

## Entomologie

# PARTAGE DES RESSOURCES TROPHIQUES CHEZ LES COCCINELLES

par

Lounes SAHARAOUI<sup>1</sup>, Jean Louis HEMPTINNE<sup>2</sup>

et Alexandra MAGRO<sup>3</sup>

Dans cette étude, nous avons tenté de comprendre le phénomène de succession temporel des espèces de coccinelles et vérifier l'hypothèse selon laquelle les petites coccinelles arrivent et se servent les premières des ressources alimentaires avant les grandes. De même, les différents compétiteurs des coccinelles ont été identifiés et leur place dans la communauté a été abordée. L'étude du partage des ressources a été retenue pour les groupes trophiques aphidiphages et coccidiphages. Il ressort de nos résultats qu'en général, sur les plantes basses cultivées, les grandes coccinelles – *Coccinella (Coccinella) septempunctata* Linné et *Hippodamia (Adonia) variegata* Goeze – sont les premières à se reproduire sur la culture avec un décalage temporel entre les deux espèces. En revanche, les petites coccinelles, représentées surtout par les Scymninae Mulsant, interviennent au début et durant la phase décroissante des pullulations de pucerons mais uniquement pour se nourrir. Sur agrumes et autres arbres fruitiers, c'est plutôt la petite coccinelle *Scymnus (Pullus) subvillosus* (Goeze) qui s'installe la première. C'est aussi la première qui se reproduit aux dépens des premières colonies de pucerons installées sur les jeunes pousses de la culture. Les autres taxons arrivent progressivement par la suite. Quand la nourriture reste disponible, certaines d'entre elles peuvent se reproduire, c'est le cas des espèces : *H. variegata*, *Oenopia doublieri* (Mulsant) et *Adalia (Adalia) decempunctata* (Linné). Chez les coccidiphages, la coccinelle *Chilocorus bipustulatus* (Linné) est prédominante et la plus active. Elle commence à pondre très tôt vers le début du printemps sur les premières colonies de cochenilles

---

1. École Nationale Supérieure Agronomique, Département de Zoologie Agricole et Forestière 16200, El-Harrach, Alger, Algérie. E-mail : sahlounes@yahoo.fr.

2. École Nationale de Formation Agronomique, 2, route de Narbonne, BP 22687, F- 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France. E-mail : jean-louis.hemptinne@educagri.fr.

3. École Nationale de Formation Agronomique, 2, route de Narbonne, BP 22687, F- 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France. E-mail : alexandra.magro@educagri.fr.

## Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)

diaspines de la génération printanière. Les petites coccinelles, représentées par les genres *Nephus* Mulsant, *Pharoscymnus* Bedel, *Rhyzobius* Stephens et *Scymnus* Kugelann, s'activent durant toute la période verno-estivale et se reproduisent le plus souvent en été. Parmi les consommateurs aphidiphages, les coccinelles et les parasites sont les premiers à s'installer sur les cultures. Elles sont suivies par les Ceccidomyiidae Newman puis les Anthocoridae Fieber. Les Chrysopidae Schneider et les Syrphidae Latreille interviennent par la suite durant la phase décroissante des populations des pucerons. Chez les coccidiphages, les parasites (Hyménoptères) sont souvent les premiers à investir la culture, elles sont suivies par les Coccinellidae Latreille, puis les Nitidulidae Linné et les Chrysopidae. En ce qui concerne le partage des ressources, les coccidiphages trouvent souvent une nourriture diversifiée et sélective durant toute l'année pour terminer leurs cycles. Cette abondante biomasse de nourriture va certainement exclure toute sorte de cannibalisme ou de compétition entre consommateurs. En revanche, les aphidiphages ne trouvent pas souvent une nourriture suffisante en raison des perturbations dans la disponibilité de leur proie.

**Mots-clés** : Coccinelles, Partage des ressources, Pucerons, Cochenilles, Agrosystèmes.

### Division of trophic resources in ladybirds

In this study, we attempted to understand the phenomenon of temporal succession of ladybird species and to check the assumption that small ladybirds arrive first and exploit food resources before the larger species arrive. Also, the various competitors of ladybirds were identified and their place in the community was determined. The study of resource sharing was adopted for the aphidophagous and coccidophagous trophic groups. Sampling was carried out for two crop types, cereals and citrus fruits, in Algeria. The results obtained show that, in general, the large ladybirds *Coccinella* (*Coccinella*) *septempunctata* Linné and *Hippodamia* (*Adonia*) *variegata* Goeze are the first to reproduce on low cultivated plants, with a temporal gap between the two species. On the other hand, the small ladybirds, represented especially by Scymninae Mulsant, intervene at the start and during the decline of aphid infestations, but only for feeding. On citrus fruits and other fruit trees, it is instead the small ladybird *Scymnus* (*Pullus*) *subvillosus* (Goeze) that settles first. It is also the first to reproduce at the expense of the first aphid colonies installed on the young plants of the crop. The other taxa arrive progressively thereafter. When food remains available, some of the ladybird species can reproduce, namely *H. variegata*, *Oenopia doublieri* (Mulsant) and *Adalia* (*Adalia*) *decempunctata* (Linné). Among the coccidophagous species, the large ladybird *Chilocorus bipustulatus* (Linné) is prevalent and the most active. It starts to lay very early, towards the beginning of spring, on the first colonies of diaspine cochineals of the spring generation. The small ladybirds, represented by the genera *Nephus* Mulsant, *Pharoscymnus* Bedel, *Rhyzobius* Stephens and *Scymnus* Kugelann, are active throughout the spring-summer period and generally reproduce in summer. Among the aphid enemies, the parasites (Hymenoptera) are often the first to establish themselves, followed by ladybirds and then Ceccidomyiidae Newman and Anthocoridae Fieber. Chrysopidae Schneider and Syrphidae Latreille intervene once the populations of aphids are in decline. With regards to resource sharing, the coccidophages often find a diversified and selective food source throughout the year that enables them to complete their cycles. This abundant biomass of food certainly will certainly preclude any form of cannibalism or competition between consumers. On the other hand, the aphidophagous species often do not find sufficient food, due to fluctuations in the availability of their prey.

**Keywords**: Ladybirds, resource sharing, aphids, scale-insects, Agrosystems.

## Partage des ressources trophiques chez les coccinelles

### Introduction

Les coccinelles sont habituellement regardées en termes de taille d'espèces consommables (SCHOENER, 1974). Pour le cas des coccinelles aphidiphages, les petites espèces ont besoin de plus faibles densités de populations de pucerons pour la reproduction que les espèces de grande taille (DIXON, 2007). Dans le but de tester cette hypothèse, HONEK *et al.* (2008) ont démontré que la petite *Propylea quatuordecimpunctata* (Linné) était plus efficace lorsqu'elle exploitait une densité de proies plus faible, car elle produisait proportionnellement plus d'œufs durant les premiers stades de l'infestation de pucerons par rapport à *Coccinella septempunctata*, qui est de taille beaucoup plus grande.

Les colonies de pucerons augmentent, jusqu'à atteindre, au terme d'une croissance exponentielle, des pics de grandes abondances. Elles sont exploitées par une séquence d'ennemis naturels qui est relativement constante d'année en année (STEWART *et al.*, 1991 ; DIXON, 2000). La gestion de l'allocation d'énergie entre la recherche de patches convenables et la reproduction est particulièrement cruciale pour le succès reproducteur des femelles (FERRER, 2008).

Plusieurs espèces de coccinelles peuvent coexister dans une colonie de pucerons, même si les plus petites semblent être plus disposées à exploiter la ressource avant les grandes coccinelles. (POLIS *et al.*, 2007). La présence et l'absence de compétiteurs sont des éléments à prendre en compte pour caractériser la qualité d'un patch. La compétition inter- et intraspécifique est un élément important, influençant le comportement naturel des coccinelles en général. Lorsque les coccinelles exploitent une nourriture limitée dans le temps ou en faible quantité, le risque est que, si cette ressource vient à manquer, le nombre de consommateurs augmente. À cela s'ajoute la prédation intra-guilde (MARTINI, 2010). Afin de minimiser le risque de prédation intra-guilde, différentes espèces aphidiphages auraient coévolué de façon à se partager les pontes dans le temps et l'espace (CODERRE *et al.*, 1987 ; MUSSER & SHELDON, 2003).

Le cannibalisme est souvent décrit comme une adaptation au manque de nourriture et permet à des communautés de perdurer même en cas de pénurie alimentaire (MARTINI, 2010). Le taux de cannibalisme est supposé être modulé par la quantité de ressources alimentaires (AGARWALA & DIXON, 1992), mais aussi par la densité de prédateurs présents (PERVEZ *et al.*, 2004). En conséquence, la ressource doit être présente suffisamment longtemps pour permettre un partage entre plusieurs prédateurs qui se succéderaient. On s'attend à ce qu'il y ait au moins une meilleure réponse numérique. La réponse au marquage des colonies, implique que les prédateurs ne développent pas de réponse numérique et, en conséquence, ont peu d'impact sur l'abondance de leurs proies (HEMPTINNE *et al.*, 1992 ; KINDLMANN & DIXON, 1999).

L'objectif de ce travail est d'étudier le cas de partage des ressources par des coccinelles aphidiphages et coccidiphages. Dans ce contexte, on doit vérifier l'hypothèse que les petites espèces arrivent et exploitent les premières les ressources avant

## Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)

les grandes coccinelles. Nous essayerons de mettre en évidence des patrons de successions et de partage des ressources dans deux types d'habitats (céréales et agrumes) agronomiques pour les coccinelles et leurs guildes.

Les pucerons, constituent des ressources abondantes pour les coccinelles, mais relativement limitées dans le temps. On observe cependant un gradient : les pucerons sont plus éphémères. Qu'en est-il des cochenilles ? Ces ressources attirent de nombreux consommateurs. La question est de savoir comment se succèdent ces consommateurs dans le temps, qui arrive le premier, se reproduit le premier et, pour les coccinelles qui évoluent ensemble, comment se partagent les pontes dans le temps et dans l'espace ?

## Matériel et méthodes

### Cas des pucerons

L'essentiel de l'étude s'appuie sur des dénombrements simultanés et réguliers des différents stades de développement des coccinelles aphidiphages et de leurs proies sur céréales et agrumes.

- Pour le cas des pucerons des céréales, nous avons choisi une parcelle de blé de deux hectares au sein de l'Institut technique des grandes cultures (ITGC) de Oued Smar El-Harrach (Alger). Afin de réaliser un relevé homogène et représentatif, la parcelle a été divisée en quatre blocs homogènes de 25 m<sup>2</sup> chacun. Au total, dix-neuf relevés ont été effectués à raison de trois prélèvements par mois, de janvier à juillet 2007. Pour la collecte des coccinelles, un filet fauchoir a été utilisé entre 8 h et 10 h du matin, au moment où les coccinelles sont peu actives. Pour les pucerons aptères, les œufs, les larves et les nymphes de coccinelles, nous avons prélevé dans chaque carré un échantillon d'une tige infestée de pucerons. Chaque prélèvement a été mis individuellement dans un sachet en papier pour un dénombrement en laboratoire. Pour la collecte des adultes ailés de pucerons, l'emploi de pièges attractifs (bassines jaunes) s'est avéré nécessaire pour chaque carré. Les pucerons ont été préparés selon la méthode décrite par HILLE RIS LAMBERS (BLACKMAN & EASTOP, 1984) et l'identification a été faite par nos soins à l'aide de la clé de REMAUDIÈRE *et al.* (1997).

- Pour ce qui est des aphides des agrumes, l'étude s'est déroulée dans la région de Rouïba, située à 25 km à l'est d'Alger dans un verger de citronniers (*Citrus limon* Linné, variété *eureka*) âgé de 10 ans et d'une superficie de 2,5 ha.

Les relevés ont été effectués deux fois par mois durant l'année 2007 en adoptant une méthode d'échantillonnage basée sur des dénombrements périodiques et aléatoires des populations (DAGNELIE, 2003). La parcelle a été divisée en 9 unités, renfermant chacune 25 arbres où un seul sujet a été retenu et au sein duquel des battements ont été réalisés à l'aide d'un parapluie japonais à raison de deux coups par direction cardinale plus le centre.

### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles

Nos observations ont été complétées par des prélèvements d'un rameau de 15 cm infesté de pucerons sur chaque direction cardinale plus le centre. Cette méthode a permis le dénombrement des pontes et des larves de la communauté aphidiphage ainsi que celle des pucerons.

#### Cas des cochenilles

Concernant les cochenilles des agrumes, nous avons réalisé notre étude dans le même site que celui des pucerons et avec les mêmes techniques d'échantillonnage. Afin d'identifier les différentes espèces de cochenilles et estimer le niveau de population de chaque espèce, on a prélevé sur chaque arbre un rameau infesté de 15 cm sur chaque direction cardinale plus le centre.

#### Analyses statistiques

Une difficulté est apparue dans la représentation graphique de la relation entre abondance des pucerons et abondance des coccinelles, du fait de la disproportion entre les effectifs des pucerons et ceux des coccinelles. Une transformation de ces valeurs en logarithme permet de tracer une droite de régression. Grâce à cette transformation, il devient possible de corrélérer les densités des pucerons (en log) à celles des larves ou des adultes de coccinelles.

Pour tester l'effet de différentes variables sur les effectifs des coccinelles et leurs proies, nous avons eu recours au logiciel PAST vers. 1.37 (HAMMER *et al.*, 2001). Afin d'estimer le décalage temporel de l'ordre chronologique d'arrivée de coccinelles évoluant sur différents habitats, on a effectué le test crosscorrelation. C'est une méthode standard d'estimation de la mesure dans laquelle deux séries sont corrélées. Considérons deux séries (i) x et y (i) où i = 0, 1, 2 ... N - 1. Le r corrélation croisée au délai d est défini comme :

$$r = \frac{\sum_i [ (x(i) - m_x) * (y(i-d) - m_y) ]}{\sqrt{\sum_i (x(i) - m_x)^2} \sqrt{\sum_i (y(i-d) - m_y)^2}}$$

où  $m_x$  et  $m_y$  sont les moyennes de la série correspondante.

Pour pouvoir comparer les successions des espèces de coccinelles, nous avons calculé le barycentre pour les groupes de coccinelles de petite, de grande taille et les pucerons ayant montré des différences dans les variations temporelles d'abondance. Pour calculer le barycentre, on a utilisé la formule :

–  $B = \Sigma (M_i * in (1 + l'abondance)) / \Sigma (in (1 + l'abondance))$

–  $M_i = \text{Nombre d'individus} / \text{mois } i$

– Corrélations-régressions (SYSTAT vers. 7.0, SPSS 1997 et Excel™).

On a utilisé la corrélation-régression pour mesurer la relation entre les populations des prédateurs (coccinelles) et leurs proies (pucerons ou cochenilles).

## Résultats

Pour mieux expliciter la succession des espèces de coccinelles et le partage des ressources, nous avons regroupé les coccinelles selon leurs régimes alimentaires. Seules les coccidiphages et les aphidiphages ont été prises en considération.

### Partage des ressources et succession des coccinelles aphidiphages

#### Cas des pucerons des céréales

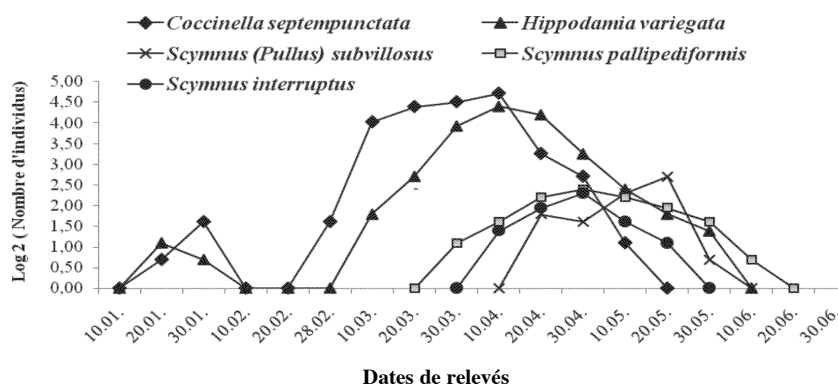
Dans le but de vérifier l'hypothèse selon laquelle les petites coccinelles arrivent avant les grandes (HONEK *et al.*, 2008), nous avons eu recours au test de cross-correlation pour définir par le biais des barycentres le décalage temporel des deux groupes de coccinelles.

À travers le test de crosscorrelation, nous avons tenté d'estimer le décalage temporel de l'ordre d'arrivée des espèces de coccinelles évoluant sur céréales. Il ressort que les coccinelles de grande taille, représentées par les espèces *C. septempunctata* et *H. variegata*, sont celles qui apparaissent les premières dans le champ de blé, avec un décalage temporel significatif de 25 jours (crosscorrelation test,  $p = 7,46.10^{-7}$ ) par rapport aux espèces de petite taille du genre *Scymnus* : *S. subvillosus*, *Scymnus pallipediformis* (Gunther 1958) et *Scymnus interruptus* (Goeze 1777). En revanche, le décalage temporel entre les coccinelles et leurs proies est estimé à 9 jours pour les coccinelles de grande taille (crosscorrelation test,  $p = 0,014$ ) et de 15 jours (crosscorrelation test,  $p = 0,042$ ) chez celles qui sont de petite taille.

La figure 1 révèle que les espèces *C. septempunctata* et *H. variegata* sont les premières qui s'installent dans la culture. Les adultes de ces coccinelles ont été capturés vers la première décade du mois de janvier. En raison des conditions climatiques non encore favorables et de l'absence de nourriture durant la période hivernale, ces espèces n'ont pas pu débiter leurs activités reproductrices. L'amélioration des conditions climatiques et l'élévation du seuil thermique vers le début du mois de mars ont favorisé l'installation des premières populations du puceron *Rhopalosiphum padi* (Linné) et par la suite des espèces *Sitobion fragariae* (Walker) et *Sitobion avenae* (Fabricius) sur les feuilles du blé. Cet apport de nourriture a incité la coccinelle *C. septempunctata* à déposer ses premières pontes vers la deuxième décade du mois de mars au milieu des populations du puceron *R. padi*. Les périodes larvaire et nymphale de cette espèce s'étaleront jusqu'à fin avril. Vers la fin mars, nous notons l'installation d'autres pucerons des céréales : *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) et *Metopolophium dirhodum* (Walker). Cette abondance complémentaire de nourriture a permis à une seconde espèce de coccinelle, *H. variegata*, de se joindre à la première et d'entamer sa reproduction vers le début avril (premières pontes notées le 3 avril), reproduction qui s'étalera jusqu'à mi-mai.

À travers le suivi des espèces *C. septempunctata* et *H. variegata* sur d'autres cultures herbacées (trèfle, fève et luzerne) dans le nord et le sud algérien, nous avons relevé un ordre d'arrivée similaire des deux espèces.

### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles



**Figure 1**

Succession des espèces de coccinelles aphidiphages répertoriées sur céréales à Oued Smar (secteur algérois) en 2007.

*Succession of of aphid-eating ladybird species found on cereals at Oued Smar (Algiers area) in 2007.*

Les autres coccinelles, en l'occurrence *S. pallipediformis*, *S. interruptus* et *S. subvillosus*, ont été capturées vers fin mars. Néanmoins, on doit signaler l'absence des œufs et des larves de ces trois espèces. Ceci implique que ces coccinelles vivent isolément sous forme d'adultes sexuellement inactifs.

### Relation entre les coccinelles et les pucerons des céréales

Les coccinelles se trouvant dans la parcelle bénéficient d'une nourriture diversifiée. Celle-ci est constituée de pas moins de cinq espèces de pucerons inféodées aux céréales (*R. padi*, *S. avenae*, *S. fragariae*, *R. maidis* et *M. dirhodum*). L'espèce *R. padi* étant prédominante, elle constitue la proie principale des coccinelles et autres prédateurs de la même guildes.

Cette importante biomasse de nourriture a permis aux coccinelles *C. septempunctata* et *H. variegata* de développer des descendance viables d'avril à mai. Elle a permis également aux autres espèces du genre *Scymnus* de s'alimenter pour développer leurs gonades en vue de migrer vers d'autres sites pour se reproduire. Durant cette période, un maximum de pucerons a été dénombré, totalisant 532 individus. En comparaison avec la communauté des coccinelles, un effectif maximal de 181 individus a été enregistré vers mi avril, représentant ainsi 24,30 % de la population globale. Toutefois, il est à signaler que les pontes des coccinelles ont été synchronisées avec l'apparition des pucerons *R. padi*, *S. avenae* et *S. fragariae*. De ce fait, les larves ont pullulé durant la période où la ressource alimentaire était excédentaire (avril-mai). La disponibilité des pucerons en mois d'avril sur céréale a permis à la coccinelle *C. septempunctata* de compléter tout son cycle biologique. Par contre, le cycle de *H. variegata* a subi des perturbations en raison du manque de nourriture. En effet, une chute brutale des populations aptères a été notée à partir du début mai, où seuls des individus ailés ont persisté par la suite (Fig. 2).

## Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)

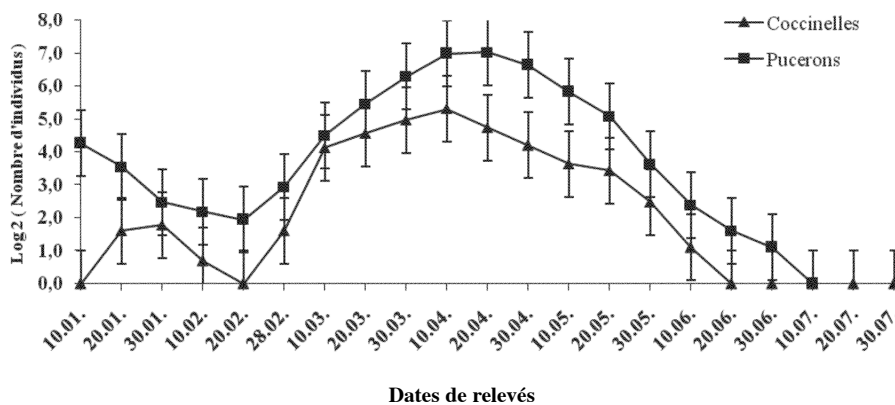


Figure 2

Évolution temporelle des coccinelles aphidiphages et leurs proies (pucerons) sur blé à Oued Smar (secteur algérois) en 2007.

Temporal evolution of aphid-eating ladybirds and their prey (aphids) on wheat at Oued Smar (Algeria area) in 2007.

La présence des coccinelles aphidiphages sur céréales est étroitement liée à la présence des pucerons qui sont représentés surtout par l'espèce *R. padi* ( $r = 0,90$ ). Autrement dit, les populations des coccinelles aphidiphages sont d'autant plus importantes que la ressource est abondante. Dans le même ordre d'idées, l'analyse de la variance nous donne une différence hautement significative ( $F = 36,78$ , ddl, 12,6 ;  $Pr > F = 0,0001$ ), indiquant que la présence des coccinelles aphidiphages dépend de celle des pucerons.

### Cas des pucerons des agrumes

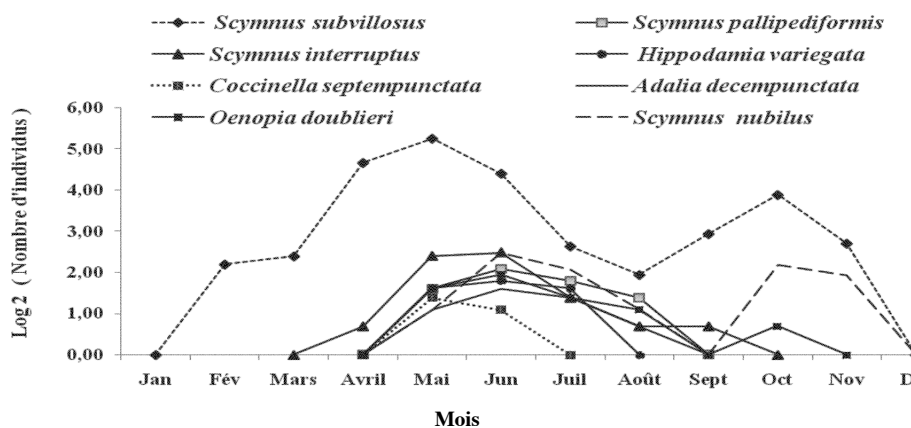
L'activité des aphidiphages est instable sur agrumes en raison des variations de la disponibilité de la nourriture. Cette dernière constitue un facteur trophique essentiel pour la reproduction et le développement des coccinelles. La présence et l'abondance des pucerons inféodés aux agrumes, en l'occurrence *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe) et *Aphis citricola* (Van Der Goot), dépendent de l'importance des différentes poussées de sève (printanière, estivale et automnale).

L'analyse des données montre que la petite coccinelle *S. subvillosus* est la première qui s'installe sur agrumes. Un décalage significatif de 30 jours sépare l'apparition de cette espèce et des autres coccinelles de grande taille, en l'occurrence *O. doublieri*, *H. variegata* et *A. decempunctata* (crosscorrelation test,  $p = 1.59.10^{-3}$ ). Le même test nous renseigne également sur le décalage de l'ordre d'arrivée des coccinelles et leurs proies : 8 jours (crosscorrelation test,  $p = 1.15.10^{-3}$ ) pour *S. subvillosus* ; 25 jours (crosscorrelation test,  $p = 2.66.10^{-4}$ ) pour les autres coccinelles.

Les premiers adultes de l'espèce *S. subvillosus* sont observés vers la fin février. C'est aussi la seule qui se reproduit sur agrumes. Les premières pontes de



### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles



**Figure 3**

Évolution temporelle des coccinelles aphidiphages répertoriées sur citronnier à Rouïba (secteur algérois) en 2007.

*Temporal evolution of aphid-eating ladybirds found on lemon trees at Rouïba (Algiers area) in 2007.*

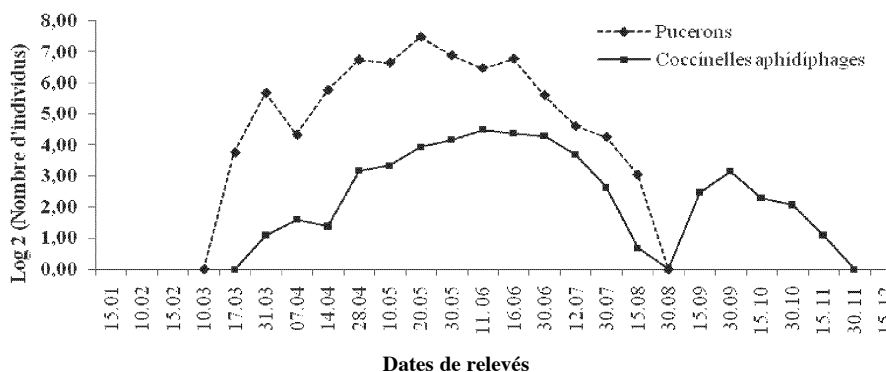
cette coccinelle ont lieu vers la troisième semaine du mois d'avril au milieu des colonies des pucerons *T. aurantii* et *A. citricola* installées sur les jeunes pousses de la poussée printanière. Une intense activité de ce *Scymnus* est observée aux mois d'avril et mai. Un autre *Scymnus* fait son apparition vers la fin avril, il s'agit de *S. interruptus*. Néanmoins, sa présence sous forme adulte indique que cet aphidiphage préfère se reproduire ailleurs. Sur agrumes, les poussées verno-estivales sont souvent infestées de pucerons. Cette abondante nourriture a permis à d'autres espèces de s'installer sur agrumes, mais pour seulement se nourrir. Il s'agit par ordre des espèces : *S. pallipediformis*, *Scymnus (Scymnus) nubilus* (Mulsant), *H. variegata*, *C. septempunctata*, *A. decempunctata* et *O. dublieri*. Ces taxons ont été récoltés seulement sous forme adulte et en état isolé.

En automne, la nourriture des coccinelles est composée seulement de quelques rares colonies de pucerons installées sur la poussée de sève automnale. Celle-ci ne permet pas à *S. subvillosus* et aux autres espèces présentes de se reproduire mais seulement de se nourrir avant d'entrer en hibernation (Fig. 3).

### Relation entre les coccinelles et les pucerons des agrumes

L'analyse des courbes de la figure 4 montre que l'activité des coccinelles aphidiphages est en relation avec la présence et l'abondance de leur nourriture. Sur agrumes, les poussées de sève jouent un rôle important dans l'état d'infestation des pucerons, nourriture essentielle des coccinelles. Dans le cas de ce travail, la poussée de sève printanière qui abrite les premières infestations des pucerons *A. citricola* et *T. aurantii* a permis aux premiers adultes des coccinelles *S. subvillosus* et *S. interruptus* de se nourrir et de développer leurs gonades. Une forte infestation des puce-

### Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)



**Figure 4**

Variations temporelles des coccinelles aphidiphages et leurs proies (pucerons) sur citronnier à Rouïba (Mitidja) en 2007.

*Temporal variations of aphidophagous ladybirds and their prey (aphids) on lemon trees at Rouïba (Mitidja) in 2007.*

rons a été observée à partir de la fin avril, provoquée par le chevauchement des poussées de sève verno-estivales. Un pic de 3628 individus par arbre a été noté vers la fin mai. Cette abondante nourriture a permis à l'espèce *S. subvillosus* de se reproduire et développer des descendance viables d'une part, et l'arrivée d'autres coccinelles d'autre part. Au cours de cette période, nous avons répertorié pas moins de six espèces de coccinelles (*S. pallipediformis*, *S. nubilus*, *H. variegata*, *C. septempunctata*, *A. decempunctata* et *O. doublieri*) totalisant une moyenne maximale de 34 individus par arbre notée vers la fin mai.

En automne, les conditions climatiques défavorables et la rareté des feuilles fraîches sur agrumes ont réduit davantage les infestations des pucerons. Cette situation a perturbé l'activité des coccinelles car seuls des individus adultes de quelques espèces sont restés dans le verger et ont mené une vie ralentie avant d'entrer en hibernation. Une moyenne de 4,6 individus par arbre a été notée vers la fin septembre. La ressource trophique est un élément essentiel dans l'évolution spatiotemporel des coccinelles ( $r = 0,68$ ). L'analyse de la variance calculée pour le cas des coccinelles évoluant sur agrumes nous donne une différence hautement significative ( $F = 36,78$ , ddl, 12,6 ;  $Pr > F = 0,0001$ ), indiquant que la présence des coccinelles aphidiphages dépend de celle de la nourriture.

#### Partage des ressources et succession des coccinelles coccidiphages

##### Cas des cochenilles des agrumes

Le test de crosscorrelation montre que les coccinelles de grande taille, représentées par les espèces *Chilocorus bipustulatus* (Linné) et *Rodolia cardinalis* (Mulsant), sont les premières à apparaître dans la parcelle avec un décalage temporel de 8 jours par rapport aux espèces de petite taille : *Pharoscyrmus setulosus*

### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles

(Chevrolat), *Rhyzobius lophantae* (Blaisdell), *Rhyzobius chrysomeloides* (Herbst), *Nephus (Nephus) peyerimhoffi* (Sicard) et *Scymnus (Mimopullus) marinus* (Mulsant) (crosscorrelation test,  $P = 1,006.10^{-5}$ ). En revanche, le test ne désigne pas la présence d'un décalage temporel significatif entre les coccinelles et leurs proies (cochenilles) (crosscorrelation test,  $p = 0,203$  et  $p = 0,398$ ).

Comme le montre la figure 5, les espèces de grande taille *C. bipustulatus* et *R. cardinalis* sont les premières à s'installer dans le verger. Les adultes de ces coccinelles ont été observés vers le début mars, suite à l'amélioration des conditions climatiques. Les petites coccinelles, en l'occurrence *P. setulosus* et *N. peyerimhoffi*, rejoignent le verger à partir de la deuxième décennie du mois d'avril. Les autres (*R. lophantae*, *R. chrysomeloides* et *S. marinus*) interviennent un peu plus tard.

Les fortes fluctuations de cochenilles, représentées par pas moins de 10 espèces sur agrumes, ont favorisé la coccinelle *C. bipustulatus* à déposer ses premiers œufs vers le début avril. Les autres coccinelles généralistes, en l'occurrence *P. setulosus* et *R. lophantae*, pour lesquelles nous avons observé une intense activité aux mois de mai et juin, ne peuvent la concurrencer en raison de leur petite taille. L'activité des espèces spécialisées *R. cardinalis*, *S. marinus* et *N. peyerimhoffi* est très variable en raison de l'instabilité de leur nourriture principale. En effet, la rareté actuelle de la cochenille *Icerya purchasi* (Maskell) en Algérie, alors qu'elle ravageait dans les années 1920 la presque totalité de nos vergers agrumicoles, ne permet pas à son prédateur, la coccinelle *R. cardinalis*, de se reproduire d'une manière permanente sur agrumes. Sa présence est souvent occasionnelle ; elle développe en général une seule génération annuelle verno-estivale sur agrumes. La deuxième espèce spécialisée, *N. peyerimhoffi*, est en revanche très active ; elle se reproduit à partir du début mai avec une génération supplémentaire en automne (octobre) et ceci grâce à la présence de sa nourriture essentielle composée des espèces *Pseudococcus citri* (Risso) et *Pseudococcus adonidum* (Linné).

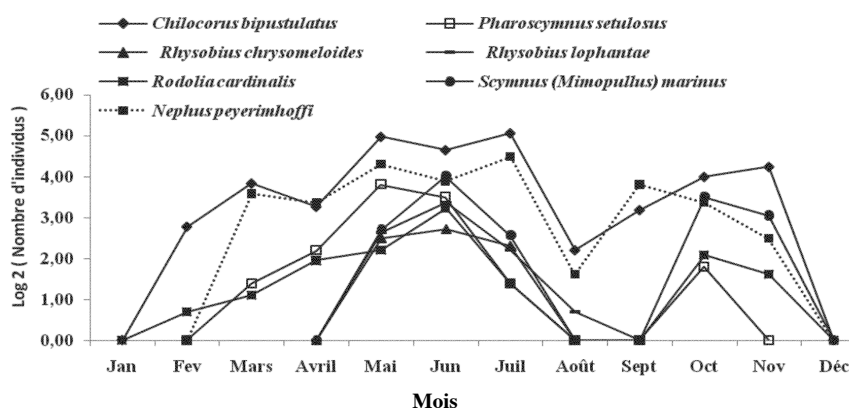


Figure 5

Évolution temporelle des coccinelles coccidiphages sur citronnier à Rouiba (secteur algérois) en 2007.  
Temporal evolution of coccidiphage ladybirds on lemon trees at Rouiba (Algiers area) in 2007.

## Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)

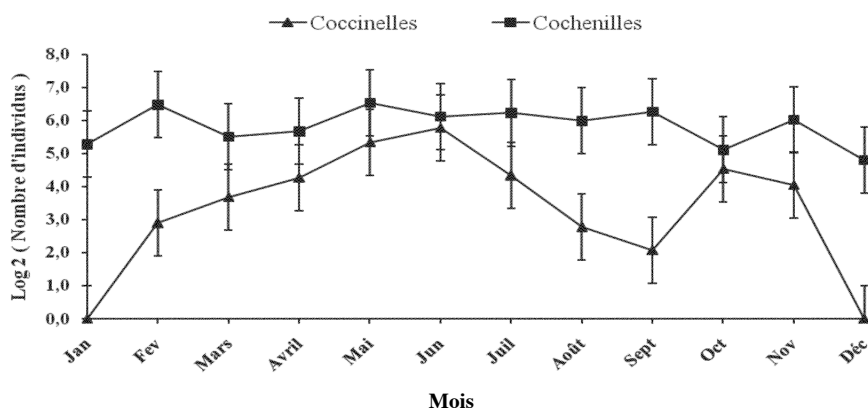
### Relation entre les coccinelles et les cochenilles des agrumes

Les coccidiphages, augmentent leurs effectifs entre mai et juin avec un maximum de 37,22 individus par arbre, soit 20,3 % de la population globale enregistrée en juin. Une autre période d'activité de moindre intensité est enregistrée en automne (octobre-novembre). Ceci coïncide avec le développement des trois générations des cochenilles sur agrumes (deux verno-estivales et une automnale). Selon nos observations, l'évolution des proies (cochenilles) et celle des coccinelles sont synchrones. Par ailleurs, la réponse des prédateurs est assez faible eu égard aux fortes variations des infestations des cochenilles et plus particulièrement les Diaspines : *Lepidosaphes beckii* (Newman), *Lepidosaphes gloverii* (Packard), *Aonidiella aurantii* (Maskell) et *Chrysomphalus dyctyospermi* (Morgan) (Fig. 6). La disponibilité de nourriture écarte tout risque de compétition interspécifique ou de cannibalisme chez les coccinelles coccidiphages. L'analyse de la variance montre une différence non significative ( $F=1,037$ , ddl, 9,1 ;  $Pr > F=0,648$ ), ce qui signifie que les coccinelles coccidiphages ne peuvent en aucun cas réguler les fortes infestations des cochenilles, qui dépassent souvent le seuil tolérable. En contrepartie, nous avons relevé une corrélation significative entre les populations des coccinelles coccidiphages et celles de leurs proies  $r = 0.57$ .

### Partage des ressources dans la guildes des coccinelles aphidiphages

Parallèlement au suivi des populations de coccinelles, nous nous sommes intéressés aux autres ennemis naturels des pucerons et des cochenilles.

Le cortège des aphidiphages est représenté par douze (12) espèces réparties entre six (6) familles : les Coccinellidae et les Anthocoridae prédominent, représentant respectivement 47,57 % et 29,90 % des ennemis naturels des pucerons vivants



**Figure 6**

Évolution temporelle des coccinelles coccidiphages et leurs proies (cochenilles) sur agrumes à Rouiba (Secteur algérois) en 2007.

Temporal evolution coccidiphage ladybirds and their prey (scale-insects) on lemon trees at Rouiba (Algiers area) in 2007.

### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles

sur agrumes. Celles-ci sont suivies par les Cecidomyiidae, les Chrysopidae et les Syrphidae, avec 11,96 %, 6,54 % et 1,95 % respectivement. Lors de nos relevés, une seule espèce de parasite de pucerons des agrumes (*Lysiphlebus ambiguus* Haliday) a été identifiée (2,09 %).

Afin de mieux expliquer le partage des ressources et la succession entre espèces de la guilda aphidiphage, nous avons suivi l'évolution des différentes espèces sur citronnier.

Nos résultats révèlent que les coccinelles sont les premières à s'installer sur les agrumes pour se nourrir. Les adultes de *S. subvillosus* ont été observés vers février puis ont été suivis par le parasite *L. ambiguus* qui a attaqué la communauté de pucerons *T. aurantii* et *A. citricola* vers fin mars d'une part, et la cécidomyie *Aphidolites aphidimyza* (Rondani) vers début avril d'autre part. Les larves de cette dernière partageaient sa nourriture avec la coccinelle *S. subvillosus* durant avril. Enfin, la punaise, *Anthocoris nemoralis* (Fabricius), le chrysope, *Chrysoperla carnea* (Stephens), et le syrphé, *Episyrphus balteatus* (De Geer), sont intervenus tardivement vers le début mai. Les œufs et les larves de ces espèces ont été observés durant le mois de mai sur le peuplement de pucerons de la poussée de sève estivale.

Les premières colonies de pucerons installées sur les feuilles fraîches de la première poussée de sève (printanière) ont été prédatées par *S. subvillosus*, *A. aphidimyza* et parasitées par *L. ambiguus*. Ceci peut s'expliquer par la présence des larves de ces prédateurs au milieu des colonies de pucerons *A. citricola* et *T. aurantii* vers la deuxième quinzaine du mois d'avril. Cette activité larvaire s'est poursuivie de mai à fin juin pour l'espèce *S. subvillosus* avec des moyennes allant de 9,11 et 5,22 individus par arbre dénombrés au mois de mai. Les larves d'*A. nemoralis* et de *C. carnea* ont accru leurs effectifs également en mai grâce à la présence de fortes populations de pucerons sur la végétation fraîche des poussées de sève verno-estivale. Des pics de 11,22 et 3,22 individus par arbre ont été relevés durant le mois de mai pour ces deux espèces. Chez les Syrphidae, malgré la présence très marquée des adultes d'*E. balteatus*, peu de larves de cette espèce ont été dénombrées sur les échantillons prélevés. Une moyenne maximale de 1,11 larve par arbre a été notée au mois de juin, et seulement quatre larves âgées ont été dénombrées durant tout le mois de mai. À partir du mois de juillet, seuls les adultes des coccinelles, des anthocorides et quelques chrysopes isolés qui sont restés dans le verger se sont alimentés à partir des rares pucerons de la poussée estivale (Fig. 7).

### Partage des ressources dans la guilda des coccinelles coccidiphages

Les coccidiphages inventoriés sur agrumes sont au nombre de 10 espèces (SAHARAOUÏ *et al.*, 2009) représentant trois familles. Les Coccinellidae, avec huit espèces, sont dominantes et les plus actives ; elles représentent 59,26 % du peuplement des ennemis naturels des cochenilles. Elles sont suivies par les Aphelinidae Thomson et les Nutilidae avec une seule espèce chacune, représentant respectivement 22,59 % et 18,15 % du peuplement.

## Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)

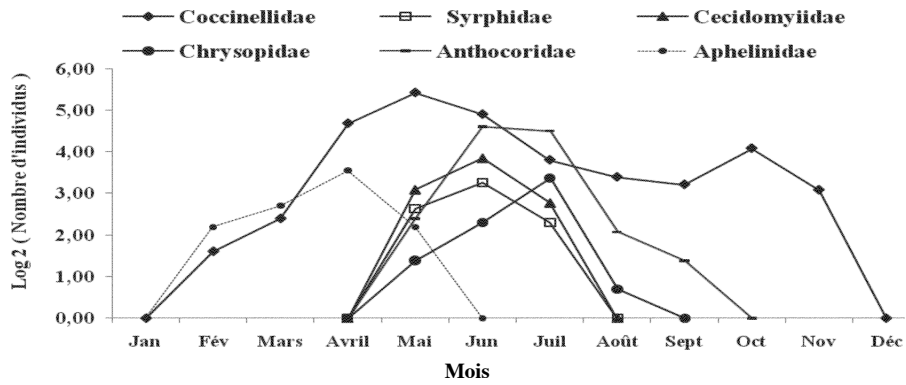


Figure 7

Évolution temporelle des coccinelles aphidiphages et leurs prédateurs associés sur agrumes à Rouiba (secteur algérois) en 2007.

*Temporal evolution of aphid-eating ladybirds and their predators on lemon trees at Rouiba (Algiers area) in 2007.*

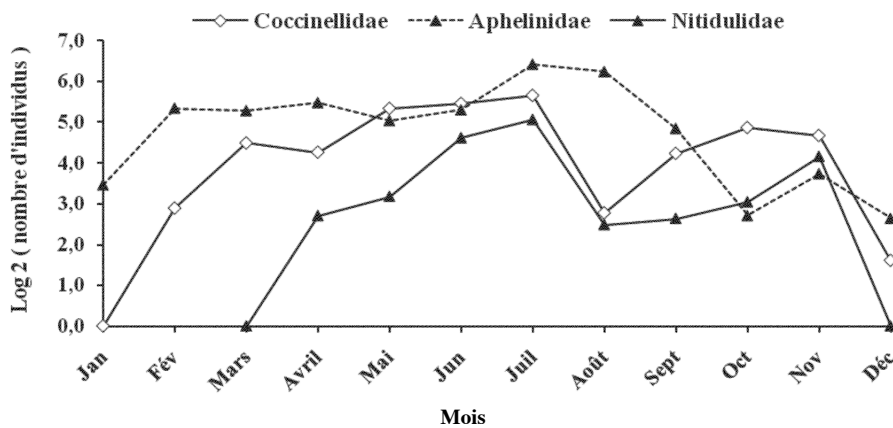


Figure 8

Évolution temporelle des coccinelles coccidiphages et leurs guildes sur citronnier à Rouiba (Mitidja) en 2007.

*Temporal evolution of coccidiphagous ladybirds and their guilds on lemon trees at Rouiba (Mitidja) in 2007.*

Nos résultats montrent que les Coccinellidae présentent une intense activité sur les générations verno-estivale et automnale des cochenilles. Toutes ces espèces se reproduisent et développent des descendance viables entre avril et juillet puis en octobre et novembre. Un pic de 14,44 individus par arbre a été noté au mois de juin. Les coccinelles sont concurrencées par le parasite *Aphytis lepidosaphes* Compere très actif sur les générations automnale et printanière des cochenilles diaspines. L'espèce *Cebocephalus* sp. (Nutilidae) est un prédateur non négligeable du fait de sa

### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles

densité très importante et ce, malgré sa petite taille. Cette espèce joue un rôle de nettoyage après le passage de la grande coccinelle *C. bipustulatus*, ce qui justifie son intense activité en été. Une moyenne de 11,22 individus par arbre a été notée au mois de juillet (Fig. 8).

Malgré l'abondance des ennemis naturels des cochenilles, on peut dire que l'impact des coccinelles et des autres prédateurs reste très faible sur les populations des cochenilles. Il ne peut donc se maintenir un équilibre en raison des fortes fluctuations des cochenilles, d'où la nécessité d'associer d'autres méthodes de lutte afin de réduire les infestations de cochenilles sur agrumes à un seuil tolérable.

### Discussion et conclusion

À travers cette étude, nous avons mis en évidence des patrons de succession et de partage des ressources trophiques (pucerons et cochenilles) chez le peuplement de coccinelles et les autres prédateurs associés. L'interaction entre les coccinelles et leurs proies a été examinée dans le but de vérifier comment se succèdent ces consommateurs dans le temps : qui arrive le premier, se reproduit le premier. Dans ce cadre, plusieurs théories et hypothèses ont fait l'objet d'une vérification.

#### Cas des pucerons

Dans ce cadre, nous avons tenté de vérifier la théorie qui dit que les petites coccinelles arrivent avant les grandes dans la culture (HONEK *et al.*, 2008). Nos résultats, montrent que sur cultures herbacées (trèfle, fève, luzerne, poivron, etc.), les coccinelles de grande taille, *C. septempunctata* et *H. variegata*, sont celles qui se reproduisent les premières avec un décalage temporel d'environ 15 jours (d'après le test de crosscorrelation). L'arrivée de *C. septempunctata* coïncide avec l'installation des premières colonies des pucerons aptères sur la culture. La disponibilité de la nourriture suite à l'arrivée d'autres pucerons favorise l'espèce *H. variegata* à déposer ses premiers œufs un peu plus tard. CODERRE *et al.* (1987) rapportent qu'afin de minimiser le risque de prédation intra guildes, différentes espèces aphidiphages auraient coévolué de façon à se partager les pontes dans le temps et l'espace.

Les espèces de petite taille représentées par les *Scymnini* (*S. subvillosus*, *S. pallipediformis* et *S. interruptus*) s'installent dans la culture soit au début de l'arrivée des premiers ailés de pucerons ou à partir de la chute de la population de proies, mais sans toutefois développer des descendances viables sur céréales. D'après nos observations, ces petites coccinelles se reproduisent sur des plantes spontanées et vont rejoindre par la suite les autres cultures pour se nourrir.

Contrairement aux cultures herbacées, la petite coccinelle *S. subvillosus* est souvent la première qui s'installe et se reproduit sur les arbres et les arbustes, nous l'avons observé sur les agrumes, les rosacées et quelques arbustes tels que *Pittosporum tobira* (Thunberg), *Ligustrum japonicum* (Thunberg) et *Nerium oleander* (Linné). Les espèces de grandes tailles, en l'occurrence *H. variegata*, *A. decem-*

### Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)

*punctata*, *O. doublieri*, *C. septempunctata* et *Calvia (Anisocalvia) quatuordecimguttata* (Linné) interviennent suite à l'accroissement de la population proie. Parmi ces dernières, une seule assure la reproduction mais rarement deux sur le même arbre, les autres émigrent vers d'autres cultures pour développer des descendance viables. En effet, plusieurs auteurs ont noté que les coccinelles s'abstiennent de pondre en présence de larves d'autres espèces conspécifiques (DOUMBIA *et al.*, 1998 ; YASUDA *et al.*, 2000 ; AGARWALA *et al.*, 2003). À titre d'exemple, l'espèce *S. subvillosus* est la première qui se reproduit sur grenadier ; elle est suivie par soit *H. variegata*, *O. doublieri* ou *A. decempunctata*.

Les autres coccinelles de petite taille (*S. pallipediformis*, *S. interruptus* et *S. nubilus*) s'installent lors de la phase décroissante des populations des pucerons, mais uniquement pour s'alimenter. En effet, nous n'avons pas trouvé d'œufs ou de larves de ces espèces sur arbres fruitiers. Par contre, on a souvent rencontré des larves de ces petites coccinelles sur vesce-avoine et diverses plantes adventices se trouvant aux alentours.

#### Cas des cochenilles

Chez les coccidiphages, pas moins de 10 espèces de cochenilles constituent l'essentiel du menu des coccinelles sur agrumes. Cette disponibilité en nourriture durant toute l'année assure le maintien et la stabilité des coccidiphages : cas des généralistes *C. bipustulatus*, *P. setulosus* et *R. lophantae* qui s'alimentent de diaspiques présentes en abondance. En revanche, les spécialistes *R. cardinalis*, *N. peyerimhoffi* et *S. marinus* trouvent leurs proies en quantités moindre ou rare telles que la cochenille *I. purchasi* et les Pseudococcines.

L'espèce de grande taille *C. bipustulatus* prédomine dans la guildes des coccidiphages. Elle s'installe la première sur agrumes (début mars) et commence à pondre début avril. *R. cardinalis* vient en deuxième position sans se reproduire en raison de l'inaccessibilité à la ressource trophique (*I. purchasi*). Les coccinelles de petite taille interviennent en dernier (début mai) et se partagent une nourriture très abondante et sélective composée de pas moins de dix (10) espèces de cochenilles diaspiques durant toutes les périodes verno-estivale et automnale. MAGRO *et al.* (2002) rapportent que les coccinelles coccidiphages passent moins de temps à se nourrir que les aphidiphages.

#### Partage des ressources entre les coccinelles et les autres prédateurs associés

Les coccinelles en général partagent la nourriture avec d'autres consommateurs ayant le même régime, qui peuvent parfois influencer leur développement normal en raison de la compétition qu'ils exercent avec la rareté et/ou l'insuffisance de la proie.

Sur céréales et d'autres cultures herbacées, les Syrphidae et les Chrysopidae demeurent les principaux prédateurs partageant la nourriture avec les coccinelles aphidiphages qui arrivent après les coccinelles. L'activité de ces deux compétiteurs



### Partage des ressources trophiques chez les coccinelles

reste très limitée dans la mesure où les larves dénombrées sont faibles malgré la présence d'adultes. Ceci peut être expliqué par la prédation des œufs exercée par les coccinelles, donc l'hypothèse d'une prédation intra-guilde n'est pas à écarter.

Sur agrumes, les compétiteurs des coccinelles aphidiphages sont nombreux. Une forte compétition peut s'observer entre les coccinelles d'une part, et les Aphelinidae, les Cecidomyiidae, les Anthocoridae, les Syrphidae et les Chrysopidae d'autre part. Il ressort de nos résultats que les parasites (*Aphytis* sp, *L. ambiguus*) arrivent les premiers en s'attaquant aux premières colonies de pucerons installées sur agrumes. Chez les prédateurs, la coccinelle *S. subvillosus* et la cécidomyie *A. aphidimyza* se succèdent après les parasites. Ces deux prédateurs vivent en sympatrie et se nourrissent des mêmes pucerons *A. citricola* et *T. aurantii*. Ils sont suivis dans l'ordre par l'anthocoridae *A. nemoralis*, le chrysope *C. carnea*, et le syrphé *E. balteatus*. Ces deux dernières espèces interviennent tardivement vers début mai sur les colonies de pucerons de la poussée de sève estivale. De nos résultats, il ressort qu'une certaine organisation réside dans l'utilisation de la ressource alimentaire entre les aphidiphages. Néanmoins, les coccinelles restent les prédateurs qui prédominent et profitent amplement de la nourriture.

Comparativement aux aphidiphages, les compétiteurs des coccidiphages demeurent limités, mis à part un parasite hyménoptère et un coléoptère nutidilidae *Cybocephalus* sp. En revanche, les consommateurs coccidiphages trouvent une nourriture très abondante et diversifiée durant toute l'année constituée de pas moins de 10 espèces de cochenilles dont la quasi-totalité renferme les Diaspines : *A. aurantii*, *Parlatoria ziziphus* (Lucas), *L. beckii*, *L. gloverii*, *Chrysomphalus dictyospermi* (Morgan), *Parlatoria oleae* (Colvee) et *Saissetia oleae* (Olivier). Ces dernières présentent au minimum trois générations par an sur agrumes (GHARBI, 2006, 2009). En effet, selon MAGRO *et al.* (2007), les coccinelles coccidiphages passent moins de temps à se nourrir que les aphidiphages. En revanche, les prédateurs aphidiphages, ayant un développement asynchrone avec leurs proies, ne seront pas en mesure de réduire leurs effectifs avec ceux des prédateurs coccidiphages qui ont un temps de développement plus rapide que celui de leurs proies (KINDLMANN & DIXON, 1999).

### RÉFÉRENCES

- AGARWALA, B.K. & DIXON, A.F.G. (1992).- Laboratory study of cannibalism and interspecific predation and ladybirds. *Ecol. Entomol.*, **17**, 303-309.
- AGARWALA, B.K. & DIXON, A.F.G. (1993).- Kin Recognition - egg and larval cannibalism in *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, **90**, 45-50.
- BLACKMAN, R.L. & EASTOP, V.F. (1984).- *Aphids on the world's crops, an identification guide*. John Wiley & Sons, New-York, 446 p.
- CODERRE, D., PROVENCHER, L. & TOURNEUR, J.C. (1987).- Oviposition and niche partitioning in aphidiphagous insect on maize. *Can. Entomol.*, **119**, 195-203.

**Bulletin de la Société zoologique de France 140 (1)**

- DAGNELIE, P. (2003).- *Principes d'expérimentation, planification des expériences et analyse de leurs résultats*. Presse agronomique de Gembloux, 397 p.
- DIXON, A.F.G. (2000).- *Insect predator-prey dynamics. Ladybird beetles & biological control*. Cambridge University Press, Cambridge, 257 p.
- DIXON, A.F.G. (2007).- Body size and resource partitioning in ladybirds. *Popul. Ecol.*, **49**, 45-50.
- DOUMBIA, M., HEMPTINNE, J.L. & DIXON, A.F.G. (1998).- Assessment of patch quality by ladybirds: role of larval tracks. *Oecologia*, **113**, 197-202.
- FERRER, A., DIXON, A.F.G. & HEMPTINNE, J.L. (2008).- Prey preference of ladybird larvae and its impact on larval mortality, some life-history traits of adults and female fitness. *Bull. Insectology*, **61**, 5-10.
- GHARBI, R. (2006).- *Le complexe coccinelle parasites hyménoptères dans la population de cochenilles diaspines (Homoptera – Diaspididae) et son interaction avec leurs guildes dans un verger de citronniers à Rouiba*. Th. Ing. Agro. INA El-Harrach, 106 p.
- GHARBI, R. (2009).- *Impact du complexe coccidiphages – parasites hyménoptères dans des peuplements de cochenilles diaspines (Homoptera; Diaspididae) sur agrumes à Rouiba*. Mem., Magistère. Agro. ENSA El-Harrach. 87 p.
- HAMMER, O., HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. (2001).- PAST Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4** (1), 9 p.
- HEMPTINNE, J.L., DIXON, A.F.G. & COFFIN, J. (1992).- Attack Strategy of Ladybird Beetles Coccinellidae – Factors Shaping Their Numerical Response. *Oecologia*, **90**, 238-245.
- HONEK, A., ANTHONY, F.G., DIXON, A.F.G. & MARTINKOVÁ, Z. (2008).- Body size and the temporal sequence in the reproductive activity of two species of aphidophagous coccinellids exploiting the same resource. *Eur. J. Entomol.*, **105**, 421-425.
- KINDLMANN, P. & DIXON, A.F.G. (1999).- Generation Time Ratios – Determinants of Prey Abundance in Insect. Predator-Prey Interactions. *Biol. Control*, **16**, 133-138.
- MAGRO, A., HEMPTINNE, J.-L., CODREANU P., GROSJEAN, S. & DIXON, A.F.G. (2002).- Does the satiation hypothesis account for the differences in efficacy of coccidiphagous and aphidophagous ladybird beetles in biological control? A test with *Adalia bipunctata* and *Cryptolaemus montrouzieri*. *Biol. Control*, **47**, 537-543.
- MAGRO, A., TENE, J.N., BASTIN, N., DIXON, A.F.G. & HEMPTINNE, J.L. (2007).- Assessment of patch quality by ladybirds: relative response to conspecific and heterospecific larval tracks a consequence of habitat similarity? *Chemoecology*, **17**, 37-45.
- MARTINI, X. (2010).- *Évolution du cannibalisme et du comportement de ponte chez les coccinelles aphidiphages*. Thèse. Doc. Univ. Toulouse, 133 p.
- MUSSER, F.R. & SHELTON, A.M. (2003).- Factor altering the temporal and within - plant distribution of coccinellids in corn and their impact on potential intra-guild predation. *Environ. Entomol.*, **32**, 575-583.
- MUTIN, L. (1977).- *La Mitidja. Décolonisation et espaces géographiques*. Ed. Off. Pub. Univ., Alger, 607 p.
- PERVEZ, A., OMKAR & RICHMOND, A.S. (2004).- The influence of age on reproductive performance of an aphidophagous ladybird beetle, *Propylea dissecta*. *J. Insect Sci.*, **4**, 1-10.
- POLIS, G.A., MYERS, C.A. & HOLT, R.D. (1989).- The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **20**, 297-330.
- REMAUDIÈRE, G. & REMAUDIÈRE, M. (1997).- *Catalogue des Aphididae du monde, Homoptera, Aphidoidea*. INRA Éditions, Collection Techniques et Pratiques, 473 p.
- SAHARAOUI, L. & HEMPTINNE, J.L. (2009).- Dynamique des communautés des coccinelles (Coleoptera, Coccinellidae) sur agrumes et interactions avec leurs proies dans la région de Rouïba (Mitidja orientale) Algérie. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **45** (2), 245-259.

### **Partage des ressources trophiques chez les coccinelles**

- SCHOENER, T.W. (1974).- Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39.
- STEWART, L.A., HEMPTINNE, J.L., DIXON, A.F.G. (1991).- Reproductive tactics of ladybird beetles: relationships between egg size, ovariole number and developmental time. *Funct. Ecol.*, **5**, 380-385.
- YASUDA, H., TAKAGI, T. & KOGLI, K. (2000).- Effects of conspecific and heterospecific larval tracks on the oviposition behaviour of the predatory ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, **97**, 551-553.

(reçu le 16/05/2014 ; accepté le 09/11/2014)