bombyx cul-brun, *Euproctis chrysorrhoea*. En effet, ce tachinide polyphage, introduit pour la première fois en 1906, peut parasiter un large spectre d'espèces, au total plus de 200 espèces de Lépidoptères et d'Hyménoptères. De cette manière, il a contribué notamment au déclin de plusieurs espèces indigènes de Lépidoptères (Louda *et al.*, 2003).

Plus récemment, l'introduction de la coccinelle à 7 points, *Coccinella septempunctata* L., pour lutter contre les pucerons a provoqué une modification de la structure des communautés de coccinelles (Elliot *et al.*, 1996). De même, l'introduction de *Harmonia axyridis* Pallas pour combattre les pucerons a entraîné une dominance de cette coccinelle sur les autres coccinelles aphidiphages (Brown, 2003),

² BIOCAT : base de données des introductions d'agents de lutte biologique élaborée par le CAB International.

en plus de diverses nuisances auprès de la population (Kidd *et al.*, 1995 ; McCutcheon & Scott, 2003).

Etudions plus précisément ces deux dernières invasions liées à l'introduction de coccinelles exotiques aux USA. Leur analyse peut nous aider à mieux comprendre l'invasion par *Harmonia axyridis* que connaît actuellement la Belgique.

Introduction de *Coccinella septempunctata*

La coccinelle à 7 points (C7) est une espèce paléarctique qui a été introduite à plusieurs reprises, à partir des années 50, dans différentes régions des USA. Ce n'est qu'à partir de 1973 que cette espèce s'est établie dans les Meadowlands (Bergen County, New Jersey) où elle a trouvé des conditions favorables à son développement : une densité de pucerons forte au printemps et en début d'été pour permettre l'oogenèse, des populations importantes de pucerons en juillet et en août pour permettre la synthèse de glycoène nécessaire à l'hivernation, des sites d'hivernation proches de la zone d'alimentation (Angalet *et al.*, 1979). Depuis lors, elle s'est établie en Amérique du Nord dans plus de 5 provinces canadiennes et 34 Etats du centre et de la côte est des Etats-Unis (Schaefer *et al.*, 1987). Plusieurs études récentes indiquent que cette introduction, qui s'est transformée en invasion, a eu plusieurs effets sur l'environnement. Elle a conduit, dans des agroécosystèmes, à une modification significative de la structure des communautés notamment par la diminution des populations de *A. bipunctata* et *C. transversoguttata richardsoni* Brown sans augmenter le nombre total de coccinelles. Cette modification peut s'expliquer par le fait que C7 est une espèce polyphage très vorace qui a un spectre large d'habitats. De ce fait, elle peut entrer facilement en interaction avec les coccinelles aphiphages natives et induire un déplacement compétitif de celles-ci vers d'autres niches (Elliot *et al.*, 1996).

De plus, la survie d'une autre espèce indigène, *Coleomegilla maculata* (De Geer), semble également avoir été affectée par l'arrivée de C7. En effet, lorsque les ressources alimentaires sont faibles et que C7 est présent une augmentation de plus de 50 % de la mortalité de *C. maculata* a été enregistrée. Cette hausse de mortalité est attribuable notamment à des phénomènes de compétition ou de prédation intraguilde (Obrycki *et al.*, 1998).

Introduction de *Harmonia axyridis*

Comme *C. septempunctata*, la coccinelle d'origine asiatique, *Harmonia axyridis* Pallas, a été introduite pour tenter d'améliorer le contrôle des populations de pucerons dans les agroécosystèmes. Plusieurs milliers d'individus ont ainsi été libérés, premièrement en Californie - en 1916, 1964, 1965 - et puis, entre 1978 et 1982, dans plusieurs Etats des USA et au Canada. Par la suite, les introductions en Louisiane (1988), en Géorgie et au Mississippi (1990) ont permis son acclimatation (Chapin & Brou, 1991, Coderre *et al.*, 1995). Depuis lors, les populations se sont développées et dispersées dans différents Etats. Ces dispersions ont généré plusieurs effets, notamment la modification de l'entomofaune et l'envahissement des maisons.

Tout comme lors de l'introduction de *C. septempunctata*, cette deuxième coccinelle exotique a modifié la composition et la structure de l'entomofaune native. Elle est devenue, en moins de quatre ans, une espèce dominante dans différents habitats du Michigan. Elle a provoqué, dans ceux-ci, la diminution d'abondance de deux espèces de coccinelles indigènes - *Brachiacantha ursina* (F.) et *Cycloneda munda* (Say) – et a entraîné l'augmentation d'une autre espèce – *Chilocorus stigma* (Say) (Colunga-Garcia & Gage 1998). En Oregon, elle est devenue une espèce dominante dans les habitats arborés (LaMana & Miller, 1996). De même en Virginie, où elle a rapidement entraîné le déclin des populations de *C. septempunctata* et dominé, à plus de 85 %, la guilde des coccinelles aphiphages composées de *C. septempunctata* et, minoritairement, de *H. convergens*, *A. bipunctata*, *Anatis labiculata* (Say) et *Cycloneda munda* (Say) (Brown, 2003). Cette dominance si rapide pourrait s'expliquer par des phénomènes de compétition et de prédation intraguilde (Yasuda et Shinya, 1997 in Brown, 2003) mais également par une meilleure adaptation au milieu de cette nouvelle coccinelle exotique par rapport à *C. septempunctata* (Michaud, 2000 in Brown, 2003). De plus, les larves seraient aussi mieux adaptées à l'habitat arboré du fait de la présence de glandes d'adhésion sur le dernier segment abdominal, ce dernier manquant chez *C. septempunctata* (Hodek, 1973 ; Lövei *et al.*, 1991 in Brown, 2003). D'autres études indiquent que *H. axyridis* pourrait être responsable du déclin d'autres aphiphages tels que *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera, Cecidomyiidae) (Brown, 1999), et pourrait également être

une source de stress pour les populations d'espèces protégées, comme le Monarque (Koch *et al.*, 2003).

En plus de ces impacts environnementaux non négligeables, cette coccinelle peut occasionner, lors de l'hivernation, des dommages dans les habitations et des nuisances pour leurs occupants (Kidd *et al.*, 1995). En effet, avant le début de l'hiver, les adultes recherchent des sites d'hivernation dans lesquels ils vont s'agréger en masse, par plusieurs centaines voire plusieurs milliers d'individus. Etant donné qu'ils ne trouvent pas, aux USA, de sites naturels adéquats, ils envahissent les maisons au sein desquelles ils recherchent les creux et autres interstices pour passer l'hiver, les espaces vides dans les murs et les toits par exemple. Ils peuvent également pénétrer à l'intérieur des maisons, attirés par la lumière et la chaleur. Ils circulent alors librement et peuvent tomber dans les aliments ou les boissons, se poser sur les murs et le mobilier, occasionnant des taches. De plus, si on essaye de les déloger, ils émettent un fluide jaune orange qui dégage une odeur désagréable (McCutcheon & Scott, 2003 ; Huelsman, 2003; Huelsman *et al.* 2003). A ceci s'ajoute, dans certain cas, le développement d'allergies respiratoires et d'irritations cutanées chez les habitants. De ce fait, cette coccinelle est de plus en plus perçue par la population comme un insecte nuisible et non comme un auxiliaire (Kidd *et al.*, 1995).

1.2.5 Recommandations

Au vu de ces quelques exemples d'effets néfastes, plusieurs recommandations ont été émises par différents auteurs : Howarth (1991), Samways (1997), Thomas & Willis (1998), Louda *et al.*, (2003).

A. Evaluation de la situation avant d'entreprendre un programme de lutte

Il est nécessaire d'évaluer, au préalable, la situation pour déterminer le type de lutte à mener. En effet, il se peut qu'un programme de lutte biologique ne constitue pas la solution la plus adéquate.

B. Considérer les risques écologiques dans la procédure de sélection et les évaluer

En effet, il est indispensable de reconnaître que la lutte biologique peut avoir des conséquences sur l'environnement. De ce fait, il est nécessaire d'établir des méthodes d'évaluation du risque et de s'interroger sur ce qui est acceptable comme risque. Les méthodes d'évaluation du risque doivent comporter des tests de spécificité. Ces derniers sont hautement informatifs sur le spectre physiologique d'hôtes s'ils incluent tous les hôtes potentiels. Pour ce faire, il est nécessaire d'appliquer la méthode « phylogénétique centrifuge » qui consiste à tester progressivement des espèces non-cibles appartenant au même genre puis, progressivement, à la même tribu, à la même sous-famille, etc (Wapshere, 1974). Ces tests comprendront des tests de préférences pour les prédateurs, des tests d'oviposition pour les parasitoïdes, ainsi que l'étude de l'éclosion et du développement larvaire sur différents hôtes. Ils devront être également complétés avec d'autres informations (spectre écologique) car dans de nombreux cas les tests de spécificité, de préférence, particulièrement les tests de choix ne permettent pas véritablement de connaître l'impact sur les hôtes.

L'interprétation des résultats de ces études devra être également réalisée avec un regard de dynamique de population. Cela requiert des études empiriques qui examinent les relations entre l'agent, la cible et les non-cibles, et qui incorporent les critères écologiques tels que la phénologie, et le choix de l'hôte quand la cible est rare. De plus, des modèles pourraient être utilisés pour extrapoler et explorer les trajectoires des populations cibles et non cibles dans la phase d'introduction de l'agent de lutte biologique, mais également à plus long terme quand un équilibre sera atteint entre le ravageur et l'agent de contrôle (les risques pour les non cibles différent lors de ces différentes phases).

C. Modification des programmes de lutte biologiques

Le programme de lutte pourrait être mené à petite échelle et dans des zones prioritaires avant d'être étendu à tout le territoire. Cette introduction séquentielle permettrait d'interrompre le programme de lutte si nécessaire. Toutefois il est clair qu'une fois les lâchers effectués, il sera difficile voir impossible de revenir en arrière.

D. Mise en place d'une évaluation post-lâcher

L'évaluation post-lâcher permettrait d'améliorer la compréhension des mécanismes inhérents à la lutte biologique.

Elle pourrait examiner les points suivants : le taux de contrôle et son efficacité, le taux et la direction de la dispersion de l'agent de lutte biologique ainsi que les facteurs responsables de cette dispersion, les variations spatiales et temporelles dans la sélection des hôtes, les interactions locales entre l'agent de lutte et les espèces indigènes de plantes et d'insectes, la variation de ces interactions à l'échelle régionale et les conséquences de cette lutte sur la communauté par l'intermédiaire de la chaîne alimentaire.

E. Constitution et mise à jour d'une base de donnée mondiale sur les programmes de lutte biologique ainsi que d'un réseau d'échange

Ce catalogue des projets de lutte biologique doit comporter à la fois les succès mais également les échecs et leurs causes, ainsi que les effets adverses enregistrés. En outre, il permettrait de connaître la part de la lutte biologique dans l'homogénéisation de la faune mondiale.

F. Eviter l'utilisation de prédateurs ou de parasitoïdes généralistes

Les espèces généralistes comme *C. septempunctata*, *H. axyridis* ou *C. concinnata* se nourrissent d'un nombre plus grand d'espèces non-cibles. De ce fait, des effets directs et indirects sont d'autant plus probables. Il est donc préférable de sélectionner des agents de lutte présentant un spectre d'hôtes le plus restreint possible.

1.2.6 Evaluation du risque

L'évaluation du risque est l'une des recommandations importantes citées précédemment. Il est à noter que la prédiction des effets des agents de lutte biologique avant leur libération est un exercice difficile. En effet, ces agents sont des organismes vivants et peuvent donc se disperser et quitter l'habitat ou la région où ils ont été introduits, ce qui complique l'étude de la spécificité vis-à-vis de l'hôte. Par exemple, l'étude de spectre d'hôte lors de l'introduction d'un insecte phytophage dans une région n'est pas suffisante si elle se limite aux plantes hôtes de cette région.

De plus, ces agents peuvent évoluer et s'attaquer à de nouveaux hôtes. En effet, une mutation génique peut changer la spécificité vis-à-vis de l'hôte. Il peut y avoir également une augmentation du spectre d'hôtes (Simberloff *et al.*, 1996a, Thomas & Willis, 1998).

Récemment, en Europe, une méthode d'évaluation a été mise au point dans le cadre du projet *Environmental Risks of Biological Control Introductions into Europe* (ERBIC) lancé en 1998 par la Communauté Européenne. Ce projet vise deux objectifs majeurs. Le premier est de revoir et d'examiner les méthodes, actuelles et passées, de contrôle biologique des arthropodes dans le but d'évaluer leurs impacts sur l'environnement. Le second objectif est le développement d'une méthodologie appropriée et des lignes directrices-guides (*guidelines*) afin de permettre l'évaluation des agents et des pratiques de lutte biologique dans le futur, ainsi que l'élaboration d'une législation en la matière dans l'Union Européenne (Lynch & Thomas, 2000).

La méthodologie proposée par ce projet se base sur la détermination de cinq facteurs-clés qui sont : l'établissement, la dispersion, la spécificité, les effets directs et les effets indirects (Van Lenteren *et al.*, 2003).

1° L'établissement

Le potentiel d'établissement d'un ennemi naturel exotique peut influencer son impact sur les espèces non-cibles. Il se résume aux exigences des ennemis naturels et aux opportunités offertes à ceux-ci dans la zone d'introduction en respectant :

- les facteurs abiotiques – les conditions climatiques entre la zone d'origine et la zone d'introduction sont-elles comparables ?
- les facteurs biotiques – quelle est la disponibilité des espèces souhaitables pour la reproduction, y a-t-il concordance spatiale et temporelle entre ces hôtes non-cibles et les agents de lutte biologique ? Quelles sont les opportunités de survivre en hiver ?
- la combinaison des facteurs biotiques et abiotiques – d'autres ressources ou refuges sont-ils disponibles pour la survie ou pour la reproduction ?

Dès lors, il est possible de distinguer trois degrés d'établissement :

1. une seule génération si la reproduction est impossible,
2. une seule saison si la reproduction est possible mais non la survie durant la saison chaude ou froide,
3. plusieurs saisons si la reproduction et la survie à long terme sont effectives.

2° La dispersion

Il est également important d'évaluer le potentiel de dispersion des agents de lutte afin d'estimer la probabilité de rencontre entre l'agent de lutte et les espèces non-cibles. Le risque de rencontre est fonction du mécanisme de dispersion, de l'espérance de vie de l'organisme, des conditions climatiques locales et des habitats dans la zone d'introduction.

3° Le spectre d'hôtes

L'évaluation du spectre d'hôtes est une étape-clé dans l'évaluation du risque. Pourtant, à ce jour peu de procédures et de protocoles ont été publiés à ce sujet.

Si un ennemi naturel est très spécifique, oligophage voire monophage, la détermination des effets directs et indirects sur les espèces non-cibles peut être limitée. De plus, l'établissement et la dispersion ne sont pas à considérer comme négatif si l'ennemi est spécifique à un hôte.

Le spectre d'hôte peut être déterminé par un test séquentiel en cinq étapes (Annexe 1). Les trois premières étapes ont lieu en boîte de Petri : tests de « boîte noire », de comportement, de choix. Ensuite, sur base de ces tests, un test en cage et un test en conditions naturelles peuvent être envisagés. Durant toutes ces étapes, les attaques envers les espèces non-cibles sont observées. Le choix de ces espèces non-cibles testées peut se faire en suivant une approche « phylogénétique centrifuge », déjà utilisée dans la sélection d'insectes phytophages pour lutter contre les adventices (Wapshere, 1974 ; Lonsdale *et al.*, 2001 *in* Van Lenteren *et al.*, 2003). Cette procédure débute par le test des espèces non-cibles appartenant au même genre puis, progressivement, à la même tribu, à la même sous-famille, etc. Si aucune espèce non-cible appartenant au même genre que l'hôte cible n'est attaquée, les tests peuvent être stoppés. Par contre, si plusieurs espèces dans le même genre sont attaquées, il est alors approprié de tester des espèces non-cibles de la même tribu et ainsi de suite.

Suivant l'ampleur du spectre d'hôte de l'ennemi naturel, plusieurs catégories d'espèces non-cibles peuvent être testées tels que : (a) les espèces non-cibles non apparentées qui occupent le même habitat que la cible et sont enclines à être attaquées, (b) les espèces non-cibles non apparentées qui occupent d'autres habitats que celui exploré par l'ennemi naturel, (c) certaines espèces non apparentées menacées, économiquement importantes ou symboliques.

4° Les effets directs

Les effets directs possibles sont principalement la diminution de l'abondance d'une espèce voire, dans le cas plus défavorable, son extinction suite à de la prédation, de la prédation intraguildale ou de l'hyperparasitisme.

5° Les effets indirects

Les effets indirects sont majoritairement: la compétition pour les ressources et les effets indirects découlant de la prédation intraguildale.

Pour chacun des facteurs présentés ci-dessus, la probabilité et l'amplitude sont calculées sur une échelle de 1 à 5 (Tableau 1 et Tableau 2).

Tableau 1. - Echelle qualitative pour la probabilité (Van Lenteren *et al.*, 2003).

Establishment ^{1*} in non-target habitat	Dispersal ² potential	Host range ³	Direct* and indirect* effects
Very unlikely	< 10 m	0 species	Very unlikely
Unlikely	< 100 m	1–3 species	Unlikely
Possible	< 1,000 m	4–10 species	Possible
Likely	< 10,000 m	11–30 species	Likely
Very likely	> 10,000 m	> 30 species	Very likely

¹The propensity to overcome adverse conditions (winter or summer: physical requirements) and availability of refuges.

²Distance moved per release (take number of generations per season into account); determine dispersal curve, sampling points at 10, 100 and 1000 m, sampling period is 50% life span.

³The propensity to realise its ecological host range in the release area.

Tableau 2. - Echelle qualitative pour l'amplitude (Van Lenteren *et al.*, 2003).

Magnitude	Establishment ¹ in non-target habitat	Dispersal ² potential	Host range ³	Direct ⁴ and indirect ⁵ effects
Minimal	local (transient in time and space)	< 1%	species	< 5% mortality
Minor	< 10%	< 5%	genus	< 40% mortality
Moderate	10–25%	< 10%	family	> 40% mortality and/or > 10% short term population suppression
Major	25–50%	< 25%	order	> 40% short term population suppression, or > 10% permanent population suppression
Massive	> 50%	> 25%	none	> 40% long term population suppression or local extinction

¹Percentage of potential non-target habitat where biological control agent may establish.

²Percentage of released biological control agent dispersing from target release area.

³Taxon range that biological control agent attacks.

⁴Direct effect: mortality, population suppression or local extinction of directly affected non-target organisms; see Lynch *et al.* (2001) for details.

⁵Indirect effect: mortality, population suppression or local extinction of one or more species of non-target species that are indirectly influenced by the released biological control agent.

Ensuite, le produit de ces deux paramètres pour chacun de ces facteurs conduit à la formation d'un indice synthétique appelé « index de risque », allant de 0 à 125 (5 en probabilité x 5 en amplitude x 5 facteurs). Le risque sera considéré comme maximum pour les espèces tendant vers 125, tandis que le risque sera considéré comme nul pour les espèces ayant un score proche de 0 (Annexe 2). Après cette étape d'identification et d'évaluation des risques, il est recommandable de rechercher si ces risques sont gérables ou non afin d'établir différentes mesures réalistes visant à réduire ces risques. Ensuite, une analyse coût/bénéfice peut être réalisée pour déterminer si l'introduction est justifiable ou non face aux risques (Van Lenteren *et al.*, 2003).

D'autres auteurs ont également essayé de déterminer les facteurs principaux qui affectent le degré de risque d'une introduction d'un agent de lutte biologique. Par exemple, Howarth (1991) cite sept facteurs déterminants :

1° La permanence

L'introduction est souvent irréversible. Cette caractéristique est souvent souhaitée mais les chances qu'un agent affecte négativement une espèce non cible, directement ou indirectement, augmentent avec le temps. Plus il y a de générations de l'agent et plus celui-ci persiste après l'introduction. Plus sa dispersion est grande et les chances augmentent d'un changement d'hôte ou d'habitat, ou qu'un conflit se développe entre l'agent et des intérêts humains. Généralement, la lutte par inondation d'individus incapables de se reproduire dans le nouvel environnement pose moins de risques que l'établissement permanent d'une population.

2° Le spectre d'hôtes

Plusieurs utilisateurs sont favorables à l'utilisation d'espèces polyphages comme agent de lutte biologique, bien que ces agents polyphages aient un plus grand potentiel de destruction d'organismes non-cibles. Hokkanen et Pimentel (1984) proposent d'utiliser des ennemis naturels qui n'ont pas coévolué avec le ravageur pour augmenter l'efficacité de la lutte. Comme toutes introductions, ces nouvelles associations peuvent avoir des effets dévastateurs.

3° Le spectre d'habitat

Les espèces invasives ne respectent pas les délimitations faites par l'homme, mais occupent tous les habitats souhaitables dans leur nouvelle zone. C'est probablement un mythe de traiter isolément les agro-écosystèmes de leur environnement naturel.

Les espèces sténotopes impliquent moins de risque que les espèces eurytopes. Les vertébrés ont généralement une plus large tolérance aux conditions du milieu que les invertébrés. De ce fait, la majorité des vertébrés introduits sont devenus des espèces invasives et perturbatrices. En plus des vertébrés, les insectes colonisateurs et sociaux sont également des espèces invasives potentiels qui peuvent perturber les écosystèmes naturels. Par conséquent, ces derniers ne devraient pas être introduits dans de nouvelles zones.

4° La plasticité génétique

Le risque qu'un organisme mute et attaque une espèce non cible est lié à sa plasticité génétique. Les microorganismes ont une plus grande propension à muter que les taxa supérieurs. Les insectes phytophages et entomophages peuvent souvent attaquer un nouvel hôte dans une nouvelle zone. Ce changement du caractère spécialiste vers celui de généraliste, ou inversement, peut être d'origine génétique et s'effectuer facilement. De ce fait, nous avons besoin de comprendre à la fois la génétique de l'agent et l'écosystème dans lequel il va être introduit.

5° Le comportement

Certains comportements, telle que la capacité de dispersion, de recherche et de capture d'un hôte, peuvent accroître les capacités de l'agent à envahir un nouvel habitat et à attaquer des espèces non-cibles. Les parasites peuvent déposer leurs œufs sur des non-hôtes. Bien que le parasite ne puisse se développer, sa présence entraîne une réduction de la fitness de l'espèce non-hôte.

Ainsi, les arthropodes sociaux et colonisateurs ont eu un impact important sur les écosystèmes naturels par rapport à d'autres espèces invasives. Le rôle des fourmis dans les extinctions est notamment bien reconnu.

6° Le mutualisme

Les agents de contrôle biologique peuvent établir des associations mutualistes avec divers organismes et causer un plus grand impact sur le ravageur et les espèces non-cibles que s'ils agissaient seuls. Le large spectre et la virulence du nématode entomophage, *Steinernema feltia*, sont favorisés par la bactérie, *Xenorhabdus nematophilus*.

Les vecteurs de maladies sont connus comme des espèces invasives perturbantes. L'utilisation du virus de la myxomatose en Australie a été un succès dans la lutte contre le lapin parce que un des vecteurs étaient présents (les puces). Néanmoins, des risques supplémentaires sont associés à l'utilisation de maladie ou de vecteurs dans un programme de lutte biologique car l'augmentation de

l'efficacité du vecteur, du réservoir, ou de la virulence de la maladie, peut par la suite modifier le déroulement du programme de contrôle ou avoir un impact sur des espèces non cibles.

7°La vulnérabilité de la région cible

La plupart des extinctions documentées ont eu lieu dans les îles et les milieux aquatiques. Cela reflète, en partie, l'usage fréquent de la lutte biologique dans les îles ainsi que la meilleure connaissance des extinctions sur les îles et les milieux aquatiques par rapport aux continents. En effet, les extinctions y sont plus fréquentes car les milieux aquatiques qui sont des écosystèmes simples avec peu de zones refuges, autorisent les interactions jusqu'à leur terme. De même, les milieux insulaires disposent de quelques zones de refuges.

Sous les tropiques, les interactions biotiques, comme la compétition et la relation hôte-proie, sont plus importantes que les paramètres abiotiques, en comparaison avec les régions tempérées. De ce fait, les agents de lutte biologique peuvent y avoir un plus grand effet sur les espèces cibles et non-cibles.

1.3 Les impacts des invasions biologiques sur les biocénoses

Lors de l'introduction d'une nouvelle espèce dans une communauté, différents types d'interactions entre cette nouvelle espèce et les espèces déjà présentes sont susceptibles de se produire. En effet, entre deux espèces, il peut y avoir du neutralisme (0/0)³, de la compétition (-/-), de l'amensalisme (-/0), de la prédation ou du parasitisme (+/-), du commensalisme (+/0), de la coopération - interaction non obligatoire - (+/+), du mutualisme - interaction obligatoire - (+/+) (Dajoz, 2000).

Parmi ces interactions, l'amensalisme, la compétition interspécifique et la prédation/parasitisme sont susceptibles de menacer la survie de certaines espèces (Figure 2). L'amensalisme, ou allélopathie, est une interaction dans laquelle une espèce est éliminée par une autre espèce suite à la sécrétion d'une substance toxique (Dajoz, 2000). Détaillons la compétition interspécifique entre ennemis naturels et la prédation/parasitisme, qui sont principalement rencontrées chez les espèces animales.

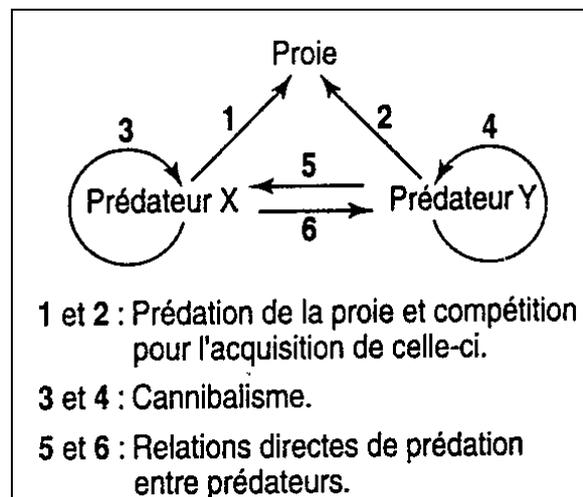


Figure 2. - Schéma des interactions entre deux prédateurs
(d'après Gauthier & Hemptinne, 1997)

³ 0 : les espèces ne sont pas affectées ; + : la vie de l'espèce est rendue possible ou améliorée ; - : la vie de l'espèce est réduite ou impossible.

1.3.1 Compétition

La compétition se produit lorsque plusieurs organismes utilisent des ressources communes, d'ordre alimentaire ou spatial, présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent (Birch, 1957 in Barbault, 1992).

La compétition interspécifique s'effectue entre individus appartenant à des espèces différentes, le plus souvent appartenant à un même niveau trophique. Elle peut être à la fois directe et indirecte. La compétition directe, ou par interférence, se manifeste lorsqu'un individu a un comportement agressif vis-à-vis de ses concurrents ou bien lorsqu'elle se fait par l'intermédiaire de substances toxiques qui sont secrétées dans le milieu.

La compétition indirecte, ou par exploitation, se produit lorsqu'un individu accapare les ressources aux dépens de l'autre (Dajoz, 2000). De plus, cette compétition sera d'autant plus forte que les espèces utilisent des ressources similaires (Barbault, 1992).

La compétition interspécifique joue un rôle dans la structure d'une communauté comme en témoigne l'exemple ci-dessous s'intéressant à une guilda d'ichneumonides perturbée par une introduction. Au Canada coexistaient 4 espèces d'ichneumons – *Mastrus aciculatus*, *Pleolophus indistinctus*, *Endasys subclavatus* et *Gelis urbanus* – parasites du même hôte, la tenthrède *Neodirprion swainei*. A la fin des années 30 une cinquième espèce, *Pleolophus basizonus*, fut introduite pour lutter contre *N. swainei*. Meilleur compétiteur que les autres espèces, *P. basizonus* se multiplia en éliminant ces quatre espèces indigènes des zones forestières, à l'exception des zones plus sèches et plus pauvres en hôtes (Price, 1975).

1.3.2 Prédation

La prédation est le fait de se nourrir d'autres organismes vivants. En ce sens sont considérés comme prédateurs la totalité des animaux non détritvres : herbivores, carnivores ou prédateurs et parasites (Barbault, 1992). Elle peut être interspécifique mais également intraspécifique (cannibalisme).

La prédation joue un rôle dans l'organisation des peuplements et la régulation des populations. En effet, les prédateurs limitent l'abondance de leurs proies, éloignant d'autant celles-ci de leur densité de saturation. De ce fait, ils peuvent contribuer à éloigner les risques de concurrence intra- et interspécifique (Barbault, 1992).

1.3.3 Prédation intragilde

La prédation intragilde (intraguild predation, IGP) peut être un des effets négatifs issu de l'introduction d'un agent de lutte biologique exotique (Van Lenteren *et al.*, 2003).

Elle se définit, selon Polis *et al.* (1989), comme une combinaison de deux interactions : la compétition et la prédation / parasitisme se produisant entre les membres d'une même guilda⁴. En d'autre terme, il s'agit de tuer et de manger les espèces qui utilisent des ressources similaires, souvent limitantes, et qui sont des compétiteurs potentiels.

L'IGP se distingue de la compétition par son gain énergétique immédiat pour l'un des acteurs (le prédateur). De plus, elle diffère de la prédation classique parce qu'elle réduit le potentiel de compétition (Polis & Holt, 1992).

La prédation intra-gilde, plus complexe que la compétition ou la prédation seule, peut affecter significativement la distribution, l'abondance et l'évolution des espèces dans une biocénose.

⁴Une guilda se définit comme un assemblage d'espèces exploitant localement la même catégorie de ressources. Cet assemblage est le type le plus simple de peuplement que l'on puisse définir et étudier (Barbault, 1992).

Il est possible de distinguer deux types d'IGP : l'asymétrique et la symétrique. Le premier type a lieu lorsque une des espèces (A) est toujours le prédateur de l'autre (B). Le second se produit lorsque les deux espèces sont des prédateurs mutuels.

L'IGP peut avoir des implications à différents niveaux : individus, populations, communautés.

Elle peut influencer l'aptitude, le comportement, la morphologie, les traits d'histoire de vie des espèces interagissant, mais également la taille, la stabilité et la résilience des populations de prédateurs, de proies ainsi que d'espèces n'appartenant pas à cette guildes.

Plus globalement, l'IGP peut influencer directement et indirectement la structure, la stabilité et la diversité d'une communauté (Polis *et al.*, 1989).

Pour mieux comprendre l'importance de l'IGP au sein des écosystèmes, intéressons-nous à la prédation intragilde au sein de la guildes des aphidiphages.

La guildes des aphidiphages se définit comme l'ensemble des organismes s'attaquant à des pucerons, c'est-à-dire les entomopathogènes, les parasitoïdes et les prédateurs. Ces organismes, dont la densité varie dans l'espace et dans le temps, peuvent réduire significativement la croissance des populations de pucerons. La plupart d'entre eux ont une réponse fonctionnelle à la densité de pucerons et ont tendance s'agréger autour des colonies de pucerons. Cette situation crée des conditions favorables aux rencontres intra et inter-spécifiques (Brodeur & Rosenheim, 2000). Ces dernières peuvent aboutir à de la prédation intragilde qui influence directement les populations d'ennemis naturels et donc indirectement le contrôle des populations de pucerons.

Par exemple, les momies de pucerons parasités peuvent être attaquées par d'autres ennemis naturels tels que d'autres parasitoïdes (superparasitisme, parasitisme multiple ou hyperparasitisme), des entomopathogènes ou des prédateurs (Brodeur & Rosenheim, 2000 ; Meyhöfer & Hindayana, 2000 ; Meyhöfer, 2001). De même, Lucas *et al.* (1998) ont observé, en laboratoire, de la prédation intragilde entre trois prédateurs aphidiphages exploitant une même ressource.- *Aphidoletes aphidimyza*, *Chrysoperla rufilabris*, *Coleomegilla maculata lengi*. Aussi, il n'est pas étonnant que l'introduction d'une coccinelle exotique, comme *Harmonia axyridis*, puisse conduire à des phénomènes de prédation intragilde. Cette coccinelle, très polyphage, s'attaque aux pucerons mais également à d'autres aphidiphages tels que *Chrysoperla carnea* (Phoofolo & Obrycki, 1998), *A. bipunctata* (Kajita *et al.*, 2000), *C. septempunctata* (Yasuda *et al.*, 2001). Par conséquent, l'introduction de cette coccinelle a provoqué des modifications profondes de la structure de la guildes des aphidiphages nord-américaine.

2 Conventions, codes de conduite et cadre législatif relatifs à l'importation d'agents exotiques de lutte biologique

Contrairement aux OGM, la lutte biologique n'a pas suscité le développement généralisé d'un cadre législatif précis. En effet, la lutte biologique est une méthode de lutte relativement ancienne qui est souvent présentée comme une méthode dite naturelle, n'ayant pas d'impact sur l'environnement. De ce fait, peu de pays ont cherché à développer un cadre législatif précis en la matière. Seules les îles - Australie, Nouvelle Zélande, Angleterre - et certains pays comme les Etats-Unis qui disposent de règles plus strictes en matière d'échanges ont développé une législation spécifique. Toutefois, cette attitude tend à changer actuellement comme en témoigne la prolifération de codes de conduites durant ces dernières années.

2.1 Conventions

2.1.1 Convention internationale pour la protection des végétaux

La convention internationale pour la protection des végétaux⁵ (CIPV) a été signée à Rome le 06/12/1951 et amendée par la suite en 1979 et en 1997 sous l'égide de la FAO. Elle a pour objectif d'empêcher l'introduction et la dissémination d'organismes nuisibles aux végétaux et produits végétaux, et de promouvoir des mesures permettant leur contrôle. Elle couvre à la fois les dégâts directs et indirects provoqués par les organismes nuisibles (IPP, 2003).

La Convention de 1979 précise dans l'article 6 (g) :

« Les parties contractantes peuvent prendre des dispositions pour importer, aux fins de recherche scientifique ou à des fins éducatives, des végétaux et des produits végétaux et des spécimens de leurs ennemis en s'entourant des précautions nécessaires. Les précautions nécessaires doivent être aussi prises pour introduire des agents de lutte biologique et des organismes réputés bénéfiques ». Au regard de cet article, il est donc clair que le principe de précaution doit être appliqué à tout agent de lutte biologique, qu'il soit macro ou micro-organisme. Cependant aucune obligation précise n'est associée à ce principe (Theissen & Ferrière, 1996).

La CIPV de 1997 mentionne dans son article 7 §1 que *« avec le souhait de prévenir l'introduction et/ou la dispersion de ravageurs sur leur territoire, les parties contractantes pourront en tant qu'autorité souveraine réguler, en accord avec les dispositions internationales, l'entrée de plante et de produit à base de plante et d'autres marchandises et, à cette fin, peuvent :*

d) interdire ou restreindre le mouvement d'agents de lutte biologique et d'autres organismes phytosanitaire étant bénéfiques sous leurs territoires d'origines ».

Contrairement à la CIPV 1979, le cadre est élargi et laisse les Etats, souverains, la liberté d'autoriser ou non l'introduction d'agents de lutte biologique.

2.1.2 Convention de Berne

La Convention de Berne⁶ relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel en Europe a été adoptée le 19/09/1979 par le Conseil de l'Europe à Berne (Suisse). Cette convention, bien que ne mentionnant pas directement la lutte biologique comme menace possible sur la biodiversité, a une portée indirecte sur l'introduction agents de lutte biologique d'origine exotique. Elle vise à lutter contre les éléments qui appauvrissent la biodiversité, en prévoyant des mesures de

⁵ Textes des CIPV accessibles sur <http://www.ippc.int/IPP/Fr/default.htm>

⁶ Texte de la Convention de Berne disponible à l'adresse suivante : <http://www.nature.coe.int/french/main/berne/textes/rec9757.htm>

protection des espèces et de leurs habitats. L'article 11 de cette convention exige que :« *Chaque partie contractante se charge de :*

b. contrôler strictement les introductions d'espèces non-natives ».

Elle a servi de base à l'élaboration de la directive européenne Habitat (92/43/EEC).

2.1.3 Convention sur la diversité biologique

La convention sur la diversité biologique est issue de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement qui a lieu à Rio de Janeiro en 1992. Tout comme la convention de Berne, cette convention ne mentionne pas explicitement la lutte biologique comme menace possible sur la biodiversité. Toutefois, l'article 8h – Conservation in situ - de cette même convention précise que :

« *Chaque partie contractante doit, dans la mesure du possible et de la manière la plus appropriée :*

(h) prévenir et contrôler ou éradiquer les espèces invasives qui menacent les écosystèmes, les habitats et les espèces » (CDB, 2001).

De plus, l'article 14 – Evaluation des impacts et minimisation des effets adverses – souligne, entre autre, la nécessité de développer une procédure d'évaluation de l'impact environnemental lorsqu'un projet présente des risques significatifs d'effets adverses sur la biodiversité (CDB, 2001).

2.2 Codes de conduite

Les premières normes définies pour organiser l'introduction d'agents de lutte biologique étaient plutôt constituées d'une liste de bonnes intentions et de données nécessaires à l'évaluation des risques environnementaux. Mais ces normes n'indiquaient nullement la méthodologie pour évaluer ces risques. Cette lacune sera notamment comblée, dans l'avenir, par le code de l'OCED qui indique clairement la méthodologie à suivre.

2.2.1 FAO

Le code de conduite de la Food and Agriculture Organisation (FAO) pour l'introduction d'agents exotiques de lutte biologique a été approuvé en 1995. Ce code vise à définir les responsabilités et à établir des normes de conduite volontaires pour toutes les entités publiques ou privées impliquées dans la distribution et l'utilisation d'agents de lutte biologique, en particulier dans le cas où la réglementation nationale sur l'utilisation de ces agents n'existe pas ou est inadaptée (Schulten, 1997 ; Van Halteren, 1997).

Ce code identifie les trois acteurs principaux s'occupant des lâchers d'agents de lutte biologique : les autorités, les exportateurs et les importateurs. Il décrit également les trois phases de responsabilité du processus d'importation et de lâcher, ceux qui interviennent :

1. avant l'exportation ;
2. avant et pendant l'importation ;
3. après l'importation.

Malheureusement, ce code ressemble plus à une incitation pour les gouvernements à mettre en place une réglementation qu'à une véritable ligne de conduite à appliquer. Ce code est donc un document qui présente peu de valeur pratique et qui ne permet pas de prévenir complètement les effets adverses envers les espèces non cibles (Van Halteren, 1997 ; Thomas & Willis, 1998).

2.2.2 OEPP

L'Organisation Européenne et méditerranéenne pour la Protection des Plantes (OEPP/EPPO) a également édité deux normes relatives à la sécurité de la lutte biologique (PM 6) au sein des mesures phytosanitaires (PM). La première, approuvée en 1999, concerne la première importation d'agents exotiques de lutte biologique à des fins de recherche en confinement (PM 6/1). La seconde, approuvée en 2000, porte sur l'importation et le lâcher d'agents exotiques de lutte biologique (PM 6/2).

Ces normes, assez succinctes, décrivent le contenu du dossier que le notifiant doit soumettre à l'autorité nationale lors de l'importation et lors du lâcher.

Elles fournissent également des conseils destinés à l'autorité nationale qui doit examiner la notification, ainsi que les précautions générales à prendre. Dans le cas des lâchers, elle indique comment en effectuer la supervision.

2.2.3 NAPPO

Le *guideline* élaboré par la North American Plant Protection Organization (NAPPO), organisation regroupant le Canada, les Etats-Unis et le Mexique, a été adopté en octobre 2000. Dans une certaine mesure, il s'inspire du code FAO. Ce document vise à d'aider la recherche en présentant un modèle de demande pour la libération d'agents entomophages dans le cadre d'un programme de lutte biologique. Cette demande standardisée aide également les autorités à évaluer le risque d'introduction d'espèces exotiques dans le cadre d'un programme de lutte biologique.

La demande doit comprendre les points suivants :

- **Actions envisagées** : le but et le besoin du lâcher, les raisons du choix de l'agent, la localisation du lieu de l'élevage et de la quarantaine, la dénomination de la personne responsable, le déroulement du lâcher, la méthode utilisée, la méthode de destruction des pathogènes, parasites, hyperparasites accompagnant l'agent introduit, ainsi que la dénomination de l'agence ou des personnes impliquées dans le lâcher et le suivi ;
- **Information sur le ravageur cible** : sa description taxonomique, l'impact économique du ravageur et les bénéfices escomptés, l'importance économique et écologique de l'espèce en Amérique du Nord, la distribution géographique, le statut du ravageur au niveau national, provincial ou fédéral, et la connaissance des autres ennemis naturels (indigène ou exotique) qui attaquent ce ravageur ;
- **Information sur l'agent de lutte biologique** : la description taxonomique, la méthode pour identifier l'agent, la localisation des spécimens en collection, la distribution géographique naturelle ainsi que les autres zones d'introduction, l'origine de l'agent, le type d'interaction avec son hôte, la biologie, les hôtes potentiels sur base des données de la littérature et des données des musées, l'historique de l'utilisation comme agent de lutte biologique, les pathogènes, les parasites et hyperparasites qu'il est nécessaire d'éliminer, la procédure de quarantaine, ainsi que les autres genres proches, espèces cibles ou proches en Amérique du Nord ;
- **Impacts environnementaux et économiques du lâcher** : l'impact sur les vertébrés, les humains inclus, l'impact direct de l'organisme, les effets sur l'environnement physique, les effets indirects, les possibles effets directs ou indirects sur les espèces menacées ou en voie d'extinction en Amérique du Nord.

Une fois de plus ce code de conduite indique les données à fournir pour constituer le dossier mais ne renseigne pas sur la manière d'obtenir certaines de ces informations comme les impacts environnementaux.

2.2.4 OCDE

Finalement, l'Organisation de Coopération et de Développement Economiques (OCDE) va éditer prochainement un document « *Guidance for registration requirements for invertebrates as biological control agents* (IBACs) » destiné aux pays de l'OCDE. L'initiative de ce projet revient au Canada et à d'autres pays de l'OCDE – Pays-Bas, Italie, Angleterre, Finlande, Norvège, Suède, Suisse – intéressés par la réglementation des invertébrés utilisés comme agent de lutte biologique. Plusieurs raisons ont été avancées pour l'élaboration de ce document :

1. assurer la prise en considération des risques environnementaux, en incluant l'établissement, l'impact sur la biodiversité, ainsi que l'impact sur les espèces non-cibles et la santé humaine ;
2. promouvoir et encourager l'utilisation de la lutte biologique par une harmonisation des données demandées pour l'importation et les lâchers dans les pays de l'OCDE.
3. assurer l'efficacité des produits de lutte incluant des invertébrés.

Ce document mentionne les données à rassembler mais également la manière pour les obtenir. Ces données sont les suivantes :

1° Information pour l'évaluation et la caractérisation et identification :

- Identité : l'identification exacte de l'organisme et les moyens pour y parvenir, l'origine et la caractérisation de l'élevage source ;
- Biologie et écologie de l'agent : description de l'histoire naturelle, des méthodes d'élevage, de la distribution géographique de l'agent, de l'écologie (habitats, affinités, interactions).

2° Information pour l'évaluation des risques pour la santé humaine et de la sécurité

Généralement, les agents de lutte biologique invertébrés présentent peu de risque pour la santé humaine pour les utilisateurs et aucun risque pour la santé du consommateur. Toutefois dans les élevages de masse des problèmes de santé ont été enregistrés chez les travailleurs.

3° Information pour l'évaluation des risques environnementaux

Ce point est largement basé sur la recherche et les documents issus du projet ERBIC présenté auparavant :

- Procédure de test des effets directs : test séquentiel de spécificité de l'hôte, test de la prédation intraguilde, test de compétition et de déplacement, potentiel d'hybridation avec des souches ou des biotypes indigènes, effets sur les plantes.
- Information disponible sur l'établissement potentiel et la dispersion de l'agent de lutte biologique.
- Information pour déterminer les effets indirects sur les individus et ou les écosystèmes.
- Information disponible sur les bénéfices environnementaux, ex : comparaison des bénéfices du lâcher envisagé par rapport aux autres méthodes de lutte.

4° Information pour l'évaluation de l'efficacité

Ces données sont nécessaires pour éviter et prévenir l'introduction et le lâcher d'agents de lutte biologique invertébrés inefficaces. L'efficacité sera considérée comme la capacité de l'agent à réduire significativement la population de ravageur, ou de manière directe ou indirecte les dommages occasionnés à une culture ou les pertes de rendement.

En comparaison avec les autres codes de conduite présentés, ce document issu de l'OCDE est le plus abouti en matière d'évaluation des risques environnementaux. Il a réellement une portée pratique.

2.3 Législations

Plusieurs scientifiques – Simberloff & Stiling 1996a, 1996b ; Samways, 1997 ; Thomas & Willis, 1998 ; Malausa 1999 - s'accordent à dire qu'il est nécessaire de réguler les introductions d'espèces exotiques dans le cadre de la lutte biologique au même titre que toutes introductions d'espèces exotiques.

En effet, il ne faut pas risquer de voir la lutte biologique discréditée par une opération d'introduction malheureuse avec son lot de conséquences négatives sur l'opinion publique et sur l'environnement. Ceci pourrait aboutir à des restrictions trop draconiennes ainsi qu'à une sur-régulation qui entraveraient le développement des méthodes de lutte biologique (Malausa, 1999).

De plus, cette sur-régulation pourrait stimuler les importations illégales notamment par les particuliers. Par exemple, *Bufo marinus* fut introduit en Australie malgré les interdictions émises par les autorités compétentes (Samways, 1997).

Dès lors, il est nécessaire de trouver un juste équilibre entre l'absence de règles et trop de règles empêchant tous programmes de lutte biologique dans le futur et pouvant entraîner des introductions illicites.

Les quelques législations présentées, ci-dessous, ont été obtenues suite à un travail d'enquête par lettre et E-mail auprès des ambassades, et ensuite auprès des différents responsables mentionnés par celles-ci. Le choix des pays interrogés s'est fait sur base d'indices dans différentes publications (Van Lenteren, 1997 ; Van Lenteren *et al.*, 2003). La liste des pays interrogés figure en Annexe 3. Malheureusement, plusieurs requêtes n'ont pas abouti. Ce qui peut s'expliquer, en partie, par la relative nouveauté de cette problématique et donc l'absence de cadre législatif précis qui n'a pas suscité de réponse.

2.3.1 Pays de l'Union Européenne

A l'heure actuelle, il n'existe aucun cadre législatif au niveau européen spécifique à la lutte biologique. Seul les biopesticides sont réglementés en suivant la législation 91/414 et font l'objet d'une liste positive (Smeets, 1997 ; Drukker B., 28/04/2003, comm. pers.).

Dans le futur, une législation commune sera normalement adoptée faisant suite au projet *Environmental Risks of Biological Control Introductions into Europe* (ERBIC) qui vise au développement d'une méthodologie appropriée et de directives afin de permettre l'évaluation des agents et des pratiques de lutte biologiques (Lynch & Thomas, 2000 ; Van Lenteren *et al.*, 2003).

En attendant, les introductions d'espèces exotiques dans le cadre d'un programme de lutte biologique peuvent être touchées indirectement par la directive Habitat⁷ (92/43/EEC). Cette directive est l'application concrète de la convention de Berne au niveau européen. Elle vise la conservation des habitats naturels de la faune et de la flore sauvage dans l'Union Européenne. L'article 22 de cette même directive indique ceci : « *Dans la mise en application des dispositions de la présente directive, les États membres:*

b. veillent à ce que l'introduction intentionnelle dans la nature d'une espèce non indigène à leur territoire soit réglementée de manière à ne porter aucun préjudice aux habitats naturels dans leur aire de répartition naturelle ni à la faune et à la flore sauvages indigènes et, s'ils le jugent nécessaire, interdisent une telle introduction. Les résultats des études d'évaluation entreprises sont communiqués pour information au comité »

⁷ Directive consultable sur : <http://europa.eu.int/comm/environment/nature/habdirfr.htm>

2.3.1.1 Belgique

En Belgique, aucune législation spécifique n'existe. Il y a bien un vide juridique en la matière (Lebrun A., avocat, 21/02/2003, comm. pers.). Le seul recours actuellement pour empêcher l'introduction d'une espèce exotique est la loi régionale du 12 juillet 1973 : Loi sur la conservation de la nature - M.B. 11/09/1973, modifié 29/11/2001 (de Saedeleer N., FUSL, 20/02/2003, comm. pers.).

L'article 5 ter de la section 5 - *Introduction d'espèces non indigènes et réintroduction d'espèces indigènes* - de cette loi indique :

« §1^{er} sous réserve du §2, sont interdites :

1° l'introduction dans la nature ou dans les parcs à gibier :

- a) d'espèces animales et végétales non indigènes, à l'exclusion des espèces servant à l'agriculture ou à la sylviculture,
- b) des souches non indigènes d'espèces animales et végétales indigènes à l'exclusion des souches d'espèces qui font l'objet d'une exploitation sylvicole ou agricole ;

2° la réintroduction d'espèces animales et végétales indigènes.

§2 *Le Gouvernement arrête les conditions et les modalités d'octroi d'une autorisation d'introduction dans la nature des espèces non indigènes ou de souches non indigènes d'espèces indigènes ou de réintroduction d'espèces indigènes.* ».

Mais cette loi régionale ne s'applique qu'au niveau du lâcher dans la nature et non de la commercialisation de ces espèces exotiques (Liégeois S., DGRNE, 04/03/03, comm. pers.). En d'autre terme, la libération pourrait être interdite et la commercialisation autorisée. Cette situation provient du partage des compétences entre le Fédéral et le Régional. Ainsi le fédéral est la seule entité apte à adopter des normes sur les produits qui affectent la commercialisation de ceux-ci.

Il est à noter que cette matière n'est pas du ressort du Conseil de Biosécurité (fédéral) (Liégeois E., 26/02/2003, comm. pers.) bien que certains pays comme l'Australie et la Nouvelle Zélande l'incluent dans la biosécurité au même titre que les OGM.

2.3.1.2 France

Comme en Belgique, la France n'a pas de cadre légal en la matière. Ce manquement a déjà été signalé en 1996 dans l'article de Theissen & Ferrière sur l'importation d'agents de lutte biologique en France. Mais dans l'avenir, ce manquement va être comblé par la création d'une commission de lutte biologique dépendante du ministère de l'agriculture pour l'évaluation des dossiers et l'adoption d'un cadre législatif ad-hoc (Monnet Y., Ministère français de l'agriculture, 26/06/2003, comm. pers.).

2.3.1.3 Grande-Bretagne

En Grande-Bretagne, l'introduction d'espèces exotiques est prohibée selon la loi de 1981 - Wildlife and Countryside - qui est administrée par le DEFRA, Department for Environment, Food and Rural Affairs. L'introduction d'espèces exotiques en général mais également dans le cadre d'un programme de lutte biologique doit faire l'objet d'une autorisation (section 16). Cette autorisation doit être demandée au Non-native Licensing Team (Cheek S., Plant Health Consultant/Entomologist - Central Science Laboratory, 25/06/2003, comm. pers.). Cependant actuellement, il n'existe pas de loi ou de règlement spécifique à la lutte biologique (Empson A., Non-native licensing team - DEFRA, 21/07/2003, comm. pers.).

2.3.2 Pays hors Union Européenne

2.3.2.1 USA

Aux USA, l'importation, le mouvement entre Etats et la libération d'organismes utilisés en lutte biologique sont touchés par différentes lois - Federal Insecticide, Fungicide, and Rodenticide Act (1972), Federal Noxious Weed Act, Federal Plant Pest Act (1957), Federal Plant Quarantine Act, National Environmental Policy Act (1970) - mais il n'y a pas de loi spécifique en la matière (Olson W., Agricultural Library, 24/07/2003, comm. pers.). Toutefois toutes demandes de lâcher d'espèces exotiques pour un programme de lutte biologique doivent se faire en suivant les règles présentées dans le document de la NAPPO auprès de l'U.S Dept. Of Agriculture's Animal & Plant Health Inspection Service (APHIS). Ce département du ministère de l'agriculture établit les procédures de quarantaine et évalue les risques d'une introduction. Différentes procédures existent suivant qu'il s'agit d'introduction entomopathogène, d'agents de contrôle des adventices ou de prédateurs et parasitoïdes d'arthropodes⁸. De plus, chaque introduction dans le cadre d'un programme de lutte biologique sera renseignée dans la base de donnée ROBO⁹ (Olson W., 24/07/2003, comm. pers.).

Entomopathogènes

L'importation et les mouvements d'entomopathogènes nécessitent la demande d'un permis et la communication de différentes informations telles que le but et son mode d'utilisation, une description de l'agent de lutte biologique, le ravageur cible ainsi que l'impact environnemental et économique de la libération de cet agent. C'est sur base de ces informations que les experts de l'APHIS statueront.

Agents de contrôle des adventices

La procédure d'introduction d'agents de contrôle des adventices est beaucoup plus complexe que la précédente. Elle suit une procédure spécifique en plusieurs étapes comprenant une importante phase d'évaluation environnementale.

Une évaluation environnementale - *Environmental Assessment* (EA) – est un document qui fournit des preuves suffisantes pour déterminer si une étude d'impact environnemental est nécessaire – *Environmental Impact Statement* (EIS) - ou s'il ne faut juste qu'un document indiquant qu'il n'y a pas d'impact significatif – *Finding of No Significant Impact* (FONSI).

Ce dernier document (FONSI) explique brièvement que l'action n'a pas d'effet significatif sur l'environnement humain et donc justifie pourquoi une EIS ne doit pas être réalisée.

Cette évaluation est réalisée en recensant et en évaluant les impacts potentiels positifs et négatifs résultant de la libération d'organismes non indigènes dans l'environnement.

L'EA se justifie car elle sert à aider la mise en conformité avec le National Environment Policy Act (NEPA) quand aucune EIS n'est nécessaire et facilite la préparation d'une EIS quand celle-ci est nécessaire. Bien qu'une EA conduise habituellement à un FONSI ou à une EIS, il est possible aussi qu'elle conduise à l'abandon de l'introduction proposée.

Les grandes étapes pour l'introduction d'un agent de lutte contre les adventices sont :

1. Contacter le groupe consultatif technique de lutte biologique contre les adventices (Technical Advisory Group – TAG - for Biological Control Agents of Weeds) ;
2. Contacter le département de l'intérieur et du commerce ;
3. Demander d'un permis d'importation ;
4. Commencer le projet de Environmental Assessment (EA) et le Biological Assessment (BA) qui comprend en outre la description de l'action menée, la délimitation de la zone affectée, l'énumération des espèces et des habitats pouvant être affectés, ainsi que les effets sur des espèces et habitats protégés ;

⁸ Les différentes procédures sont consultables sur <http://www.aphis.usda.gov/ppq/permits/biological/>

⁹ ROBO : Release of Beneficial Organisms in the United States & Territories <http://www.ars-grin.gov/nigrp/index.html>

5. Soumettre la requête au groupe consultatif technique de lutte biologique contre les adventices ;
6. Soumettre la demande de libération dans l'environnement à l'APHIS comprenant EA et le BA ;
7. Délibération du Fish & Wildlife Service (FWS) ;
8. Finalisation de l'EA, commentaire du public et décision finale ;

Prédateurs et les parasitoïdes d'arthropodes

Tout comme l'introduction d'agents de contrôle des adventices, l'introduction de prédateurs et de parasitoïdes d'arthropodes nécessite une évaluation environnementale. Toutefois la procédure n'est pas aussi lourde que pour les agents de contrôle des adventices. En plus de l'EA, seul un document se basant sur les recommandations de la NAPPO devra être fourni. Celui s'articulera autour de quatre points : les actions envisagées, les informations sur le ravageur cible, les informations sur l'agent de lutte biologique et les impacts environnementaux et économiques du lâcher.

2.3.2.2 Suisse

En Suisse, l'introduction et l'utilisation, d'auxiliaires exotiques invertébrés destinés à être utilisés à des fins de lutte biologique, sont réglementées à différents niveaux: l'importation, la libération dans l'environnement et la mise en circulation (Klay A., Office fédéral de l'agriculture suisse - Section certification et protection des végétaux, 9/07/2003, comm. pers.)

1. Importation

L'importation d'arthropodes est soumise à autorisation. Elle correspond à une phase permettant de vérifier l'identité de l'organisme, la pureté de la population (absence de contaminants) et l'étude de l'organisme en milieu confiné avant de passer à l'étape de la libération dans l'environnement. Les requérants sont tenus de fournir des renseignements selon une checkliste inspirée de la norme OEPP PM 6/1 (1). De plus, ils doivent adopter des mesures de confinement. Celles-ci varient en fonction des caractéristiques (mobilité, aire de répartition géographique, exigences climatiques et spécificité de la relation prédateur-proie ou parasitoïde-hôte) des organismes candidats. Les contrôles mis en œuvre par les autorités restent sommaires, l'accent étant mis sur la responsabilité du requérant en cas de non respect des conditions de confinement fixées dans le permis d'importation.

2. Libération dans l'environnement

La libération dans l'environnement concerne l'utilisation à petite échelle, généralement expérimentale, hors du milieu confiné du type laboratoire. Cette libération est également soumise à autorisation. Cette dernière repose sur une décision d'experts, basée sur une évaluation empirique du risque environnemental, inspirée de la norme OEPP PM 6/2(1) .

3. Mise en circulation

La mise en circulation correspond à la mise à disposition à des tiers d'un auxiliaire en vue de son utilisation en tant qu'agent de lutte biologique. Cela donne en principe le droit de commercialiser l'auxiliaire, l'autorisation pour ce faire correspondant à son homologation. Pour chaque organisme candidat, un dossier du même type que celui requis pour l'homologation d'un produit de traitement phytosanitaire doit être présenté. La procédure suivie est celle recommandée par l'OCDE dans le document: Guidance for Regulation of Invertebrates as Biological Control Agents.

Ainsi, des demandes d'homologation pour *Harmonia axyridis* ont bien été déposées en Suisse et ont donc suivi toute la procédure décrite ci-dessus. Mais après examen des dossiers, elles ont toutes été rejetées. Les raisons majeures invoquées étaient: la polyphagie élevée ainsi que la probabilité élevée d'établissement de l'espèce en Suisse, susceptible d'avoir un impact écologique négatif (Klay A., 18/07/2003, comm. pers.).

2.3.2.3 République Tchèque

En République tchèque, il existe un décret relatif à l'introduction d'espèce exotique (Décret n°147/1996 sur les mesures phytosanitaires) (Kucera M., Conseiller commercial – Ambassade de Tchèque, 16/05/2003, comm. pers.). L'annexe 3 de ce décret reprend les données à fournir lors de la constitution d'un dossier relatif à un produit de protection des plantes contenant des macroorganismes. Entre autre, ce dossier doit être composé d'une identification, d'une description des propriétés biologiques de ce macroorganismes ainsi que du comportement de celui-ci dans l'environnement. De plus, si des expositions sont possibles, l'impact de ce macroorganismes sur des organismes auxiliaires et non-cibles doit être indiqué.

2.3.2.4 Nouvelle Zélande

En Nouvelle Zélande, deux législations relevant de l'introduction d'espèces exotiques concernent l'introduction d'agent de lutte biologique (Talbot M., second secrétaire - Ambassade de Nouvelle-Zélande 16/05/2003, comm. Pers.) :

- « the Biosecurity Act de 1993 » qui est administrée par le Ministère de l'Agriculture et de la Forêt,
- « the Hazardous Substances and New Organisms Act de 1996 » qui est administrée par the Environmental Risk Management Authority.

Différentes procédures existent suivant que l'introduction concerne un organisme génétiquement modifié ou non. Il s'agit d'une procédure générale pour toutes introductions en Nouvelle Zélande. Des demandes doivent être introduites auprès de Ministry of Agriculture and Forestry (MAF) et de l'Environmental Risk Management Authority (ERMA).

Dans ces demandes, il doit y figurer entre autre : l'application envisagée, des données sur l'organisme importé, l'identification et l'évaluation des risques, des coûts et des bénéfices.

2.3.2.5 Australie

L'introduction d'agent de lutte biologique en Australie est réglementée par l' *Environment Protection and Biodiversity Conservation Act 1999* (EPBC Act) (Qin T-K, 23/07/2003, comm. Pers.) . L'introduction nécessite trois autorisations qui sont obtenues séparément¹⁰. La première concerne l'importation vers l'Australie. La seconde est relative à la spécificité vis-à-vis de l'hôte. Et la troisième porte sur la libération dans l'environnement.

Toutes les demandes d'importation doivent être adressées au Biosecurity Australia (BA) qui va évaluer le dossier avec l'aide d'autres services « cooperators » qui remettent un avis de manière indépendante. Ces différents services incluent Australian Quarantine and Inspection Service (AQIS), Environment Australia (EA), the Commonwealth Scientific and Industrial Reserch Organisation (CSIRO), ainsi que les ministres et responsables concernés. Quand le BA autorise l'importation, l'AQIS accorde un permis avec des conditions. Ensuite, quand le BA a évalué la spécificité de l'hôte et a approuvé la libération, l'AQIS délivre une autorisation. L'ensemble de la procédure est résumé dans le diagramme de l'Annexe 4.

Certains agents ne nécessitent pas de permis de l'EA pour l'importation et la libération. Ils figurent sur la liste 1¹¹. Une autre catégorie d'agents figurant sur la liste 2 nécessite un permis de l'EA pour l'importation et ne peut pas être libérée sans leur approbation. Par contre, toute importation ou libération d'agents ne figurant ni sur la liste 1, ni sur la 2, ne peut se faire sans l'amendement de la liste en question pour inclure cette nouvelle espèce.

¹⁰ Procédure disponible sur www.affa.gov.au/plantbiosecurity

¹¹ Liste accessible sur <http://www.ea.gov.au/biodiversity/trade-use/lists/import/index.html>

3 Objectifs de l'étude

Dans le cadre d'une évaluation de l'incidence environnementale d'un auxiliaire utilisé en lutte biologique, il est de nécessaire de réaliser des expériences en laboratoire dans le but de tester sa spécificité vis-à-vis de l'hôte ou de sa proie.

Ainsi, dans cette étude, nous avons tenté de déterminer l'existence ou non de la prédation intragilde (IGP) entre la coccinelle exotique - *Harmonia axyridis* Pallas – qui a été introduite récemment en Belgique et un autre prédateur indigène, *Adalia bipunctata* (L.). Pour ce faire, des expérimentations en boîte de Petri et en conditions semi-naturelles ont été menées.

3.1 Tests en boîte de Petri

Les tests en boîte de Petri avaient pour objectif d'étudier, lors de la rencontre, le comportement de ces deux espèces et ceci à différents stades de leur développement. A partir de ces observations, il est possible de déterminer le type de relation de prédation qui peut être soit symétrique, soit asymétrique. Ce type d'observations peut également mettre en évidence des phénomènes de défense, comme la défense chimique.

3.2 Tests en conditions semi-naturelles

Les tests en conditions semi-naturelles visaient à simuler la présence de ces deux prédateurs sur une même ressource alimentaire. Un système composé d'une cage et de plants de féveroles a été mis au point. Une première étape a consisté à la détermination de la densité de pucerons optimale pour le système ainsi que pour l'accomplissement du cycle d'*A. bipunctata*. Ensuite, ce système a été perturbé par l'arrivée d'un second prédateur, *H. axyridis*. Durant ces différentes phases, la mortalité des deux coccinelles a été observée ainsi que la densité de pucerons présente dans les cages.

4 Cadre de l'expérimentation

4.1 *Harmonia axyridis*

La coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas est une espèce aphiphage généraliste des habitats semi-arborés qui appartient à la famille des Coccinellidae. Cette espèce, originaire d'Extrême-Orient, est présente naturellement en Corée, au Japon, les îles Bonin, les îles Ryukyu, la Chine, l'Himalaya, Formose et le sud de la Sibérie. Vu ses grandes qualités de prédateurs - voracité, fécondité élevée et capacité à coloniser tous les types de végétaux infestés de pucerons (Piotte *et al.*, 1999) -, elle a été introduite à plusieurs reprises en Amérique du Nord : en Californie (1916, 1964, 1965) et dans une douzaine d'autres états américains entre 1978 et 1982, ainsi qu'au Canada (Chapin & Brou, 1991 ; Coderre *et al.*, 1995). En Europe, elle a été introduite en France (1982), en Grèce (1994), au Portugal et dans les îles Açores (Piotte, 1999 ; Katsoyannos *et al.*, 1997).

Plus récemment, elle a été introduite, en 1997, en Belgique par la Société BioBest – firme spécialisée dans la production d'auxiliaires pour la lutte biologique. Les premières observations de populations naturelles datent de septembre 2001 à Gand, d'après les relevés du groupe d'étude Coccinula qui ont commencé en 1999. Depuis lors, le nombre d'observations a augmenté rapidement (Figure 3), spécialement dans les provinces du Brabant et d'Anvers (Figure 4). La plupart des individus ont été trouvés sur des arbres caducifoliés, spécialement des tilleuls et des érables (Adriaens *et al.*, 2003). L'observation d'œufs, de larves et de nymphes confirme que cette coccinelle peut se reproduire avec succès en Belgique. D'ailleurs, durant l'hiver 2002-2003, plusieurs sites d'hivernation ont été recensés en Flandre et à Bruxelles, mais également en Wallonie. Et pendant ce printemps 2003, *H. axyridis* a été observée à de nombreuses reprises sur les érables où elle était la deuxième espèce en abondance après *A. bipunctata*, ainsi que sur les tilleuls et les pins (San Martin, 2003)

Les dernières observations signalent sa présence le long de l'Ourthe (Adriens T., Coccinula, 27/06/03, comm. pers.) et dans des cultures de pommes de terre dans la région de Nivelles (Jansen J.P., CRAGX, 3/07/2003, comm. pers.).

Contrairement à la Belgique, *H. axyridis* ne semble pas s'être acclimatée en France (Maignet *et al.*, 2002). Une hypothèse concernant cette non-acclimatation serait liée à l'utilisation d'une souche aptère de *H. axyridis* (Flightless). Cette souche est actuellement commercialisée par Biotop (Sourian R., 17/06/2003, comm. pers.)

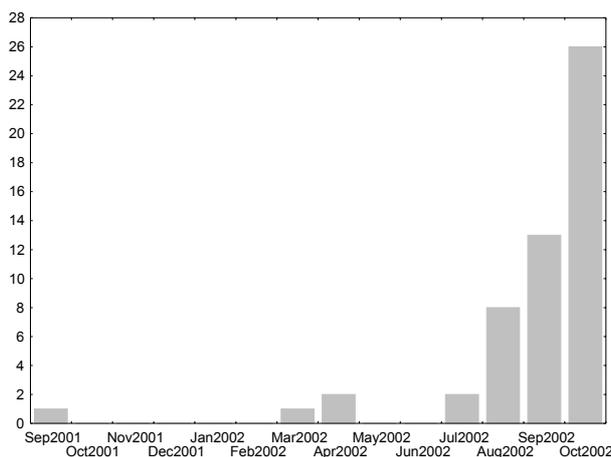


Figure 3. - Nombre d'observations de *Harmonia axyridis* en Belgique de septembre 2001 à octobre 2002 (d'après Adriaens *et al.*, 2003).

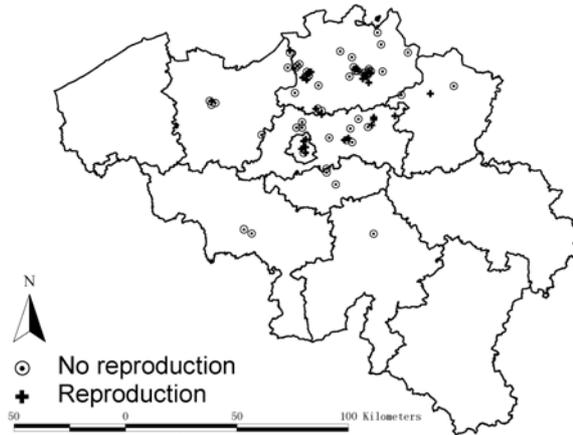


Figure 4. - Distribution géographique des observations de *Harmonia axyridis* en Belgique de septembre 2001 à octobre 2002. La reproduction est définie lorsque des œufs, des larves ou des pupes sont observées (d'après Adriaens *et al.*, 2003).

Description et identification

Les adultes de *H. axyridis* sont fortement ovales et de formes convexes. Ils ont une taille comparable à la Coccinelle à 7 points (5-8 mm) et sont plus larges que la plupart des coccinelles indigènes. Ils présentent un fort polymorphisme de couleur avec des élytres allant du jaune-orange pâle au noir et portant entre 0-19 points. La tête, les antennes et les pièces buccales sont généralement jaune paille, parfois teintées de noir. Le pronotum est de couleur similaire avec dessus 5 points noirs ou avec des points latéraux habituellement joints pour former deux lignes courbes qui forment un M ou un trapèze plein (Chapin & Brou, 1991 ; Adriaens *et al.*, 2003).

Les larves, facilement reconnaissables, sont allongées, quelque peu aplaties et ornées d'épines souples. Les derniers stades larvaires (L3 - L4) sont fortement colorés. La couleur du corps varie du noir au bleu noir-gris. Il porte deux bandes dorso-latérales parallèles oranges sur les segments abdominaux 1 à 5, entre lesquelles les segments 4 et 5 portent chacun une paire de tubercules oranges pâles (Godeau, 2002; Adriaens *et al.*, 2003).

Biologie

Le cycle de développement de *H. axyridis* comporte quatre stades larvaires séparés du stade adulte par une forme nymphale fixée à un substrat. Cette coccinelle est capable de produire plusieurs générations par an. Elle interrompt sa reproduction lorsque les températures moyennes deviennent basses (<12 °C) et les jours courts (Ongagna *et al.*, 1993). Durant la période d'activité, les adultes s'orientent vers leur proie en utilisant des repères olfactifs (ODP) et visuels (Obata, 1986 ; 1997 ; Yasuda *et al.*, 2000). Les femelles vont pondre à proximité des colonies de pucerons (jusqu'à 2500 œufs au total). De ces œufs, de couleur jaune orangée, vont éclore des larves qui se nourrissent durant toute la vie larvaire de pucerons mais également d'autres proies comme les psylles, les cochenilles. Si la nourriture vient à manquer ou dans certaines conditions, les larves de *H. axyridis* pourront consommer des œufs ainsi que des larves de la même espèce (cannibalisme) (Yasuda & Katsuhiko, 1997 ; Yasuda & Kimura, 2001 ; Yasuda *et al.*, 2001 ; Michaud, 2003)

Les adultes peuvent présenter une grande résistance aux conditions hivernales. Ils peuvent supporter temporairement jusqu'à -30°C (Coderre *et al.*, 1995).

Pour compléter ces informations, quelques traits de sa biologie sont présentés plus en détail en Annexe 5.

Il faut signaler que dans le but d'améliorer les performances de cette coccinelle, une souche « mauvais volier » (flightless) a été sélectionnée par les chercheurs de la station d'Antibes (INRA, France). Ils ont ainsi obtenu des individus avec des malformations alaires sans provoquer d'autres modifications. L'avantage de cette souche sédentaire est d'être moins mobile sur des longues

distances et donc d'assurer une protection de la culture sur une plus longue période de temps grâce à sa descendance (Ferran *et al.*, 1998 ; Tourniaire *et al.*, 2000a, b).

Ennemis naturels

Aux USA, *H. axyridis* peut être parasitée dans des proportions variables par *Dinocampus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera, Braconidae), un endoparasite solitaire koinobionte (LaMana & Miller, 1996 ; Hoogendoorn & Heimpel, 2002) et par *Strongygaster triangulifera* (Loew) (Diptera, Tachinidae) (Nalepa & Kidd, 1996 ; Katsoyannos & Aliniasee, 1998).

Utilisation en lutte biologique

Cette coccinelle est utilisée pour combattre diverses espèces de pucerons, aussi bien en serre qu'en plein champ. De ce fait, dans une approche « nouveaux associés », des introductions ont été faites afin de l'établir dans les agro-écosystèmes, mais également dans le but d'une production en masse pour la lutte biologique inondative. En effet, elle a été retenue par les firmes productrices d'auxiliaires du fait de sa polyphagie et de son élevage facile par rapport aux autres coccinelles. L'élevage de cette espèce est effectué, sans problème, à partir d'œufs de pyrales, *Ephestia (Anagasta) kuehniella* Zell, tués aux UV (Schanderl *et al.*, 1988), contrairement aux autres espèces qui nécessitent un apport frais de pucerons.

Les proies potentielles de ce coléoptère sont nombreuses. Il permet donc de lutter contre : la cochenille du pin rouge - *Matsucoccus resinosae* Bean & Godwin (McClure, 1987) -, le puceron vert du rosier - *Macrosiphum rosae* L. (Ferran *et al.*, 1996) -, divers pucerons des citrus - *Toxoptera aurantii* Boyer de Fonscolombé, *Toxoptera citricida* (Kirkaldy), *Aphis spiraeicola* (Katsoyannos *et al.*, 1997 ; Michaud, 2000). Outre les pucerons et les cochenilles, cette coccinelle peut consommer d'autres arthropodes comme l'acararien jaune : *Tetranychus urticae* Koch (Acarina : Tetranychidae) (Lucas *et al.*, 1997).

La souche aptère a été notamment employée dans des houblonnières du nord de la France. Cette souche permet, avec d'autres aphidiphages indigènes (*Adalia bipunctata*), de contrôler, dans une certaine mesure, les populations de puceron du houblon, *Phorondon humuli* (Schrank) (Trouve, 1995 ; Trouve *et al.*, 1996, 1997).

Risques environnementaux

Cette espèce de coccinelle présente un risque important pour l'environnement. D'ailleurs, son index de risque sur l'échelle ERBIC est de 101 sur 125 (Annexe 2) parce que :

1. son établissement serait très certain et de manière majeur ;
2. sa capacité de dispersion serait inférieure à 10 km et toucherait 20 à 50% des habitats non-cibles ;
3. son spectre d'hôtes serait supérieur à 30 espèces qui peuvent appartenir à des ordres différents ;
4. les effets directs et indirects seraient très probables et pourraient occasionner la suppression de certaines populations à plus de 40% à court terme ou à plus de 10% à long terme.

En effet, *H. axyridis* est une espèce colonisatrice et très compétitive car selon Adriaens *et al.* (2003) :

- elle a une large niche trophique et un haut niveau de plasticité phénotypique pour plusieurs traits d'histoire de vie ;
- elle est très vorace et souvent impliquée dans des interactions de prédation intragilde avec d'autres espèces aphidiphages ;
- elle a des capacités de dispersion élevées pour atteindre les sites d'hivernation.

Plusieurs expériences en laboratoire ont mis en évidence ces phénomènes de prédation intragilde entre *H. axyridis* et d'autres espèces de coccinelles : *C. septempunctata*, *A. bipunctata*, *Propylea*

japonica. Par exemple, un comportement agressif des larves *H. axyridis* a été enregistré lors de la rencontre de larves de *C. septempunctata*. Le taux d'attaque de *H. axyridis* dépasse les 50%. De plus, les larves d'*H. axyridis* peuvent échapper plus facilement aux attaques de *C. septempunctata*. De ce fait, les larves *H. axyridis*, particulièrement aux stades L3 et L4, peuvent affecter négativement la survie des larves de *C. septempunctata* (Yasuda *et al.*, 2001). De même, sous des conditions non limitantes en proies, le développement larvaire de *A. bipunctata* est plus faible en présence de *H. axyridis*. Et si ces conditions deviennent limitantes, *A. bipunctata* devient une proie courante de *H. axyridis*. Ceci expliquerait pourquoi *A. bipunctata* n'a pu se propager au Japon après son introduction (Kajita *et al.*, 2000). Toutefois une autre étude indique que le niveau d'attaque des œufs d'*A. bipunctata* par *A. bipunctata* (cannibalisme) et par *H. axyridis* (IGP) est similaire. Et donc que la prédation intraguilde ne jouerait pas à ce stade (Burgio *et al.*, 2002). Par contre au niveau des stades larvaires, la prédation intraguilde est bien significativement supérieure au cannibalisme (Hokkanen *et al.*, 2003).

Certaines de ces observations ont été confirmées par des études de terrain. Ainsi, en conditions naturelles, il a été observé que les larves de *H. axyridis* peuvent se nourrir des larves de *C. septempunctata*, mais pas l'inverse (Yasuda & Katsuhiko, 1997).

Des mécanismes qui limitent cette prédation intraguilde entre espèces indigènes existent probablement. Une étude récente sur *P. japonica*, coccinelle fréquemment attaquée au Japon par *H. axyridis*, a montré que les femelles réduisaient leur alimentation et leurs pontes en présence de déjection de *H. axyridis* (Agarwala *et al.*, 2003).

Au vu de ces résultats, la polyphagie et la prédation intraguilde pourrait expliquer pourquoi cette coccinelle domine dans la guilde des coccinelles et provoque le déplacement de certaines espèces vers d'autres niches (Yasuda & Ohnuma, 1999). Ces phénomènes de dominance et de déplacement ont été notamment observés aux USA (LaMana & Miller, 1996 ; Colunga-Garcia & Gage 1998 ; Brown, 2003).

Moyens de lutte

Dans certaine situation cette coccinelle peut occasionner des nuisances lorsque, par exemple, elle hiverne à l'intérieur des maisons. Plusieurs techniques peuvent être employée pour la déloger ou pour l'empêcher d'hiverner. Outre l'application d'insecticides - dont la pulvérisation est compliquée et peu recommandable dans les habitations -, il est possible de la capturer en employant des pièges ou à l'aide d'un aspirateur. Une autre technique consisterait à appliquer des substances répulsives appartenant aux monoterpénoides, tel qu'un mélange de camphre et de menthol (Riddick *et al.*, 2000).

4.2 Adalia bipunctata

La coccinelle à deux points, *Adalia bipunctata* (L.), est une petite coccinelle indigène (3,5 à 5 mm de long) reconnaissable généralement par la présence de deux points noirs sur ses élytres rouges (Bagnée & Branquart, 2000), bien qu'il existe également des formes mélaniques (noires). Elle est présente dans différents biotopes de nos régions et hiverne dans les crevasses des murs et les reliefs des châssis. Elle fréquente plus particulièrement les habitats arborés, tels que les vergers, les parcs et les lisières de forêts feuillues (Hemptinne, 1989b). La femelle dépose ses œufs par groupe de 20 à 50 à proximité des colonies de pucerons (Hemptinne *et al.*, 1992). Ceux ci sont notamment protégés de la prédation par différents alcaloïdes (Pasteels *et al.*, 1973). Ainsi, les œufs d'*A. bipunctata* sont protégés des autres espèces par une substance répulsive présente en surface du chorion. De plus, ces œufs sont toxiques pour les larves de *C. septempunctata* (Gauthier, 1996). Par contre, les stades larvaires de *A. bipunctata* sont vulnérables aux attaques de *C. septempunctata* lorsque les ressources sont limitantes (Kajita *et al.*, 2000).

4.3 *Acyrtosiphon pisum*

Le puceron vert du pois, *Acyrtosiphon pisum* (Harris), est un petit Homoptère de la famille des Aphididae qui vit sur les légumineuses sauvages et cultivées de nos régions. Son cycle de développement est monoécique et s'effectue entièrement sur des espèces pérennes permettant l'infestation de plantes annuelles. Dans les cultures de pois et de luzerne, ce puceron est capable de causer d'importants dégâts de par ses prélèvements mais également par la transmission de viroses. Les ennemis naturels de ce puceron sont des parasitoïdes du genre *Aphelinus* et *Aphidius*, des prédateurs - coccinelles, syrphes, cécidomyie -, des entomopathogènes (CABI, 2000).

5 Matériel et méthodes

L'expérimentation s'est déroulée durant le premier trimestre 2003 au Centre de Recherches Agronomiques de Gembloux, département de Lutte biologique et Ressources phytogénétiques.

5.1 Elevages

Les pucerons nécessaires à l'expérimentation et à l'élevage des coccinelles ont été élevés sur des plantes de féverole semées dans de la vermiculite.

A partir de ces plantes; les élevages de *Adalia bipunctata* (L.), *Harmonia axyridis* Pallas ont été entretenus tous les deux jours en plaçant dans les cages (20,5x13x13,5 cm et 33x21x20 cm), maintenues à environ 19 °C et 86 % d'humidité, quelques tiges de féverole infestées de pucerons, du pollen et de l'eau. Lors de cet entretien, les œufs ont été prélevés des feuilles de papiers absorbants placées dans le fonds des cages et ont été mis dans des boîtes de Petri. Après l'éclosion de ces œufs, des pucerons ont été placés dans les boîtes et renouvelés également tous les deux jours. Par la suite, pour déterminer le plus précisément possible le stade larvaire, les larves ont été isolées et élevées avant leurs premières mues dans des petites boîtes de Petri (3 cm de diamètre).

5.2 Expérimentation en boîte de Petri

L'étude du comportement de prédation entre ces deux espèces de coccinelles a été réalisée en boîte de Petri de 3 cm de diamètre. A l'intérieur de cette enceinte, une larve de quatrième stade larvaire (L4) soit de *H. axyridis* ou de *A. bipunctata*, affamée durant 24h, a été mise en présence soit d'une ponte de 10 œufs au minimum; soit d'une larve de stade larvaire L1 ou L2 ou L3 ou L4 de l'autre espèce. Durant les 30 minutes suivantes, le comportement de la larve L4 vis-à-vis de l'autre espèce a été observé sous binoculaire et enregistré par l'intermédiaire d'un compteur. Les différents comportements envisagés sont repris sur la Figure 5.

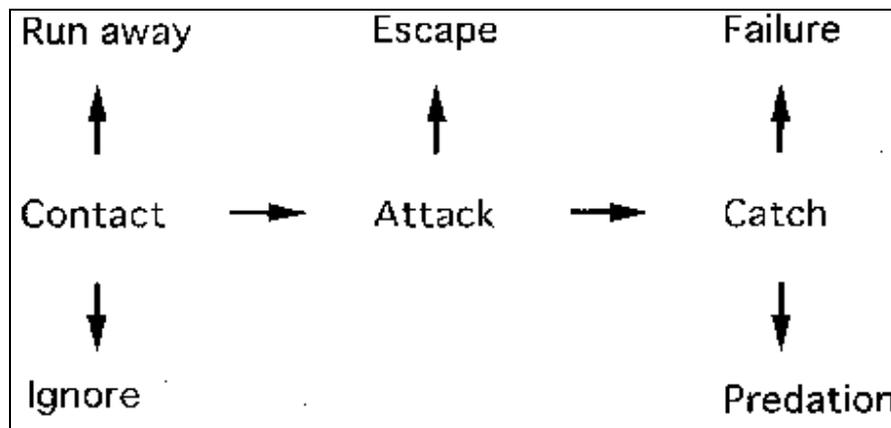


Figure 5. - Ethogramme représentant les différents comportements de la larve au stade L4 entrant en contact soit avec des œufs ou une autre larve (d'après Yasuda *et al.* 2001)

Lors de ces observations, la rencontre a été définie comme un événement durant lequel il y a retournement ou arrêt par lequel un individu détecte un autre individu. L'attaque a été considérée comme réussie lorsque l'individu est soumis et mangé par l'attaquant (De Clercq *et al.*, 2003). Les taux de prédation, de fuite et d'attaque ont été calculés en s'inspirant des formules de Yasuda *et al.* (2001) :

- Taux de prédation = nombre individus dévorés / nombre d'individus capturés
- Taux de fuite = nombre d'individus échappés / nombre d'individus attaqués
- Taux d'attaque = nombre d'individus attaqués / nombre d'individus entrés en contact

Après ces 30 minutes d'observations, les boîtes de Petri ont été placées telles quelles - sans ressource alimentaire additionnelle - dans une chambre conditionnée jusqu'au lendemain afin d'y mesurer la mortalité après 24 h.

Au total, toutes les observations ont été répétées 20 fois pour chaque combinaison possible (Figure 6).

Adalia Harmonia	Œuf	L1	L2	L3	L4	Nymphe	Imago
Œuf							
L1							
L2							
L3							
L4							
Nymphe							
Imago							

Figure 6. - Schéma des différentes combinaisons de larves de coccinelles étudiées (en grisé).

5.3 Expérimentation en conditions semi-naturelles

Le système qui a permis de reproduire des conditions semi-naturelles se compose de 5 plants de féverole, cultivées dans un pot de terreau de 21 cm de diamètre sur lequel est déposé une cage cylindrique de 20 cm de diamètre et de 33 cm de haut (Photographie 1).

L'étanchéité du système était assurée par la mise en place d'un voile refermant la cage. Préalablement à l'expérience de simulation de deux prédateurs sur une même ressource, deux manipulations de calibrage du système ont dû être réalisées pour déterminer la densité de pucerons optimale pour le système et pour l'accomplissement du cycle d'*Adalia bipunctata*.



Photographie 1.- Cages du système expérimental.

5.3.1 Détermination de la densité de pucerons optimale pour le système et pour l'accomplissement du cycle d'*Adalia bipunctata*

Cette manipulation vise à déterminer la densité de pucerons supportable pour le système durant une période de 15 jours, et dans un deuxième temps, vise à voir si celle-ci permet le développement de larves d'*A. bipunctata*. Pour ce faire, différentes densités de pucerons – 5, 10, 15, 20 pucerons - ont été placées, le 12/02/03, dans les cages d'expérimentations comprenant 5 féveroles semées une semaine avant le début de l'expérience.

Chaque densité a été répétée cinq fois. Après une quinzaine de jours, les systèmes ont été entièrement démontés le 24/02/03 et vidés soigneusement de leurs contenus. L'effectif des populations de pucerons recueillies a été estimé par la méthode de la pesée. Ainsi, un échantillon de 100 pucerons a été pesé avec une balance de précision ($\pm 0,001$ gr) et a servi d'étalon de pesée. Ensuite, pour chaque système, les populations ont été pesées avec cette même balance afin d'en estimer l'effectif.

Par la suite, dans le même type de système, deux densités (5 ou 10) de larves de coccinelles au stade L2 ont été déposées, le 7/03/03, sur 5 plants de féveroles. Ces plants avaient été inoculés deux jours auparavant avec la densité de pucerons déterminée dans la première partie de l'expérience. Chaque densité de coccinelle a été répétée cinq fois ainsi que le traitement témoin contenant uniquement des féveroles et des pucerons.

Environ deux semaines après (le 24/03/03), les cages ont été démontées. A l'intérieur de celles-ci, les coccinelles ont été dénombrées et les effectifs de populations estimés par la méthode de pesée expliquée ci-dessus.

5.3.2 Simulation de la présence de deux prédateurs sur une même ressource

La manipulation envisagée simule la compétition entre deux prédateurs sur une même ressource alimentaire. Cette fois-ci, dans ces cages contenant la densité optimale de pucerons déterminée auparavant, différentes densités de larves de coccinelles de stade L2 vont être mises dans celles-ci. Au total, six combinaisons différentes ont été placées, le 4/04/2003, dans des cages inoculées deux jours auparavant, avec la densité optimale de pucerons :

1. **Ad + Ha** : 5 *A. bipunctata* + 5 *H. axyridis*
2. **Ha – D5** : 5 *H. axyridis*
3. **Ha – D10** : 10 *H. axyridis*
4. **Ad – D5** : 5 *A. bipunctata*
5. **Ad – D10** : 10 *A. bipunctata*
6. **T** : densité optimale de pucerons (témoin)

Au total, chaque traitement a été répété cinq fois.

A un stade intermédiaire de l'expérience (11/04/2003), le dénombrement des larves de coccinelles a été réalisé pour chacune des espèces. Par la même occasion, une estimation des populations de pucerons a été effectuée en comptant le nombre de puceron présent sur une feuille. Au terme de l'expérience (17/04/2003), les cages ont été entièrement démontées et vidées soigneusement de leurs contenus. Les larves de coccinelles ont été dénombrées et les populations de pucerons ont été estimées par la méthode de pesée décrite antérieurement.

5.4 Traitement statistique des données

Les différents taux – taux de mortalité, d'attaque, de fuite, de prédation - ont été analysés par un test non paramétrique : test d'égalité de deux proportions, test χ^2 . Celui-ci a été réalisé à l'aide du logiciel SAS 8.2 *for Windows* en réalisant la procédure PROC FREQ (SAS Institute Inc., 1996). L'emploi d'un test non paramétrique pour l'analyse de ces données se justifie notamment parce que la distribution de ces différents taux à l'intérieur de la population parent n'est pas connue.

Par contre, l'effectif des populations de pucerons a été analysé par une analyse de la variance à un critère de classification après avoir vérifié (ou supposé) les trois conditions d'applications (Dagnelie, 1994):

1. échantillons aléatoires, simples et indépendants ;
2. populations normales ;
3. populations de même variances.

Cette analyse a été réalisée également à l'aide du logiciel SAS 8.2 *for Windows* en suivant la procédure PROC ANOVA (SAS Institute Inc., 1996). Ensuite, l'effectif moyen des populations de pucerons a été comparé, avec un risque de première espèce de 5%, par la méthode de Tukey et lors de la présence d'un témoin par la méthode de Dunnett.

6 Résultats et discussion

6.1 Expérimentation en boîte de Petri

6.1.1 Taux d'attaque, de fuite et de prédation

Taux globaux

Dans l'enceinte, les larves de ces deux coccinelles vont se mouvoir et se rencontrer. Lors de cette rencontre, elles peuvent soit rester indifférentes l'une envers l'autre, soit s'attaquer mutuellement. Le taux d'attaque est ainsi défini comme le nombre d'individus attaqués par rapport au nombre d'individus entrés en contact sans comportement d'attaque.

Ce taux est plus élevé pour *A. bipunctata* que pour *H. axyridis*. *A. bipunctata* subit sur 100 rencontres avec *H. axyridis* 77 attaques de la part de celle-ci (Figure 7). Par contre *H. axyridis* n'est attaquée par *A. bipunctata* que 32 fois sur 100 rencontres.

Suite à cette attaque, les individus peuvent soit s'échapper, soit rester sous l'emprise de l'attaquant. Le nombre d'individus échappés par rapport au nombre d'individus attaqués correspond au taux de fuite de ce dernier. Ce taux de fuite est plus faible pour *A. bipunctata* que pour *H. axyridis*. En effet, dans les 77 attaques de *H. axyridis*, seulement 8 % de ces attaques déclencheront la fuite de *A. bipunctata*. Par contre, pour *H. axyridis* ce taux de fuite est plus élevé : 21%.

Ensuite, si la proie n'a pas échappé à son assaillant, elle pourra être capturée pour être dévorée. Mais dans certains cas la prédation sera gênée ou empêchée et aboutira à l'échec. De la sorte, le taux de prédation est défini comme le nombre de captures aboutissant à la prédation par rapport au nombre de captures conduisant à l'échec.

Dans les enceintes, le taux de prédation *H. axyridis* vis-à-vis de *A. bipunctata* est nettement plus élevé que le taux de prédation dans le sens inverse. Dans 93 % des cas, la larve *H. axyridis* ne laisse pas de chance à sa rivale et commence à la dévorer. Par contre, l'inverse est beaucoup moins fréquent et se réalise seulement dans 14 % des cas.

L'analyse statistique (Annexe 6) révèle que ces taux d'attaque et de prédation de *H. axyridis* vis-à-vis de *A. bipunctata* sont significativement supérieurs ($\chi^2= 41, 5472$; $P < 0,0001$ et $\chi^2= 122,6619$; $P < 0,0001$) par rapport aux taux d'attaque et de prédation de *A. bipunctata* envers *H. axyridis*. Par contre, le taux de fuite *H. axyridis* vis-à-vis de *A. bipunctata* est significativement inférieur ($\chi^2= 6,6022$; $P= 0,0102$) au taux de fuite de *A. bipunctata* vis-à-vis de *H. axyridis*.

Par la suite, ces différents taux vont être analysés séparément en fonction du stade de développement. Cette analyse permettra, en outre, d'identifier les stades les plus sensibles à la prédation chez ces deux espèces de coccinelles. Les résultats des différents tests statistiques pour ces différents taux sont présentés en annexes 7, 8 et 9.

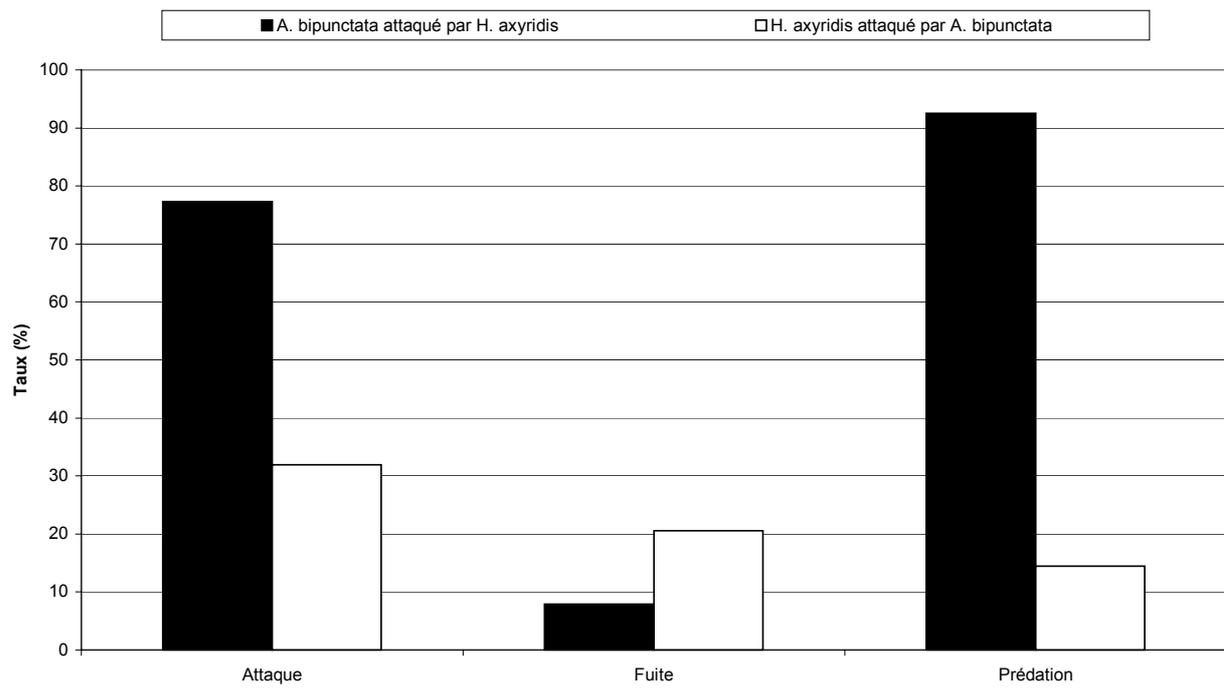


Figure 7. - Taux globaux d'attaque, de fuite et de prédation pour *A. bipunctata* et *H. axyridis*

Taux d'attaque en fonction du stade de développement

Le taux d'attaque en fonction des stades larvaires diffère significativement entre les deux espèces, à l'exception du taux d'attaque pour les œufs ($\chi^2= 0,2133$; $P= 0,6442$). Dans les deux cas, les œufs sont attaqués à plus de 65 % (Figure 8). Par contre, pour tous les stades larvaires, les taux d'attaques occasionnés par les larves d' *A. bipunctata* sont significativement plus faibles que ceux occasionnés par les larves d'*H. axyridis* (L1 : $\chi^2= 16,9651$; $P= <0,0001$; L2 : $\chi^2= 10,1657$; $P= 0,0014$; L3 : $\chi^2= 6,5061$; $P= 0,0108$; L4 : $\chi^2= 10,163$; $P= 0,0014$). Ceci montre que les larves d'*H. axyridis* ne sont pas indifférentes à la présence de cette autre espèce de coccinelle. Ainsi, dans la majorité des cas, lorsqu'elle l'a rencontrée, elle l'attaque. Les larves L4 d'*H. axyridis* ont donc un comportement agressif vis-à-vis des larves de *A. bipunctata*, quelque soit le stade de ces dernières.

Il est à remarquer que le taux d'attaque est sensiblement plus faible pour le dernier stade larvaire chez ces deux espèces. Il se situe au environ de 55 % pour *A. bipunctata* et 8 % pour *H. axyridis* alors que la moyenne se situe respectivement au environ de 77% et 32%.

Cette diminution de taux d'attaque pourrait s'expliquer par une mobilité plus accrue des derniers stades larvaires qui pourrait faciliter l'évitement de ces deux coccinelles. Tout en sachant que la mobilité accrue augmente également la probabilité de rencontre.

Taux de fuite en fonction du stade de développement

Le taux de fuite est dans l'ensemble un peu plus élevé pour *H. axyridis* qui est attaquée par *A. bipunctata*, que l'inverse (Figure 9). La majorité des attaques de *H. axyridis* sur *A. bipunctata* n'entraîne pas la fuite immédiate de la larve d'*A. bipunctata*. Par contre, les attaques de *A. bipunctata* sur *H. axyridis* déclenchent plus fréquemment la fuite ou une réaction de la larve de *H. axyridis*.

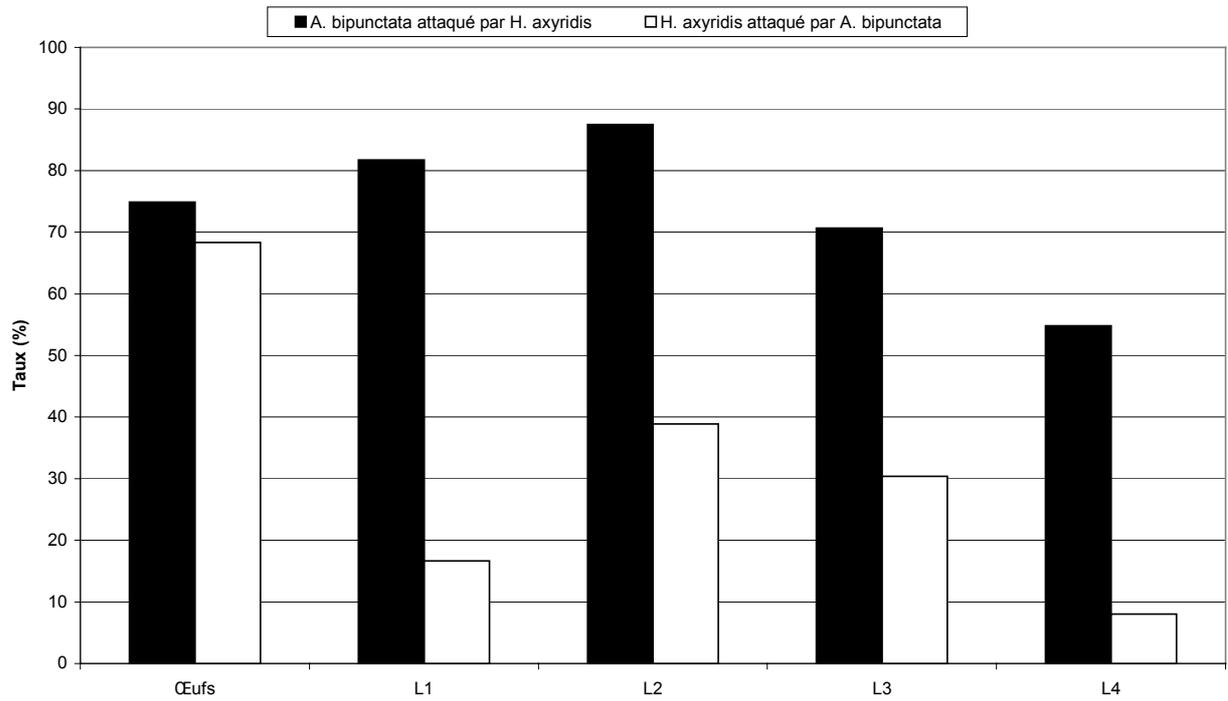


Figure 8. - Taux d'attaque en fonction du stade

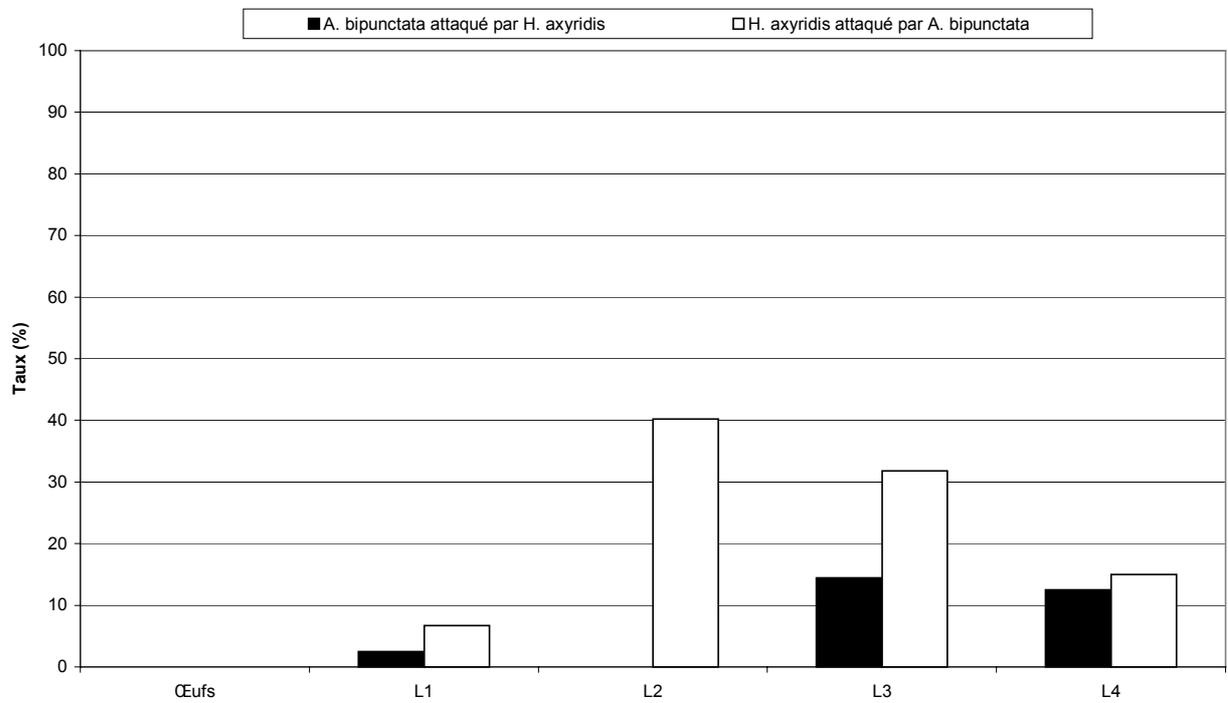


Figure 9. - Taux de fuite en fonction du stade

Taux de prédation en fonction du stade

Tout comme pour le taux d'attaque, le taux de prédation ne diffère pas significativement pour les œufs ($\chi^2=3,1373$; $P= 0,0765$). En revanche, le taux de prédation occasionnée par *A. bipunctata* sur les différents stades larvaires est significativement plus faible (L1 : $\chi^2=32,7273$; $P= <0,0001$; L2 : $\chi^2= 32,4000$; $P= <0,0001$; L3 : $\chi^2= 26,4465$; $P= <0,0001$; L4 : $\chi^2= 24,4295$; $P= <0,0001$). De plus, ce taux de prédation est négligeable par rapport au taux de prédation de *H. axyridis* sur *A. bipunctata* qui dépasse les 75 % et ne varie pas significativement suivant les stades (Figure 10).

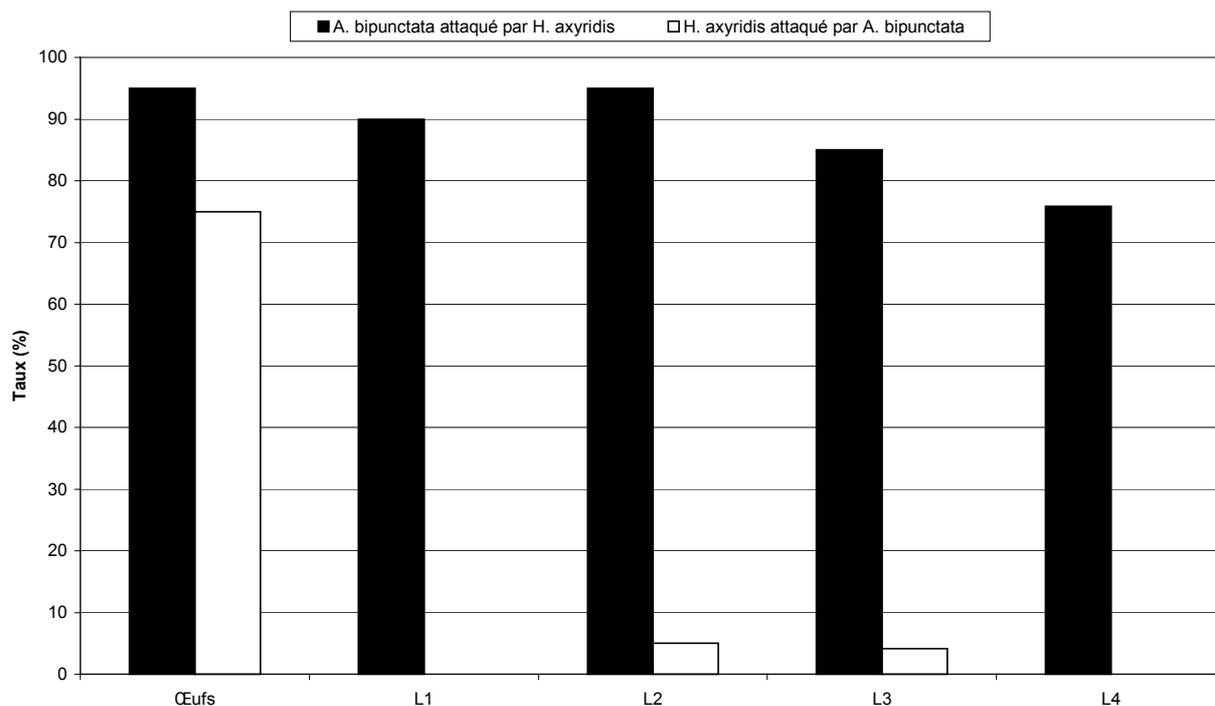


Figure 10. - Taux de prédation en fonction du stade

Le taux élevé de prédation rencontré au niveau des œufs chez ces deux espèces laisse supposer que les œufs d'*A. bipunctata* et de *H. axyridis* ne sont pas protégés chimiquement vis-à-vis de l'autre espèce. Par contre, les autres stades de *H. axyridis* semblent particulièrement bien protégés de la prédation de *A. bipunctata* et peut-être d'autres prédateurs. Pour les derniers stades larvaires (L3 – L4) de *H. axyridis*, les larves peuvent se retourner contre les larves L4 d'*A. bipunctata* qui les attaquent, entraînant la fuite de l'assaillant. Par contre, les deux premiers stades larvaires n'adoptent pas ce comportement notamment à cause de la différence énorme de taille. Bien souvent, la larve L4 d'*A. bipunctata* cherche un point de prise sur les jeunes larves de *H. axyridis* mais elle ne parvient pas à en trouver du fait de la présence d'épines souples sur leur dos (Photographie 2). De plus, durant le temps imparti, les quelques cas où la prédation de *A. bipunctata* sur *H. axyridis* a été observée proviennent de situations où la larve d'*H. axyridis* était placée sur son dos. Dans cette position, la toison d'épines présente sur le dos de la larve d'*H. axyridis* n'est plus présentée à l'attaquant (Photographie 4). Celui-ci peut alors attaquer librement sa proie. Cela suggère que ces épines dorsales de *H. axyridis* pourraient être un mécanisme de défense physique contre différents prédateurs. Dixon (2000) mentionne également cette hypothèse de protection des larves contre les prédateurs intraguïdes.

Il est à noter que certaines larves d'arthropodes possèdent des mécanismes de défense pour les protéger de la prédation d'autres espèces. Par exemple, les larves de *Scymnus posticalis* Sicard (Coleoptera, Coccinellidae) sont protégées efficacement de la prédation de larves de syrphes par une couche cireuse (Agarwala & Yasuda, 2001). Par contre, cette protection n'est pas efficace envers d'autres aphidiphages du genre *Coccinella*, *Harmonia* et *Exochomus* (Völk & Vohland, 1996).



Photographie 2. - Larve d'*A. bipunctata* (L4) se heurtant aux épines d'une larve d'*H. axyridis* (L2).



Photographie 3. - Larve d'*H. axyridis* (L4) dévorant une larve d'*A. bipunctata* (L1).



Photographie 4. - Larve d'*A. bipunctata* (L4) attaquant une larve d'*H. axyridis* (L3)



Photographie 5. - Cadavre de la larve d'*H. axyridis* (L3)



Photographie 6. - Larve d'*H. axyridis* (L4) attaquant une larve d'*A. bipunctata* (L4).

6.1.2 Taux de mortalité

Le taux de mortalité a été mesuré à la fin des 30 premières minutes d'observation ainsi qu'après 24h. A ces deux moments, la mortalité globale - tous stades confondus - diffère significativement entre les deux espèces ($\chi^2=81,6901$; $P= <0,0001$ et $\chi^2= 59,7403$; $P= <0,0001$). Après 30 minutes, déjà 58 % des *A. bipunctata* sont mortes en présence de L4 de *H. axyridis* tandis qu'aucune larve et qu'aucun œuf de *H. axyridis* ne sont morts en présence de L4 de *A. bipunctata* (Figure 11). Après 24h, toutes les larves et œufs d'*A. bipunctata* ont été dévorés par les larves L4 d'*H. axyridis*. Toutefois, au bout de 24 h, les larves et œufs d'*H. axyridis* sont également dévorés, dans une moindre mesure toutefois (54%), par les larves d'*A. bipunctata*.

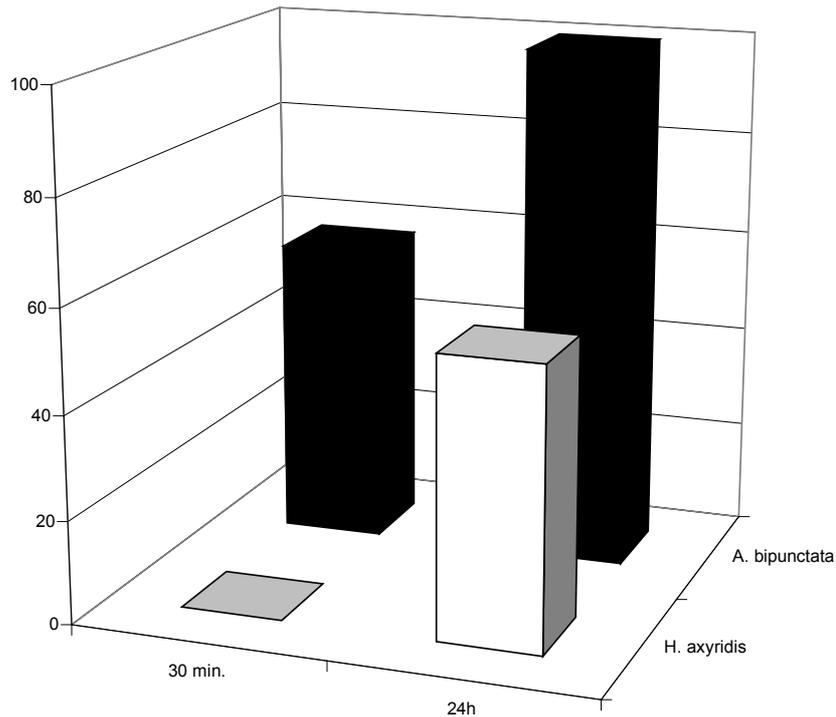


Figure 11. - Mortalité après 30 minutes et 24h, tous stades confondus, de *A. bipunctata* et de *H. axyridis* respectivement mis en présence de L4 de *H. axyridis* et de L4 d'*A. bipunctata*.

L'analyse de la mortalité par stade indique qu'il n'y a pas de différence significative de mortalité, entre les deux espèces, au stade œuf tant après 30 minutes que 24h ($\chi^2=2,1053$; $P= 0,1468$ et $\chi^2= 0$; $P= 1$). En effet, au bout de 30 minutes la majorité des pontes de ces deux espèces n'était pas consommée par l'autre espèce (Figure 12). Par contre, après 24h, il n'y a plus aucune trace d'œuf dans l'enceinte pour les deux combinaisons (Figure 13). De ce fait, chez ces deux espèces les œufs présente donc la même vulnérabilité à la prédation.

Au contraire, les différents stades larvaires présentent une mortalité significativement différente entre ces deux espèces de coccinelles, à l'exception de la mortalité après 30 minutes pour les stades larvaires L4 (Figure 12). Les stades L1, L2, L3 d'*A. bipunctata* sont donc les plus vulnérables à la prédation des larves L4 de *H. axyridis*. Après 30 minutes, le taux de mortalité de ces trois stades dépasse les 80 %. Par contre, aucune mortalité de *H. axyridis* n'est enregistrée, que ce soit pour les œufs ou pour les différents stades larvaires.

L'absence de mortalité chez ces deux espèces pour le stade larvaire L4 pourrait s'expliquer par un taux d'attaque plus faible mais également par un intervalle de temps plus long entre l'attaque et la mort, vu la taille de la proie.

Après 24 h, la situation ne s'améliore guère pour *A. bipunctata*. Tous les stades de cette espèce sont affectés par la présence de L4 d'*H. axyridis* qui induisent la mort dans 100% des cas (Figure 13). Par contre, pour *H. axyridis*, seuls les œufs sont dévorés entièrement par les L4 de *A. bipunctata*. Quant aux autres stades, ils sont affectés différemment par la présence de L4 d'*A. bipunctata*. Dans ces conditions, les larves – L1, L2, L3 - *H. axyridis* ont un taux de mortalité, après 24 h, de plus de 50 %. Cependant, ce taux peut être sous-estimé car certaines larves trouvaient refuge sous le papier filtre placé dans le fond des boîtes de Petri. A l'inverse de ces observations, le stade larvaire L4 de *H. axyridis* n'est nullement affecté par la présence de larves L4 d'*A. bipunctata*. Ces larves d'*A. bipunctata* vont être tout simplement dévorées par les larves d'*H. axyridis*.

Ces résultats confirment l'étude de Burgio *et al.* (2002) qui a montré que les œufs d'*A. bipunctata* pouvaient être mangés par les larves L4 d'*H. axyridis* mais également l'inverse. De plus, ces résultats indiquent qu'après 30 minutes, les œufs et les trois premiers stades larvaires d'*A. bipunctata* sont sensibles à la prédation de *H. axyridis* qui provoque leur mort. Par contre, durant cette période, les larves et les œufs d'*H. axyridis* ne sont pas significativement affectés par la présence des larves L4 d'*A. bipunctata*.

Dans un laps de temps plus grand, 24h, tous les stades d'*A. bipunctata* sont sensibles à la prédation de *H. axyridis* qui conduit à leur mort. Par contre, pour *H. axyridis*, seuls les œufs sont entièrement dévorés par les larves d'*A. bipunctata*. Pour les trois premiers stades, ils peuvent être également, dans une moindre mesure, mangés par les larves d'*A. bipunctata*. Toutefois, aucune larve L4 de *H. axyridis* n'est mangée par des L4 *A. bipunctata* car elle gagne à chaque fois et consomme son adversaire.

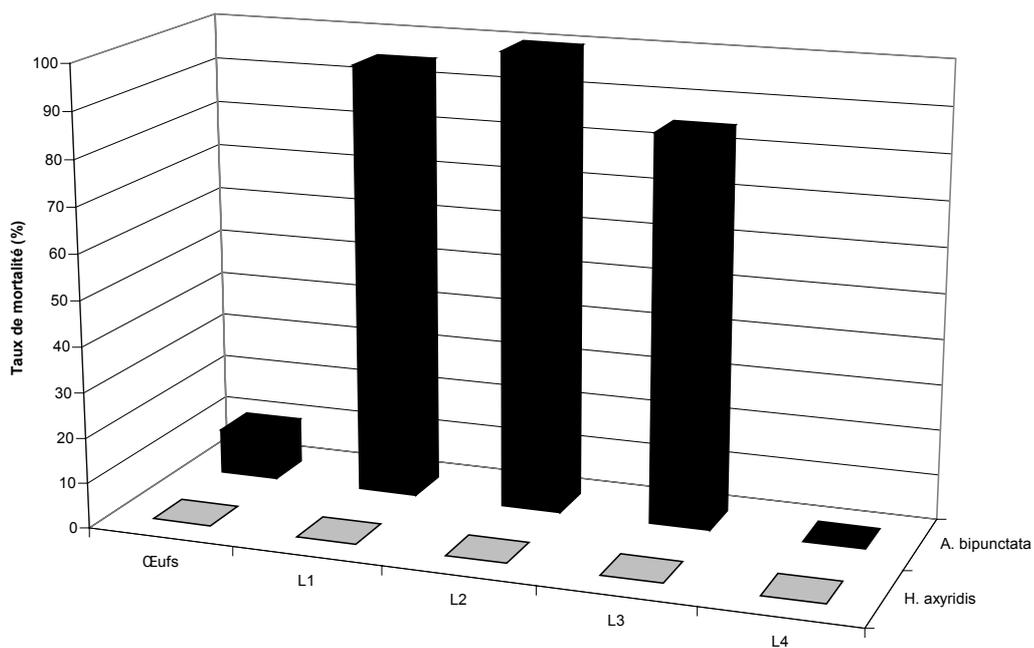


Figure 12. - Taux de mortalité après 30 minutes, à différents stades, de *A. bipunctata* et de *H. axyridis* en présence respectivement de larve L4 de *H. axyridis* et de *A. bipunctata*.

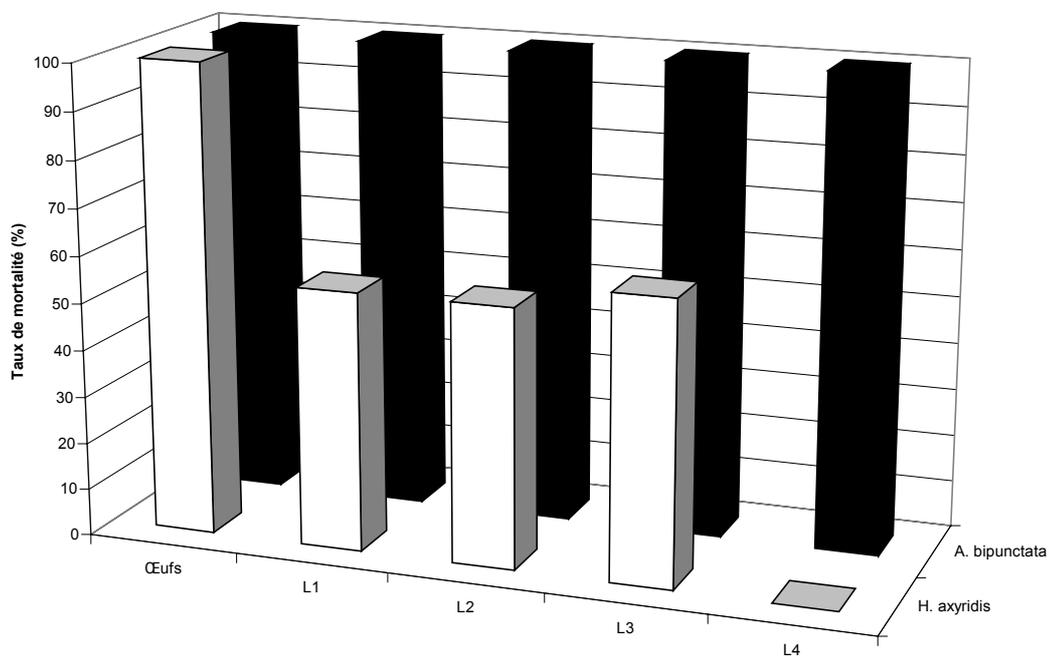


Figure 13. - Taux de mortalité après 24 h de *A. bipunctata* et de *H. axyridis* en présence respectivement de larve L4 de *H. axyridis* et de *A. bipunctata*.

6.1.3 Localisation des attaques

Lors de l'observation des attaques des larves L4 d'*H. axyridis* sur les différents stades larvaires d'*A. bipunctata*, celles-ci ont été localisées. Pour les trois premiers stades larvaires, les attaques se font plus fréquemment au niveau du thorax des larves (Figure 14). Tandis que le dernier stade larvaire d'*A. bipunctata* connaît des attaques au niveau de l'abdomen. En effet, les larves d'*H. axyridis* attaquent plus souvent les larves d'*A. bipunctata* en les surprenant par l'arrière.

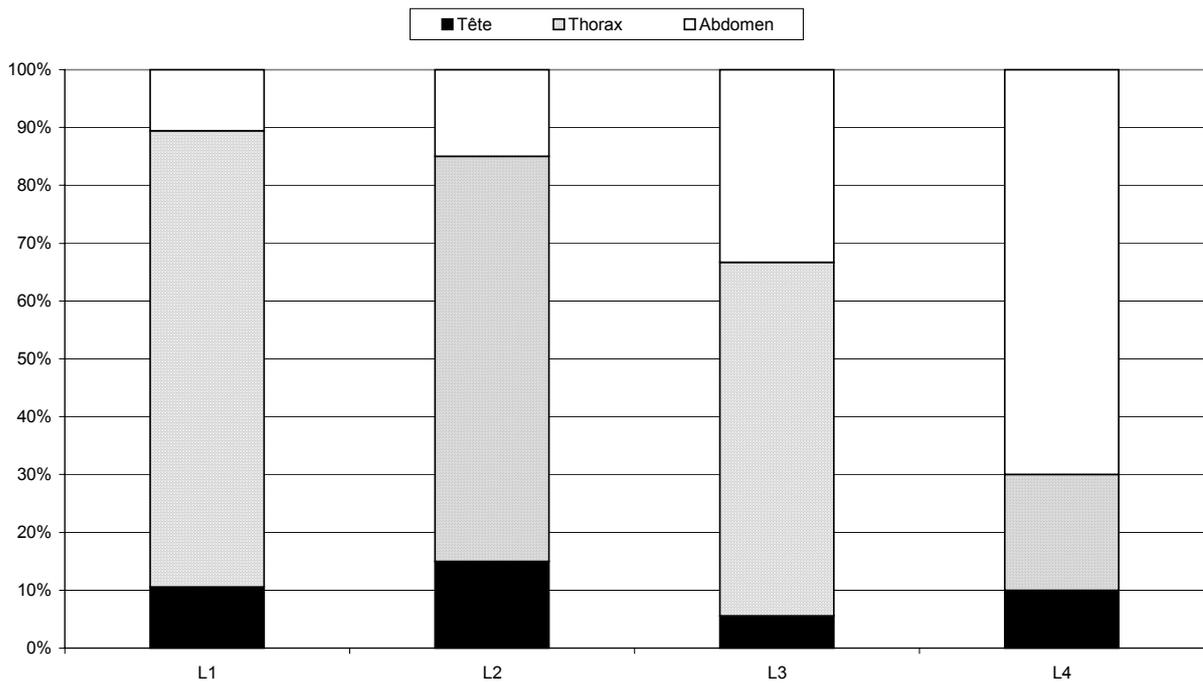


Figure 14. - Localisation sur la larve de la prédation de *H. axyridis* sur *A. bipunctata*

6.2 Expérimentation en conditions semi-naturelles

6.2.1 Détermination de la densité de pucerons adéquate pour le système et pour l'accomplissement du cycle d'*A. bipunctata*

Après deux semaines d'expérimentation, toutes les cages ont été complètement vidées et les pucerons ont été récoltés. Ensuite, pour chaque densité de pucerons, une pesée a été réalisée pour déterminer le poids moyen de 100 individus qui est de 0,157 g. A partir de ce résultat, l'effectif des populations de pucerons a été estimé à partir d'une pesée (Figure 15). Cet effectif diffère significativement ($F= 14,9$; $P < 0,0001$) suivant la densité initiale inoculée. De plus, la taille de ces différentes populations de pucerons est inverse à la densité initiale introduite dans les cages. Ainsi, l'effectif moyen le plus important, 631 pucerons, est observé dans les cages avec une densité initiale de 5 pucerons tandis que l'effectif le plus faible, 124 pucerons, se rencontre avec une densité de 20 pucerons. La comparaison des moyennes par un test Tukey indique que l'effectif moyen de la population des cages de densité de 5 pucerons est significativement différent des autres. Cet effectif est à peu près le double des effectifs rencontrés dans les cages avec une densité initiale de 10 et 15 pucerons.

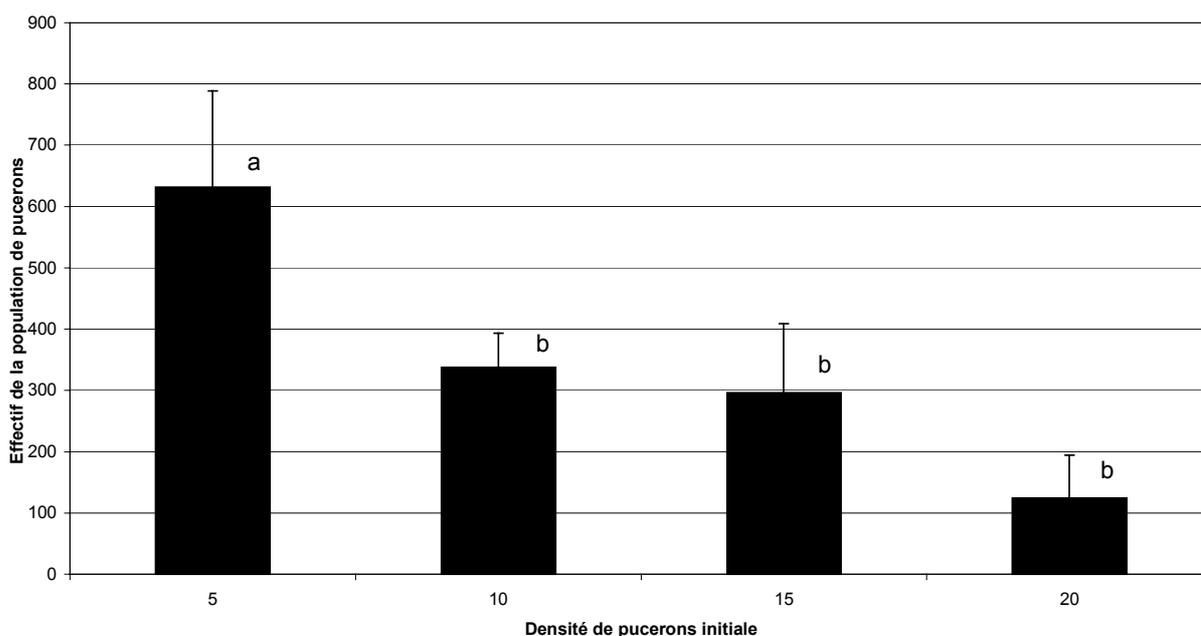


Figure 15. - Estimation de l'effectif de la population de pucerons après 15 jours en fonction de la densité de pucerons initiale soit 5, 10, 15, 20 pucerons.

L'observation de l'état des plantes peut être une aide à l'explication de ces résultats qui vont à l'encontre d'une logique mathématique. Des plantes vigoureuses ont été observées dans les cages avec une densité de 5 pucerons contrairement au cage avec une densité de 20 pucerons qui présentaient des plantes flétries en très mauvaise en état. En effet, il faut analyser le système de manière dynamique et non de manière statique. En absence de facteurs limitants, les populations de pucerons vont se développer et exploiter les ressources présentes dans le système jusqu'à l'épuisement. Il y aura donc une phase de croissance exponentielle des populations de pucerons tant que le milieu le permet, aboutissant à un maximum suivi d'une phase de déclin de ces populations.

De ce fait, on peut conclure qu'une densité initiale de 20 pucerons conduit au bout de 2 semaines à une phase de déclin. Dans une moindre mesure, la phase de déclin est également observée dans les

cages ayant une densité initiale de 10 et 15 pucerons contrairement aux cages ayant une densité initiale de 5 pucerons. Dès lors, la densité de 5 pucerons a été considérée comme supportable pour que le système puisse tenir au minimum deux semaines. C'est pourquoi cette densité a été adoptée pour la suite des expériences en cages.

La deuxième partie consiste à voir si cette densité de 5 pucerons permet le développement de larves L2 d'*A. bipunctata* et l'accomplissement du cycle jusqu'au stade nymphe et imago.

Malheureusement lors de cette expérience, des problèmes d'étanchéité ont été constatés. Ceux-ci ont sans doute permis la fuite de larves lorsque les ressources sont devenues limitantes. Pour y remédier les voiles ont été maintenus avec des élastiques pour la suite des expériences. C'est pourquoi pour cette partie aucun résultat n'a pu être analysé statistiquement. Toutefois, après 2 semaines, des nymphes et des adultes d'*A. bipunctata* ont été observés dans les cages.

6.2.2 Simulation de la présence de deux prédateurs sur une même ressource

L'expérience de simulation de deux prédateurs sur une même ressource a duré environ deux semaines. Durant cette période, une mesure intermédiaire a été réalisée. Cette mesure a consisté au dénombrement des coccinelles ainsi qu'au comptage du nombre de pucerons présents sur une feuille, au travers des cages transparentes.

Au terme de l'expérience, les cages ont été démontées totalement. Les coccinelles ont été recensées afin de déterminer la mortalité pour ces deux espèces (Figure 16) et les effectifs des populations de pucerons ont été estimés par des pesées (Figure 17).

En comparant le taux de mortalité des coccinelles enregistré aux deux dates, il est observé une augmentation significative de ce taux pour une densité de 10 *H. axyridis* ($\chi^2= 9,0909$; $P= 0,0026$) ainsi que pour la combinaison *A. bipunctata* + *H. axyridis* ($\chi^2= 4,3478$; $P= 0,0371$). Au contraire de ces taux de mortalité croissants, un taux de mortalité stationnaire est observé chez ces deux espèces pour une densité de 5 individus par cage.

Au terme de l'expérience, le taux de mortalité pour une densité initiale de 5 et 10 individus est respectivement pour *A. bipunctata* de 20% et de 48% et pour *H. axyridis* de 25 % et de 60 %. Ainsi, dans ces cages, l'augmentation de la densité de 5 individus de la même espèce conduit, à terme, à une augmentation significative du taux de mortalité chez ces deux coccinelles : *A. bipunctata* ($\chi^2= 5,5097$; $P= 0,0189$) et *H. axyridis* ($\chi^2= 15,5844$; $P= <0,0001$). De même, l'ajout de 5 individus de l'autre espèce conduit à une hausse de la mortalité par rapport à la mortalité enregistrée en présence de 5 individus. Toutefois, l'augmentation de cette mortalité est très importante pour *A. bipunctata* en présence d'*H. axyridis*. Cette mortalité atteint les 100%. De plus, cette augmentation de mortalité d'*A. bipunctata* engendrée par *H. axyridis* est significativement différente par rapport à la mortalité enregistrée avec *A. bipunctata* pour une densité de 5 ($\chi^2= 33,3333$; $P= <0,0001$) mais également de 10 ($\chi^2= 19,8990$; $P= <0,0001$). Par contre, la mortalité de *H. axyridis* en présence d'*A. bipunctata* ne diffère pas significativement avec une densité de 5 *H. axyridis* ($\chi^2= 0,5952$; $P= 0,4404$) mais cette mortalité est significativement inférieure à la densité de 10 *H. axyridis* ($\chi^2= 10,7143$; $P= 0,0011$).

Au niveau des populations de pucerons, lors de la mesure intermédiaire, les cages avec 10 *H. axyridis* ne contenaient plus aucun puceron contrairement aux autres cages. Dans ces dernières, il y avait respectivement en moyenne 1, 2, 2, 3, 4 pucerons sur une feuille pour les cages ayant 5 *A. bipunctata* + 5 *H. axyridis*, 5 *H. axyridis*, 10 *A. bipunctata*, 5 *A. bipunctata* et pour le témoin.

A la fin de l'expérience, l'effectif des populations de pucerons diffère significativement ($F= 4,37$; $P= 0,0057$) suivant les densités de coccinelles. Aucun puceron n'a été retrouvé dans les systèmes composés de 5 *A. bipunctata* et 5 *H. axyridis*, ainsi que dans les systèmes composés de 10 *H. axyridis* (Figure 17). Par contre, dans les autres, des populations de pucerons étaient toujours observées sur les plantes. Des populations comparables au témoin étaient présentes dans les cages avec 5 et 10 *A. bipunctata*, au environ de 280 pucerons, comme si les coccinelles n'avaient pas eu d'effet sur ces populations. Des populations plus faibles par rapport au témoin étaient mesurées dans les cages avec 5 *H. axyridis* (75 pucerons) mais d'après le test de Dunnett, ces effectifs ne diffèrent pas significativement par rapport au témoin.

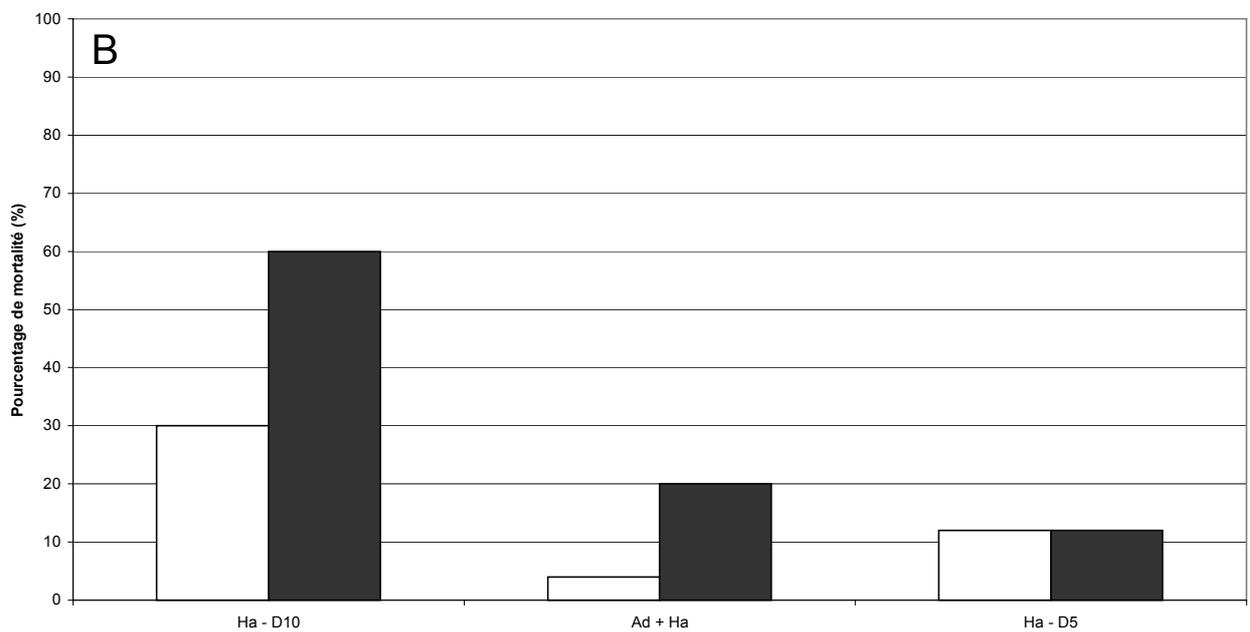
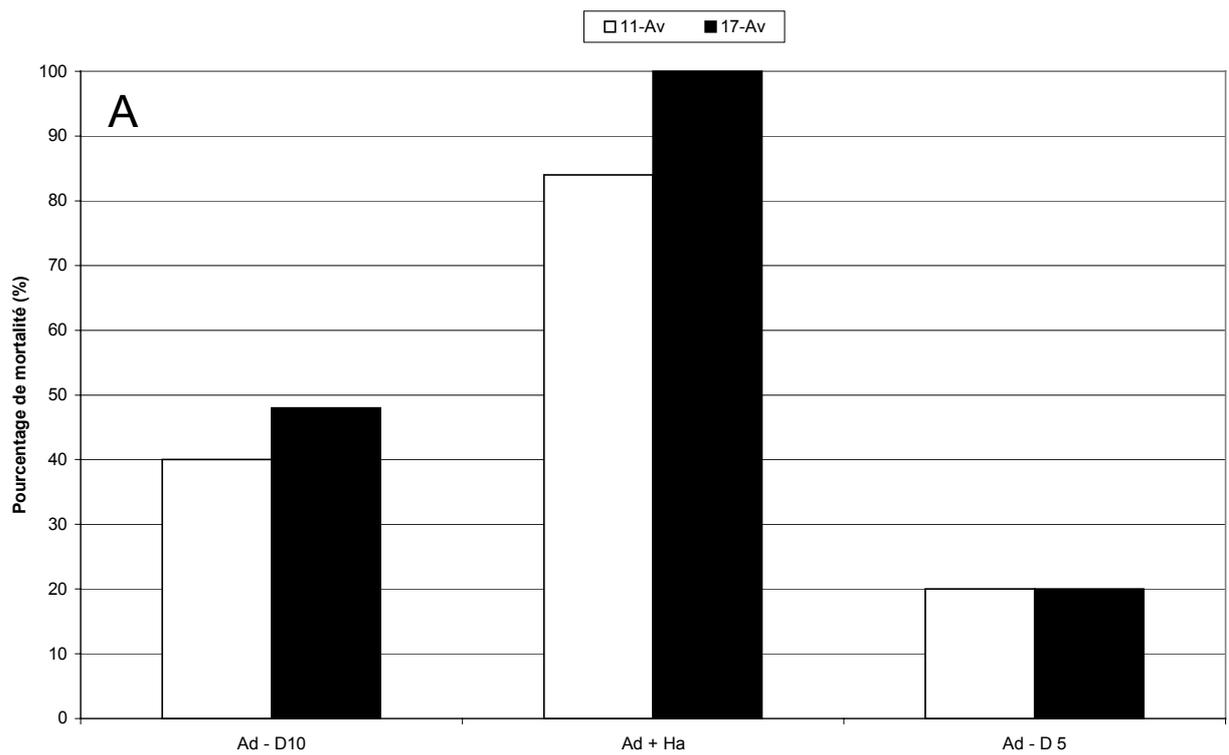


Figure 16. - Pourcentage de mortalité respectif de *A. bipunctata* (figure A) et de *H. axyridis* (figure B) suivant différentes densités de coccinelles, le 11 avril et le 17 avril.

D10 : soit 10 *A. bipunctata* (Ad) ou 10 *H. axyridis* (Ha), **Ad + Ha** : 5 *A. bipunctata* + 5 *H. axyridis*, **D5** : soit 5 *A. bipunctata* ou 5 *H. axyridis*.

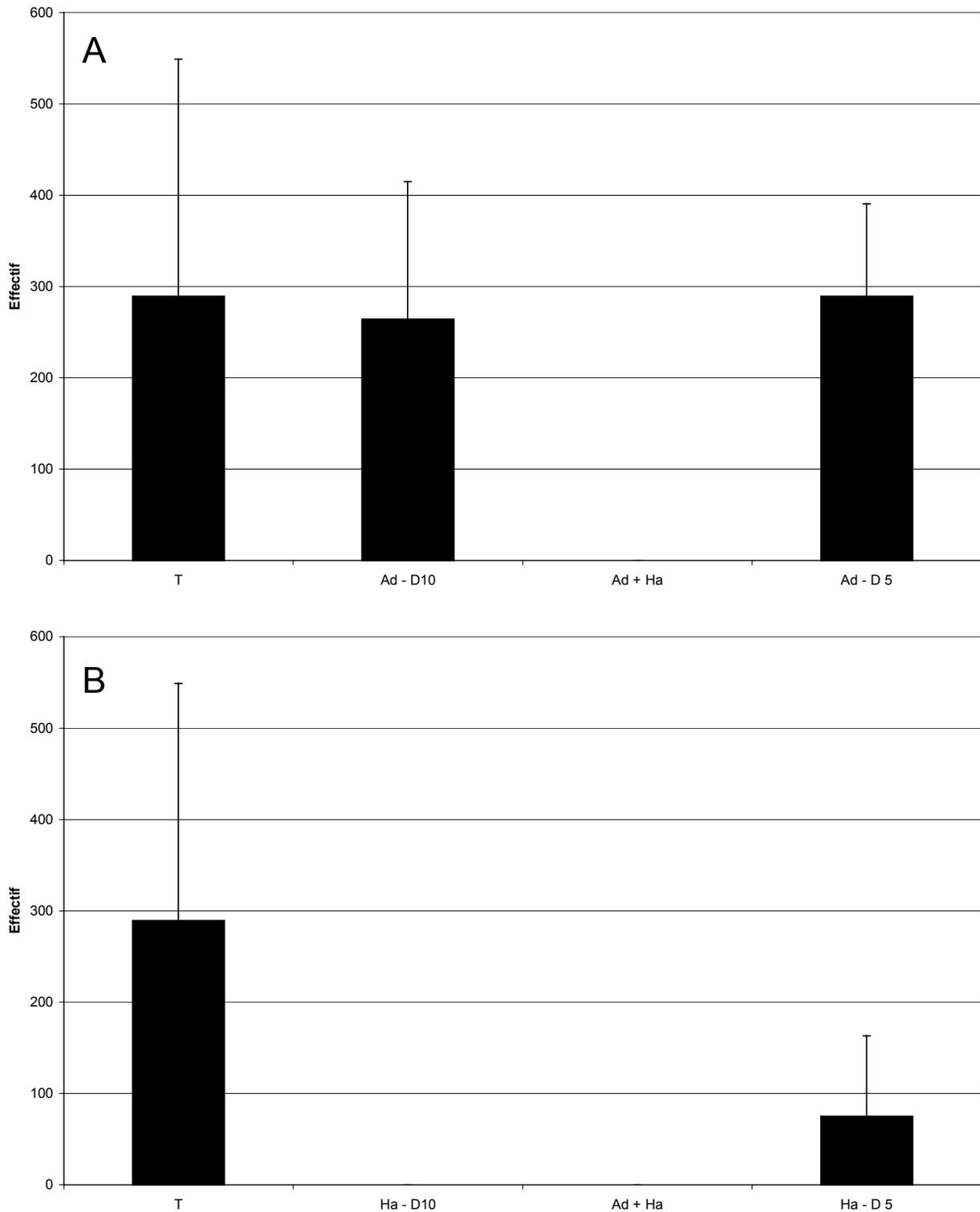


Figure 17. - Estimation de l'effectif des populations de pucerons présentes dans le système contenant soit *A. bipunctata* (figure A) soit *H. axyridis* (figure B) suivant différentes densités de coccinelles.

T : Témoin, **D10** : soit 10 *A. bipunctata* (Ad) ou 10 *H. axyridis* (Ha), **Ad + Ha** : 5 *A. bipunctata* + 5 *H. axyridis*, **D5** : soit 5 *A. bipunctata* ou 5 *H. axyridis*.

Sur base de ces résultats, un effet additif entre ces deux prédateurs peut être supposé (Ferguson & Stiling, 1996). En effet, l'ajout de 5 *A. bipunctata* dans un système comprenant 5 *H. axyridis* conduit à une plus forte mortalité de pucerons que dans les systèmes contenant 5 *H. axyridis* ou 5 *A. bipunctata*. Par ailleurs le taux de mortalité est similaire à celui d'un système incluant 10 *H. axyridis*. Une hypothèse pour expliquer ce résultat serait que les deux prédateurs vont d'abord consommer une grande partie ou l'ensemble de la ressource alimentaire avant de s'attaquer mutuellement. Dans ce cas-ci, les larves d'*H. axyridis* étant très polyphage et très agressive (cf. les observations en boîte de Petri), elles ont pu dévorer, sans problème, les larves de *A. bipunctata* lorsque les ressources sont devenues limitantes. Dans ce scénario, il y aurait donc une phase de compétition tant que les ressources ne sont pas limitantes. Ensuite une fois que celles-ci approchent de l'épuisement, de la prédation pourrait naître entre ces deux coccinelles. Dans ces mêmes conditions, du cannibalisme pourrait être également envisagé mais il aurait été ici induit par la présence de l'autre espèce. Une autre hypothèse envisageable serait que dès la première rencontre, ces deux prédateurs s'attaquent mutuellement, même si les ressources ne sont pas encore limitantes. Et comme précédemment, les larves d'*H. axyridis*, très agressives, ressortent vainqueur de ce combat.

Pour tenter éclaircir cette situation, il serait nécessaire de suivre périodiquement le système pour déterminer le moment et les conditions qui mènent à une attaque mutuelle.

Toutefois, une première indication est fournie par l'observation intermédiaire. Celle-ci indique que dans les cages contenant 5 *A. bipunctata* + 5 *H. axyridis*, il y avait encore des pucerons. A ce stade, la mortalité enregistrée était de 84 % pour *A. bipunctata* et de 4 % pour *H. axyridis*. Vu cette mortalité importante d'*A. bipunctata* dans ce système par rapport aux systèmes contenant soit 5 ou 10 *A. bipunctata*, il est fort probable que la cause de cette mortalité soit de la prédation intragilde. Toutefois, ceci doit être confirmé ultérieurement.

7 Choix d'un auxiliaire environnementalement correct

7.1 Introduction et contexte

Après la phase d'évaluation des risques en laboratoire, si ceux-ci sont gérables, il est souhaitable de pratiquer une analyse coût/bénéfice sur base des données obtenues afin de déterminer si cette introduction est justifiable face aux risques qu'elle est susceptible d'occasionner.

Dans ce but, une analyse multicritère peut être effectuée dans une optique d'aide à la décision. Ainsi, une première approche, à caractère exploratoire, a été réalisée sur base de données réelles en se plaçant dans la situation d'un horticulteur qui doit choisir entre différents auxiliaires pour lutter contre des pucerons dans une serre d'une superficie de 100 m². En effet, celui-ci devra choisir parmi sept auxiliaires proposés à la vente, dont des prédateurs - *Adalia bipunctata*, *Aphidoletes aphidimyza*, *Chrysoperla carnea*, *Episyrphus balteatus*, *Harmonia axyridis* - et des parasites - *Aphelinus abdominalis*, *Aphidius colemani*. Dans le but d'obtenir une comparaison valable, seul les cinq prédateurs ont été pris en considération dans l'analyse. Ces cinq auxiliaires ont été appréciés en regardant plusieurs critères tels que le prix d'un traitement, l'incidence environnementale, la performance, la fécondité et la température d'activité. Il est évident que d'autres critères pourraient être employés et permettraient de mieux caractériser ces auxiliaires, comme des paramètres d'histoire de vie tel que le taux intrinsèque de croissance (r_m) (Roy *et al.*, 2003) ou encore le seuil thermique de développement (LDT) (Honek & Kocourek, 1988). Mais en l'absence de données concernant ces deux paramètres pour tous les auxiliaires étudiés dans cet exemple, ces critères n'ont malheureusement pas pu être retenus.

Ces différents auxiliaires et critères sont présentés plus en détail en Annexe 12.

A partir de ces données, une approche multicritère a été réalisée en employant les méthodes PROMETHEE incluses dans le logiciel 'Decision Lab 2000. Ces méthodes d'aide à la décision ont été développées à l'Université Libre de Bruxelles pour permettre au décideur la prise en compte simultanée de plusieurs objectifs afin de prendre la meilleure décision possible, que ce soit dans le domaine de l'environnement, l'économie, ...

Elles comprennent à la fois les classements PROMETHEE I et II (Preference Ranking Organization METHod for Enrichment Evaluations) et la représentation graphique GAIA (Graphical Analysis for Interactive Assistance). PROMETHEE et GAIA font partie d'une famille de méthodes d'aide à la décision appelée "méthodes de surclassement". Ces méthodes sont basées sur le principe des comparaisons par paires : elles font l'hypothèse que le décideur a naturellement tendance à comparer chaque action avec une autre dans le but d'en déterminer la meilleure.

En pratique, cette comparaison par paire est réalisée par l'intermédiaire d'une fonction de préférence choisie au préalable, suivant la situation, parmi différentes fonctions de type Usuel, Forme-U, Forme-V, Palier, Linéaire, Gaussien. Pour certaines de ces fonctions, il a été nécessaire de définir les seuils de préférence et d'indifférence qui correspondent respectivement au plus grand écart qui est considéré comme négligeable par le décideur et au plus petit écart qui est considéré comme déterminant par le décideur.

En fait, cette fonction de préférence traduit l'écart entre les évaluations, ou performances, de deux actions pour un critère donné selon un degré de préférence. Ce degré de préférence est une fonction croissante de l'écart : les plus petits écarts induiront des degrés de préférence plus faibles, pour autant qu'il y en ait, et les plus grands écarts, des degrés de préférence plus forts. Les résultats de toutes ces comparaisons vont être résumés par le calcul des flux de préférence positif ($\Phi+$) et négatif ($\Phi-$) permettant de calculer le flux net ($\Phi = \Phi+ - \Phi-$). Ces flux de préférence positifs ou négatifs indiquent le degré de préférence par lequel cette action est en moyenne préférée aux autres actions. Ainsi, plus grand est le flux net, meilleure est l'action. Une fois ces différents flux calculés, ils vont être utilisés dans la construction des classements PROMETHEE et du plan GAIA

Classements PROMETHEE

Les classements PROMETHEE constituent une approche prescriptive utilisant les flux positif et négatif pour classer les actions de la meilleure à la pire. Deux types de classements sont envisagés : le classement partiel PROMETHEE I et le classement complet PROMETHEE II.

Le classement partiel est défini comme l'intersection des classements Φ^+ et Φ^- . Il reprend seulement les préférences qui sont confirmées par les deux flux positif et négatif. Lorsque les deux flux sont antagonistes, les actions correspondantes sont déclarées incomparables dans le classement PROMETHEE I. Au contraire, le classement PROMETHEE II n'autorise pas d'incomparabilités. Ce dernier classement se base directement sur le flux net Φ .

Plan GAIA

La représentation graphique GAIA est une approche descriptive de la situation et constitue ainsi un outil complémentaire aux méthodes PROMETHEE. Le plan GAIA est le résultat de l'application de la méthode statistique d'analyse en composantes principales sur le flux net calculé séparément pour chaque critère. L'utilisation des fonctions de préférence a ici pour effet de normaliser les données. Le plan GAIA correspond aux deux premières composantes principales, ce qui garantit qu'une quantité maximale d'information est représentée dans le plan. Il est à noter qu'une partie de l'information est perdue lors de ce traitement statistique qui ramène le tout à deux dimensions. Toutefois, la qualité du plan GAIA est contrôlée par la valeur Δ qui mesure le pourcentage d'informations préservé lors du calcul du plan GAIA. En pratique, une valeur Δ supérieure à 70 % correspond à un plan GAIA fiable; une valeur Δ inférieure à 60 % devrait entraîner plus de circonspection dans l'interprétation du plan GAIA.

7.2 Résultats

7.2.1 PROMETHEE

La méthode PROMETHEE aboutit à un classement partiel reposant uniquement sur des préférences bien établies. De la sorte, les auxiliaires sont classés de la manière suivante: 1° *E. balteatus*, 2° *H. axyridis*, 3° *C. carnea*, 4° *A. bipunctata*, 5° *A. aphidimyza* (Figure 18). Toutefois, deux incompatibilités de classement surgissent. La première se situe entre *E. balteatus* et *H. axyridis*, et a pour origine l'incidence environnementale (0 pour *E. balteatus* et 101 pour *H. axyridis*) mais également d'autres critères allant dans des sens opposés : fécondité, température, prix. La seconde se situe entre *A. aphidimyza* et *A. bipunctata* et s'explique principalement par le prix du traitement qui est très élevé pour *A. bipunctata* (100 Euro) par rapport *A. aphidimyza* (6,49 Euro).

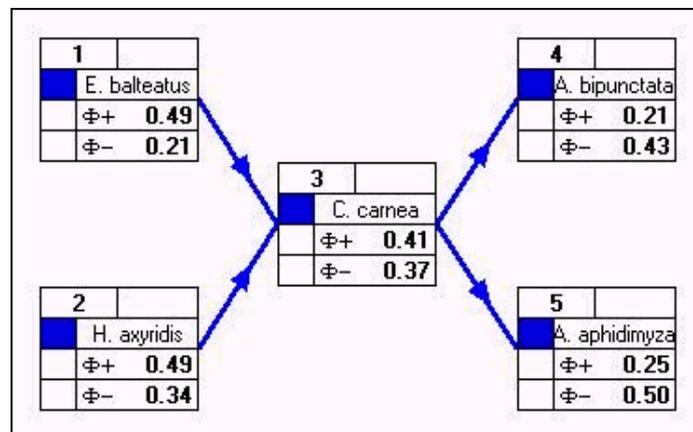


Figure 18. – Schéma du classement PROMETHEE 1

7.2.2 Plan GAIA

Le plan GAIA est une représentation synthétique graphique de la situation. En observant cette figure (Figure 19), il est possible de dégager trois groupements. Ces groupements se caractérisent par une même orientation des axes sans pour autant qu'il y ait un lien direct entre ces critères.

Groupement 1 : prix et performance

Ce groupement indique clairement que la performance de *A. bipunctata* pour ces deux critères est nettement inférieure à celle des autres auxiliaires, vu la position opposée de cet auxiliaire par rapport à l'axe. L'axe du prix pointe dans la direction *E. balteatus*, ce qui signale que ce traitement est le moins cher.

Groupement 2 : température et fécondité

Ce deuxième groupement va dans des directions plus ou moins opposées à l'incidence environnementale (Pool 3), indiquant ainsi une certaine conflictualité entre ces pools. Sur base de ces deux critères, le choix se tourne clairement vers deux auxiliaires : *H. axyridis* et *C. carnea* au vu de l'orientation des axes. Par contre, *E. balteatus* et *A. aphidimyza* sont à écarter.

Groupement 3 : incidence environnementale

L'axe l'incidence environnementale pointe nettement dans le sens d'auxiliaires indigènes - *A. bipunctata*, *E. balteatus*, *A. aphidimyza* - ayant une incidence environnementale nulle. A l'opposé se situe les deux autres auxiliaires qui ont une incidence environnementale.

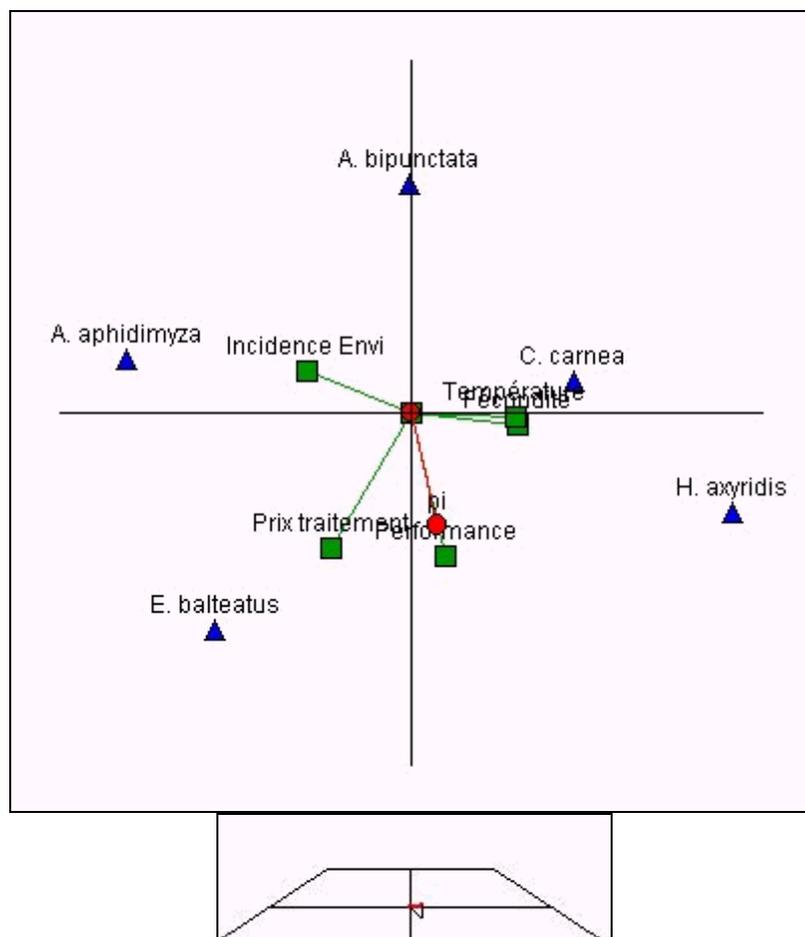


Figure 19. – Plan GAIA (Delta = 90,63 %)

L'axe de décision pi , indiquant le type de solution compromis, pointe vers de *H. axyridis* et *E. balteatus*. Cette information est comparable avec le classement PROMETHEE.

De ce fait, pour départager ces deux auxiliaires, l'observation des axes indique que *H. axyridis* sera choisi si les performances, la température et la fécondité sont à privilégier. Par contre, *E. balteatus* sera introduit si l'incidence environnementale et le prix du traitement sont à encourager.

7.2.3 Modification de poids d'un des critères

Dans une optique environnementale de choix d'un auxiliaire, le poids du critère incidence environnementale peut être augmenté de telle sorte qu'il sera dominant sur les autres. Ainsi, un poids de 60 % a été attribué à ce critère tandis que les autres auront un poids identique de 10 %.

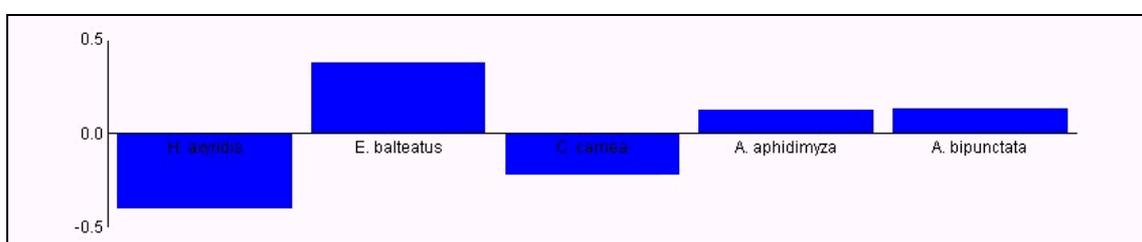


Figure 20. – Schéma de la modification du poids de l'incidence environnementale.

Suite au changement de poids pour ce critère, le classement obtenu par PROMETHEE diffère (Figure 20). Le premier auxiliaire est *E. balteatus* suivi des deux autres espèces indigènes *A. bipunctata* et *A. aphidimyza*, puis vient *C. carnea* et finalement *H. axyridis* qui termine le classement.

Finalement sur base de ces données et de ces quelques critères, cette première analyse, toutefois incomplète, montre que sur les cinq auxiliaires deux auxiliaires ressortent du lot *H. axyridis* et *E. balteatus*. En effet, les trois autres sont soit :

- pas assez performant et avec une incidence environnementale : *C. carnea*,
- pas assez performant et trop cher : *A. bipunctata*,
- soit pas assez performant, peu fécond et nécessitant une température élevée : *A. aphidimyza*.

Dès lors, le choix devra se faire entre ces deux auxiliaires. Ainsi, *H. axyridis* sera choisie si les performances, la température et la fécondité sont à privilégier. Par contre, *E. balteatus* sera introduit si l'incidence environnementale et le prix sont à favoriser.

Toutefois, du fait des risques environnementaux non gérables, il est évident que l'utilisation de *H. axyridis* aurait du être interdite, malgré ses nombreux avantages, vu les risques potentiels non négligeables sur l'environnement.

Conclusions

Les invasions biologiques ne constituent pas un phénomène nouveau mais leur nombre a fortement augmenté ces dernières années (Pascal et al., 2000 ;Pimentel et al., 2001 ; Tommeras et al., 2002), menaçant dans certains cas la biodiversité. Le principal responsable de cette augmentation est l'homme, suite à l'expansion rapide des échanges internationaux outrepassant les barrières naturelles. En effet, celui-ci introduit volontairement ou involontairement des organismes exotiques qui peuvent devenir invasifs et générer des conséquences environnementales, économiques et sociales non négligeables.

Un type d'introduction volontaire est celui effectué dans le cadre de programmes de lutte biologique. La lutte biologique, d'abord pratiquée par les scientifiques et les centres de recherches publics, est devenue ces dernières années une activité économique florissante sans qu'aucun cadre législatif spécifique ne soit mis en place dans la plupart des pays européens. Pourtant, ce type de lutte requiert de l'attention et des précautions étant donné ses nombreux impacts possibles sur l'environnement. Cette lutte ne doit donc plus être considérée comme la simple collecte d'organismes dans un habitat et leur transfert dans un autre, en espérant que quelque chose de positif en ressortira. En effet, toute introduction d'espèce exotique est susceptible d'occasionner des perturbations de l'environnement et des déséquilibres écologiques, qui conduisent dans les cas extrêmes à des extinctions d'espèces. Il s'agit dès lors d'introduire des agents de lutte qui induisent le moins de perturbations possible tout en tenant compte du rapport coût/bénéfice. Pour y parvenir, il est nécessaire d'élaborer des méthodes d'évaluation objectives qui prennent en compte le spectre d'hôtes, comme la méthode proposée dans le projet européen ERBIC. Il s'agit également de légiférer les introductions de ces agents au niveau européen et de créer des comités d'experts pour évaluer les dossiers.

L'introduction en Belgique de la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* est un bel exemple de ces manquements législatifs aux niveaux belge et européen. Utilisée en serre, elle s'est rapidement propagée dans l'environnement entraînant des conséquences encore peu connues dans nos régions. Les expérimentations réalisées dans le cadre de ce travail démontrent que cette coccinelle exotique peut s'attaquer, sans difficulté, à la coccinelle indigène *Adalia bipunctata*, un auxiliaire important de nos régions. Ainsi, *H. axyridis* présente un comportement agressif vis-à-vis d'*A. bipunctata* lorsque ces deux espèces sont placées dans une enceinte sans autres ressources alimentaires. Cette coccinelle exotique présente vis-à-vis d'*A. bipunctata* un taux global d'attaque de 77 % et un taux de prédation de 93%. Par contre, la relation réciproque n'est pas vraie. *A. bipunctata* a un taux global d'attaque et de prédation envers *H. axyridis* significativement plus faible ($\chi^2= 41, 5472$; $P < 0,0001$ et $\chi^2= 122,6619$; $P < 0,0001$). Par conséquent, après 30 minutes, plus de 80 % des larves de *A. bipunctata* de stade L1, L2, L3 sont mortes par la seule présence de larves L4 d'*H. axyridis*. Dans les mêmes conditions, après 24 heures, plus aucun œuf et plus aucune larve d'*A. bipunctata*, tous stades confondus, n'est en vie. Par contre, seuls les œufs d'*H. axyridis* sont affectés significativement par la présence de larves L4 d'*A. bipunctata*. Les autres stades de cette coccinelle asiatique paraissent, dans une certaine mesure, protégées des attaques d'*A. bipunctata* grâce à la présence d'épines souples sur la face dorsale des larves.

Les résultats des expériences en conditions semi-naturelles s'accordent aux résultats des expérimentations en boîte de Petri. L'ajout de 5 larves d'*H. axyridis* dans un système contenant des pucerons et 5 larves d'*A. bipunctata* conduit, après deux semaines, à la mort de toutes les larves d'*A. bipunctata* ainsi qu'à celle des pucerons présents dans le système. Cette importante mortalité des larves d'*A. bipunctata*, déjà enregistrée avant que la totalité des pucerons soit morte, pourrait être attribuée à la prédation intragilde.

Ces différents résultats confirment donc que, dans des conditions de ressources limitantes, *H. axyridis* peut être un prédateur de *A. bipunctata* et infliger une mortalité importante chez cette espèce.

Sur le terrain, à l'heure actuelle, les dernières observations confirment l'établissement définitif de cette coccinelle asiatique. Il est par conséquent sans doute trop tard pour enrayer son invasion. Impuissants face à cet événement, nous ne pouvons qu'étudier la réaction de la nature et la déstabilisation des équilibres écologiques. Dès lors, il paraît pertinent de collecter un maximum de données sur les conséquences environnementales de cette invasion, non seulement dans le but de comprendre, mais surtout afin d'empêcher toute invasion similaire dans l'avenir.

Une des premières leçons à retirer d'ores et déjà de cette introduction irresponsable, est la nécessité de mettre en place un cadre législatif qui interdise toute introduction d'espèces polyphages possédant un spectre d'hôtes très large.

Perspectives de recherche

A l'issue de ce travail, des interrogations restent en suspens et mériteraient une recherche complémentaire. Par exemple :

- quel est l'impact de l'invasion de *H. axyridis* sur la guilde des aphidiphages ainsi que sur d'autres guildes ? Quel est son impact sur la biodiversité ?
- à quel stade précis la mortalité des larves d'*A. bipunctata* se produit dans les cages d'expérimentation ? Est-ce dès la première rencontre ou lorsque que la ressource alimentaire s'épuise ?
- pourquoi les premiers stades larvaires de *H. axyridis* ne sont pas entièrement dévoré par le dernier stade larvaire d'*A. bipunctata*, des mécanismes de défense physique ou chimique sont-ils présents ?
- pourquoi des populations sauvages d' *H. axyridis* ne sont pas présente alors que cette espèce est introduite en France depuis 1982 ? Est-ce dû à l'utilisation de la souche sédentaire ou à un manque de relevé faunique ?
- que donne le croisement d'une flight less avec une non flight less ? Ce caractère est-il transmis ?

Pour tenter de répondre à ces nombreuses questions, il est nécessaire de mener conjointement des études de laboratoire et de terrain.

En laboratoire

L'étude en laboratoire permettra de compléter les données manquantes sur la biologie de *H. axyridis*, mais également de connaître son comportement vis-à-vis d'autres aphidiphages. Pour ce faire, des études en boîte de Petri et des études en cages d'expérimentation peuvent être envisagées, comme ce fut le cas dans ce travail.

Sur le terrain

L'étude sur le terrain servira à définir les conséquences réelles de cette invasion sur l'entomofaune indigène et l'environnement. Ainsi, des populations pourront être suivies dans l'espace et dans le temps, notamment pour connaître leur vitesse de dispersion, les lieux d'hivernation ainsi que leur phénologie en Belgique. De plus, un échantillonnage et des observations de l'entomofaune permettront de connaître l'impact de cette coccinelle asiatique sur la guilde des aphidiphages indigènes et sur d'autres guildes, sur la niche qu'elle va occuper, ainsi que sur ses plantes hôtes et ses proies.

Bibliographie

- Adriaens T., Maes D., Branquart E. 2003. The Multicoloured Asian Ladybird *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae), a threat for native aphid predators in Belgium? *Belgian Journal of Zoology*. 133, 195 – 196.
- Agarwala B.K., Yasuda H. 2001. Larval interactions in aphidophagous predators : effectiveness of wax cover as defence shield of *Scymnus* larvae against predation from syrphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 100, 101 –107.
- Agarwala B.K., Yasuda H., Kajita Y. 2003. Effect of conspecific and heterospecific feces on foraging and oviposition of two predatory ladybirds: role of fecal cues in predator avoidance. *Journal of Chemical Ecology*. 29 (2), 357 – 376.
- Angalet G.W., Tropp J.M., Eggert A.N. 1979. *Coccinella septempunctata* in the United States: recolonization and notes on its ecology. *Environmental Entomology*. 8, 896-901.
- Balachowsky A., Mesnil L. 1936. *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Leurs mœurs. Leur destruction. Traité d'entomologie agricole concernant la France, la Corse, l'Afrique du Nord et les régions limitrophes . Vol. 2 : Insectes nuisibles aux cultures potagères et industrielles, aux plantes d'ornement, à toutes les cultures, aux grains et aux farines. Les insecticides.* Paris : L. Méry , 1141pp et 1921 pp.
- Bagnée J.Y., Branquart E. 2000. *Clef de terrain pour la reconnaissance des principales coccinelles de Wallonie (Chilocorinae, Coccinellinae, Epilachninae).* Jeunes & Nature asbl.
- Barbault R. 1992. *Ecologie des peuplements.* Masson, Paris. 273 p.
- Burgio G., Santi F., Maini S. 2002. On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Harmonia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*, 24: 110-116.
- Breton F., Cheylan M., Lonsale M., Maillet J., Pascal M., Vernon P. 1997. Les invasions biologiques. *Le Courrier de l'environnement*. 32.
- Brodeur J., Rosenheim J.A. 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 97, 93 – 108.
- Brown M.W. 1999. Effect of *Harmonia axyridis* invasion on the aphidophagous coccinellid guild on apple in West Virginia. *IOBC/WRPS Bulletin*. 22 (2), 7.
- Brown M.W. 2003. Intraguild responses of aphid predators on apple to the invasion of an exotic species, *Harmonia axyridis*. *BioControl*. 48, 141-153.
- CABI, 2000. *Crop Protection Compendium, Global Module 2nd Edition.* CD-ROM : CAB International.
- Carey J.R. 1996. The future of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* invasion of California. *Biological Conservation*. 78, 35-50.
- Carson R. 1963. *Le printemps silencieux.* Paris : Plon , 283 pp.
- CDB, 2001. *Handbook of the convention on biological diversity.* Earthscan publications, London, 721 pp.
- Chapin J.B., Brou V.A. 1991. *Harmonia axyridis* the third species of the genus to be found in the United States. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 93, 630-635.
- Chaubet B. 1992. Diversité écologique, aménagement des agro-écosystèmes et favorisation des ennemis naturels des ravageurs : cas des aphidiphages. *Le courrier de l'environnement*, 18.

- Coderre D, Lucas E., Gagne I. 1995. The occurrence of *H. axyridis* in Canada. *Can. Entomol.* 127, 609-611.
- Colunga-Garcia M., Gage S.H. 1998 Arrival, Establishment, and Habitat use of the multicolored asian lady beetle in a Michigan Landscape. *Environmental Entomology*, 27 (6), 1575-1580.
- Corry J.S., Myers J.H. 2000. Direct and indirect ecological effects of biological control. *Tree*. 15 (4), 137 –139.
- Dagnelie P. 1994. *Théorie et méthodes statistiques*. Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux. 463 pp.
- Dajoz R. 2000. *Précis d'écologie*. Dunod : Paris. 551 pp.
- De Clercq P., Peeters I., Vergauwe G., Thas O. 2003. Interaction between *Podisus maculiventris* and *Harmonia axyridis*, two predators used in augmentative biological control in greenhouse crops. *BioControl*. 48, 39-55.
- Dixon A.F.G. 2000. *Insect predator – prey dynamics*. Cambridge University Press : Cambridge. 257 pp.
- Eilenberg J., Hajek A., Lomer C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*. 463. 87-400
- Elliot M. 2003. Biological pollutants and biological pollution – an increasing cause for concern. *Marine Pollution Bulletin*. 46, 275 – 280.
- Elliot N.R., Kieckhefer R., Kauffman W. 1996. Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in agricultural landscape. *Oecologia*. 105, 537 - 544.
- Elton C.S. 1958. *The ecology of invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- FAO, 1996. Code of conduct for the import and release of exotic biological control agents. International Standards for Phytosanitary Measures (ISPM). (Publication N°3), FAO.
- Ferguson K.I, Stiling P. 1996. Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*. 108, 375- 379.
- Ferran A., Niknam H., Kabiri F., Picard J.L., De Herce C., Brun J., Iperiti G., Lapchin L. 1996. The use of *Harmonia axyridis* larvae against *Macrosiphum rosae* on rose bushes. *European Journal of Entomology*. 93, 59-67.
- Ferran A., Giuge L., Tourniaire R., Gambier J., Fournier D. 1998. An artificial non-flying mutation to improve the efficiency of the ladybird *Harmonia axyridis* in biological control of aphids. *BioControl*. 43, 53-64.
- Fischesser B., Dupuis-Tate M.F. 1996. *Le guide illustré de l'écologie*. Editions de la Martinière. 319 pp.
- Gauthier C. 1996. Un exemple d'adaptation chez les Coccinellidae : la protection chimique des œufs - étude comportementale et analyses biochimiques. Travail de Fin d'Etudes. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Gauthier C., Hemptinne J.L. 1997. Les coccinelles, ces insectes que l'on croit connaître. *Phytoma – La Défense des végétaux*. 494, 10 - 12.
- Godeau J.F. 2002. L'identification de *Harmonia axyridis* en Belgique. *Coccinula*. 6, 5 - 10.
- Hawlitzky N. 1993. La lutte biologique à l'aide de Trichogrammes. In Fraval A, Lutte biologique. *Dossier de la cellule Environnement*. 5, 219 – 226.

- Hemptinne J.L. 1989a. L'éthologie, indispensable condiment de la lutte biologique. *Probio-Revue*, 12 (1), 79 – 95.
- Hemptinne J.L. 1989b. *Ecophysiologie d'Adalia bipunctata (L.) (Coleoptera Coccinellidae)*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 156 pp.
- Hemptinne J.L., Dixon A.F.G., Goffin J. 1992. Attack strategy of ladybird beetles (Coccinellidae). *Oecologia*. 90, 238-247.
- Herren H.R., Neuenschwander P. 1991. Biological control of cassava pests in Africa. *Annu. Rev. Entomol.* 36, 257 – 283.
- Hokkanen H., Pimentel D. 1984. New approach for selecting biological control agents. *Canadian Entomologist* 116, 1109-1121
- Hokkanen H.M.T., Babendreier D., Bigler F., Burgio G., Kuske S., van Lenteren J.C., Loomans A.J.M., Menzler-Hokkanen I., van Rijn P.C.J., Thomas M.B., Tommasini M.G., Zeng Q.-Q. 2003. *Evaluating environmental risks of biological control introductions into Europe (ERBIC)*, Final report. 196 pp.
- Honek A., Kocourek F. 1988. Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia*, 76: 455-460.
- Hoogendoorn M., Heimpel G.E. 2002. Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. *Biological Control*. 25, 224-230.
- Howarth F.G. 1991. Environmental impacts of classical biological control. *Annu. Rev. Entomology*. 36, 485-509.
- Huelsman M.F. 2003. Ladybug, ladybug fly away from my home. Visité le 25/07/2003. <http://www.ag.ohio-state.edu/~ipm/lady/ladybug.htm>
- Huelsman M.F. ; Kovach J.K., Young C., Easley B. 2003. The multicolored asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) as a nuisance pest in households throughout Ohio. Visité le 25/07/2003. <http://www.ag.ohio-state.edu/~ipm/lady/icup.htm>
- Huelsman M.F. ; Jasinski J., Young C., Kovach J.K. 2003. The multicolored asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) as a nuisance pest in Ohio. Visité le 25/07/2003. www.ag.ohio-state.edu
- IPP 2003. Portail phytosanitaire international de la FAO. Visité le 28/07/2003. <http://www.ippc.int/IPP/Fr/default.htm>
- Jourdheuil P., Grison P., Fraval A. 1991. La lutte biologique : un aperçu historique. *Le Courrier de l'environnement*. 15, 37-60.
- Kajita Y., Takano F., Yasuda H., Agarwala B.K. 2000. Effects of indigenous ladybird species on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology*. 35 (4), 473-479.
- Katsoyannos P., Kontodimas D.C., Stathas G.J., Tsartsalis C.T. 1997. Establishment of *Harmonia axyridis* on citrus and some data on its phenology in Greece. *Phytoparasitica*. 25 (3), 183-191.
- Katsoyannos P; Aliniaze MT. 1998. First record of *Strongygaster triangulifera* (LOEW) (Diptera: Tachinidae) as a parasitoid of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in western North America. *Can. Entomol.* 130 (6), 905-906.

- Kidd K.A.; Nalepa C.A.; Day E.R.; Waldvogel M.D. 1995. Distribution of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in North Carolina and Virginia. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 97 (3), 729-731.
- Koch R.L., Hutchison W.D., Venette R.C., Heimpel G.E. 2003. Susceptibility of immature monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae), to predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae). *Biological Control*. Sous presse.
- LaMana M.L., Miller J.C. 1996. Field observations on *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in Oregon. *Biological Control*. 6, 232-237.
- Letourneau D.K. 1987. The enemies hypothesis : tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems. *Ecology*. 68 (6), 1616-1622.
- Louda S.M., Kendall D., Connor J., Simberloff D. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*, 277, 1088 – 1090.
- Louda S.M., Pemberton R.W., Johnson M.T., Follett P.A. 2003. Non target effects – the achilles' heel of biological control ? retrospective analyse to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annu. Rev. Entomol.* 48, 365-396.
- Lucas-E; Coderre-D; Vincent-C. 1997. Voracity and feeding preferences of two aphidophagous coccinellids on *Aphis citricola* and *Tetranychus urticae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 85(2), 151-159.
- Lucas E., Coderre D., Brodeur J. 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*. 79, 1084-1092.
- Lynch L. D., Thomas M. 2000. Nontarget effects in the biocontrol of insects with insects, nematodes and microbial agents: the evidence. *Biocontrol/News and Information*. 21 (4), 117-130.
- Madon M.B., Mulla M.S., Shaw M.W., Kluh S., Hazelrigg J.E. 2002. Introduction of *Aedes albopictus* (Skuse) in Southern California and potential for its establishment. *Journal of Vector Ecology*. 27 (1), 149 – 154.
- Maignet P., Muhlberger E., Ferran A. 2002. Bilan de l'introduction en France de la coccinelle *H. axyridis* en lutte biologique contre les pucerons. *ANPP*. 2, 505 – 511.
- Malausa J.C. 1999. Les risques pour l'entomofaune sauvage liés à l'utilisation d'insectes auxiliaires dans la lutte biologique contre les ravageurs des cultures. In Fraval A., Silvy C. *La lutte biologique (II)*. Dossiers de l'Environnement de l'INRA n°19, Paris, 274 p.
- McClure M.S. 1987. Potential of the Asian predator *Harmonia axyridis* Pallas to control *Matsucoccus resinosa* Bean and Godwin in USA. *Environmental Entomology*. 16, 224-230.
- McCutcheon T.W., Scott H.R. 2003. Observation of cosmetic damage on a house caused by the multicolored asian lady beetle. Visité le 28/07/2003 <http://www.wvu.edu/~agexten/ipm/insects/beetle.pdf>
- Menezs A. 1999. La lutte biologique contre les espèces introduites envahissantes en milieu marin. In Fraval A., Silvy C. *La lutte biologique (II)*. Dossiers de l'Environnement de l'INRA n°19, Paris, 274 p.
- Meyhöfer R., Hindayana D. 2000. Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 97, 115 -122.
- Meyhöfer R. 2001. Intraguild predation by aphidophagous predators on parasited aphids: the use of multiple video cameras. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 100, 77 - 87.

- Michaud J.P. 2000. Development and reproduction of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the Citrus Aphids *Aphis spiraecola* Patch and *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). *Biological Control*. 18, 287-297.
- Michaud J.P. 2003. A comparative study of larval cannibalism in three species of ladybird. *Ecol. Entomol.* 28, 92-101.
- Nalepa, C. A., Kidd, K. A. 1996. Biology of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in winter aggregations. *Annals of the Entomological Society of America*. 89(5), 681-685.
- NAPPO, 2000. Guidelines for petition for release of exotic entomophagous agents for the biological control of pests. Regional Standards for Phytosanitary Measures (RSPM) #12. 16 p.
- Obata S. 1986. Mechanisms of prey finding in the aphidophagous ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Col.: Coccinellidae). *Entomophaga*. 31 (3) , 303-311.
- Obata S. 1997. The influence of aphids on the behaviour of adults of the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Col.: Coccinellidae). *Entomophaga*. 42 (1-2),103-106.
- Obrycki J.J., Giles K.C., Ormrod A.M. 1998. Interactions between an introduced and indigenous coccinellid species at different prey densities. *Oecologia*. 117, 279-285.
- OECD, 2002. Guidance for registration requirements for invertebrates as biological control agents (IBACs), OECD, Paris (draft, 09/01/2002).
- OEPP, 2000. *Sécurité de la lutte biologique*. PM 6. Paris, OEPP. 4 pp.
- Ogol C.K.P.O., Spence J.R., Keddie A. 1998. Natural enemy abundance and activity in a maize-leucaena agroforestry system in Kenya. *Environmental Entomology*, 27(6), 1444-1451.
- Ongagna P.; Giuge L.; Iperti G.; Ferran A. 1993. Life cycle of *Harmonia axyridis* (Col. Coccinellidae) in its area of introduction: south-eastern France. *Entomophaga*. 38, 1,125-128.
- Pascal M., Clergeau P., Lorvelec O. 2000. Invasions biologiques et biologie de la conservation. *Le Courier de l'environnement*. 40.
- Pasteels J.M., Deroe C., Tursch B., Braekman J.C., Daloze D., Hootele C. 1973. Distribution et activité des alcaloïdes défensifs des Coccinellidae. *J. Insect. Physiol.* 19, 1771 – 1784.
- Phoofolo M.W., Obrycki J.J. 1998. Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 89, 47-55.
- Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell, C.O., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino, Tsomondo T. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions. *Agriculture Ecosystems and Environnement*. 84, 1-20.
- Piotte C., Tourniaire R., Brun J., Gambier J., Ferran A. 1999. La Coccinelle sédentaire *Harmonia axyridis*. In Fraval A., Silvy C. *La lutte biologique (II)*. Dossiers de l'Environnement de l'INRA n°19, Paris, 274 p.
- Polis G.A., Myers C.A., Holt R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation. *Ann. Rev. Ecol Syst.* 20, 297-330.
- Polis G.A., Holt R.D. 1992 Intraguild predation : the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*. 7,151-154.
- Poirié M., Pasteur N. 1991. La résistance des insectes aux insecticides. *La Recherche*. 234, 874 – 882.
- Price P.W. 1975. *Insect ecology*. John Willey and Sons, New York.

- Rasplus J-Y, Martinez M., Marcone A. 1993. Quelques auxiliaires. In Fraval A, Lutte biologique. Dossier de la cellule Environnement N°5. 219 – 226.
- Reiss C. 2002. Pesticides à pleins poumons. *L'Ecologiste*, 7 (3), 70 – 73.
- Riba G., Silvy C. 1989. Combattre les ravageurs des cultures. INRA, Paris, 230 pp.
- Riddick E.W., Aldrich J.R., De Millo A., Davis J.C. 2000. Modifying the behavior of the multicolored asian lady beetle with plant derived natural product. *Annals of the Entomological Society of America*. 93 (6), 1314-1321.
- Risch S.J. 1983. Intercropping as cultural pest control: prospects and limitations. *Environmental Management*, 7(1), 9-14.
- Rinderer T., Olroyd B., Sheppard W. 1994. Les abeilles tueuses. *Pour la Science*. 196, 48 – 54.
- Roy M., Brodeur J., Cloutier C. 2003. Effect of temperature on intrinsic rates of natural increase (rm) of a coccinellid and its spider mite prey. *BioControl* 48, 57-72.
- San Martin G. 2003. *Etude de l'impact de l'urbanisation sur les populations de coccinelles à Bruxelles*. TFE. Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences.
- Samways M.J. 1997. Classical Biological Control and biodiversity conservation: what risks are we prepared to accept ? *Biodiversity and Conservation*. 6, 1309 – 1316.
- SAS Institute Inc. 1996. SAS/STAT User's Guide: Version 5, Cary NC, SAS Institute Inc.
- Schaefer P.W., Dysart R.J., Specht H.B. 1987. North American distribution of C7 and its mass appearance in coastal Delaware. *Environmental Entomology*. 16 , 368-373.
- Schaffner F., Karch S. 2000. Première observation d'Aedes albopictus (Skuse, 1894) en France métropolitaine. *C.R. Acad. Sci. Paris, Science de la vie*. 323, 373 – 375.
- Schanderl H., Ferran A., Garcia V. 1988. L'élevage de deux coccinelles H. axyridis et S. undecimnotata à l'aide d'oeuf d'A. kuekniella tués aux UV. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 49, 235-244.
- Schulten G.G.M. 1997. The FAO Code of conduct for the Import and Release of Exotic Biological Control Agents. *Bulletin OEPP/EPPO*. 27, 29 – 36.
- Smeets L. 1997. Authorization of plant protection products containing microorganisms in the European Union. *Bulletin OEPP/EPPO*. 27, 85 – 88.
- Simberlof D. ; Stiling P. 1996a. How risky is biological control ? *Ecology*, 77 (7), 1965 – 1974.
- Simberlof D. ; Stiling P. 1996b. Risks of species introduced for biological control. *Biological Conservation*. 78, 185 – 192.
- Tardieu V. 1999. Les risques méconnus de la lutte biologique en agriculture. *Le Monde*, 17/11/1999.
- Theissen G., Ferrière J. 1996. Importation d'agents de lutte biologique en France. *Phytoma – La Défense des végétaux*. 480, 51 – 53.
- Thomas M.B., Willis A.J. 1998. Biocontrol – risky but necessary ? *Tree*. 13 (8), 325 – 329.
- Tommeras B.J., Jelmert A., Rafoss T., Sundheim L., Odegaard F., Okland B. 2002. *Globalisation and Invasive Alien Species*. Oslo, Norwegian Institute for Nature Research. 86 pp.

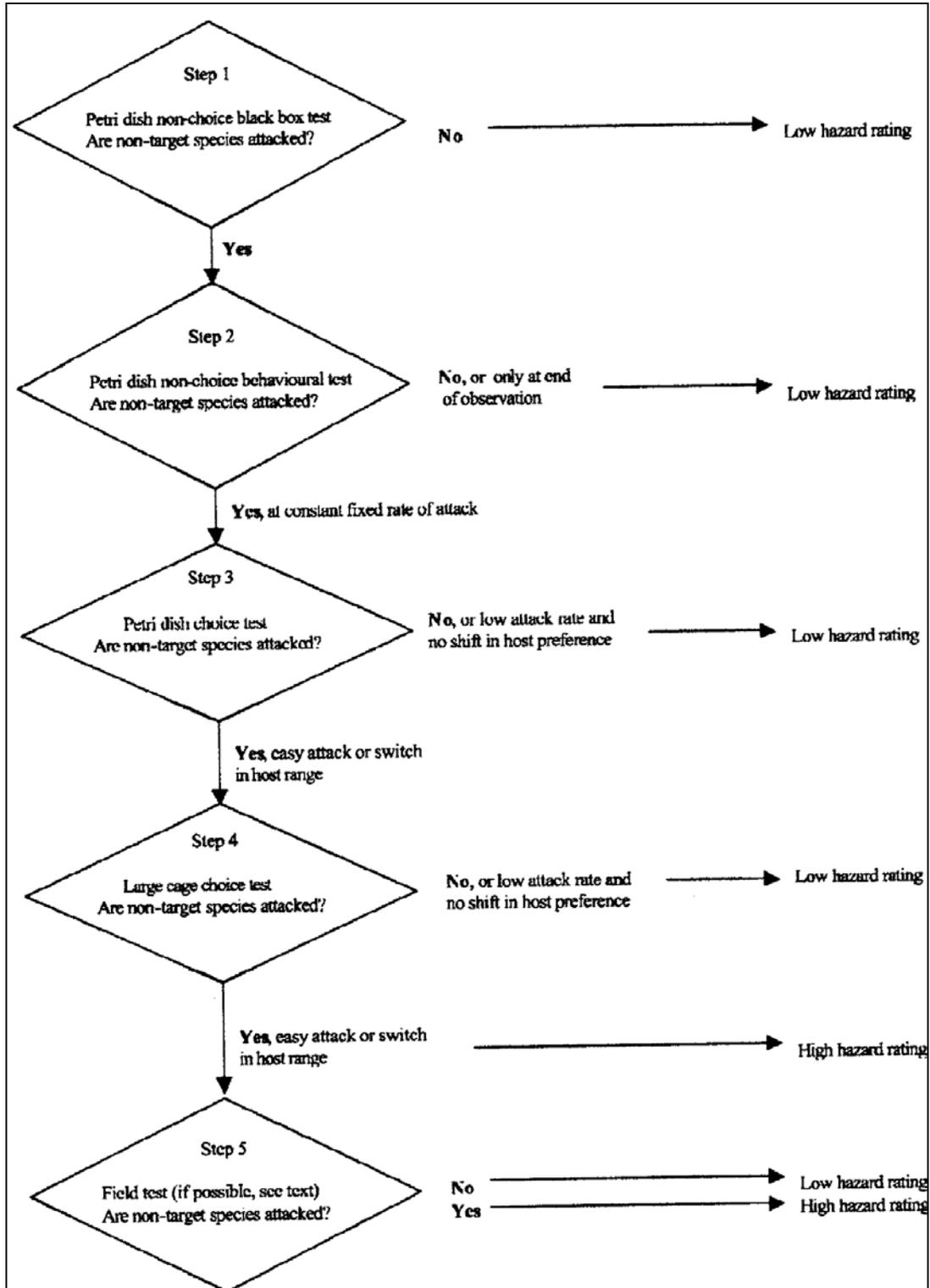
- Tourniaire R., Ferran A., Giuge L., Piotte C., Gambier J. 2000a. A natural flightless mutation in the ladybird, *Harmonia axyridis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 96, 33-38.
- Tourniaire R., Ferran A., Gambier J., Giuge L., Bouffault F. 2000b. Locomotory behavior of flightless *Harmonia axyridis* Pallas (Col., Coccinellidae). *Journal of Insect Physiology*. 46, 721-726.
- Trouve C. 1995. Biological control trials against the hop aphid *Phorodon humuli* (Schrank) (Homoptera:Aphididae) in northern France. *Mededelingen -Faculteit-Landbouwkundige*. 60: 3a, 781-792.
- Trouve C., Ledee S., Brun J., Ferran A. 1996. Lutte biologique contre le puceron du houblon, bilan de trois années études dans le Nord de la France. *Phytoma – La Défense des végétaux* . 486, 41-44.
- Trouve C., Ledee S., Brun J., Ferran A. 1997. Biological control of the Dampson-hop aphid, *Phorodon humuli* using the ladybeetle *Harmonia axyridis*. *Entomophaga*. 42, 57-62.
- Van den Bosch R., Aeschlimann J.P. 1986. *L'engrenage des pesticides*. Payot, Lausanne, 255 pp.
- Van Halteren 1997. A code of conduct for the import and release of exotic biological agents for Europe? *Bulletin OEPP/EPPO*. 27, 45 – 48.
- Van Lenteren J.C., Woets J. 1988. Biological end integrated pest control in greenhouses. *Annu. Rev. Entomol.* 33, 239-269.
- Van Lenteren J.C. 1997. Benefits and risks of introducing exotic macro-biological central agents into Europe. *Bulletin OEPP/EPPO*, 27, 15-27.
- Van Lenteren J.C., Babendreier D., Bigler F., Burgio G., Hokkanen H.M.T, Kuske S., Loomans A.J.M., Menzler-Hokkanen I., Van Rijn P.C.J., Thomas M.B., Tommasini M.G., Zeng Q.-Q. 2003. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. *BioControl*. 48, 3-38.
- Völkl W., Vohland K. 1996. Wax covers in larvae of two *Scymnus* species: Do they enhance coccinellid larval survival ? *Oecologia*. 107, 498 – 503.
- Wapshere A.J. 1974. A strategy for evaluating the safety of organisms for the biological weed control. *Ann. appl. Biol.* 77, 201-211.
- Yasuda H., Katsuhiko S. 1997. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga*. 42,153-164.
- Yasuda H., Ohnuma N. 1999. Effect of cannibalism and predation larval performance of two ladybird beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 93, 63-67.
- Yasuda H., Takagi T., Kogi K. 2000. Effects of conspecific and heterospecific larval tracks on the oviposition behaviour of the predatory ladybird, *Harmonia axyridis*. *European Journal of Entomology*. 97(4), 551-553.
- Yasuda H., Kimura T. 2001. Interspecific interactions in a tri-trophic arthropod system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 98, 17-25.
- Yasuda H., Kikuchi T., Kindlmann P., Sato S. 2001. Relationships between attack and escapes rates cannibalism, and intraguild predation in larvae of two predatory ladybirds. *Journal of Insect Behavior*, 14 (3): 373-384.

Annexes

Annexe 1. - Diagramme du test de spécificité d'hôtes	78
Annexe 2. - Tableau des index de risque pour les auxiliaires libérés en Europe et dans les pays Méditerranéens.	79
Annexe 3. - Tableau des pays détenant une législation portant sur les agents de lutte biologique.	81
Annexe 4. - Organigramme du processus de décision d'importation et de libération d'un agent de lutte biologique en Australie.....	82
Annexe 5. – Paramètres de biologie de <i>Harmonia axyridis</i> Pallas	83
Annexe 6. - Taux globaux : valeurs des tests χ^2 (en italique : la probabilité).....	85
Annexe 7. - Taux d'attaque : valeurs des tests χ^2	86
Annexe 8. - Taux de fuite : valeurs des tests χ^2	87
Annexe 9. - Taux de prédation : valeurs des tests χ^2	88
Annexe 10. - Taux de mortalité	89
Annexe 11. - Simulation de la présence de deux prédateurs sur une même ressource	91
Annexe 12. – Présentation et données pour le choix d'un auxiliaire.....	92
Annexe 13. - Bibliographie des annexes.....	96

Annexe 1. - Diagramme du test de spécificité d'hôtes

(source : Van Lenteren *et al.*, 2003)



Annexe 2. - Tableau des index de risque pour les auxiliaires libérés en Europe et dans les pays Méditerranéens.

(source : Van Lenteren *et al.*, 2003)

Biological control agent (origin)	Area of release (use in)	Establishment	Dispersal	Host range	Direct effects	Indirect effects	Risk index (sum L × M's)	Type of agent ¹	Reference
<i>Aphelinus mali</i> (eastern Nearctic) classical biocontrol; 70 years after release	Europe (open field)	Likelihood	5	5	1	1	1	13	par Greathead, 1976 Mols and de Boer, 2001 Cross <i>et al.</i> , 1999
		Magnitude	1	1	1	1	1		
		L × M:	5	5	1	1	1		
<i>Aphidius colemani</i> (Palearctic, Mediterranean) inundative biocontrol	Italy (greenhouse)	Likelihood	4	3	4	4	3	55	par Rabasse and van Steenis, 1999
		Magnitude	3	3	4	3	2		
		L × M:	12	9	16	12	6		
<i>Aphytis melinus</i> (India/Pakistan) inundative biocontrol	Belgium (greenhouse)	Likelihood	1	2	3	1	1	14	par Rosen, 1994
		Magnitude	1	1	3	1	1		
		L × M:	1	2	9	1	1		
<i>Beauvaria bassiana</i> (Cosmopolitan, Finland) inundative biocontrol	Finland (open field)	Likelihood	2	2	5	5	3	50	entomop Vestergaard <i>et al.</i> , 2002 Vänninen <i>et al.</i> , 2000 ERBIC case study
		Magnitude	1	1	5	3	2		
		L × M:	2	2	25	15	6		
<i>Cales noacki</i> (Chile) classical biocontrol; 20 years after release	Europe (open field)	Likelihood	5	5	3	5	3	87	par Viggiani, 1994
		Magnitude	5	5	3	5	1		
		L × M:	25	25	9	25	3		
<i>Chrysoperla carnea</i> (Cosmopolitan) inundative biocontrol	Switzerland (greenhouse)	Likelihood	5	4	5	5	3	66	predins Canard <i>et al.</i> , 1984
		Magnitude	5	2	5	1	1		
		L × M:	25	8	25	5	3		
<i>Delphastus catalina</i> (Nearctic/Neotropical) inundative biocontrol	Europe (greenhouse)	Likelihood	5	4	5	5	5	62	predins Liu and Stansly, 1999 Heinz <i>et al.</i> , 1999
		Magnitude	4	3	3	2	1		
		L × M:	20	12	15	10	5		
<i>Encarsia formosa</i> (southern Nearctic) inundative biocontrol	Netherlands (greenhouse)	Likelihood	1	3	2	5	5	20	par ERBIC case study
		Magnitude	1	1	3	1	1		
		L × M:	1	3	6	5	5		
<i>Encarsia pergandiella</i> (southern Nearctic) classical and inundative	Italy (greenhouse/ open field)	Likelihood	5	3	4	5	5	73	par Viggiani and Gerling, 1994 Briggs and Collier, 2001 ERBIC case study
		Magnitude	5	1	5	4	1		
		L × M:	25	3	20	20	5		
<i>Encarsia pergandiella</i> (southern nearctic) If applied as inundative biocontrol	Netherlands (greenhouse)	Likelihood	1	3	4	5	5	49	par ERBIC case study
		Magnitude	1	1	5	4	1		
		L × M:	1	3	20	20	5		
<i>Eretmocerus eremicus</i> (southern Nearctic) inundative biocontrol	South Europe (greenhouse)	Likelihood	5	4	2	4	4	51	par ERBIC case study Bellamy and Byrne, 2001
		Magnitude	5	2	3	2	1		
		L × M:	25	8	6	8	4		
<i>Eretmocerus eremicus</i> (southern Nearctic) If applied as inundative biocontrol	Netherlands (greenhouse)	Likelihood	1	4	2	4	4	19	par ERBIC case study Bellamy and Byrne, 2001
		Magnitude	1	1	3	1	1		
		L × M:	1	4	6	4	4		
<i>Franklinothrips vespiformis</i> (Asia) inundative biocontrol	Europe (greenhouse)	Likelihood	1	2	4	5	5	33	predins Loomans and Vierbergen, 1999 Hodde <i>et al.</i> , 2000
		Magnitude	1	1	5	1	1		
		L × M:	1	2	20	5	5		
<i>Harmonia axyridis</i> (eastern Palearctic) inundative biocontrol	Italy (greenhouse/ open field)	Likelihood	5	4	5	5	5	101	predins Burgio <i>et al.</i> , 2002 Teddars and Schaefer, 1994 ERBIC case study
		Magnitude	4	4	5	4	4		
		L × M:	20	16	25	20	20		
<i>Hippodamia convergens</i> (western Nearctic) inundative biocontrol	Europe (greenhouse/ open field)	Likelihood	4	4	5	5	5	105	predins Colfer and Rosenheim, 2001 Obrycki and Kring, 1998
		Magnitude	5	5	5	4	4		
		L × M:	20	20	25	20	20		
<i>Iphiseius degenerans</i> (Africa/Mediterranean) inundative biocontrol	Netherlands (greenhouse)	Likelihood	1	1	4	2	2	20	predmite van Rijn and Tanigoshi, 1999
		Magnitude	1	1	2	3	2		
		L × M:	1	1	8	6	4		

Biological control agent (origin)	Area of release (use in)	Establishment	Dispersal	Host range	Direct effects	Indirect effects	Risk index (sum L × M's)	Type of agent ¹	Reference
<i>Lysiphlebus testaceipes</i> (Nearctic, Cuba) inundative biocontrol	Europe (greenhouse/ open field)	Likelihood	5	3	5	5	5	par	Nicoli and Burgio, 1997 Stáry et al., 1988a, b
		Magnitude	4	4	3	3	1		
		L × M:	20	12	15	15	5		
<i>Metarhizium anisopliae</i> (Cosmopolitan, Finland) inundative biocontrol	Finland (open field)	Likelihood	3	1	5	1	1	entomop	Husberg and Hokkanen, 2000 Vänninen et al., 2000 ERBIC case study
		Magnitude	5	1	5	1	1		
		L × M:	15	1	25	1	1		
<i>Metarhizium anisopliae</i> var. <i>acridum</i> (Cosmopol., Sahelian Africa) inundative biocontrol	Spain (open field)	Likelihood	4	4	3	4	2	entomop	Lomer et al., 2001 ERBIC case study
		Magnitude	2	2	5	3	1		
		L × M:	8	8	15	12	2		
<i>Neoseiulus californicus</i> (southern Nearctic) inundative biocontrol	Europe (greenhouse)	Likelihood	3	1	3	5	5	predmite	Croft et al., 1998
		Magnitude	2	1	5	2	2		
		L × M:	6	1	15	10	10		
<i>Orius insidiosus</i> (eastern Nearctic) inundative biocontrol	Italy (greenhouse/ open field)	Likelihood	5	4	5	5	5	predins	Tommasini et al., 2002 Alvarado et al., 1997 ERBIC case study
		Magnitude	5	3	5	2	1		
		L × M:	25	12	25	10	5		
<i>Phytoseiulus persimilis</i> (Mediterranean) inundative biocontrol	Italy (open field)	Likelihood	5	1	2	2	1	predmite	Helle and Sabelis, 1985
		Magnitude	3	2	2	1	1		
		L × M:	15	2	4	2	1		
<i>Phytoseiulus persimilis</i> (Mediterranean) inundative biocontrol	Netherlands (greenhouse)	Likelihood	1	1	2	2	1	predmite	Helle and Sabelis, 1985
		Magnitude	1	2	2	1	1		
		L × M:	1	2	4	2	1		
<i>Podisus maculiventris</i> (Nearctic/Neotropical) inundative biocontrol	Europe (greenhouse/ open field)	Likelihood	4	4	5	5	5	predins	DeClerq, 2000
		Magnitude	4	3	5	5	2		
		L × M:	16	12	25	25	10		
<i>Polynema striaticorne</i> (Nearctic) classical biocontrol; 30 years after release	Italy (open field)	Likelihood	5	5	1	1	1	par	Alma et al., 1987
		Magnitude	1	1	1	1	1		
		L × M:	5	5	1	1	1		
<i>Steinernema feltiae</i> (Holarctic) inundative biocontrol	Finland (open field)	Likelihood	3	1	5	4	4	entomop	Ehlers and Hokkanen, 1996 ERBIC case study
		Magnitude	5	1	5	2	1		
		L × M:	15	1	25	8	4		
<i>Thripobius semiluteus</i> (Subtropical, Tropical) inundative biocontrol	South Europe (open field)	Likelihood	4	4	2	1	1	par	Viggiani et al., 2000
		Magnitude	1	1	1	1	1		
		L × M:	4	4	2	1	1		
<i>Thripobius semiluteus</i> (Subtropical, Tropical) inundative biocontrol	North Europe (greenhouse)	Likelihood	1	3	1	1	1	par	Froud and Stevens, 1998
		Magnitude	1	1	1	1	1		
		L × M:	1	3	1	1	1		
<i>Trichogramma brassicae</i> (Europe) inundative biocontrol	Switzerland (open field)	Likelihood	5	2	5	5	5	par	Babendreier et al., 2002 Suverkropp, 1997 ERBIC case study
		Magnitude	5	4	5	2	1		
		L × M:	25	8	25	10	5		
<i>Trichopoda pennipes</i> (Nearctic) classical biocontrol; before release	Italy (open field)	Likelihood	5	5	4	5	5	par	Salerno et al., 2002
		Magnitude	3	2	4	2	2		
		L × M:	15	10	16	10	10		
<i>Trichopoda pennipes</i> (Nearctic) classical biocontrol; 10 years after release	Italy (open field)	Likelihood	5	5	1	1	1	par	Salerno et al., 2002
		Magnitude	1	1	1	1	1		
		L × M:	5	5	1	1	1		

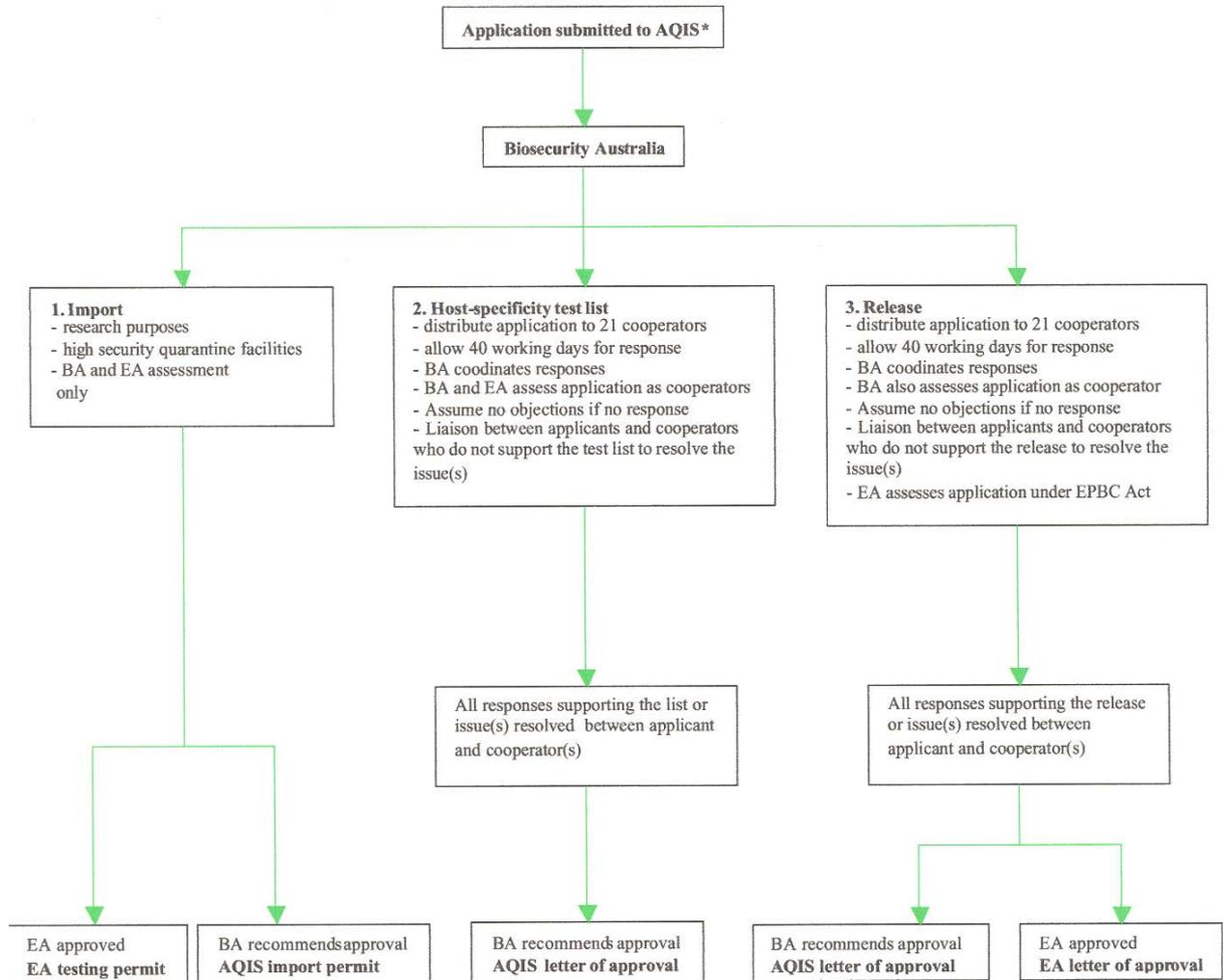
¹par = parasitoid, predins = predatory insect, predmite = predatory mite, entomop = entomopathogen.

Annexe 3. - Tableau des pays détenant une législation portant sur les agents de lutte biologique.

	Réponse de l'ambassade	Législation
Allemagne	X	*
Angleterre	X	+
Australie	X	+
Autriche	X	*
Canada	X	*
Espagne		
Etats Unis	X	+
France	X	-
Hongrie		
Italie		
Japon		
Norvège		
Nouvelle Zélande	X	+
Pays-Bas	X	*
République Tchèque	X	+
Russie		
Suède		
Suisse	X	+
* En attente d'une réponse		
+ Présence d'un cadre législatif		
- Absence d'un cadre législatif		

Annexe 4. - Organigramme du processus de décision d'importation et de libération d'un agent de lutte biologique en Australie

(source : www.affa.gov.au/plantbiosecurity, visité le 28/07/2003)



Abbreviations:

AQIS - Australian Quarantine and Inspection Service
 BA - Biosecurity Australia
 EA - Environment Australia

*Note that application for import and for release will need to be submitted to both AQIS and EA separately; application for host-specificity test list only needs to be submitted to AQIS.

Annexe 5. – Paramètres de biologie de *Harmonia axyridis* Pallas

Durée de développement (en jours) suivant les proies consommées

	1	1'	2	3	4	5	6
Œufs	2,50 ± 0,30		3,50	2,80 ± 0,10	3,10 ± 0,11	4,40 ± 0,04	4,80 ± 0,12
Larves L1	2,40 ± 0,30	2,50 ± 0,50	2,10 ± 0,10	2,34 ± 0,18	3,04 ± 0,12	3,10 ± 0,07	3,20 ± 0,08
Larves L2	2,00 ± 0,30	1,60 ± 0,50	2,00 ± 0,10	2,00 ± 0,10	2,47 ± 0,09	2,30 ± 0,05	2,10 ± 0,05
Larves L3	2,80 ± 0,60	1,50 ± 0,60	2,20 ± 0,20	2,95 ± 0,11	3,09 ± 0,10	2,60 ± 0,06	2,50 ± 0,28
Larves L4	3,50 ± 0,90	4,60 ± 0,60	4,70 ± 0,20	3,90 ± 0,08	4,80 ± 0,19	4,70 ± 0,10	4,70 ± 0,10
Pré-nymphé						1,20 ± 0,04	1,00 ± 0,03
Nymphes	5,40 ± 1,00	4,30 ± 0,50	7,00 ± 0,20	4,90 ± 0,10	6,00 ± 0,21	6,30 ± 0,19	6,20 ± 0,07
Total	18,60 ± 1,30	14,50 ± 0,80	18,00 ±	18,89 ± 0,32	22,50 ± 0,21	24,60	24,50

	1			3	4	5	6
Adulte						86,8 ± 8,69	59,5 ± 6,63
Femelle	83,6 ± 18,7			62,2 ± 2,7	61,6 ± 3,09		
Mâle	69,7 ± 20,3			47,5 ± 1,31	43,9 ± 2,05		

1 *Acyrtosiphon pisum* (Harris), 27 °C, 16:8 (L:D) (McClure, 1987)

1' *A. pisum*, 26 °C, 16:8 (L:D) (Phoofolo et al., 1998)

2 *Aphis gossypii* Glover, 25 °C ?, ? (L:D) (Gibaud & Sigaud, 2000)

3 Œufs frais de *Sitotraga cerealella* Olivier (Lepidoptera, Gelechiidae), 27 °C, 16:8 (L:D), 75 % RH (Abdel-Salam et al., 2001)

4 Œufs gelés de *Sitotraga cerealella* Olivier (Lepidoptera, Gelechiidae), 27 °C, 16:8 (L:D), 75 % RH (Abdel-Salam et al., 2001)

5 Phénotype aulica; *Aphis fabae* Scopoli, 20 °C, 75% RH, 16:8 (L:D) (Soares et al., 2001)

6 Phénotype nigra; *Aphis fabae* Scopoli, 20 °C, 75% RH, 16:8 (L:D) (Soares et al., 2001)

Paramètres de reproduction

	1	2	3	4	5	6
Sex Ratio	1,21 F / 1 M	0,5				
Maturité sexuelle (jours)	7,3 ± 1,4	8,5 ± 0,2				
Nbre œufs /jours	15,9 ± 4,3					
Durée d'oviposition (jours)	45,2 ± 13,3		49 ± 2,78	45,3 ± 2,95		
Nbre total d'œufs par femelle	719 ± 93,6		715 ± 33,6	607 ± 21,9	1841 ± 215	774,6 ± 95,9

1 *Acyrtosiphon pisum* (Harris), 27 °C, 16:8 (L:D) (McClure, 1987)

2 *Aphis gossypii* Glover, 25 °C ?, ? (L:D) (Gibaud & Sigaud, 2000)

3 Œufs frais de *Sitotraga cerealella* Olivier (Lepidoptera, Gelechiidae), 27 °C, 16:8 (L:D), 75 % RH (Abdel-Salam et al., 2001)

4 Œufs gelés de *Sitotraga cerealella* Olivier (Lepidoptera, Gelechiidae), 27 °C, 16:8 (L:D), 75 % RH (Abdel-Salam et al., 2001)

5 Phénotype aulica; *Aphis fabae* Scopoli, 20 °C, 75% RH, 16:8 (L:D) (Soares et al., 2001)

6 Phénotype nigra; *Aphis fabae* Scopoli, 20 °C, 75% RH, 16:8 (L:D) (Soares et al., 2001)

Consommation de pucerons

	2	5	6
Larves L1	2,6	3,90 ± 0,14	2,40 ± 0,12
Larves L2	7,8	14,70 ± 0,82	5,10 ± 0,28
Larves L3	19,5	24,20 ± 0,86	14,00 ± 0,76
Larves L4	31,7	47,60 ± 1,23	29,50 ± 1,28
Adulte M	33	43,10 ± 1,09	29,40 ± 0,80
Adulte F	14	43,20 ± 0,49	33,50 ± 0,80

2 *Aphis gossypii* Glover, 25 °C ?, ? (L:D) (Gibaud & Sigaud, 2000)

5 Phénotype aulica; *Aphis fabae* Scopoli, 20 °C, 75% RH, 16:8

6 Phénotype nigra; *Aphis fabae* Scopoli, 20 °C, 75% RH, 16:8

Paramètres de croissance (Abdel-Salam *et al.*, 2001)

T the mean generation time
 DT the doubling time
 R_0 the net reproductive increase
 r_m the intrinsic rate of increase
 e^{Tm} the finite rate of increase

Coccinellid species	Preys	T	DT	R_0	r_m	e^{Tm}	Reference
<i>Stethorus picipes</i> Casey	<i>Oligonychus punicae</i>	21.00	-	-	0.122	-	TANIGOSHI and MCMURTRY (1977)
<i>Rodolia iceryae</i> Janson	<i>Icerya pattersoni</i> Newstead	61.17	10.83	50.16	0.064	1.067	KAIRO and MURPHY (1995)
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris	37.20	-	559.6	0.170	1.200	PHOOFOLO and OBRYCKI (1995)
<i>Nephaspis oculatus</i> (Blatchley)	<i>Bemisia argentifolii</i> Bellow and Perring	51.27	8.89	54.27	0.078	1.080	LIU <i>et al.</i> (1997)
<i>Coleomegilla maculata</i> DeGeer	<i>A. pisum</i>	41.10	-	54.00	0.100	1.100	PHOOFOLO and OBRYCKI (1997)
	<i>Ostrinia nubilalis</i> (Hübner) eggs	36.38	-	37.89	0.100	1.110	
<i>Harmonia axyridis</i>	Fresh GME	37.87	4.53	289.11	0.153	1.166	This study
	Frozen GME	45.04	5.72	234.96	0.121	1.128	

Annexe 6. - Taux globaux : valeurs des tests χ^2 (en italique : la probabilité)

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>		
		Attaque	Fuite	Prédation
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Attaque	41,5472 <0,0001	<,0001 <0,0001	79,6198 <0,0001
	Fuite	18,1246 <0,0001	6,6022 0,0102	2,16 0,1416
	Prédation	78,1967 <0,0001	105,4156 <0,0001	122,6619 <0,0001

		<i>A. bipunctata</i>		
		Attaque	Fuite	Prédation
<i>A. bipunctata</i>	Attaque			
	Fuite			
	Prédation			

		<i>H. axyridis</i>		
		Attaque	Fuite	Prédation
<i>H. axyridis</i>	Attaque			
	Fuite			
	Prédation			

Annexe 7. - Taux d'attaque : valeurs des tests χ^2

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>				
Taux attaque		Œufs	L1	L2	L3	L4
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Œufs	0,2133	13,6854	5,2976	7,9612	18,4311
		0,6442	0,0002	0,0214	0,0048	<0,0001
	L1	0,9611	16,9651	7,6807	10,7186	21,9678
		0,3269	<0,0001	0,0056	0,0011	<0,0001
	L2	2,135	20,1227	10,1657	13,4876	25,3123
		0,144	<0,0001	0,0014	0,0002	<0,0001
L3	0,0263	11,8809	4,0879	6,5061	16,4516	
	0,8712	0,0006	0,0432	0,0108	<0,0001	
L4	0,7706	6,3536	1,0228	2,4478	10,163	
	0,38	0,0117	0,3119	0,1177	0,0014	

		<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>				
Taux attaque		Œufs	L1	L2	L3	L4
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Œufs					
	L1	0,2751				
		0,5999				
	L2	1,0376	0,2541			
		0,3084	0,6142			
L3	0,0901	0,6744	1,7083			
	0,7641	0,4115	0,1912			
L4	1,7704	3,3463	5,201	1,0767		
	0,1833	0,067	0,0226	0,2994		

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>				
Taux attaque		Œufs	L1	L2	L3	L4
<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>	Œufs					
	L1	10,9387				
		0,0009				
	L2	3,49	2,4666			
		0,0617	0,116			
L3	5,767	1,049	0,3197			
	0,0163	0,3057	0,5718			
L4	15,4066	0,6846	5,2988	3,216		
	<0,0001	0,408	0,0213	0,0729		

Annexe 8. - Taux de fuite : valeurs des tests χ^2

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>				
		Taux fuite	Œufs	L1	L2	L3
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Œufs	*	1,3793 0,2402	0,3927 0,53	7,5584 0,006	3,2432 0,0717
	L1	0,5063 0,476	0,397 0,5287	8,4746 0,0036	6,0381 0,014	1,9569 0,1618
	L2	*	1,3793 0,2402	10,0782 0,0015	7,5584 0,006	3,2432 0,0717
	L3	3,1138 0,0776	0,6407 0,4234	3,3482 0,0673	1,6921 0,1933	0,0025 0,9605
	L4	2,6667 0,102	0,3927 0,5309	3,9618 0,0465	2,1574 0,1419	0,0527 0,8184

* impossibilité de calculer le test

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

		<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>				
		Taux fuite	Œufs	L1	L2	L3
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Œufs					
	L1	0,5063 0,476				
	L2	*	0,5063 0,476			
	L3	3,1138 0,077	1,8398 0,175	3,1138 0,077		
	L4	2,6667 0,102	1,4414 0,229	2,6667 0,102	0,0324 0,857	

* impossibilité de calculer le test

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>				
		Taux fuite	Œufs	L1	L2	L3
<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>	Œufs					
	L1	1,3793 0,24				
	L2	10,0733 0,0015	6,2769 0,012			
	L3	7,5584 0,006	4,063 0,043	0,3098 0,5778		
	L4	3,2432 0,071	0,7189 0,3965	3,1854 0,074	1,5723 0,209	

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

Annexe 9. - Taux de prédation : valeurs des tests χ^2

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>				
		Taux prédation	Œufs	L1	L2	L3
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Œufs	3,1373 0,0765	36,1905 <0,0001	32,4000 <0,0001	33,0051 <0,0001	36,1905 <0,0001
	L1	1,5584 0,2119	32,7273 <0,0001	28,9724 <0,0001	29,5701 <0,0001	32,7273 <0,0001
	L2	3,1373 0,0765	36,1905 <0,0001	32,4000 <0,0001	33,0051 <0,0001	36,1905 <0,0001
	L3	0,6250 0,4292	29,5652 <0,0001	25,8586 <0,0001	26,4465 <0,0001	29,5652 <0,0001
	L4	0,0037 0,9512	24,4295 <0,0001	20,8348 <0,0001	21,4005 <0,0001	24,4295 <0,0001

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

		<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>				
		Taux prédation	Œufs	L1	L2	L3
<i>A. bipunctata</i> attaqué par <i>H. axyridis</i>	Œufs					
	L1	0,3604 0,5483				
	L2	0 1	0,3604 0,5483			
	L3	1,1111 0,2918	0,2286 0,6326	1,4168 0,2339		
	L4	2,9491 0,0859	1,4168 0,2339	2,9491 0,0859	0,5336 0,4651	

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

		<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>				
		Taux prédation	Œufs	L1	L2	L3
<i>H. axyridis</i> attaqué par <i>A. bipunctata</i>	Œufs					
	L1	24,0000 <0,0001				
	L2	20,4167 <0,0001	1,0256 0,3112			
	L3	20,9800 <0,0001	0,8511 0,3563	0,0159		
	L4	24,0000 <0,0001	*	1,0256 0,3112	0,8511 0,3563	

* impossibilité de calculer le test

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

Annexe 10. - Taux de mortalité

A. Mortalité après 30 minutes

		<i>H. axyridis</i>				
30 min.		CEufs	L1	L2	L3	L4
<i>H. axyridis</i>	CEufs	2,1053	2,1053	2,1053	2,1053	2,1053
		0,1468	0,1468	0,1468	0,1468	0,1468
	L1	36,1905	36,1905	36,1905	36,1905	36,1905
		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	L2	40	40	40	40	40
		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
L3	29,5652	29,5652	29,5652	29,5652	29,5652	
	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	
L4	0	0	0	0	0	
	1	1	1	1	1	

		<i>A. bipunctata</i>				
30 min.		CEufs	L1	L2	L3	L4
<i>A. bipunctata</i>	CEufs	28,9724				
	L1	<0,0001				
		32,7273	1,0256			
	L2	<0,0001	0,3112			
		22,5564	1,1111	3,2432		
	L3	<0,0001	0,2918	0,0717		
2,1053		36,1905	40	29,5652		
L4	0,1468	<0,0001	<0,0001	<0,0001		

B. Mortalité après 24 h

		<i>H. axyridis</i>				
24h		CEufs	L1	L2	L3	L4
<i>A. bipunctata</i>	CEufs	0	11,6129	11,6129	10	40
		1	0,0007	0,0007	0,0016	<0,0001
	L1	0	11,6129	11,6129	10	40
		1	0,0007	0,0007	0,0016	<0,0001
	L2	0	11,6129	11,6129	10	40
		1	0,0007	0,0007	0,0016	<0,0001
L3	0	11,6129	11,6129	10	40	
	1	0,0007	0,0007	0,0016	<0,0001	
L4	0	11,6129	11,6129	10	40	
	1	0,0007	0,0007	0,0016	<0,0001	

		<i>H. axyridis</i>				
24h		CEufs	L1	L2	L3	L4
<i>H. axyridis</i>	CEufs	11,6129				
	L1	0,0007				
		11,6129	0			
	L2	0,0007	1			
		10	0,1023	0,1023		
	L3	0,0016	0,7491	0,7491		
40		15,1724	15,1724	17,1429		
L4	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001		

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

C. Comparaison mortalité 30 minutes –24 h

		<i>A. bipunctata</i> (30 min.)				
		CEufs	L1	L2	L3	L4
<i>A. bipunctata</i> (24h)	CEufs	32,7273	1,0256	**	3,2432	40
		<0,0001	0,3112	**	0,0717	<0,0001
	L1	32,7273	1,0256	**	3,2432	40
		<0,0001	0,3112	**	0,0717	<0,0001
	L2	32,7273	1,0256	**	3,2432	40
		<0,0001	0,3112	**	0,0717	<0,0001
	L3	32,7273	1,0256	**	3,2432	40
		<0,0001	0,3112	**	0,0717	<0,0001
	L4	32,7273	1,0256	**	3,2432	40
		<0,0001	0,3112	**	0,0717	<0,0001

** proportions identiques, test non réalisable

En rouge : 50% of the cells have expected counts less than 5, Chi-Square may not be a valid test

		<i>H. axyridis</i> (30 min.)				
		CEufs	L1	L2	L3	L4
<i>H. axyridis</i> (24h)	CEufs	40	40	40	40	40
		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	L1	15,1724	15,1724	15,1724	15,1724	15,1724
		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	L2	15,1724	15,1724	15,1724	15,1724	15,1724
		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	L3	17,1429	17,1429	17,1429	17,1429	17,1429
		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	L4	**	**	**	**	**

** proportions identiques, test non réalisable

Annexe 11. - Simulation de la présence de deux prédateurs sur une même ressource

A. Valeurs des tests χ^2 , en italique la probabilité le 11 avril

D10 : soit 10 *A. bipunctata* (Ad) ou 10 *H. axyridis* (Ha), **Ha + Ad et Ad + Ha** : 5 *A. bipunctata* + 5 *H. axyridis*, **D5** : soit 5 *A. bipunctata* ou 5 *H. axyridis*.

11-avr	Ad-D10	Ad-D5	Ad + Ha	Ha + Ad	Ha-D5
Ad-D5	3,0000 <i>0,0833</i>				
Ad + Ha	13,0201 <i>0,0003</i>	20,5128 <i><0,0001</i>			
Ha + Ad	10,7143 <i>0,0011</i>	3,0303 <i>0,0817</i>	32,4675 <i><0,0001</i>		
Ha-D5	6,1455 <i>0,0132</i>	0,5952 <i>0,4404</i>	25,9615 <i><0,0001</i>	1,0870 <i>0,2971</i>	
Ha-D10	1,0989 <i>0,2945</i>	0,8523 <i>0,3559</i>	19,4712 <i><0,0001</i>	6,7135 <i>0,0096</i>	2,9605 <i>0,0853</i>

B. Valeurs des tests χ^2 , en italique la probabilité le 17 avril

17-avr	Ad-D10	Ad-D5	Ad + Ha	Ha + Ad	Ha-D5
Ad-D5	5,5097 <i>0,0189</i>				
Ad + Ha	19,8980 <i><0,0001</i>	33,3333 <i><0,0001</i>			
Ha + Ad	5,5097 <i>0,0189</i>	0,0000 <i>1,0000</i>	33,3333 <i><0,0001</i>		
Ha-D5	9,3750 <i>0,0022</i>	0,5952 <i>0,4404</i>	39,2857 <i><0,0001</i>	0,5952 <i>0,4404</i>	
Ha-D10	1,4493 <i>0,2286</i>	10,7143 <i>0,0011</i>	13,6364 <i>0,0002</i>	10,7143 <i>0,0011</i>	15,5844 <i><0,0001</i>

C. Valeurs des tests χ^2 , en italique la probabilité . Comparaison entre le 11 et le 17 avril

	χ^2	Prob
Ad-D10	0,6494	0,4203
Ad-D5	0,0000	1
Ad + Ha	4,3478	<i>0,0371</i>
Ha-D10	9,0909	<i>0,0026</i>
Ha-D5	0,0000	1
Ha + Ad	3,0303	0,0817

Annexe 12. – Présentation et données pour le choix d'un auxiliaire

A. Brève présentation des différents auxiliaires

Outre *Adalia bipunctata* et *Harmonia axyridis* qui ont déjà fait l'objet d'une description, les différents auxiliaires, décrits ci-dessous, sont également employés pour lutter contre les pucerons.

***Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera, Cecidomyiidae)**

Cette petite mouche, présente en Europe, en Amérique et en Asie, pond ses œufs dans les colonies de pucerons. Après 2 à 3 jours, les larves éclosent et consomment les pucerons dans un rayon de maximum 6 cm en les paralysant et en les digérant grâce à des enzymes. Après 7 à 14 jours, elles se transforment en pupe dans le sol. Ce n'est que deux semaines plus tard que les adultes apparaissent et, contrairement aux larves, ils consomment uniquement le miellat produit par les pucerons (Biobest, 2003 ; CABI, 2000).

***Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera, Chrysopidae)**

Cet insecte de taille moyenne, hivernant dans nos maisons, est un important prédateur de pucerons aux différents stades larvaires. Au total, une larve peut consommer plus de 500 pucerons (Rasplus *et al.*, 1993), contrairement aux adultes qui se nourrissent uniquement de nectar, de miellat et de pollen.

***Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera, Syrphidae)**

Cette espèce est un prédateur important de pucerons. Les adultes, très mobiles, pondent des œufs isolés au milieu des jeunes colonies de pucerons. Il en sort des larves apodes qui se nourrissent uniquement de pucerons et se développent rapidement, assurant une régulation rapide des populations de pucerons (Branquart, 1999).

B. Présentation des différents critères

1° Le prix d'un traitement

Le prix est un des critères qui oriente le plus souvent le choix de l'acheteur. Le prix d'un traitement a été calculé en fonction du nombre d'insectes à introduire pour protéger une surface de 100 m² et du nombre de lâcher effectués. Ces données proviennent des firmes productrices d'auxiliaire.

2° L'incidence environnementale

L'incidence environnementale de ces différents auxiliaires se base sur un article qui a été récemment publié par Van Lenteren *et al.* (2003). L'approche adoptée par les auteurs se base sur la détermination de 5 facteurs écologiques : l'établissement, la dispersion, la spécificité, les effets directs et les effets indirects. Pour chacun de ces facteurs, la probabilité et l'amplitude sont calculées sur une échelle de 1 à 5. Ensuite, le produit de ceux-ci conduit à la formation d'un indice synthétique appelé 'index de risque' allant de 0 à 125. Le risque sera considéré comme maximum pour des espèces tendant vers 125, tandis que le risque sera considéré comme nul pour la plupart des espèces indigènes.

3° La performance

La performance se réfère, dans ce travail, au nombre de pucerons consommés par les différents stades larvaires. Le choix des stades larvaires se justifie par le fait que seul ces stades sont consommateurs de pucerons pour les syrphes, les chrysopes et la cécidomyie, à l'exception des coccinelles. Néanmoins, pour ces dernières, la prédation se fait essentiellement durant la vie larvaire.

4° La fécondité

La fécondité donne une idée de la descendance de ces différents auxiliaires et donc de la capacité à maîtriser les populations de pucerons dans le futur.

5° La température d'activité

La température d'activité peut indiquer la précocité d'introduction de ces différents auxiliaires. Cette température peut être déterminante, par exemple, pour l'introduction d'auxiliaires dans les cultures sous abri de type tunnel.

C. Données et choix de la fonction de préférence

Les données utilisées sont issues à la fois de sources scientifiques et d'informations fournies par les différentes firmes productrices d'auxiliaires. Parfois, plusieurs sources ont du être utilisées pour compléter les données d'un seul critère, ce qui peut constituer une source d'imprécision car les conditions expérimentales sont rarement comparables.

Pour chaque critère, une fonction de préférence a du être déterminée pour permettre l'analyse dans le 'Decision Lab 2000'. Etant donné que les critères employés sont de type quantitatif, ces fonctions seront essentiellement du type en V ou linéaire voir usuel.

1° Le prix d'un traitement

Le prix d'un traitement varie entre 0, 327 et 856 Euro par 100 m² (Tableau 3). Ceci s'explique notamment par un taux d'introduction très faible - comme pour *E. balteatus* - mais également par un coût de production plus élevé pour les coccinelles (*A. bipunctata* et *H. axyridis*) qui se répercute directement sur le prix.

Etant donné ces écarts importants de prix entre ces différents auxiliaires, l'acheteur n'hésitera sans doute pas dans le choix et optera pour le traitement le moins onéreux. De ce fait, ce critère sera à minimiser et la fonction de préférence choisie sera une fonction de type en V. Il n'y aura donc pas de seuil d'indifférence mais bien un seuil de préférence. Par ailleurs, deux approches sont possibles dans la détermination du seuil de préférence : soit un seuil absolu qui a été fixé à 600 Euro, soit un seuil relatif fixé à 50 %. Ces deux approches seront respectivement analysées dans le scénario 1 et dans le scénario 2.

Tableau 3. - Prix d'un traitement (prix pour traiter 100 m²)

	<i>A. bipunctata</i>	<i>A. aphidimyza</i>	<i>C. carnea</i>	<i>E. balteatus</i>	<i>H. axyridis</i>	Sources
Prix à l'unité (Euro TVAC)	0,1712	0,01852	0,03204	0,109	0,10488	Biobest
rate/m ²	50	10	50	0,01	25	Koppert
rate/100m ²	5000	1000	5000	1	2500	Koppert
Nombre intro	1	3	1	3	1	Koppert
Prix du traitement	856	55,56	160,2	0,327	262,2	
Prix relatif du traitement	100,00	6,49	18,71	0,04	30,63	

2° L'incidence environnementale

L'incidence environnementale pour ces 5 auxiliaires se répartit en trois classes (Tableau 4). La première classe, composée d'espèces indigènes - *A. bipunctata*, *E. balteatus*, *A. aphidimyza* -, a une incidence environnementale nulle. La seconde, avec une valeur intermédiaire de 66, inclut *C. carnea*. Et la troisième a une incidence environnementale la plus élevée pour l'espèce exotique *Harmonia axyridis*.

Etant donné ces différences nettes entre les différentes classes et l'importance de la valeur dans l'échelle de risque, une fonction de type *usual* sera choisie. En effet, l'utilisateur peut facilement préféré la première catégorie à la seconde et à la troisième, mais également la seconde par rapport à la troisième.

Tableau 4. - Incidence environnementale

	<i>A. bipunctata</i>	<i>A. aphidimyza</i>	<i>C. carnea</i>	<i>E. balteatus</i>	<i>H. axyridis</i>	Source
Incidence environnementale (Risk Index)	0	0	66	0	101	Van Lenteren <i>et al.</i> , 2003

3° La performance

La performance, mesurée par le nombre de pucerons consommés au stade larvaire, présente une grande variabilité et une relative imprécision (Tableau 5). Ceci s'explique notamment par la difficulté de mesurer ce paramètre ainsi que par l'influence des conditions expérimentales. De ce fait, ce critère devra être interprété avec précaution.

Toutefois, on constate la voracité supérieure de la coccinelle *H. axyridis* et du syrphé *E. balteatus*, aux environs de 700 à 900 pucerons, en comparaison avec les 3 autres auxiliaires.

La fonction de préférence adoptée pour ce cas est une fonction linéaire avec comme seuil de préférence 200 et comme seuil d'indifférence 400.

Tableau 5. - Performance des larves (nombre de pucerons consommés)

	<i>A. bipunctata</i>	<i>A. aphidimyza</i>	<i>C. carnea</i>	<i>E. balteatus</i>	<i>H. axyridis</i>	Sources
Performance des larves			600	400		Biobest
				300 à 500		Koppert
	60	10 à 100				Biotop
			400			CABI, 2000
		10 à 80	100 à 600		600 à 1200	Cornell
			393			Sundby, 1966
	256			1200		Doucet, 1992
			200 à 500	550 à 900		Branquart <i>et al.</i> , 1996
						Schmid & Henggeler, 1982
Max	256	100	600	1200	1200	
Min	60	10	100	300	600	
Moyenne	158	55	350	750	900	

4° La fécondité

La fécondité est également une donnée où des différences très importantes sont rencontrées entre les auxiliaires. Toutefois, il est à noter la très faible fécondité de *A. aphidimyza* (+/- 150 œufs) par rapports aux autres auxiliaires Tableau 6.

La fonction de préférence adoptée est une fonction linéaire avec comme seuil d'indifférence 500 et comme seuil de préférence 1000.

Tableau 6. - Fécondité (nombre œufs)

	<i>A. bipunctata</i>	<i>A. aphidimyza</i>	<i>C. carnea</i>	<i>E. balteatus</i>	<i>H. axyridis</i>	Sources
				1000	3800	Biobest
			3500			Dupuis, 2001
			1022			Sundby, 1966
Fécondité	125 à 2700	148		805		Hédi, 1996
	249 à 676					Havelka, 1999
						Chandler, 1968
						Blackman, 1967
					719	McClure, 1987
Max	2700	148	3500	1000	3800	
Min	125		1022	805	719	
Moyenne	1412,5	148	2261	902,5	2259,5	

5° La température d'activité des imago

Une seule espèce est active en dessous de 10 °C, il s'agit de la coccinelle exotique *Harmonia axyridis* (Tableau 7). Par contre, *A. aphidimyza* est un auxiliaire très exigeant au niveau thermique. Pour que ce diptère puisse pondre, il faut une température minimale aux alentours de 16 °C (Koppert 2003; Biotop 2003).

La fonction de préférence choisie pour ce critère sera une fonction de type en V avec un seuil de préférence de 5.

Tableau 7. - Température d'activité (°C)

	<i>A. bipunctata</i>	<i>A. aphidimyza</i>	<i>C. carnea</i>	<i>E. balteatus</i>	<i>H. axyridis</i>	Sources
	13	17	12		9	Biotop
Température d'activité			10			Silava Maia et al., 2000
		16		15		Koppert
Moyenne	13	16,5	11	15	9	

Annexe 13. - Bibliographie des annexes

- Abdel-Salam A.H., Abdel-Baky N.F. 2001. Life table and biological studies of *Harmonia axyridis* Pallas reared on the grain moth eggs of *Sitotroga cerealella* Olivier (Lep., Gelechiidae). *J. Appl. Ent.* 125, 455-462
- Gibaud V., Sigaud P. 2000. Modélisation des interactions coccinelle-puceron dans le contexte de la lutte biologique. <http://www-sop.inria.fr/comore/cox/cox.html> (visité le 20/05/03).
- Biobest 2003. <http://www.biobest.be/> (visité le 07/05/03).
- Biotop 2003. <http://www.biotop.fr> (visité le 07/05/03).
- Blackman R.L. 1967. The effects of different aphid foods on *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7-punctata* L. *Ann. Appl. Biol.*, 59, 207-219.
- Branquart E., Hemptinne J-L., Bruyere M., Adam B., Gaspar C. 1996. Biological control of potato aphids by ladybird beetles. *Med. Fac. Landbouww. Univ. Gent*, 61/3b, 905-909.
- Branquart E. 1999. *Life history strategies of hoverflies with predaceous larvae (Diptera : Syrphidae)*. Thèse de doctorat. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 150 pp.
- CABI 2000. Crop Protection Compendium, Global Module 2nd Edition. CD-ROM : CAB International.
- Chandler A.E.F. 1968. The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. Appl. Biol.* 61, 425-434.
- Cornell 2003 Biological control : a guide to natural enemies in North America <http://aruba.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/predators/harmonia.html> (07/05/03).
- Doucet J.L. 1992. *Etude du comportement de ponte et de predation d'Episyrphus balteatus (De Geer) (Diptera : Syrphidae), Perspectives de lutte biologique contre les pucerons*. TFE. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 95pp.
- Dupuis B. 2001. *Etude du methoxyfenozone et de la pymetrozine sur l'auxiliaire de culture Chrysoperla carnae Stephens (Neuroptera : Chrysopidae) en conditions de laboratoire*. TFE. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 78 pp.
- Havelka J., Zemek R. 1999. Life table parameters and oviposition dynamics of various populations of the predaceous gall-midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 91, 481-484.
- Hédi S. 1996. *Analyse de la ponte et conséquences du cannibalisme des œufs de la coccinelle Adalia bipunctata (L.)*. TFE. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux,
- Hemptinne J.L. 1989. *Ecophysiologie d'Adalia bipunctata (L.) (Coleoptera Coccinellidae)*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 156 pp.

- Honek A., Kocourek F. 1988. Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia*, 76: 455-460.
- Horpi systems 2003. La lutte biologique simple et efficace - Catalogue professionnel 2003 – Prix professionnels.
- Koppert <http://www.koppert.nl/> (visité le 07/05/03).
- McClure M.S. 1987. Potential of the Asian Predator, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae), to control *Matsucoccus resinosae* Bean and Godwin (Homoptera: Margarodidae) in the United States. *Environmental Entomology*. 16 (1), 224-230.
- Phoofolo M.W., Obrycki J.J 1998. Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 89 47-55.
- Piotte C., Tourniaire R., Brun J., Gambier J., Ferran A. 1999. La Coccinelle sédentaire *Harmonia axyridis*. In Fraval A., Silvy C. *La lutte biologique* (II). Dossiers de l'Environnement de l'INRA n°19, Paris, 274 p.
- Rasplus J-Y, Martinez M., Marcone A. 1993. Quelques auxiliaires. In Fraval A, Lutte biologique. Dossiers de l'Environnement N°5. 219 – 226.
- Roy M., Brodeur J., Cloutier C. 2003. Effect of temperature on intrinsic rates of natural increase (rm) of a coccinellid and its spider mite prey. *BioControl* 48, 57-72.
- Schmid O., Henggeler S. 1982. *Ravageurs et maladies au jardin. Les solutions biologiques*. Terre vivante, Paris. 224 pp.
- Silava Maia W.J.M., Carvalho C.F., Souza B. 2000. Thermal requirements of *Chrysoperla externa* (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae) fed on *Schizaphis graminum* (Rondani, 1852) (Homiptera: Aphididae) under laboratory conditions. *Ciênc. agrotec., Lavras*. 24, n°1, 81-86.
- Smith B. 1965. Effects of food on the longevity, fecundity, and development of adult Coccinellids (Coleoptera : Coccinellidae). *Canadian entomologist*. 97, 910-919.
- Soares A.O., Schanderl H., Coderre D. 2001. Fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*. 98(3), 287-293.
- Sundby R.A. 1966. A comparative study of the efficiency of three predatory insects, *Coccinella septempunctata* L., *Chrysopa carnea* St. and *Syrphus ribesii* L. at two different temperatures. *Entomophaga*, 2 (4), 395 –404.
- Van Lenteren J.C., Babendreier D., Bigler F., Burgio G., Hokkanen H.M.T, Kuske S., Loomans A.J.M., Menzler-Hokkanen I., Van Rijn P.C.J., Thomas M.B., Tommasini M.G., Zeng Q.-Q. 2003. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. *BioControl*. 48,3-38.

Index des figures

Figure 1. - Schéma de quelques interactions directs – tirets gris - et indirects - pointillés noirs - lors de l'introduction d'un ennemi exotique (d'après Van Lenteren et al., 2003, modifié et adapté).	17
Figure 2. - Schéma des interactions entre deux prédateurs	26
Figure 3. - Nombre d'observations de <i>Harmonia axyridis</i> en Belgique de septembre 2001 à octobre 2002 (d'après Adriaens et al., 2003).	39
Figure 4. - Distribution géographique des observations de <i>Harmonia axyridis</i> en Belgique de septembre 2001 à octobre 2002. La reproduction est définie lorsque des œufs, des larves ou des pupes sont observées (d'après Adriaens et al., 2003).	40
Figure 5. - Ethogramme représentant les différents comportements de la larve au stade L4 entrant en contact soit avec des œufs ou une autre larve (d'après Yasuda et al. 2001)	44
Figure 6. - Schéma des différentes combinaisons de larves de coccinelles étudiées (en grisé).	45
Figure 7. - Taux globaux d'attaque, de fuite et de prédation pour <i>A. bipunctata</i> et <i>H. axyridis</i>	49
Figure 8. - Taux d'attaque en fonction du stade	51
Figure 9. - Taux de fuite en fonction du stade	51
Figure 10. - Taux de prédation en fonction du stade	52
Figure 11. - Mortalité après 30 minutes et 24h, tous stades confondus, de <i>A. bipunctata</i> et de <i>H. axyridis</i> respectivement mis en présence de L4 de <i>H. axyridis</i> et de L4 d' <i>A. bipunctata</i> . ..	55
Figure 12. - Taux de mortalité après 30 minutes, à différents stades, de <i>A. bipunctata</i> et de <i>H. axyridis</i> en présence respectivement de larve L4 de <i>H. axyridis</i> et de <i>A. bipunctata</i>	57
Figure 13. - Taux de mortalité après 24 h de <i>A. bipunctata</i> et de <i>H. axyridis</i> en présence respectivement de larve L4 de <i>H. axyridis</i> et de <i>A. bipunctata</i>	57
Figure 14. - Localisation sur la larve de la prédation de <i>H. axyridis</i> sur <i>A. bipunctata</i>	58
Figure 15. - Estimation de l'effectif de la population de pucerons après 15 jours en fonction de la densité de pucerons initiale soit 5, 10, 15, 20 pucerons.	59
Figure 16. - Pourcentage de mortalité respectif de <i>A. bipunctata</i> (figure A) et de <i>H. axyridis</i> (figure B) suivant différentes densités de coccinelles, le 11 avril et le 17 avril.	61
Figure 17. - Estimation de l'effectif des populations de pucerons présentes dans le système contenant soit <i>A. bipunctata</i> (figure A) soit <i>H. axyridis</i> (figure B) suivant différentes densités de coccinelles.	62
Figure 18. – Schéma du classement PROMETHEE 1	65
Figure 19. – Plan GAIA (Delta = 90,63 %)	67
Figure 20. – Schéma de la modification du poids de l'incidence environnementale.	67

Index des tableaux

Tableau 1. - Echelle qualitative pour la probabilité (Van Lenteren <i>et al.</i> , 2003).	24
Tableau 2. - Echelle qualitative pour l'amplitude (Van Lenteren <i>et al.</i> , 2003).....	24
Tableau 3. - Prix d'un traitement (prix pour traiter 100 m ²)	93
Tableau 4. - Incidence environnementale	94
Tableau 5. - Performance des larves (nombre de pucerons consommés)	94
Tableau 6. - Fécondité (nombre œufs).....	95
Tableau 7. - Température d'activité (°C)	95

Index des photographies

Photographie 1.- Cages du système expérimental.	46
Photographie 2. - Larve d'A. bipunctata (L4) se heurtant au épines d'une larve d'H. axyridis (L2).....	53
Photographie 3. - Larve d'H. axyridis (L4) dévorant une larve d'A. bipunctata (L1).	53
Photographie 4. - Larve d'A. <i>bipunctata</i> (L4) attaquant une larve d' <i>H. axyridis</i> (L3) sur sa face ventrale.	53
Photographie 5. - Cadavre de la larve d'H. axyridis (L3)	53
Photographie 6. - Larve d'H. axyridis (L4) attaquant une larve d'A. bipunctata (L4).	54