

*Araignée en situation de prédation intragilde (IGP) avec une autre espèce d'araignée.*



<http://www.flickr.com/photos/97786370@N00/191028906>

# [CONSEQUENCES DE LA PREDATION INTRAGUILDE SUR LE DEVELOPPEMENT DE PROGRAMMES DE LUTTE BIOLOGIQUE]

<b>Introduction</b> .....	<b>p1</b>
<b>I- Mise en évidence et caractérisation de la prédation intraguilde</b> .....	<b>p1</b>
1- Des interactions de différents types ...	p1
2- Les milieux et conditions d'étude de la IGP ...	p2
<b>II- Facteurs influençant la IGP</b> .....	<b>p3</b>
1- L'influence de la qualité nutritive ...	p3
2- L'influence de certaines caractéristiques des proies et prédateurs intraguilides ...	p4
3- L'influence de la ponte sur l'exposition des œufs à la IGP ...	p4
4- Les mécanismes de défense mis en place lors de la IGP ...	p5
5- Influence de l'habitat, de l'échelle du paysage à celle de la plante ...	p5
<b>III- Application aux programmes de lutte biologique</b> .....	<b>p6</b>
1- Modèles de dynamique des populations ...	p6
2- Exemple de l'écosystème puceron, très étudié pour la IGP ...	p6
3- L'IGP résulte en une grande variabilité de l'efficacité de la lutte biologique ...	p7
<b>Conclusion</b> .....	<b>p8</b>
<b>Bibliographie</b> .....	<b>p9</b>

## Introduction

Une guilda regroupe l'ensemble des espèces qui exploitent une ressource similaire, quelle que soit leur taxonomie, écologie ou mode de nutrition (Polis *et al.*, 1989 ; Rosenheim *et al.*, 1995). La prédation intraguilda (IGP) représente le cas où un membre de la guilda (le prédateur intraguilda) tue et/ou dévore un autre membre de cette même guilda (la proie intraguilda) ; il peut s'agir de prédateurs, de parasites, de parasitoïdes, d'agents pathogènes ou de tout organisme qui en exploite un autre (figures 1 et 2). La IGP est une interaction fréquente, qui combine donc la prédation classique (extraguilda) et la compétition (Arim and Marquet 2004). Cependant ce n'est ni de la prédation extraguilda car la IGP permet également de réduire la compétition, ni de la compétition car les individus établissent une relation trophique directe entre eux (la proie est mangée par le prédateur) (Müller and Brodeur, 2002). La IGP se caractérise par son intensité, sa direction (identité de la proie et du prédateur), et sa symétrie. (Lucas, 2001 et 2005). On dit qu'une relation est asymétrique (ou unidirectionnelle) quand les individus impliqués restent invariablement proie ou prédateur, au contraire elle est symétrique si les relations de dominance peuvent s'inverser (Lucas, 2005 ; Polis *et al.*, 1989) (image 1). Il est Remarqué que les individus engagés dans une relation de IGP sont souvent proches, et sont plus souvent herbivores ou détritivores (Arim and Marquet 2004).

La dynamique des auxiliaires et l'efficacité de la régulation naturelle des ravageurs est fortement influencée par les phénomènes de IGP (Baverstock *et al.*, 2009). Afin de comprendre comment la IGP peut intervenir dans la mise en place de programmes de lutte biologique, nous verrons comment ce phénomène se caractérise, quels sont les facteurs qui l'influencent et quelles sont les applications en lutte biologique.

### I- Mise en évidence et caractérisation de la prédation intraguilda :

#### 1- Des interactions de différents types :

On distingue différentes sortes de IGP; (1) « **Protecting IGP** », où le prédateur tue la proie intraguilda pour se protéger avant une période de vulnérabilité, sa consommation est alors facultative ; (2) « **Competitive IGP** », la proie est alors éliminée car elle entre en compétition avec le prédateur, sa consommation est aussi facultative ; (3) « **Nutritional IGP** », dans le cas où la proie peut représenter un avantage nutritif par rapport à la nourriture alternative, ou en cas de manque de ressources ; (4) « **Opportunistic IGP** », lorsque la proie est choisie pour sa taille et non pour la guilda à laquelle elle appartient (Lucas, 2005 ; Noia *et al.*, 2008).

De plus, les interactions présentent des caractéristiques différentes selon les organismes en jeu –tels que les prédateurs, les parasites, les parasitoïdes, ou les agents pathogènes-. Cela est détaillé à travers l'exemple des **interactions prédateur-parasitoïde**. La IGP est dans ce cas souvent

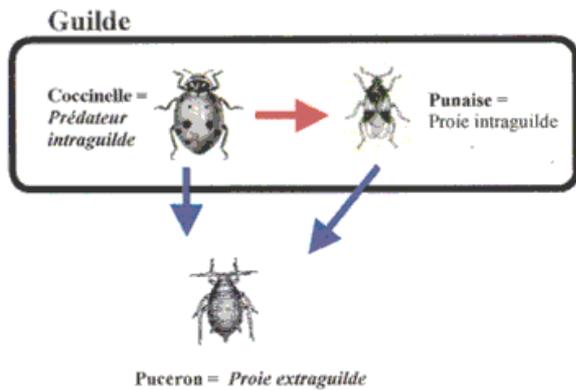


Figure 1: - Exemple explicatif de IGP entre deux prédateurs de pucerons. La flèche rouge signifie que la coccinelle dévore la punaise (IGP asymétrique). Les flèches en bleu représentent des cas de prédation classique (extraguilde); (Lucas, 2001).

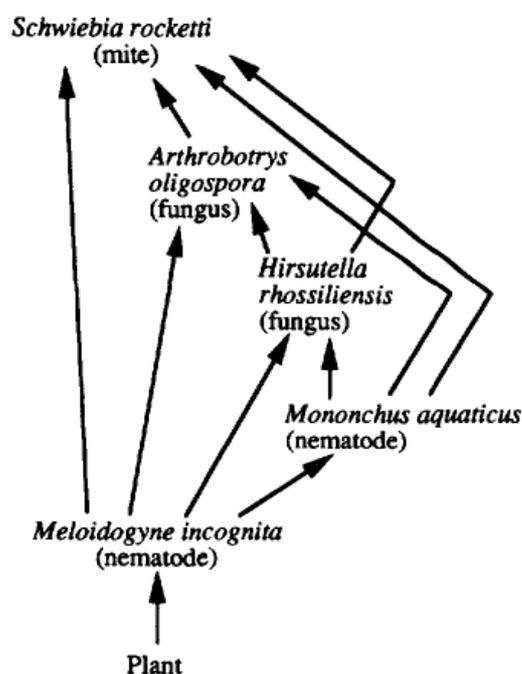


Figure 2:

Exemple de IGP intervenant entre plusieurs sortes d'agents de contrôle biologique de nématodes du sol.

Le champignon *Arthrobotrys oligospora* a une large gamme d'hôtes et peut attaquer des nématodes parasites des plantes (comme *Meloidogyne incognita*), et des nématodes prédateurs (comme *Mononchus aquaticus*).

Il peut aussi parasiter d'autres champignons, tel que *Hirsutella rhossiliensis*. *Hirsutella rhossiliensis* peut lui-même parasiter les deux types de nématodes, ce que peuvent aussi faire les nématodes prédateurs.

Finalement, l'acarien *Schwiebia rocketti* mange aussi bien les nématodes que les champignons nématophages.

(Rosenheim *et al.*, 1995)

Image 1:

Prédation intraguilde entre un syrphe (vermiforme en haut à gauche) et deux mirides. Le syrphe a tué un miride en bas à droite et en dévore un second (voir pièces buccales). Les deux prédateurs appartiennent à la guilde des ennemis naturels du puceron de la pomme de terre. La **prédation intraguilde est symétrique** car la larve de syrphe dévore les nymphes de miride, mais les mirides adultes dévorent les œufs de syrphe (Lucas, 2001).



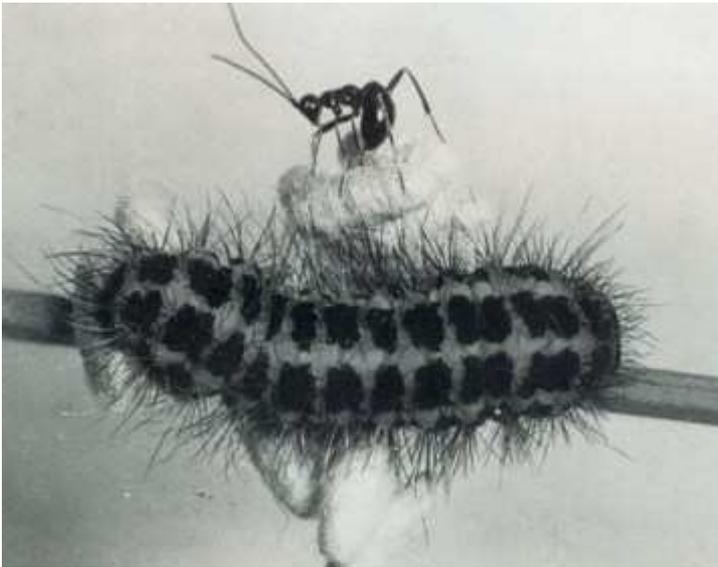
asymétrique et préjudiciable aux parasitoïdes qui sont mangés par les prédateurs, notamment lorsqu'ils sont cachés dans les organismes qu'ils ont parasités. On peut ainsi trouver moins d'individus parasités là où des prédateurs sont présents car certains parasitoïdes évitent de pondre dans ces zones <sup>(Bilu and Coll, 2007)</sup>. Les mouches présentent parfois des comportements imprévisibles et changeants en présence de prédateurs, et passent la majorité de leur temps à hésiter entre se reposer ou marcher. De plus les proies extraguïdes comme les pucerons peuvent avoir tendance à se disperser en présence de prédateurs, ce qui perturbe aussi le comportement des parasitoïdes <sup>(Bilu and Coll, 2007)</sup>. Les prédateurs sont aussi influencés par les parasitoïdes, comme *E. Balteatus* qui agit préférentiellement dans des patches où moins de parasitoïdes sont présents <sup>(Pineda et al., 2007)</sup>. Cependant, selon Colfer and Rosenheim <sup>(2001)</sup>, la coexistence de prédateurs et de parasitoïdes n'est pas forcément préjudiciable à la lutte contre un ravageur. Effectivement, leur effet combiné s'avère dans certains cas meilleur que leurs actions individuelles. Cela est possible aussi longtemps que les prédateurs ne choisissent pas préférentiellement les proies parasitées, on parle alors d'une relation discriminante <sup>(Bilu and Coll, 2007 ; Naranjo, 2007)</sup>. Ce phénomène peut provenir d'une meilleure visibilité des proies parasitées (immobiles, opaques, brillantes, sécrétrices de beaucoup de miellat...) que des proies extraguïdes <sup>(Naranjo, 2007 ; Pineda et al., 2007)</sup>.

Les relations entre deux individus de même type (prédateur, parasitoïde...) peuvent alors faire apparaître des **prédateurs supérieurs**, ou des **hyperparasitoïdes** <sup>(Hautier et al., 2008)</sup> (image 2, 9 et figure 3). Pour que la IGP persiste, l'individu le moins prédateur doit être le meilleur compétiteur, sinon il risque d'être éliminé <sup>(Hatcher et al., 2008)</sup>.

## **2- Les milieux et conditions d'étude de la IGP:**

Les effets biologiques de la IGP sur la chaîne trophique sont significatifs si les interactions entre les individus concernés est forte (figure 4). Par conséquent, un effet de la IGP a plus de chance d'être observé dans des écosystèmes assez simples comme les agroécosystèmes qui présentent relativement peu de diversité mais une forte abondance en espèces <sup>(Müller and Brodeur, 2002)</sup>. Bien que la majorité des écosystèmes terrestres soit très complexe, la IGP est un phénomène très répandu, notamment parce qu'il concerne beaucoup d'organismes différents. La IGP est aussi favorisée pour une abondance en proie extraguïde moyenne <sup>(Müller and Brodeur, 2002)</sup>. En outre, les caractéristiques des plantes présentes dans le milieu peuvent favoriser ou non la IGP. Par exemple, la présence de trichomes peut servir de refuge à la proie intraguïde, et des cires peuvent diminuer la mobilité des individus <sup>(Lucas, 2005)</sup>.

La IGP est principalement étudiée en **laboratoire**, mais des études de terrain sont aussi faites pour comprendre comment les systèmes évoluent en conditions réelles. Afin d'étudier les interactions entre des organismes en IGP, les chercheurs peuvent repérer les attaques visuellement, ou analyser les tubes digestifs ultérieurement afin de savoir quelles proies ont été consommées. La méthode



<http://aramel.free.fr/INSECTES14ter-3.shtml>

Image 2:

Illustration d'un cas d'hyperparasitisme : une Proctotrupide femelle parasitant Apanteles sur chenille de Zygène (photo J.Vanden Eeckhoudt)

Figure :3

Schéma symbolisant le cas d'hyperparasitisme, le parasitoïde rouge est un parasitoïde de parasitoïde. Source : extrait du cours de Bruno Jaloux.

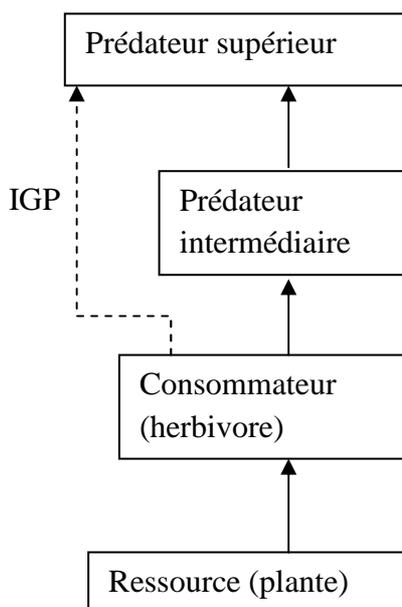
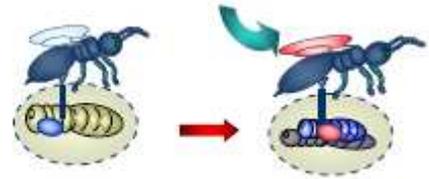


Figure 4:

Schéma montrant les interactions d'une cascade trophique avec ou sans prédation intraguilde (IGP). Les cascades trophiques sont possibles seulement si la relation de IGP n'est pas intense comparée à l'interaction entre les deux niveaux de prédateurs. L'intensité de ces interactions dépend du système étudié (Polis and Holt, 1992).

d'analyse des alcaloïdes est cependant plus rapide et plus facile car elle ne nécessite pas de dissection, et elle est peu coûteuse comparée aux techniques moléculaires. La principale limite de cette technique, notamment pour les Coccinellidae, est que l'identification des proies est seulement possible au niveau du genre, et seulement quand les espèces sympatriques produisent différents alcaloïdes. Par exemple, il est difficile de faire la différence entre une coccinelle *H. axyridis* qui a mangé une *C. septempunctata* et une *A. bipunctata*, et une *H. axyridis* qui a mangé une *C. septempunctata* qui avait elle-même mangé une *A. bipunctata* (Hautier *et al.*, 2008).

## II- Facteurs influençant la IGP :

L'engagement dans une relation de prédation intraguilde résulte en fait d'un **équilibre entre les coûts** nécessaires à la mise en place de cette stratégie **et les bénéfices** qui en découlent. (Exemples présentés en images 3, 4 et 5). Il est vrai que les prédateurs peuvent opter pour une proie intraguilde pour satisfaire leurs besoins nutritifs, éliminer des compétiteurs, se protéger d'individus potentiellement dangereux ou par facilité. Cependant les risques possibles de blessures, de transfert de pathogènes (si la IGP a lieu dans un même groupe phyllogénétique), d'intoxication, ou de retards de développement engendrés par une mauvaise nourriture ne sont pas négligeables (Hemptinne *et al.*, 2000 ; Pérez-Lachaud *et al.*, 2002 ; Phoofolo and Obrycki, 1998 ; Sato *et al.*, 2008). De plus, le développement de stratégies de lutte (visible notamment par des organes adaptés) pour capturer les proies ou pour éviter l'attaque d'un prédateur intraguilde a un coût non négligeable (Snyder *et al.*, 2004). *Harmonia axyridis* a développé ces deux mécanismes qui la rendent efficace (Sato *et al.*, 2008).

### 1- L'influence de la qualité nutritive:

La consommation d'organismes plus élevés dans la chaîne alimentaire permet généralement une alimentation avec un **ratio C/N** plus faible. Les prédateurs, plus demandeurs en azote que leurs proies extraguildes sont exposés à un manque d'azote qui peut s'accompagner de graves troubles ; ce qui pourrait être susceptible de favoriser la IGP (Matsumura *et al.*, 2004). Il est notamment remarqué que certains insectes adaptent leur consommation, et donc le choix de leurs proies en fonction de leurs besoins qui varient au cours de leur développement (Raubenheimer *et al.*, 2007). Cependant, certains travaux n'observent pas de différence de teneur en azote ou d'efficacité d'utilisation de cet azote entre un prédateur intraguilde et sa proie ; ni même de relation entre la production de matière sèche et la consommation d'azote (Kagata and Katayama, 2006). Il semble que l'avantage nutritif de la IGP peut être compensé par une plus grande **quantité de proies** extraguildes si elles sont plus abondantes, moins **toxiques** ou plus vulnérables aux attaques (Matsumura *et al.*, 2004). La possibilité de recourir à la IGP permet de pallier un manque de ressources et de varier son régime alimentaire (Hemptinne *et al.*, 2000 ;



Image3 :

Larves de coccinelle harlequin (*Harmonia quadripunctata*) prédatant une larve d'une autre espèce de coccinelle.

<http://www.summerscience.org.uk/09/exhibit/ladybird-ladybird-unravelling-the-story-of-an-alien-invader/photo-gallery/harlequin-larvae-p>

Image 4:

Larve de 3ème stade d'une coccinelle *Harmonia axyridis* en train de manger des œufs d'*Harmonia sp.*



<http://www.flickr.com/photos/sanmartin/2127798632/>



Image5:

Illustration de cannibalisme chez une larve de 4ème stade d'*Harmonia axyridis* en train de manger une prépupe de la même espèce.

<http://www.flickr.com/photos/9082612@N05/2127210789/>

Reader and Duce, 2009). Mais cet avantage compétitif demande une spécialisation et une capacité à ne pas être intoxiqué (Polis *et al.*, 1989).

## 2- L'influence de certaines caractéristiques des proies et prédateurs intraguïdes:

L'intensité de IGP (dont le cannibalisme) a tendance à augmenter avec le manque de ressources, mais la variation en fonction de la **densité et diversité** en prédateurs, proies intraguïdes et extraguïdes diffère selon l'espèce étudiée (Moser and Obrycki, 2009 ; Noia *et al.*, 2008).

Il est remarqué que les organismes **généralistes** (qui ont plus souvent une stratégie K : faible reproduction, grande compétitivité, IGP fréquente) deviennent plus facilement des prédateurs intraguïdes que les spécialistes (stratégie r : forte fécondité, capacité de dispersion, cannibalisme possible en cas de disette) (Schausberger and Croft, 2000 ; Schausberger and Walzer, 2001).

Par ailleurs, les **individus les plus gros** sont plus souvent en position de force dans la IGP (capacité à manger beaucoup, vigueur, meilleurs armes et mécanismes de défense...) mais les petits n'ont pas de gros besoins nutritifs (compétition d'exploitation, se procurent plus vite leurs ressources) (Lucas, 2005 ; Moser and Obrycki, 2009 ; Persson, 1985 ; Polis *et al.*, 1989).

Le **stade du prédateur et de la proie** influence également le phénomène de IGP (intensité, direction, symétrie) qui n'existe pas forcément tout au long de sa vie (Mallampalli *et al.*, 2002 ; Phoofolo and Obrycki, 1998 ; Polis *et al.*, 1989) (figure 5). Chez les parasitoïdes, l'espèce premièrement installée dans une proie extraguïde élimine souvent les suivantes, sauf cas d'hyperparasitisme ou de combativité importante de la jeune larve (Pérez-Lachaud *et al.*, 2002 ; Polis and Holt, 1992).

La **mobilité des protagonistes aux différentes échelles** est également un facteur important de la IGP, les migrations des prédateurs ont notamment tendance à augmenter les opportunités de rencontrer leur proie, et celles des proies à éviter les régions colonisées par leur prédateur (Lucas *et al.*, 1995 ; Lucas, 2005). Les prédateurs intraguïdes sont plus impactés par une mauvaise liaison des patchs et une dégradation de leur habitat (Su *et al.*, 2008). La stratégie de prédation furtive défavorise la rencontre des prédateurs intraguïdes, contrairement à la recherche active (Sato *et al.*, 2003). Et les individus immobiles sont souvent plus vulnérables et favorisent la IGP. C'est donc lors de phases de développement comme l'œuf, la mue ou la nymphose que la IGP a le plus de chance d'exister car les proies sont immobiles et sans protection (Lucas, 2005), voir figure 6.

## 3- L'influence de la ponte sur l'exposition des œufs à la IGP :

Afin de protéger leurs descendants, certaines espèces ont développé des **structures de protection** comme les œufs pédonculés des *Chrysoperla sp.* (images 6 et 7), les œufs recouverts des composés répulsifs chez certaines coccinelles, ou choisissent des feuilles avec des structures de protection comme les poils (Lucas, 2005 ; Noia *et al.*, 2008). Le **choix du site** de ponte influence aussi la possible IGP

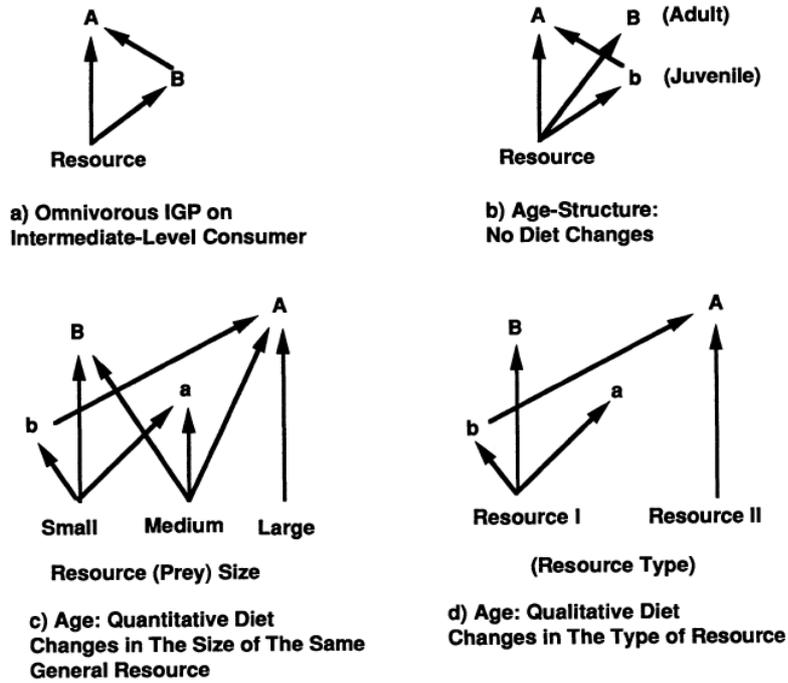
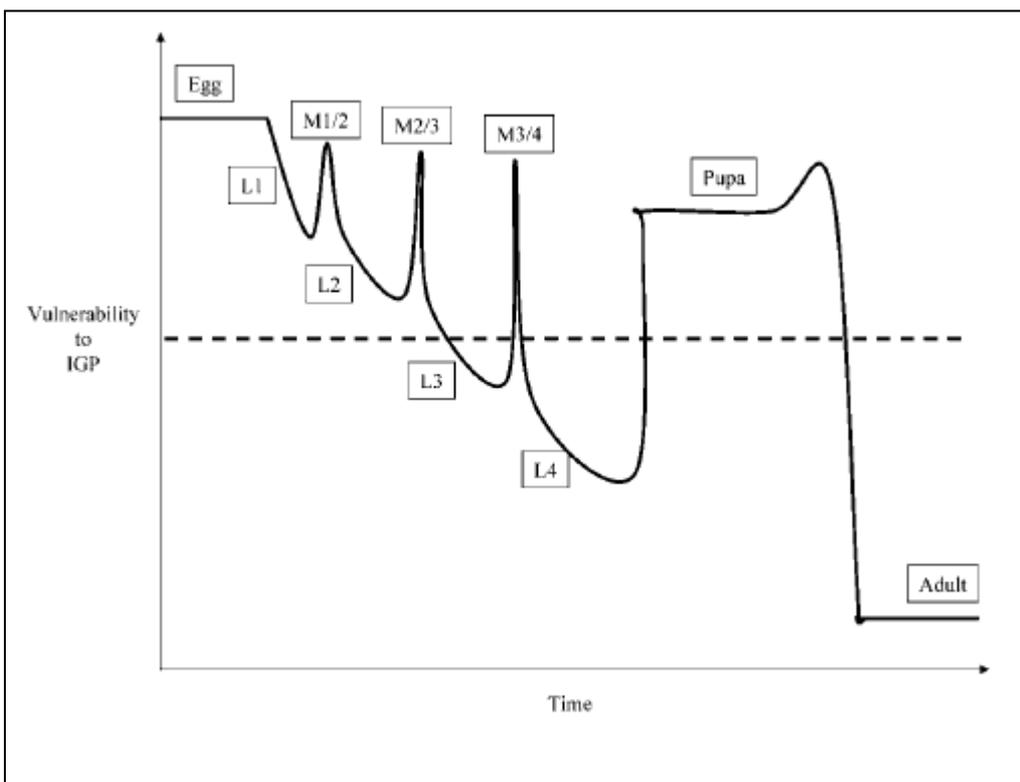


Figure 5:

Représentation de quatre configurations simplifiées de IGP asymétrique. Les flèches indiquent qu'une entité (base de la flèche) est mangée par la seconde (pointe). 1 et B sont des adultes, a et b des juvéniles. Des situations de IGP symétriques (non représentées) peuvent se produire en b, c, ou d si B mange des juvéniles a.

Figure 6:

Sensibilité d'insectes holométaboles mangeurs de pucerons à la IGP, au cours de leur cycle de vie. La ligne horizontale représente le seuil de vulnérabilité liée à un prédateur intraguilde potentiel. (Lucas, 2005)



M1/2 représente la mue entre le 1<sup>er</sup> et le 2<sup>ème</sup> stade larvaire ; L1 étant le 1<sup>er</sup> stade larvaire.

car il résulte en général d'un équilibre entre la proximité de la ressource et le risque de prédation par les autres individus de la guildes (Hemptinne *et al.*, 2000). Selon les ressources nécessaires pendant la ponte, la mobilité et les besoins des larves, un nombre et une qualité minimum de proies sont nécessaires sur le patch (Seagraves, 2009). La stimulation de la ponte sur un patch peut aussi être influencée par des stimuli visuels comme la présence de pollen ou d'agents olfactifs comme des dérivés chimiques produits par la plante ou la proie (Seagraves, 2009).

#### 4- Les mécanismes de défense mis en place lors de la IGP :

**L'agressivité** est un facteur important de l'efficacité des prédateurs ; mais, afin de résister aux attaques, les proies présentent une **panoplie de stratégies défensives** comme le camouflage, des barrières physiques, un évitement dans le temps ou l'espace, la fuite en volant, courant, sautant, tombant, ou des mécanismes bien plus complexes (Amarasekare, 2008 ; Lucas , 2001 and 2005 ; Sato *et al.*, 2003 ). Des **composés chimiques** peuvent servir de protection, c'est le cas les alcaloïdes toxiques produits par les Coccinellinae qui évitent notamment la IGP entre certaines espèces de coccinelles, si suffisamment de proies extraguildes sont présentes (Hautier *et al.*, 2008 ; Hemptinne *et al.*, 2000). Les insectes sont sensibles spécifiquement à certaines substances et réagissent différemment suivant leur concentration (Mallampalli *et al.*, 2002). Ces substances peuvent être constitutives, ou émises lors de déplacements ou de dérangements (hémolymphe, exudats...) (Nakashima *et al.*, 2006). La production de tels composés peut avoir un coût non négligeable (Sato *et al.*, 2009). Ainsi la production ou le repérage des composés émis par des organismes entrant en IGP sont des adaptations évolutives permettant de les éviter et de limiter les risques de prédation sur la progéniture (Nakashima *et al.*, 2006 ; Raymond *et al.*, 2000).

#### 5- Influence de l'habitat, de l'échelle du paysage à celle de la plante:

Le paysage peut favoriser la IGP par la facilitation de rencontre entre proie et prédateur qui est essentiellement due à la **liaison entre les patches**. De plus, la présence de différents **habitats** peut permettre le côtoiement d'espèces vivant dans des milieux différents mais pouvant se nourrir sur la même proie extraguildes. Les **effets de bordure** sont donc à prendre en compte car ces frontières peuvent être le théâtre d'affrontements IGP particuliers (Hickerson *et al.*, 2005). La **densité, la diversité et la distribution des proies extraguildes** peuvent influencer la IGP car elles servent de proies alternatives, mais l'augmentation du nombre de proies potentielles peut aussi attirer plus de prédateurs et créer à nouveau des conditions favorables à la IGP (Meyhöfer and Hindayana, 2000 ; Müller and Brodeur, 2002). Par ailleurs, certaines **plantes** sont plus ou moins propices à la IGP selon les organismes qui la colonisent, leur répartition, leur densité, leurs caractéristiques physiques comme la présence de trichomes ou les poils, (image 8).



Image6:

Œufs de Chrysopes (Photo de Mr Poitout de l'INRA)

<http://taste.versailles.inra.fr/napg/aphidsmania/agriculture/lutte%20bio/chrysoperla.htm>

Image 7:

Œufs pédonculés de *Chrysopa sp.*, déposés en groupe (photo F.Bahuaud).



<http://aramel.free.fr/INSECTES12.html>

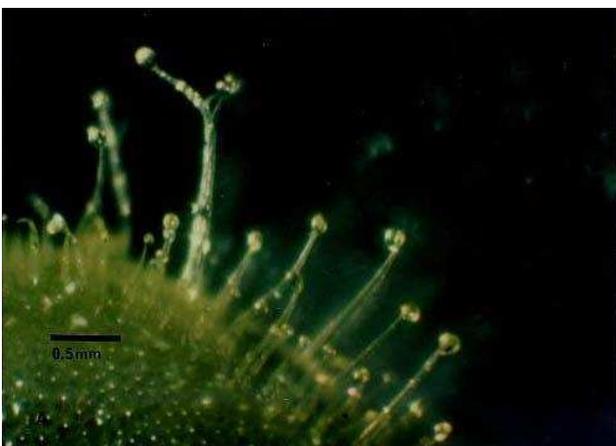


Image 8:

Photo de trichomes sur feuille.

<http://www.uic.edu/classes/bios/bios100/lecturesf04am/lect19.htm>

### III- Application aux programmes de lutte biologique :

#### 1- Modèles de dynamique des populations :

Selon les modèles théoriques, la IGP peut conduire à trois scénarios principaux: **la coexistence, l'extinction ou à des états stables alternatifs**. La IGP permet **la coexistence** des espèces si la proie intraguilde est un meilleur compétiteur pour les ressources que le prédateur intraguilde (Arim and Marquet 2004 ; Polis *et al.*, 1989). Les équilibres varient alors en fonction de la densité de la proie extraguilde et favorisent alternativement la proie ou le prédateur intraguilde (Müller and Brodeur, 2002). La IGP peut également conduire à des **états stables alternatifs** dans les systèmes où la IGP mutuelle (symétrique) est très importante et liée à la structure d'âge des populations. Lorsque les adultes de deux espèces de prédateurs intraguildes dévorent les jeunes de l'autre espèce, la première espèce à parvenir au stade adulte va contrôler la population de la seconde en tuant ses juvéniles. Si une perturbation intervient, la structure de la communauté peut s'inverser (Lucas, 2001). Une condition nécessaire à la bonne régulation des herbivores est que la prédation ou le parasitisme évoluent de la même façon que la densité des ravageurs. Cependant, tous les prédateurs et parasitoïdes n'ont pas une telle dynamique (Colfer and Rosenheim, 2001). De plus, la prédation que subissent les proies intraguildes a tendance à réduire leur efficacité contre la proie extraguilde (Borer, 2006). Mais même si des modèles permettent de mieux comprendre la IGP et essayent de prédire l'efficacité des programmes de lutte, ils sont **généralement faux**. Notamment parce que les systèmes avec l'intervention de multiples espèces et de multiples interactions sont négligés, alors que les résultats à long terme ou encore les états de transition s'en trouvent influencés (Okuyama, 2009). Il apparaît par ailleurs que la IGP a aussi lieu dans des systèmes hors-équilibre alors que la majorité des systèmes étudiés sont équilibrés. Il est suggéré que les états de transitions dépendent de la productivité de l'écosystème (IGP favorisée dans les systèmes de productivité intermédiaire) (Müller and Brodeur, 2002) (figure 7). Borer (2006) a essayé d'ajouter des détails biologiques pour améliorer les modèles et s'est aperçu que cela n'améliore pas et complique les résultats.

#### 2- Exemple de l'écosystème puceron, très étudié pour la IGP :

Les **systèmes des guildes mangeuses de pucerons sont idéaux** pour étudier l'IGP car ; (1) ces guildes sont très diversifiées; (2) leurs membres varient souvent beaucoup en taille pendant leur développement; (3) les pucerons sont présents en colonies; (4) et les pucerons sont présents pendant un temps court. Ces facteurs facilitent la IGP et influencent la lutte biologique contre les pucerons qui est très étudiée pour son impact économique (Brodeur and Rosenheim, 2000). Les interactions sont **souvent asymétriques** car les membres de la guildes sont de tailles différentes, et se distinguent par leurs stratégies alimentaires et leurs périodes de développement (Brodeur and Rosenheim, 2000 ; Meyhöfer and Hindayana, 2000). Les insectes prédateurs apparaissent comme le groupe supérieur d'ennemis naturels,

Image 9:

Pucerons de l'Erable *Periphyllus sp.* (face inférieure des feuilles) momifiés par le Braconide Aphidiidine du genre *Aphidius* (parasite primaire visible à l'intérieur) sur lequel vient pondre le Chalcidien noirâtre du genre *Asaphes* (parasite secondaire ou hyperparasite).

(photo de P.Legros)



<http://aramel.free.fr/INSECTES14ter-31.shtml>

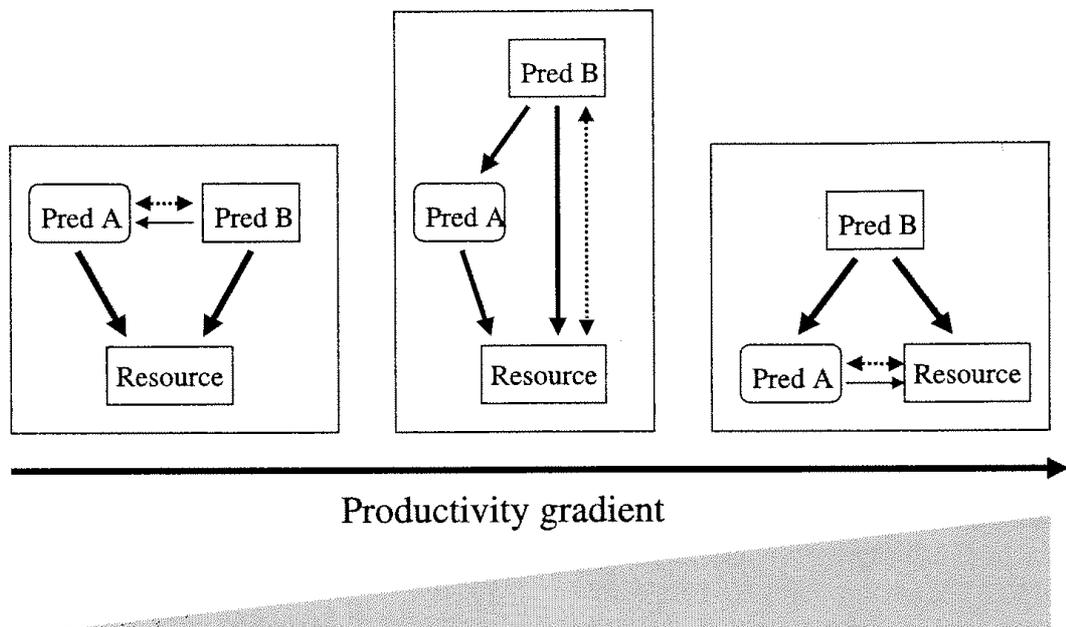


Figure 7:

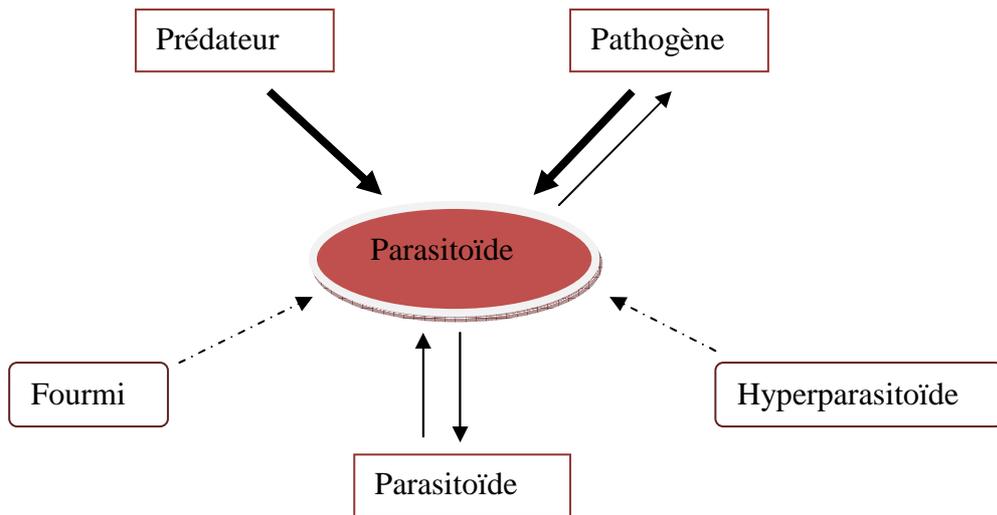
It follows that when resources become scarce the top predator may be eliminated from the system by losing out in exploitative competition for the prey resource. In this case, coexistence is only possible when there is resource or niche partitioning between the two predators. As resources become abundant, the intermediate predator may lose out through predator-mediated apparent competition with its own prey (Müller and Brodeur, 2002).

qui consomment aussi les pucerons infestés ou parasités, suivis des agents pathogènes qui touchent parfois les parasitoïdes, même si les exceptions existent (Müller and Brodeur, 2002). Les prédateurs et parasitoïdes peuvent favoriser le déplacement des pucerons et donc le contact avec les conidies de champignons (Baverstock *et al.*, 2009). **Deux scénarios** existent et influencent les programmes de lutte biologique : (1') Le prédateur intragilde affecte **négativement** la proie intragilde et indirectement la régulation des pucerons, cela semble être le cas pour les chrysopes dont la mortalité est forte à cause du cannibalisme et de la IGP (Lucas, 2005 ; Phoofolo and Obyrcki, 1998 ; Rosenheim *et al.*, 1999) ; (2') La présence simultanée de la proie et du prédateur intragilde aboutit à une **meilleure régulation** qu'en agissant individuellement. Cela peut être dû à de faibles interactions intraguildes, ou à une régulation de la proie intragilde qui régule indirectement les populations de pucerons (Bilu and Coll, 2007 ; Lucas, 2005 ; Snyder and Ives, 2003). C'est le cas entre prédateurs et parasitoïdes car les momies sont parfois des proies faciles (immobiles) et attirantes (beaucoup de miellat) pour les prédateurs intraguildes (Brodeur and Rosenheim, 2000).

Dans cet écosystème, les **fourmis jouent un rôle particulier** (Polis *et al.*, 1989 ; Rosenheim *et al.*, 1995) (figure 8). Membre de la guildes si elles se nourrissent de pucerons ; elles peuvent aussi les élever pour en extraire le miellat. Leur impact varie selon l'espèce de fourmi, et influence parfois beaucoup la IGP (Lucas, 2005). Certains parasitoïdes pondent dans ces colonies, farouchement protégées des prédateurs intraguildes, c'est le cas du mimétique *Lysiphlebus fabarum* (Meyhöfer and Klug, 2002).

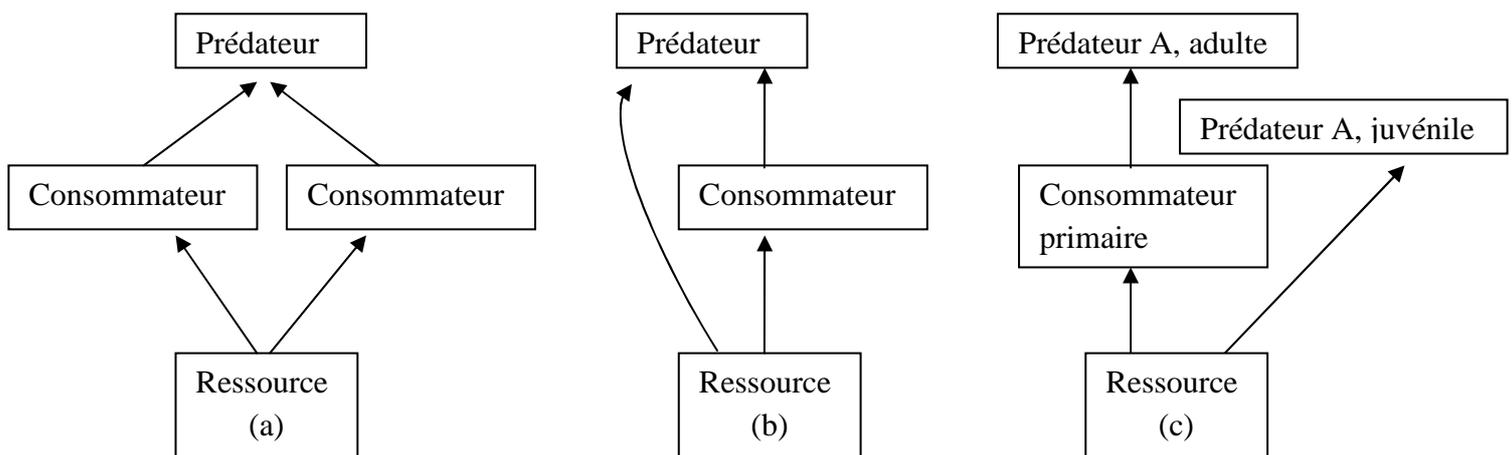
### **3- L'IGP résulte en une grande variabilité de l'efficacité de la lutte biologique :**

L'importance de la IGP dans les guildes s'attaquant aux arthropodes et nématodes nuisibles fait que le résultat global d'une stratégie de lutte biologique dépendra beaucoup de ces interactions, c'est moins le cas des guildes contre les agents pathogènes (Baverstock *et al.*, 2009). Mais il est difficile de prévoir ce résultat car **la IGP est influencée par (et influence) la dynamique et la structure de la guildes**, qui font interagir de **nombreux facteurs** exposés plus haut (Baverstock *et al.*, 2009 ; Lucas, 2005 ; Müller and Brodeur, 2002) (figure 9). A noter que la composition en espèces introduites semble avoir un plus grand impact sur la réussite de la lutte biologique que le nombre d'espèces introduites. Il en est de même pour le type de relations interspécifiques plutôt que leur nombre (Heinz and Nelson, 1996). Et même si un parasitoïde semble avoir une action retardée par rapport à un prédateur (Snyder and Ives, 2003), les scientifiques sont loin de pouvoir en tirer beaucoup de règles générales. L'hyperparasitisme dont le rôle dans les programmes de lutte n'est pas très bien compris en est un exemple, sauf en conditions obligatoires où les modèles le disent défavorable (Colfer and Rosenheim, 2001 ; Rosenheim *et al.*, 1995) (figure 10). Finalement, l'IGP pourra s'avérer avoir un **effet négatif sur les programmes de lutte** si les ennemis naturels s'attaquent entre eux, s'ils s'attaquent à une espèce indigène non visée (cas d'*Harmonia axyridis* qui se révèle invasive (Hautier *et al.*, 2008 ; Snyder *et al.*, 2004)) ou s'ils sont attaqués par



**Figure 8:**

Représentation des interactions entre les parasitoïdes et les autres ennemis naturels dans une guild consommant des pucerons. L'épaisseur des flèches indique l'importance de la relation de IGP, les flèches partent du prédateur intraguilde pour pointer vers la proie intraguilde. Les flèches en pointillés indiquent une des liens des parasitoïdes avec des arthropodes prédateurs appartenant à un niveau trophique supérieur, les fourmis et hyperparasitoïdes obligatoires sont impliqués dans des relations de mutualisme avec les pucerons. (Brodeur and Rosenheim, 2000)



**Figure 9:** IGP ; des dynamiques d'interactions trophiques complexes.

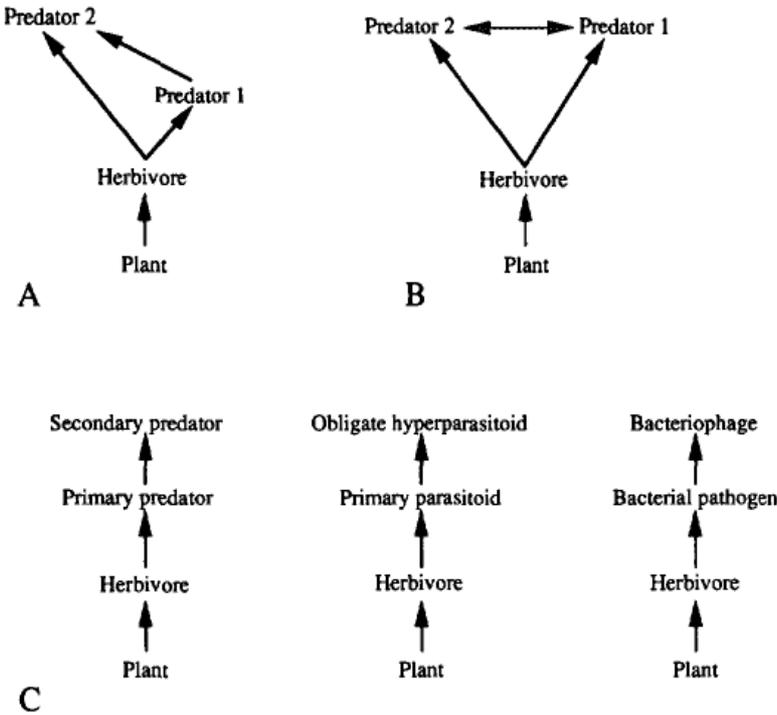
Réseaux trophiques avec ou sans prédation intraguilde (IGP), illustrant comment les dynamiques des consommateurs et de la ressource peuvent être modifiées. (a) Réseau trophique entre quatre espèces, sans IGP. (b) Réseau trophique entre trois espèces avec IGP, lorsqu'un consommateur de la ressource mange aussi l'autre consommateur. (c) IGP entre trois espèces avec une espèce dont les juvéniles sont potentiellement en compétition avec le consommateur et dont les adultes mangent ce consommateur (Polis and Holt, 1992).

une espèce indigène (Rosenheim *et al.*, 1995). C'est aussi le cas si le prédateur intraguilde montre des préférences pour se nourrir de la proie intraguilde et/ou s'il n'est pas du tout efficace pour éliminer la population de ravageur (proie extraguilde) (Polis and Holt, 1992). Souvent un seul auxiliaire ne peut pas résoudre un problème de ravageur, le mieux est alors d'avoir recours à des généralistes qui survivront plus longtemps si la proie extraguilde disparaît (Lucas, 2001 ; Rosenheim *et al.*, 1995 ; Schausberger and Croft, 2000). Cependant les généralistes auront tendance à entrer plus facilement en IGP et à ne pas suivre la dynamique du ravageur (problèmes en cas d'explosion de population) (Colfer and Rosenheim, 2001) (Snyder and Ives, 2003). Par ailleurs, il semblerait que d'autres facteurs permettent une meilleure régulation des ravageurs que les ennemis naturels, comme certaines conditions abiotiques. Au contraire, d'autres cas existent où la IGP peut s'avérer très **favorable aux programmes de lutte biologique**. En effet si le prédateur intraguilde est très efficace contre le ravageur et/ou s'il se nourrit préférentiellement de la proie extraguilde, la régulation pourra être satisfaisante (Müller and Brodeur, 2002). Sa capacité à entrer en IGP lui permet alors de se maintenir lorsque la densité de la proie extraguilde est faible, en ce sens la IGP entraîne une régulation du système culture-ravageur-auxiliaire. Plus d'espèces coexistent et facilitent alors la gestion des espèces nuisibles (Müller and Brodeur, 2002).

## Conclusion

L'étude bibliographique menée ne permet pas de tirer des règles générales concernant les conséquences de la IGP sur le développement de programmes de lutte biologique. Les phénomènes mis en jeu sont complexes et différents pour chaque système étudié. En effet de nombreux facteurs influencent la IGP, et sont à prendre en compte pour développer une stratégie de lutte efficace. Cependant, l'étude de ce genre d'interaction est encore très partielle et doit être poussée en conditions hors laboratoire, ce qui est assez peu étudié. De plus, des essais sur du long terme pour étudier des évolutions multigénérationnelles, ou sur des systèmes plus complexes (ciblés sur plus de 2 ou 3 individus) sont nécessaires afin de prendre en compte la réalité où le système étudié interagit avec de nombreux autres organismes (figure 11). La lutte biologique contre les nématodes, les adventices, les pathogènes des plantes et les arthropodes nuisibles nécessite encore de nombreuses études, particulièrement pour les systèmes ne concernant pas les arthropodes (Rosenheim *et al.*, 1995).

Figure 10: Réseaux trophiques permettant de distinguer la IGP et le parasitisme obligatoire :

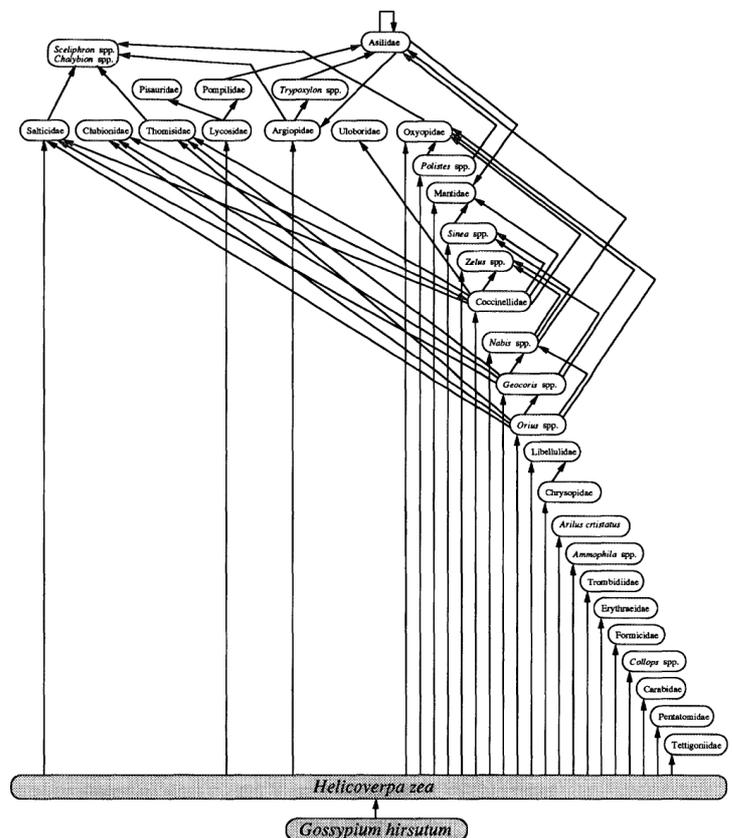


(A) IGP unidirectionnelle. Les prédateurs 1 et 2 partagent la même ressource (l'herbivore), et le prédateur 2 mange le 1.  
 (B) IGP birectionnelle, les prédateurs 1 et 2 se mangent entre-eux.  
 (C) Parasitisme secondaire (hyperparasitisme) obligatoire. Le deuxième consommateur (prédateur secondaire, hyperparasitoïde ou bactériophage) attaque le premier consommateur mais pas l'herbivore. Les deux consommateurs ne sont donc pas en compétition pour la ressource commune, et l'hyperparasite n'aide pas à la régulation du ravageur.

(Rosenheim *et al.*, 1995)

Figure 11 :

Réseaux trophiques d'arthropodes prédateurs qui se nourrissent de *Helicoverpa zea*, sur les cultures de coton ; construits à partir d'observations en champs rapportée par Whitcomb and Bell (1964). Les flèches verticales indiquent la prédation sur *H.zea*, les autres indiquent les interactions trophiques entre prédateurs. (Rosenheim *et al.*, 1995)



## Bibliographie

- Amarasekare P. (2008). Coexistence of intraguild predators and prey in resource-rich environments. *Ecology*, 89, 10, pp. 2786–2797.
- Arim M. and A. Marquet P. (2004). Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*, 7, pp. 557–564.
- Baverstock J., Clark S.J., Alderson P.G., Pell J.K. (2009). Intraguild interactions between the entomopathogenic fungus *Pandora neoaphidis* and an aphid predator and parasitoid at the population scale. *Journal of Invertebrate Pathology*, 102, pp.167–172.
- Bilu E. and Coll M. (2007). The importance of intraguild interactions to the combined effect of a parasitoid and a predator on aphid population suppression. *BioControl*, 52, pp. 753–763.
- Borer E.T. (2006). Does adding biological detail increase coexistence in an intraguild predation model? *Ecological modelling*, 196, pp. 447-461.
- Brodeur J. and Rosenheim J.A. (2000). Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97, pp. 93-108.
- Colfer R.G. and Rosenheim J.A. (2001). Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia*, 126, pp. 292–304.
- Hatcher M.J., Dick J.T.A. and Dunn A.M. (2008). A keystone effect for parasites in intraguild predation? *Biology Letters*, 4, pp. 534–537.
- Hautier L., Grégoire J-C., De Schauwers J., San Martin G., Callier P., Jansen J-P. et De Biseau J-C. (2008). Intraguild predation by *Harmonia axyridis* on coccinellids revealed by exogenous alkaloid sequestration. *Chemoecology*, 18, pp.191–196.
- Heinz K.M. and Nelson J.M. (1996). Interspecific interactions among natural enemies of *Bemisia* in an inundative biological control program. *Biological Control*, 6, pp. 384-393.
- Hemptinne J-L., Dixon A.F.G. and Gauthier C. (2000). Nutritive cost of intraguild predation on eggs of *Coccinella septempunctata* and *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 97, pp. 559-562.
- Hickerson C-A.M., Anthony C.D. and Michael Walton B. (2005). Edge effects and intraguild predation in native and introduced centipedes: evidence from the field and from laboratory microcosms. *Oecologia*, 146, pp.110–119.
- Hoogendoorn M. and Heimpel G.E. (2002). Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. *Biological Control*, 25, pp. 224-230.
- Kagata H. and Katayama N. (2006). Does nitrogen limitation promote intraguild predation in an aphidophagous ladybird? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 119, pp. 239–246.

- Lucas E., Coderre D. et Vincent C. (1995). Compétition entre deux espèces de coccinelles pour la prédation de pucerons et de tétranyques. *Résumé des recherches du centre de RID en horticulture de Saint Jean-sur-Richelieu*, 24.
- Lucas E., (2001). Prédation intraguild et lutte biologique. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 2, 2, [En ligne], mis en ligne le 01 octobre 2001. URL : <http://vertigo.revues.org/index4102.html>. Consulté le 31 décembre 2009.
- Lucas E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, pp. 351–364.
- Mallampalli N., Castellanos I. and Barbosa P. (2002). Evidence for intraguild predation by *Podisus maculiventris* on a ladybeetle, *Coleomegilla maculata*: Implications for biological control of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *BioControl* 47, pp. 387–398.
- Matsumura M., Trawlet-Smith G.M., Gratton C., Finke D.L., Fagan W.F. and Denno R.F. (2004). Does intraguild predation enhance predation performance? A stoichiometric perspective. *Ecology*, 85, 9, pp. 2601–2615.
- Meyhöfer R. and Hindayana D. (2000). Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97, pp. 115-122.
- Meyhöfer R. and Klug T. (2002). Intraguild predation on the aphid parasitoid *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae): mortality risks and behavioral decisions made under the threats of predation. *Biological control*, 25, pp. 239-248.
- Moser S. and Obrycki J.J. (2009). Competition and Intraguild Predation among Three Species of Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomological Society of America*, 102, 3, pp. 419-425.
- Müller C.B. and Brodeur J. (2002). Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control*, 25, pp. 216-223.
- Nakashima Y., Birkett M.A., Pye B.J. and Powell W. (2006). Chemically Mediated Intraguild Predator Avoidance by Aphid Parasitoids: Interspecific Variability in Sensitivity to Semiochemical Trails of Ladybird Predators. *Journal of Chemical Ecology*, 32, pp.1989–1998.
- Naranjo S.E. (2007). Intraguild predation on *Eretmocerus* sp. nr. *emiratus*, a parasitoid of *Bemisia tabaci*, by three generalist predators with implications for estimating the level and impact of parasitism. *Biocontrol Science and Technology*, 17, 6, pp. 605 – 622.
- Noia M, Borges I. and Onofre Soares A. (2008). Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): The role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control*, 46, pp. 140–146.
- Okuyama T. (2009). Intraguild predation in biological control: consideration of multiple resource species. *BioControl*, 54, pp.3–7

- Pérez-Lachaud G, Hardy I.C.W. and Lachaud J-P. (2002). Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, 25, pp. 231-238.
- Persson L. (1985). Asymmetrical Competition: Are Larger Animals Competitively Superior? *The American Naturalist*, 126, 2, pp. 261-266.
- Phoofolo M.W. and Obrycki J.J. (1998). Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89, pp. 47–55.
- Pineda A., Morales I., Marcos-Garcia M.A. and Fereres A. (2007). Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. *Biological Control*, 42, pp.274–280.
- Polis G.A., Myers C.A. and Holt R.D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, pp. 297-330.
- Polis G. A. and Holt R. D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, pp.151–154.
- Raubenheimer D., Mayntz D., Simpson S.J. and Tøft S. (2007). Nutrient-specific compensation following diapause in a predator: implications for intraguild predation. *Ecology*, 88, 10, pp. 2598–2608.
- Raymond B., Darby A.C. and Douglas A.E. (2000). Intraguild predators and the spatial distribution of a parasitoid. *Oecologia*, 124, pp. 367–372.
- Reader T. and Duce I.R. (2009). Intraguild interactions promote assortative mating and affect sexual attractiveness in a phytophagous fly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, pp. 171–180.
- Rosenheim J.A., Kaya H.K., Ehler L.E., Marois J.J. and Jaffee B.A. (1995). Intraguild predation among biological-control agents :Theory and evidence. *Biological control*, 5, pp. 303-335.
- Rosenheim J.A., Limburg D.D and Colfer R.G. (1999). Impact of generalist predators on a biological control agent, *Chrysoperla carnea*: direct observations. *Ecological Applications*, 9, 2, pp. 409–417.
- Sato S., Dixon A.F.G. and Yasuda H. (2003). Effect of emigration on cannibalism and intraguild predation in aphidophagous ladybirds. *Ecological Entomology*, 28, pp.628–633.
- Sato S., Jimbo R., Yasuda H. and Dixon A.F.G. (2008). Cost of being an intraguild predator in predatory ladybirds. *Applied Entomology and Zoology*, 43, 1, pp.143–147.
- Sato S., Kushibuchi K. and Yasuda H. (2009). Effect of reflex bleeding of a predatory ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), as a means of avoiding intraguild predation and its cost. *Applied Entomology and Zoology*, 44, 2, pp. 203–206.

- Schausberger P. and Croft B.A. (2000). Nutritional benefits of intraguild predation and cannibalism among generalist and specialist phytoseiid mites. *Ecological Entomology*, 25, pp. 473-480.
- Schausberger P. and Walzer A. (2001). Combined versus single species release of predaceous mites: predator-predator interactions and pest suppression. *Biological Control*, 20, pp. 269-278.
- Seagraves M.P. (2009). Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biological Control*, 51, pp. 313–322.
- Snyder W.E. and Ives A.R. (2003). Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology*, 84, 1, pp. 91-107.
- Snyder W.E., Clevenger G.M. and Eigenbrode S.D. (2004). Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia*, 140, pp. 559–565.
- Su M., Zhang Y., Hui C. and Li Z. (2008). The effect of migration on the spatial structure of intraguild predation in metapopulations. *Physica A*, 387, pp. 4195–4203.