

## La prise d'informations visuelles chez la coccinelle *Harmonia axyridis*

M. Lambin<sup>1</sup>, A. Ferran<sup>2</sup> & K. Maugan<sup>1</sup>

Université Paul Sabatier, Centre de Recherche en Biologie du Comportement, 118 route de Narbonne, 31062  
Toulouse Cedex, France

<sup>2</sup>I.N.R.A., Laboratoire de Biologie des Invertébrés, 37 boulevard du Cap, 06602 Antibes, France

Accepted: August 29, 1995

**Key words:** *Harmonia axyridis*, Coccinellidae, adult, larva, vision, visual target, dummies

**Mots clés:** *Harmonia axyridis*, Coccinellidae, adulte, larve, vision, cibles visuelles, leurres

### Résumé

Les capacités visuelles de la coccinelle *H. axyridis*, espèce utilisée en lutte biologique, ont été étudiées l'aide de formes géométriques différentes et de leurres qui miment un puceron. Les larves et les adultes de cette coccinelle semblent présenter une vision à 'distance' (perception de formes géométriques) et une vision de 'proximité' (perception de leurres comparables à des proies). Cette vision qui est plus développée chez les adultes, permet à cette coccinelle de changer l'orientation de ses déplacements soit pour entrer en contact avec ces cibles artificielles soit pour passer à proximité. Toutefois, ces performances ont été mises en évidence dans des conditions particulières, les cibles et les leurres présentant un fort contraste par rapport à l'environnement.

### Introduction

Chez les coccinelles aphidiphages, la perception visuelle de l'environnement à été étudiée essentiellement à trois périodes de leur cycle biologique annuel, lors des vols migratoires vers les sites d'estivo-hivernation à l'automne, lors des vols de dispersion vers les cultures au printemps et lors de la recherche des proies sur les plantes (Hodek, 1973; Iperti, 1986).

Les stimuli sensoriels impliqués dans les vols migratoires sont globalement connus. Les adultes migrants s'orientent par la vision vers des silhouettes très contrastées qui se détachent à l'horizon, comme les haies, les arbres ou les collines (Hodek *et al.*, 1993; Obata, 1986). Ils se regroupent ensuite dans des endroits où règnent des conditions climatiques favorables à leur survie pendant la période hivernale (amoncellement de pierres, partie inférieure des végétaux). Honek (1989) a suggéré que ces regroupements pourraient être liés à des variations des conditions thermiques dans les sites d'estivo-hivernation.

Les stimuli qui participent, au printemps, à la dispersion des adultes et à la colonisation des cultures sont peu connus. Ils pourraient être liés au végétal, sa

hauteur et peut-être, sa couleur et sa densité (Ferran *et al.*, 1989).

Il a été considéré pendant longtemps que la recherche des proies par les coccinelles se faisait plus ou moins au hasard et que leur détection se produisait uniquement au moment du contact physique (Fleschner, 1950; Banks, 1957; Dixon, 1959; Kehat, 1968). De nombreux travaux ont alors été consacrés à l'étude des facteurs qui pouvaient favoriser ces rencontres. Des facteurs externes tels que la morphologie du végétal (pilosité, présence de nervures, déplacements sur les bords du limbe) peuvent participer à l'orientation des coccinelles vers les sites préférentiels des proies (Carter *et al.*, 1984; Ferran & Deconchat, 1991). Des facteurs internes tels que le géotropisme négatif et le phototropisme positif des coccinelles et des proies, la localisation des pontes par les femelles à proximité des proies et l'adoption, après une prise alimentaire, d'un comportement de recherche intensif, augmentent la probabilité de ces rencontres (Banks, 1957; Dixon, 1959).

Il a été montré ensuite que la localisation des proies par les coccinelles fait intervenir la vision et l'olfaction. Les adultes de *Coccinella septempunctata* L. sont capa-

bles de s'orienter vers des cibles artificielles de taille, de forme et de couleur différentes (Khan Khalil *et al.*, 1985) et des leurres qui miment une proie naturelle (Stubbs, 1980). Chez certains adultes tels qu' *Anatis ocellata* (Allen *et al.*, 1970), *Stethorus punctum*, (Colburn & Asquith, 1970), *Harmonia axyridis*, (Obata, 1986), *Cryptolaemus montrouzieri* (Heidari & Copland, 1992), cette localisation résulte également de la perception de stimuli olfactifs émis par les proies et/ou par le végétal (Kesten, 1969; Obata, 1986). Quelle que soit l'espèce considérée et quels que soient les stimuli utilisés par les adultes, la distance de perception des proies paraît faible; elle n'excède pas un à deux centimètres (Stubbs, 1980; Nakamuta, 1984).

Chez les larves de coccinelle, le rôle de la vision et de l'olfaction dans la localisation des proies apparaît moins clairement. Alors que certains auteurs (Heidari & Copland, 1992) considèrent qu'elle se produit uniquement lors du contact physique, d'autres estiment que les stades larvaires perçoivent les proies plutôt par l'olfaction que par la vision (Storch, 1976; Stubbs, 1980).

Les prédateurs qui exploitent des ressources vivant en colonies, présentent deux modalités de déplacement, la recherche extensive et la recherche intensive (terminologie de Bond, 1980). La recherche extensive (ou 'ranging', Jander, 1975) correspond à un déplacement linéaire et rapide entre les colonies de proies tandis que la recherche intensive, déplacement lent et sinueux, est adoptée après l'ingestion d'une proie ('local search', Jander, 1975 ou 'success motivated search', Vinson, 1977). L'orientation de ces insectes au cours de ces deux types de recherche résulte respectivement, de la perception d'informations issues de l'environnement ('collimating stimuli', Dusenbery 1989) et d'informations liées à l'ingestion de la proie (Bell, 1990).

En France, la coccinelle *H. axyridis*, espèce introduite d'origine asiatique est produite en masse sur une proie de substitution, les oeufs d'*Ephestias kuehniella* Zeller (Lep., Pyralidae) et fait l'objet d'expérimentations sur son utilisation contre les pucerons des plantes ornementales, des plantes maraîchères en serres et des arbres fruitiers (Simon *et al.*, 1993). Cette utilisation en lutte biologique soulève un certain nombre de questions d'ordre comportemental. Quelles sont les aptitudes sensorielles de ce prédateur? Quel est le rôle de la vision et de l'olfaction dans la découverte, la prospection de la plante et la rencontre avec les proies? Les larves et les adultes produits en permanence en conditions stricte-

ment artificielles conservent-ils des capacités de perception visuelle et olfactive identiques à celles d'une population sauvage? Pourrait-il exister des adaptations à des stimuli visuels et/ou olfactifs particuliers? Serait-il possible d'utiliser ces capacités sensorielles pour sédentariser les populations imaginaires dans les cultures traitées et favoriser la re-colonisation des plantes par les larves qui se déplacent sur le sol (Iperti, 1978; Ferran *et al.*, 1989).

Dans le présent travail, nous avons abordé l'étape préliminaire de telles recherches, la mise en évidence des capacités visuelles des larves et des adultes d'*H. axyridis* à l'aide de cibles de formes géométriques différentes et de leurres.

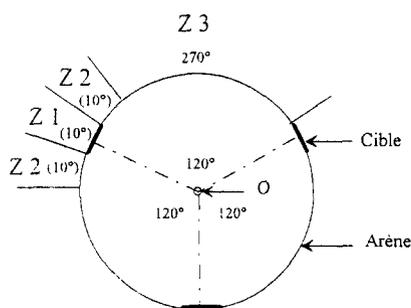
## Matériel et méthodes

Trois expériences successives ont été réalisées, l'attraction visuelle des larves par des cibles noires, la discrimination par les adultes de cibles noires présentant des formes géométriques différentes et la perception par les larves et les adultes de leurres qui ressemblent à des pucerons.

Le dispositif commun à ces trois expériences est constitué par une arène cylindrique (diamètre: 50 cm, hauteur: 30 cm), de couleur blanche, éclairée du dessus par une lumière diffuse (tube néon de 40 watts situé à 45 cm au dessus de l'arène) et présentant des graduations angulaires à l'extérieur. Un équipement vidéo, placé également au dessus de l'arène permet d'enregistrer les trajets individuels et la position des leurres. Chaque coccinelle est placée dans un tube en verre (diamètre: 1 cm) qui débouche au centre du plancher de l'arène. Le comportement géotaxique négatif et phototropique positif entraîne l'ascension du tube et place immédiatement l'insecte en situation de choix.

Chez les larves, la mise en évidence d'une attraction visuelle est mesurée grâce à l'utilisation de trois rectangles noirs de papier Canson (hauteur: 29,8 cm, largeur: 4,4 cm) disposés à égale distance sur la paroi de l'arène. Par rapport au centre de l'arène, ces rectangles ont une hauteur angulaire de 50 ° et une largeur angulaire de 10 °. La paroi de l'arène a été divisée en trois zones, la zone 1 (Z1) correspond à la largeur du rectangle (10 °), la zone 2 (Z2) s'étend de chaque côté de la précédente et présente une largeur double (soit 10 ° de part et d'autre de chaque rectangle) et la zone trois (Z3) qui couvre les 270 ° restants (Fig. 1A). Cette expérience a été réalisée à l'aide de 50 larves de

1-A. Attraction visuelle des larves par des cibles rectangulaires



O: orifice de sortie des larves

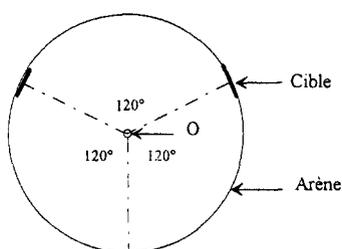
1-B. La discrimination des formes géométriques par les adultes d'*H. axyridis*

Fig. 1. (A et B). Dispositifs expérimentaux utilisés pour l'étude de l'attractivité et de la discrimination de cibles en papier Canson noir par les larves et les adultes d'*H. axyridis* (Pour les larves ces cibles ont une forme rectangulaire. Pour les adultes, elles ont des formes géométriques différentes qui sont comparées deux à deux).

dernier stade. Les effectifs qui ont atteint les trois zones précédentes, ont été comparés (test du khi2) avec ceux d'un lot témoin évoluant dans une arène sans cible. Ces deux lots de larves ont été également comparés avec une répartition théorique calculée à partir du rapport entre la longueur des trois zones précédentes et la circonférence de l'arène. Il y a environ 8 chances sur 100 (circonférence de l'arène: 157 cm, longueur de Z1:  $3 \times 4,4 \text{ cm} = 13,2 \text{ cm}$ ), 17 chances sur 100 (longueur de Z2:  $3 \times 8,8 \text{ cm} = 26,4 \text{ cm}$ ) et 75 chances sur 100 (longueur de Z3 = 117 cm) qu'une larve se déplaçant au hasard atteigne l'une ou l'autre de ces zones.

Chez les adultes, 4 tests de discrimination ont été effectués, chacun comprenant deux cibles de forme géométrique différente placées sur la paroi verticale de l'arène à 120° l'une de l'autre. Le troisième emplacement, sans cible et distant de 120° des deux précédents, joue le rôle de témoin (Fig. 1B). Ces couples de cibles se distinguent par les caractéristiques suivantes:

- la hauteur: choix entre deux rectangles de même taille angulaire 10° (4,4 cm) mais de hauteur

différente, 20° pour l'un (9,1 cm) et 50° pour l'autre (29,8 cm).

- l'inclinaison: choix entre un rectangle (largeur: 10°, hauteur: 50°) et un parallélogramme de mêmes dimensions (angles opposés: 120° et 60°)
- la complexité des contours: choix entre une étoile et un disque de même rayon (30° soit 14,4 cm).
- la largeur: choix entre deux rectangles de même taille angulaire en hauteur (40° soit 21 cm) mais de largeur différente, 10° (4,4 cm) pour l'un et 30° (12,9 cm) pour l'autre.

Pour chaque test de discrimination, trois essais successifs ont été réalisés. Chaque test comprend les 15 premiers adultes (15 mâles et 15 femelles) qui ne se sont pas envolés. La forme observée comme la plus attractive au premier essai a été systématiquement déplacée de 120° avant chaque essai ultérieur afin d'éviter l'intervention d'éventuels repères extérieurs à l'arène. Les effectifs qui ont atteint le bord de l'arène dans le rayon des cibles, ont été comparés par un test du Khi2 à un effectif théorique équivalent à 50% du total des adultes ayant atteint les deux formes considérées.

Dans ces deux expériences (larves et adultes), les insectes qui n'ont pas atteint la paroi de l'arène dans un délai de 5 min, n'ont pas été pris en compte.

Les leurres utilisés pour étudier la perception visuelle des proies par les larves et les adultes d'*H. axyridis* sont constitués par des grains de quartzite peints en noir et ayant approximativement la taille d'une femelle aptère du puceron *Aphis fabae* (1,5 à 2 mm de diamètre). Ces leurres (17 au total) sont disposés sur le sol de l'arène à 2 cm les uns des autres selon un cercle de 5,5 cm de diamètre ayant pour centre l'orifice d'où sortent les coccinelles.

L'expérimentation a été réalisée sur un lot de larves de quatrième stade (55 individus) et d'adultes (33 mâles et 32 femelles). Chaque coccinelle est utilisée deux fois successivement, en absence (témoin) puis en présence des leurres. Les larves peuvent soit rencontrer un leurre (contact) soit passer entre deux leurres voisins. Dans le premier cas, la fréquence des contacts peut être comparée à une fréquence théorique calculée à partir de la distance couverte par les leurres ( $17 \times 0,2 \text{ mm} = 3,4 \text{ cm}$ ) par rapport à la circonférence du cercle ( $2 \times 3,14 \times 5,5 = 34,5 \text{ cm}$ ). La probabilité théorique qu'une coccinelle atteigne un leurre au hasard est d'environ 10 chances sur 100 ( $3,4/34,5$ ). Dans le cas du passage des larves entre deux leurres, nous avons mesuré la distance (D), qui sépare le point d'intersection (A) entre le trajet et la ligne droite reliant

Tableau 1. Répartition des larves d' *H. axyridis* dans les différentes zones définies pour mettre en évidence l'attractivité de cibles noires (les larves sans réponse sont restées immobiles pendant 5 min; comparaison des deux distributions: khi2 = 150,7)

Lots de larves	Larves ayant atteint l'arène dans la zone			Larves sans réponse
	1	2	3	
Avec cible	23 (60,1%)	5 (13,2%)	10 (26,7%)	12 (24,0%)
Sans cible	6 (26,5%)	6 (26,5%)	21 (63,7%)	17 (34,0%)

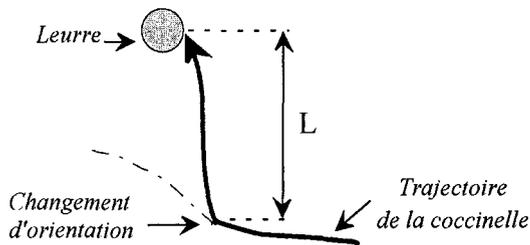
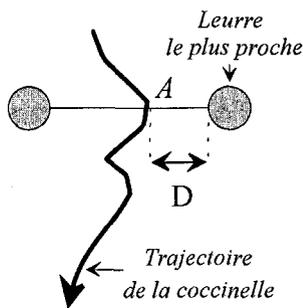


Fig. 2. Perception visuelle des leurre par les larves et les adultes d' *H. axyridis* (Lorsqu'une coccinelle passe entre deux leurre, (D) est la plus courte distance qui relie la trajectoire au leurre le plus proche. La distance (L) est la portion de trajectoire entre le changement d'orientation qui résulte de la perception d'un leurre, et ce leurre).

les deux leurre voisins d'une part, le leurre le plus proche du point (A) d'autre part (Fig. 2). Chez les témoins, cette distance est obtenue en utilisant des repères espacés de 2 mm qui ont été filmés au début de l'enregistrement.

Certaines larves qui ont atteint un leurre, ont présenté préalablement un changement de direction angulaire brusque suivi d'un trajet rectiligne vers le leurre. La mesure de cette portion de trajet (L) définit

la distance où l'insecte, après avoir perçue la proie, choisit de la capturer (Fig. 2).

Les larves et les adultes utilisés dans ces recherches ont été élevés à l'aide des oeufs d' *E. kuehniella*. Au moment des expériences, les larves sont âgées de 1 jour dans le stade tandis que les adultes sont âgés de 4 jours. Ils subissent au préalable une période de jeûne de 12 h. Ces trois expériences ont été réalisées dans une pièce à 25 °C et 50% d'humidité relative.

## Résultats

### L'attraction visuelle des larves par des cibles

Les effectifs des populations larvaires expérimentales et témoin qui ont atteint l'arène dans les zones Z1, Z2 et Z3 sont indiqués dans le Tableau 1. Toutes les larves lâchées dans l'arène n'ont pas accepté de se déplacer: 12 (24%) dans le lot expérimental et 17 (34%) dans le lot témoin (écart-réduit: 1,1, non significatif). La répartition des larves de ces deux lots dans les trois zones est très significativement différente (khi2=150,7) alors que la répartition des larves témoins est proche de la répartition théorique aléatoire (khi2=0,77). Par ailleurs, 43% des larves (23) qui ont atteint le bord de l'arène dans la zone 1, l'ont fait plus précisément au niveau du contraste noir-blanc. Les larves de cette coccinelle sont caractérisées par une certaine vision de l'environnement et sont capables de s'orienter vers des cibles de grande taille et très contrastées.

### La discrimination des formes géométriques par les adultes

Les différentes formes géométriques étudiées exercent une forte attraction sur les adultes d' *H. axyridis*: le pourcentage d'adultes qui ont atteint les cibles, varie

**Tableau 2A.** Attractivité des cibles de formes géométriques différentes par la hauteur (2A-1) et l'inclinaison (2A-2) sur les adultes d' *H. axyridis*. (les effectifs sont comparés par un test du Khi2 à une répartition théorique qui correspond à 50% des adultes qui ont atteint l'une ou l'autre des 2 cibles. S: différence significative)

2A-1 Discrimination de la hauteur de la cible						
Formes	Mâles		Femelles		Total	
	PR	GR	PR	GR	PR	GR
Essai 1	3	11	3	7	6	18
Essai 2	3	10	2	8	5	18
Essai 3	3	9	4	8	7	18
Total	9	30	9	23	18	53
Khi2	11,3 S		6,1 S		17,3 S	
Adultes entrés en contact avec les cibles (en %):						
	86,7		71,1		78,8	
Rectangle de petite (PR) et de grande (GR) taille						
2A-2 Discrimination de l'inclinaison de la cible						
Formes	Mâles		Femelles		Total	
	PR	GR	PR	GR	PR	GR
Essai 1	3	10	2	10	5	20
Essai 2	3	11	8	7	11	18
Essai 3	6	8	2	12	8	20
Total	12	29	12	29	24	58
Khi2	7,1 S		7,1 S		14,1 S	
Adultes entrés en contact avec les cibles (en %):						
	91,1		91,1		91,1	

P: parallélogramme, R: rectangle.

de 78,8% à 91,1% (Tableau 2A et 2B). Peu d'adultes (1,5%) ont touché la paroi de l'arène en dehors des cibles. Les autres sont restés immobiles dans le dispositif expérimental ou ont erré dans l'enceinte au delà du temps imparti (5 min). Comme chez les larves, les adultes atteignent plutôt la bordure des cibles. Le pourcentage d'adultes arrivés dans cette zone de fort contraste varie de 48% (disque), 56% (parallélogramme), 62% (rectangle), à 88% (étoile).

Le bilan obtenu pour les quatre tests en effectuant la somme des résultats des trois essais fait apparaître la préférence des adultes d' *H. axyridis* pour une forme par test, ceci est cependant moins marqué dans le

**Tableau 2B.** Attractivité des cibles de formes géométriques différentes par la découpe (2B-1) et la largeur (2B-2) sur les adultes d' *H. axyridis* (les effectifs sont comparés par un test du Khi2 à une répartition théorique qui correspond à 50% des adultes qui ont atteint l'une ou l'autre des 2 cibles S: différence significative)

2B-1 Discrimination de la découpe de la cible						
Formes	Mâles		Femelles		Total	
	D	E	D	E	D	E
Essai 1	5	7	4	8	9	15
Essai 2	3	9	4	9	7	18
Essai 3	4	8	3	10	7	18
Total	12	24	11	27	23	51
Khi2	4,0 S		6,7 S		10,6 S	
Adultes entrés en contact avec les cibles (en %):						
	80,0		84,4		82,2	
D: disque, E: étoile.						
2B-2 Discrimination de la largeur de la cible						
Formes	Mâles		Femelles		Total	
	RE	RL	RE	RL	RE	RL
Essai 1	7	6	6	6	13	12
Essai 2	11	2	5	6	16	8
Essai 3	9	4	6	3	15	7
Total	27	12	17	15	14	27
Khi2	5,8 S		0,1 NS		4,1 S	
Adultes entrés en contact avec les cibles (en %):						
	86,7		71,1		78,9	
Rectangle étroit (RE) ou rectangle large (RL).						

cas des rectangles de largeur différente (Tableau 2D). Pour chaque expérience de discrimination, la comparaison des effectifs des adultes sur les deux cibles à la répartition théorique précédemment définie confirme ces résultats. La préférence pour les formes plus hautes, moins inclinées et plus découpées est particulièrement bien marquée. Le bilan, distinguant les mâles et les femelles, confirme dans ces trois cas une différence significative d'attractivité des deux formes proposées. Par contre, dans le cas des cibles de largeur différente, si les mâles manifestent une certaine préférence pour les cibles plus étroites, les femelles, quant à elles, se dirigent indifféremment vers l'une ou l'autre.

### *La perception visuelle des proies par les larves et les adultes*

*Influence des leurres sur le comportement des larves.* Dans le lot expérimental, 30 larves sont entrées en contact avec un leurre tandis que 25 larves sont passées entre deux leurres voisins. La comparaison de ces effectifs avec la répartition théorique (10% et 90% soit 5,5 et 49,5 larves) met en évidence une attraction significative des leurres ( $\chi^2 = 121,3$ ;  $P < 0,0001$ ). Ces résultats sont confirmés par le témoin: 4 larves ont atteint la zone du leurre et les 48 autres larves sont passés entre deux leurres voisins.

Les valeurs de (D) mesurées pour toutes les larves (présence et absence de contact avec un leurre) figurent dans le Tableau 3. Le test de Mann-Whitney met en évidence une différence significative ( $U = 2,5$ ;  $P < 0,01$ ). Les larves passent plus près des leurres quand ils sont présents. Les valeurs de (D) peuvent être également comparées à la valeur 5 mm qui peut être considérée comme la moyenne théorique (D est compris entre 0 mm et 10 mm). Les valeurs moyenne de (D) sont significativement différentes pour les larves expérimentales ( $t = -3,9$ ;  $P < 0,001$ ) et non significatives pour les larves témoins ( $t = -0,8$ ).

Les mêmes comparaisons, appliquées uniquement aux larves qui sont passées entre les leurres (Tableau 3), aboutissent aux mêmes résultats. Les larves d'*H. axyridis* ne se déplacent pas au hasard lorsqu'elles passent entre les leurres.

Chez les 20 larves expérimentales qui ont présenté un changement de direction avant d'atteindre un leurre, la distance (L) est de  $5,6 \text{ mm} \pm 5,8 \text{ mm}$ .

*Influence des leurres sur le comportement des adultes.* La présence des leurres influence nettement l'orientation des adultes mâles et femelles. Quel que soit le sexe, l'effectif d'adultes ayant touché un leurre, est très significativement supérieur ( $P < 0,0001$ ) à celui obtenu par la répartition théorique (Tableau 4). Chez les adultes témoins (total: 55), un seul contact a été observé (1 contact, 54 passages entre les leurres). Il n'y a pas de différence significative avec la répartition théorique (5,5 contacts et 49,5 passages entre les leurres;  $\chi^2 = 0,87$ ).

Comme les résultats précédents le laissent présager, la mesure de la distance (D) montre que les adultes expérimentaux, aussi bien les mâles que les femelles, s'approchent des leurres contrairement aux adultes témoins (Tableau 5). Par contre, lorsque l'estimation de la distance (D) est réalisée à partir des

adultes qui sont passés entre les leurres, les valeurs obtenues ne sont pas significativement différentes de celles observées chez les témoins. La taille des adultes, la faiblesse des effectifs et la variabilité des valeurs individuelles pourraient expliquer ce résultat. Cependant, ces distances (D) sont significativement différentes de la moyenne théorique de 5 mm, dans le cas de la population totale. Ce résultat va dans le même sens que celui observé chez les larves: ces prédateurs ne sont pas indifférents aux leurres mais passent plutôt 'vers le milieu' en les gardant à une certaine distance. Il semble par conséquent que beaucoup des coccinelles qui n'entrent pas en contact direct avec les leurres, les ont néanmoins détectés visuellement.

Chez les adultes expérimentaux (28) qui ont présenté un changement de direction avant de toucher un leurre, la distance (L) est de  $9,8 \text{ mm} \pm 7,3 \text{ mm}$ . Cette distance est significativement supérieure à celle observée chez les larves (test de Mann-Whitney,  $U = 3,8$ ;  $P < 0,0001$ ).

### **Discussion**

Chez *Harmonia axyridis*, les larves et les adultes sont capables de percevoir des cibles très contrastées par rapport au milieu environnant. L'attraction par les rectangles noirs, observée chez les larves est toutefois moins prononcée que celle exercée par l'ensemble des formes géométriques noires chez l'adulte. En effet, 66% des larves mobiles ont atteint les cibles contre une moyenne de 90% chez les adultes mobiles, et alors que ceux-ci ne disposaient que de deux formes attractives contre trois pour les larves. Cette différence entre les larves et les adultes est probablement liée au caractère plus performant dans la perception des formes de l'oeil composé des premiers par rapport aux stemmates des secondes. Cette vision des formes par les stemmates a été mise en évidence chez d'autres insectes comme, par exemple, chez les jeunes chenilles de *Lymantria monacha* (Autrum, 1975). Selon Agee *et al.* (1990), cette vision des contrastes appliquée aux taches des élytres (taches noires sur un fond clair, rouge ou jaune) pourrait intervenir dans la reconnaissance entre espèces.

Il est intéressant de comparer les capacités de discrimination visuelle observées chez les adultes d'*H. axyridis* avec celles décrites les coccinelles *Adalia bipunctata* et *Coccinella septempunctata* (Khan Khalil *et al.*, 1985). Ces deux espèces présentent également une forte attraction pour les contrastes (photohoro-

Tableau 3. Influence des leurres sur le comportement des larves d'*H. axyridis*. Définition de la distance D, voir Fig. 1; ces distances sont comparées entre elles (test de Mann-Whitney) et par rapport à la distance médiane entre deux leurres, 5mm (test 't')

Comparaisons pour	Nombre de larves	Distance (D)	U (Mann-Whitney)	Test 't' (par rapport à 5 mm)
<i>Toute les larves (contact avec un lure et passage entre les leurres)</i>				
Lot expérimental	55	3,0 ± 0,5	-2,5	-3,9 S (p<0,001)
Lot témoin	52	4,7 ± 0,4	(P<0,01)	-0,8 NS
<i>Larves passées entre les leurres</i>				
Lot expérimental	25	6,7 ± 0,5	-2,9	-3,2 S (p<0,01)
Lot témoin	48	5,1 ± 0,4	(P<0,01)	-0,3 NS

Tableau 4. Influence des leurres sur le comportement des adultes d'*H. axyridis* (comparaison des effectifs entrés en contact avec des leurres à une répartition théorique qui correspond à 10% de contacts)

Sexe	Mâles		Femelles		Total	
	avec contact	sans contact	avec contact	sans contact	avec contact	sans contact
Répartition observée	21	8	21	3	42	11
Répartition théorique	2,9	26,1	2,4	21,6	5,3	47,7
Chi2	125,5 (p<0,0001)		160,2 (p<0,0001)		282,4 (p<0,0001)	

taxis). Ces auteurs ont montré que *C. septempunctata*, espèce de la strate herbacée, est relativement indifférente à la hauteur des rectangles contrairement à *A. bipunctata*, espèce fréquentant préférentiellement la strate des arbres comme *H. axyridis*. De plus, ces trois espèces semblent préférer une bande verticale à une bande oblique et une étoile à un disque. Selon Hertz (1931 et 1935), les formes verticales et étoilées sont plus attractives pour les insectes mobiles parce qu'elles produisent un plus grand nombre de changements de l'intensité de la lumière qui atteint les ommatidies par unité de temps.

L'attraction exercée sur les coccinelles par les formes verticales, hautes, découpées pourrait être lié au fait que les plantes infestées par leurs proies correspondent à ces paramètres de forme. Cette vision des formes pourraient permettre aux larves de recoloniser les plantes d'où elles sont tombées (Ferran, obs. pers.). De même dans le cas des coccinelles migrantes qui se rassemblent sur des sites montagneux particu-

liers, la forme des éléments du milieu (silhouettes) a probablement une influence sur les vols migratoires puisque l'oeil est le seul récepteur susceptible de déterminer l'orientation sur de longues distances (Hagen, 1962). Toutefois, les expérimentations réalisées dans cette étude sur *H. axyridis*, ne portant que sur quelques formes simples, donnent des renseignements très limités. Il reste encore beaucoup de travail à effectuer sur les formes elles-mêmes, mais aussi sur les différences de contraste et la perception des couleurs. Chez *C. septempunctata*, les stimuli visuels ultra-violet (365 nm) et vert (500 nm) sont les plus importants pour le comportement de cette espèce (Agee *et al.*, 1990).

L'attraction observée chez les larves et les adultes d'*H. axyridis* par des leurres en forme de puceron prouve que la vision peut avoir une certaine importance dans la perception des proies. Cependant les leurres utilisés étant noirs et disposés dans un environnement blanc, il est probable que le contraste a

Tableau 5. Influence des leurres sur le comportement des adultes d' *H. axyridis* (définition de la distance D, Fig. 1; ces distances sont comparées entre elles par le test de Mann-Whitney et par rapport à la distance médiane entre les leurres, 5 mm, par le test 't' de Student)

Comparaisons pour	Nombre d'adultes	Distance (D)	U (Mann-Whitney)	Test 't' (par rapport à 5 mm)
<i>Tous les adultes (contact avec un lure et passage entre les leurres)</i>				
1. Mâles				
Lot expérimental	29	1,6 ± 0,5	-4,5	-6,4 S (p<0,0001)
Lot témoin	29	5,1 ± 0,5	(p<0,0001)	-0,1 NS
2. Femelles				
Lot expérimental	24	1,0 ± 0,6	-4,8	-7,1 (p<0,0001)
Lot témoin	25	5,1 ± 0,6	(p<0,0001)	0,2 NS
3. Tous les adultes				
Lot expérimental	53	1,3 ± 0,6	-6,6	-9,6 (p<0,0001)
Lot témoin	54	5,1 ± 0,6	(p<0,0001)	0,2 NS
<i>Adultes passés entre les leurres</i>				
1. Males				
Lot expérimental	8	5,9 ± 0,7	-0,7	1,3 NS
Lot témoin	29	5,1 ± 0,5	NS	0,1 NS
2. Femelles				
Lot expérimental	3	8,0 ± 1,0	-1,6	3,0 NS
Lot témoin	24	5,3 ± 0,6	NS	0,2 NS
3. Tous les adultes				
Lot expérimental	11	6,5 ± 0,6	-1,5	2,4 (p<0,05)
Lot témoin	53	5,2 ± 0,4	NS	0,5 NS

facilité leur détection. Dans les conditions naturelles, un tel contraste entre la plante et la proie ne s'observe pas. La méthode des leurres donne des informations sur la distance de perception (L) des proies. Les valeurs trouvées chez les larves (7 mm) et les adultes (10 mm) d' *H. axyridis* sont tout à fait comparables à celles mises en évidence par Nakamuta (1984) et Stubbs (1980) chez *C. septempunctata*, respectivement, 10 mm et 7 mm. Cette valeur (L) correspond en fait à une distance de choix d'orientation de l'insecte. Il est possible d'imaginer que la distance maximale de perception visuelle est en réalité légèrement supérieure.

Les expériences réalisées dans le cadre de cette étude ont donc montré l'importance effective des stimuli visuels sur le comportement des larves et des adultes d' *H. axyridis*. La vision semble bien jouer un rôle, non seulement dans la perception d'objets de taille importante par rapport à l'insecte (formes géométriques) mais aussi d'objets nettement plus petits (les leurres). Dans le premier cas, on a pu mettre en évidence une attraction 'à distance' (car bien que les larves et les adultes aient été lâchés à 25 cm, un pourcentage signi-

ficatif d'entre eux ont atteintes ces formes) et dans le deuxième cas, une attraction de 'proximité' (avec une distance de perception plus grande pour les adultes que pour les larves).

Cette perception visuelle 'à distance' et de 'proximité' intervient plus particulièrement au cours de la recherche intensive ('collimating stimuli'). La première peut participer à la découverte du microhabitat des proies (vision de silhouettes contrastées telle que la plante entière, les tiges et les bordures des feuilles), la seconde correspondrait plutôt à la perception des reliefs du micromilieu des proies à la surface des feuilles.

Il faut enfin souligner le fait que la vision ne constitue qu'un moyen parmi d'autres dont dispose les coccinelles pour appréhender son environnement. L'olfaction et le toucher jouent probablement un rôle important. Dans les conditions naturelles, face à un végétal, une proie, un partenaire sexuel etc., l'ensemble des organes sensoriels de la coccinelle sont mis à contribution. Obata (1986) a ainsi montré l'importance de la combinaison entre la couleur

des feuilles et l'odeur des pucerons pour les adultes d'*H. axyridis*.

Quoi qu'il en soit, cette approche de l'étude de la vision chez *H. axyridis* constitue une étape dans la connaissance de cet auxiliaire utilisé en lutte biologique. Ces recherches devraient aboutir à une meilleure maîtrise de sa production et à une optimisation de son efficacité prédatrice. Par exemple, suite à ces expérimentations, des feuilles de papier noirs sont disposées dans les cages d'élevage des adultes permettant d'obtenir une concentration des pontes et, par conséquent, une récolte plus rapide (Ferran, obs. pers.).

## Summary

### *Perception of visual information in the ladybird*

#### *Harmonia axyridis* Pallas

The sensorial relationships of predators to plant and prey are seldom taken into account in biological control programmes. However, methods of conditioning, attracting and/or settling predator populations may result from a knowledge of their visual and/or olfactory sensorial capacities. The study of the visual capacities of *Harmonia axyridis* Pallas (Col., Coccinellidae), a species used in France for aphid control, was undertaken to this aim with artificial targets and dummies. Larvae and adults of this coccinellid seemed to present 'a long distance' vision (perception of geometric shapes) and 'a short distance' vision (perception of aphid-like dummies). This vision, which is more accurate in adults, allows this coccinellid to change the orientation of its movement in order either to contact the targets (or the dummies), or to walk close to them. Under field conditions, these visual capacities may participate in the localisation of tall objects such as plants. After plant exploration, which is controlled by internal factors (tropism) and external ones either physical (leaf vein and edge) or chemical (plant secretion due to aphid infestation, olfactory trails, honeydew or pheromones), visual capacities may also participate in prey perception.

## References

Agee, H. R., R. M. Everett & R. V. Flanders, 1990. Spectral sensitivity of the compound eye of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83: 817–819.

- Allen, D. C., F. B. Knight & J. L. Foltz, 1970. Invertebrate predators of the Jack-pine budworm, *Choristoneura pinus*, in Michigan. *Annals of the Entomological Society of America* 63: 59–64.
- Autrum, H., 1975. Les yeux et la vision chez les insectes. In: *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, publié sous la direction de P. Grassé, (Masson & Cie, Paris), tome VIII, fascicule II, pp: 742–853.
- Banks, C. J., 1957. The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. *British Journal of Animal Behavior* 5: 12–24.
- Bell, W. J., 1990. Searching behavior pattern in insects. *Annual Review of Entomology* 35: 447–467.
- Bond, A. B., 1980. Optimal foraging in a uniform habitat: the search mechanism of the green lacewing. *Animal Behaviour* 28: 10–19.
- Carter, M. C., D. Sutherland & A. F. G. Dixon, 1984. Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. *Oecologia* (Berlin) 63: 394–397.
- Colburn, R. L & D. Asquith, 1970. A cage used to study the finding of a host by the ladybird beetle, *Stethorus punctum*. *Journal of Economic Entomology* 63: 1376–1377.
- Dixon, A. F. G., 1959. An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia bipunctata* (L.). *Journal of Animal Ecology* 28: 259–281.
- Dusenbery, D. B., 1989. Ranging strategies. *Journal of Theoretical Biology* 136: 309–316.
- Ferran, A. & M. Deconchat, 1991. Exploration of wheat leaves by *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae). *Journal of Insect Behaviour* 5: 147–159.
- Ferran, A., P. Gubanti, G. Iperiti, A. Migeon & J. Onillon, 1989. La répartition spatiale des différents stades de *Coccinella septempunctata* dans un champ de blé: variation au cours de la saison. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 53: 229–236.
- Fleschner, C. A., 1950. Studies on searching capacity of the larvae of three predators of the citrus red mite. *Hilgardia* 20: 233–235.
- Hagen, K. S., 1962. Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. *Annual Review of Entomology* 7: 289–326.
- Heidari, M. & M. J. W. Copland, 1992. Host finding by *Cryptolaemus montrouzieri* (Col., Coccinellidae) a predator of mealybugs (Hom., Pseudococcidae). *Entomophaga* 37: 621–625.
- Hertz, M., 1931. Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 14: 629–674.
- Hertz, M., 1935. Die Untersuchungen über den Formensinn der Honigbiene. *Naturwissenschaften* 23: 618–624.
- Hodek I., 1973. *Biology of Coccinellidae*. Academia, Prague and Dr W. Junk, Dordrecht, 260 pp.
- Hodek, I., G. Iperiti & M. Hodkova, 1993. Long-distance flights in Coccinellidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 90: 403–414.
- Honek, A., 1989. Overwintering and annual changes of abundance of *Coccinella septempunctata* in Czechoslovakia (Col., Coccinellidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 87: 336–341.
- Iperiti, G., 1978. Influence des principaux facteurs du climat sur le comportement de vol d'une coccinelle aphidiphage, *Semiadalia undecimnotata* Schn. *Annales de Zoologie et d'Ecologie Animale* 3: 387–393.
- Iperiti, G., 1986. Ecobiologie des coccinelles aphidiphages: les migrations. In: *Colloques de l'INRA* 36: 107–120.
- Jander, R., 1975. Ecological aspects of spatial orientation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 171–188.
- Kehat, M., 1968. The feeding behaviour of *Pharoscymnus numidicus* (Coccinellidae), predator of the date palm scale, *Parlatoria blanchardi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 11: 30–42.
- Khan Khalil, S., M. A. Shah & U. K. Baloch, 1985. Optical orientation in predatory coccinellids. *Pakistan Journal of Agriculture Research* 6: 40–44.

- Kesten, U., 1969. Photohorotaxis und Biologie von *Anatis ocellata* L. (Coleoptera, Coccinellidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 63: 412–455.
- Nakamura, K., 1984. Visual orientation of a ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae), toward its prey. *Applied Entomology & Zoology* 19: 82–86.
- Obata, S., 1986. Mechanism of prey finding in the aphidophagous ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomophaga* 31: 303–311.
- Simon, S., F. Combe, H. Defrance, G. Marboutie, A. Ferran, G. Iperiti, J. Brun, X. Chen, F. Faivre d'Arcier & B. Sauphanor, 1993. Introduction de la coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas pour lutter contre le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* Sulz. ANPP, Troisième conférence internationale sur les ravageurs en agriculture, Montpellier, 7 au 9 décembre 1993, pp. 409–416.
- Storch, R. H., 1976. Prey detection by fourth stage *Coccinella transversoguttata* larvae (Coleoptera, Coccinellidae). *Animal Behaviour* 24: 690–693.
- Stubbs, M., 1980. Another look at prey detection by coccinellids. *Ecological Entomology* 5: 179–182.
- Vinson, S. B., 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21: 109–133.