

LA LOCALISATION, LE COMPORTEMENT ET LES RELATIONS « PROIE-PRÉDATEUR » CHEZ *COCCINELLA SEPTEMPUNCTATA* DANS UN CHAMP DE BLÉ

A. FERRAN, G. IPERTI, L. LAPCHIN & J. M. RABASSE

INRA, Laboratoire de Biologie des Invertébrés
37, boulevard du Cap, 06600 Antibes, France

Des adultes et des larves de *C. septempunctata* ont été observés individuellement dans un champ de blé afin de préciser, au cours de la journée et en fonction de la saison, leur distribution sur le végétal, la durée des principales séquences de leur comportement et leurs relations avec les pucerons. Au début du printemps, cette espèce thermophile est présente sur le sol et sur les feuilles basses des talles où elle est très mobile. Les adultes font très fréquemment la toilette des appendices de la tête. En juin, la population larvaire et imaginale se regroupe sur la partie supérieure des talles où se trouvent les pucerons. A cette époque, l'immobilité domine. Ces variations de la distribution verticale sont confirmées par la position sur le végétal des proies capturées. Les données suggèrent que, dans les champs, cette coccinelle consacre peu de temps à son alimentation. Le faible nombre de proies ingérées pose le problème de la couverture de ses besoins trophiques.

MOTS CLÉS : *Coccinella septempunctata*, distribution verticale, comportement, alimentation, puceron, blé.

La quantification de l'efficacité des prédateurs, notamment de la coccinelle aphidiphage *Coccinella septempunctata* L., a été basée pendant longtemps sur de simples dénombrements des 2 populations antagonistes (Basedow, 1982 ; Rautapää, 1976 ; Wright & Laing, 1980). Ensuite les aptitudes trophiques de ces auxiliaires ont été prises en considération et des modèles sur le prédatisme ont été proposés (Frazer & Gilbert, 1976 ; Tamaki *et al.*, 1974 ; Van Emden, 1966 ; Wyatt, 1983).

Pour trouver leurs proies les prédateurs ont 3 possibilités, soit présenter des aptitudes particulières au déplacement qui leur permet d'accroître la probabilité de rencontre avec les proies, soit posséder un équipement sensoriel autorisant un repérage de leur nourriture à des distances suffisamment grandes, soit avoir la capacité de modifier leur comportement après une prise alimentaire afin d'exploiter au mieux les colonies de pucerons (Frazer, 1988).

De ces 3 modalités qui ne s'excluent pas, la première paraît être la plus importante dans la recherche alimentaire. Les 2 dernières interviennent plutôt lorsque le prédateur est à proximité (quelques centimètres) ou au contact des colonies aphidiennes (Nakamuta, 1984).

Les conditions du milieu, abiotiques, en particulier la température, et biotiques, notamment le végétal (port, surface foliaire, texture, etc.) et les pucerons (densité, distribution, etc.), régulent et harmonisent ces 3 modalités.

L'observation d'individus sauvages dans une culture (du blé) pendant un laps de temps suffisamment long doit permettre d'apprécier ces déplacements et de mettre en évidence leurs conséquences sur la distribution des prédateurs dans la strate végétale et sur leurs relations avec les proies.

En région méditerranéenne, la coccinelle *C. septempunctata*, présente, en culture de céréale à paille, 2 maxima de larves et d'adultes (Lapchin *et al.*, 1987). La comparaison des résultats obtenus pour chacun d'eux offre la possibilité d'estimer l'influence des facteurs environnementaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cette expérimentation a été réalisée en 1987 dans un champ de blé (var. Gala) situé dans la vallée du Var à 15 km environ de la mer.

Les insectes suivis, des larves de dernier stade (L4) et des adultes, mâles ou femelles, indistinctement en l'absence de critères morphologiques permettant de définir le sexe sans les manipuler, sont choisis au hasard dans la strate végétale.

Les dates d'observation ont été fixées en fonction de l'évolution de la population de cette coccinelle. Pour chaque maximum des larves et des adultes, 12 insectes ont été contrôlés.

Les fluctuations de la population ont été estimées par un comptage hebdomadaire, échelonné du 14 avril au 30 juin, des larves et des adultes présents dans 165 parcelles de 25 m², à raison de 2 minutes pour chacune de ces surfaces unitaires (Lapchin *et al.*, 1987). Chaque coccinelle a été surveillée de 9 h 30 à 12 h 30, puis de 13 h 30 à 16 h. Pendant la pause de la mi-journée, chaque individu est conservé dans une boîte grillagée placée à l'ombre.

Les paramètres suivant ont été notés : la durée du séjour sur le sol (TEMS), sur les feuilles basales (feuille 1 à 3 : TEMF1) et sur le sommet des talles (feuilles 4 et 5, épis : TEMF4), la durée des activités, la mobilité par la marche (MO), l'immobilité (IMO), la toilette (TOIL) et la prise alimentaire (REPS). A ceux-ci s'ajoutent, la distance parcourue au sol (DIST.) et la position des pucerons capturés sur les niveaux précédents de la strate végétale (REPS, REPF1 et REPF4).

A la fin de chaque suivi, 20 talles situés dans l'aire prospectée par la coccinelle considérée sont prélevés au hasard pour noter leur état phénologique (hauteur, nombre de feuille, présence de l'épi) et pour définir le nombre et la localisation des différentes espèces aphidiennes présentes, *Metopolophium dirhodum* Walk., *Rhopalosiphum padi* L., *Sitobion avenae* F. et *Diuraphis noxia* Mordvilco.

Les résultats sont exprimés par la moyenne et l'intervalle de confiance correspondant au seuil 5 %. Les comparaisons ont été réalisées à l'aide du test F.

RÉSULTATS

L'évolution des conditions biotiques et abiotiques dans le champ de blé

Les coccinelles adultes issues des sites d'hivernation ont colonisé le champ à partir du 14 avril et leur population a atteint un maximum le 28 avril (fig. 1) alors que le blé, d'une hauteur moyenne de 39,8 cm ($\pm 1,8$ cm), est essentiellement constitué par des talles à 5 feuilles en cours de montaison.

Ils ont donné naissance à une population larvaire dont le maximum, pour le dernier stade, a été observé le 12 mai. A cette date le blé (hauteur moyenne : 43,7 $\pm 1,9$ cm) est à la fois au stade montaison et épiaison.

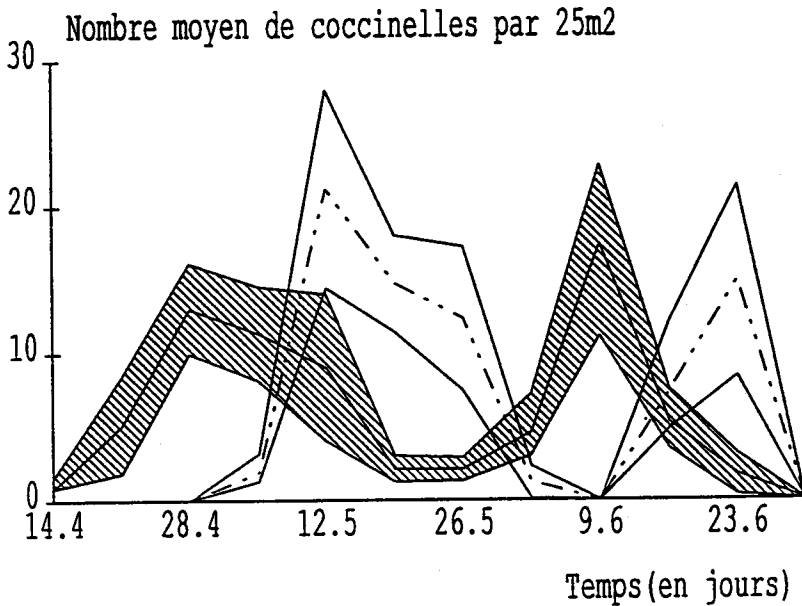


Fig. 1. Evolution en 1987 de la population de *Coccinella septempunctata* L. dans un champ de blé sous climat méditerranéen (moyenne et intervalle de confiance à $p < 0,05$ — blanc : larves de dernier stade ; rayures : adultes).

Les adultes nés dans le champ qui se caractérisent par une couleur orangée, présentent un pic de population le 9 juin. Le blé a atteint alors sa taille maximale ($53,8 \pm 1,9$ cm) et se trouve pour l'essentiel (70,8 % des talles) au stade épiaison.

Le 2^e pic larvaire apparaît le 23 juin alors que la maturation du blé est en cours.

Le 28 avril, 37,5 % des talles sont infestées (tableau 1). Le puceron le plus abondant, *M. dirhodum*, se rencontre, comme *S. avenae*, sur les feuilles f3 et f4 tandis que *R. padi* colonise plutôt les gaines des feuilles f1 et f2 (fig. 2).

Le 12 mai, lors du 1^{er} pic de larves, le taux d'infestation des talles est nettement plus faible (tableau 1). *R. padi*, l'espèce la mieux représentée, est à la base des talles tandis que les 2 autres sont vers leur sommet (fig. 2).

Du 9 au 23 juin, la population des proies franchit un maximum. En raison du dessèchement des feuilles f1 à f3, les colonies se localisent sur la partie supérieure de la strate végétale. Le puceron *D. noxia* qui apparaît en juin, devient prépondérant le 23 juin. Il se trouve essentiellement dans les gaines des feuilles f4 et f5.

Du 28 avril au 12 mai, la température moyenne est voisine de 15 °C (min. : 10 °C, max. : 24 °C). En juin (du 9 au 23), elle est de 18 °C environ (min. : 14 °C, max. : 28 °C).

La distribution de C. septempunctata dans la strate végétale (la coïncidence spatiale)

Le temps passé à différents niveaux de la strate végétale (Sol, TEMF1, TEMF4) est un moyen d'apprécier l'évolution de la distribution verticale au cours du temps (tableau 2).

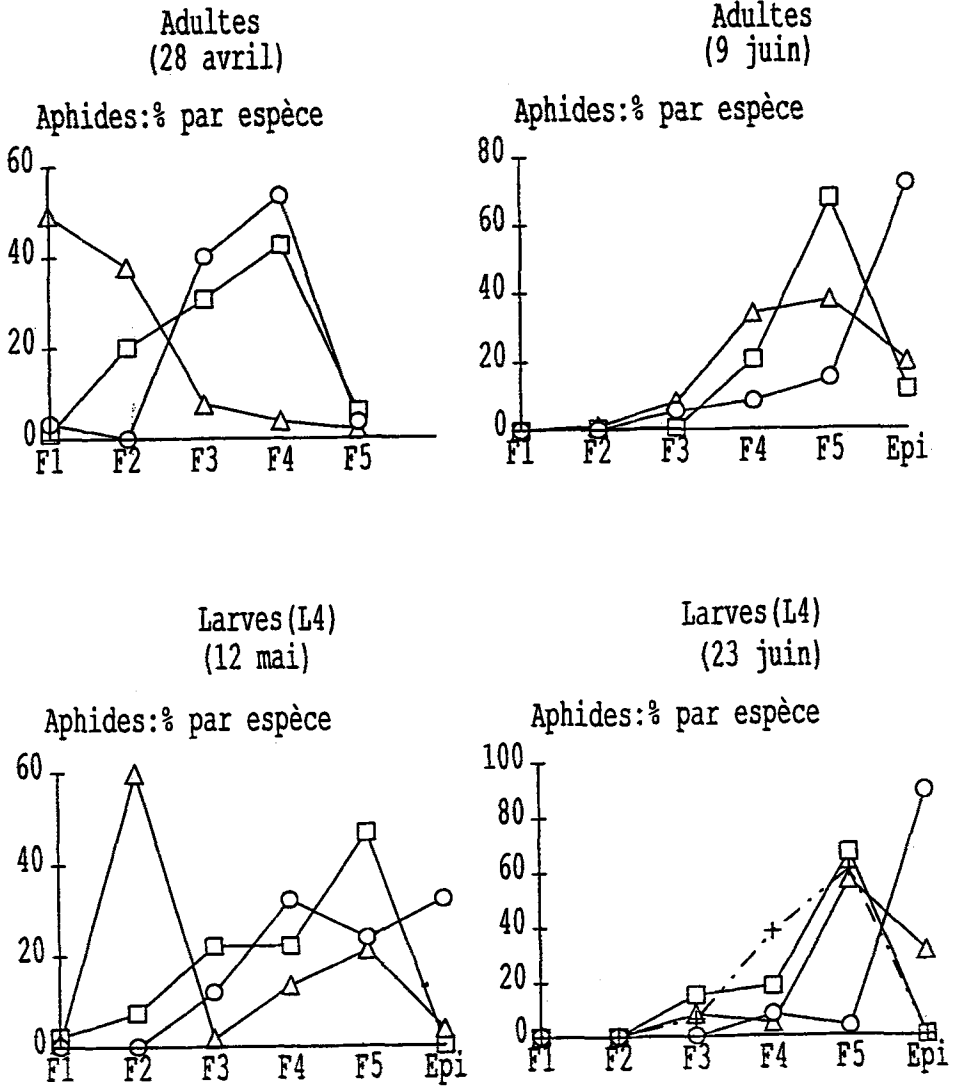


Fig. 2. Distribution des différentes espèces de pucerons sur les talles (□ : *M. dirhodum*, △ : *R. padi*, ○ : *S. avenae* et + : *D. noxia*).

A une même période, au début (ou à la fin) du printemps, les adultes et les larves se localisent à la même hauteur sur les talles. Par contre, au cours de la saison, cette coccinelle fréquente successivement le sol (TEMS) et les feuilles inférieures (TEMF1), puis la partie supérieure de la végétation (TEMF4).

Cette évolution dans le temps de la distribution verticale a déjà été mise en évidence à l'aide d'observations ponctuelles par Ferran *et al.* (1989), Frazer & Gilbert (1976) et par Honek (1985).

TABLEAU 1

Principales caractéristiques de la population aphidienne à chaque étape de l'évolution de la population de *C. septempunctata*

Population aphidienne	<i>C. septempunctata</i>			
	28 avril Adultes 1 ^{er} pic	12 mai Larves 1 ^{er} pic	9 juin Adultes 2 ^e pic	23 juin Larves 2 ^e pic
— % de talles infestés (ti)	37,5 ± 9,0	18,5 ± 8,4	51,4 ± 12,7	45,4 ± 12,3
— Nombre d'aphides (/ti)	3,3 ± 1,7	5,1 ± 3,7	7,4 ± 2,3	6,1 ± 1,7
— Nombre total de pucerons observés	168	273	947	670
— Pour cent des différentes espèces				
<i>M. dirhodum</i>	50.1	34.8	24.9	4.9
<i>R. padi</i>	31.5	43.6	43.0	30.0
<i>S. avenae</i>	18.4	21.6	32.1	17.3
<i>D. noxia</i>	0	0	0	47.8

En % par rapport au nombre total de pucerons — 240 talles sont observées au cours de chaque pic — moyenne et intervalle de confiance à $p < 0,05$.

TABLEAU 2

Temps passé sur les différentes parties des talles

<i>C. septempunctata</i>	Strate végétale		
	sol (TEMS)	f1, f2, f3 (TEMF1)	f4, f5 et émis (TEMF4)
<i>Adultes</i>			
— 1 ^{er} pic (28 avril)	64,3 ± 19,9	34,6 ± 9,8	1,1 ± 1,1
— 2 ^e pic (9 juin)	5,9 ± 4,9	26,1 ± 9,6	68,0 ± 10,1
<i>Larves</i>			
— 1 ^{er} pic (12 mai)	49,2 ± 9,5	50,0 ± 8,9	0,8 ± 0,8
— 2 ^e pic (23 juin)	16,0 ± 7,8	19,9 ± 6,7	64,9 ± 8,3
<i>Comparaisons (test F)</i>			
entre dates	83,8 (S)	19,0 (S)	196,0 (S)
entre stades	1,1	1,9	0,06

Numérotation des feuilles, fi, à partir du sol — résultats en % de la durée totale des observations individuelles — (S) : différence significative à $p < 0,05$.

Elle dépend à la fois des caractéristiques physiologiques de l'espèce considérée, du climat et de la répartition des pucerons sur le végétal.

En début de saison alors que la température oscille autour de son seuil d'activité (13 °C à 15 °C), cette espèce thermophile (Honek, 1979) recherche les zones les plus chaudes de la strate végétale, le sol et les feuilles de la base. Une fraction non négligeable (68 % le 23 avril, 40 % le 12 mai) de la population aphidienne est située à ce niveau. Les pucerons infestant la partie supérieure des talles échappent à son activité prédatrice et sont vraisemblablement à l'origine du maximum de population observé aux environs du 9 juin.

En juin, les conditions climatiques sont globalement favorables, les adultes et les larves se concentrent sur les feuilles f4 et f5 et sur les épis, là où se trouve l'essentiel de la population aphidienne.

Le comportement de C. septempunctata dans la strate végétale

De l'ensemble des activités observées, seules la mobilité (MO), l'immobilité (IMO), la toilette (TOIL) et le repas (REPS) ont été étudiés. L'accouplement et la ponte n'ont pas été retenus en raison de leur rareté.

Ces activités peuvent être exprimées soit par leur durée (en seconde), soit par leur fréquence dans un intervalle de temps déterminé, en général, la demi-heure, soit par la fréquence de leur association deux à deux.

Ainsi que l'ont observé *Johri et al.* (1988) et *Nakamuta* (1983), la mobilité et l'immobilité sont les 2 principales activités : les larves et les adultes y consacrent de 70 à 90 % de leur temps (tableau 3).

TABLEAU 3
Temps consacré aux différentes activités

<i>C. septempunctata</i>	Les différentes activités			
	Mobilité (MO)	Immobilité (IMO)	Toilette (TOIL)	Repas (REP)
<i>Adultes</i>				
— 1 ^{er} pic (28 avril)	43,6 ± 6,8	30,2 ± 10,1	18,7 ± 3,6	3,7 ± 2,5
— 2 ^e pic (9 juin)	28,6 ± 4,6	52,7 ± 9,3	16,4 ± 8,3	2,9 ± 1,1
<i>Larves</i>				
— 1 ^{er} pic (12 mai)	52,8 ± 8,0	45,5 ± 8,1	0,7 ± 0,7	1,2 ± 1,0
— 2 ^e pic (23 juin)	42,9 ± 9,5	50,8 ± 10,1	0,4 ± 0,4	5,4 ± 2,4
<i>Comparaisons (test F)</i>				
entre dates	6,7 (S)	14,9 (S)	2,8	0,3
entre stades	6,0 (S)	3,1	70,7 (S)	0,1

Résultats en % par rapport à la durée des observations individuelles.

Les larves qui doivent trouver dans le champ les ressources alimentaires nécessaires à leur croissance, sont sensiblement plus mobiles que les adultes. Ces derniers peuvent se nourrir dans le champ ou bien peuvent exploiter les populations aphidiennes de son environnement par des vols aller et retour (*Ives*, 1981).

Quel que soit le stade au début du printemps, la durée de la mobilité calculée par demi-heure d'observation (fig. 3), présente, contrairement à l'immobilité, un maximum en milieu de journée, sensiblement de 11 h à 14 h 30, en rapport certainement avec les variations diurnes de la température. En juin, cette variation nyctémérale est bien amortie. Par contre la durée de l'immobilité devient soit comparable (larves), soit supérieure (adultes) à celle de la mobilité. L'amélioration des conditions thermiques et une plus forte densité en pucerons sont probablement responsables de ces 2 modifications.

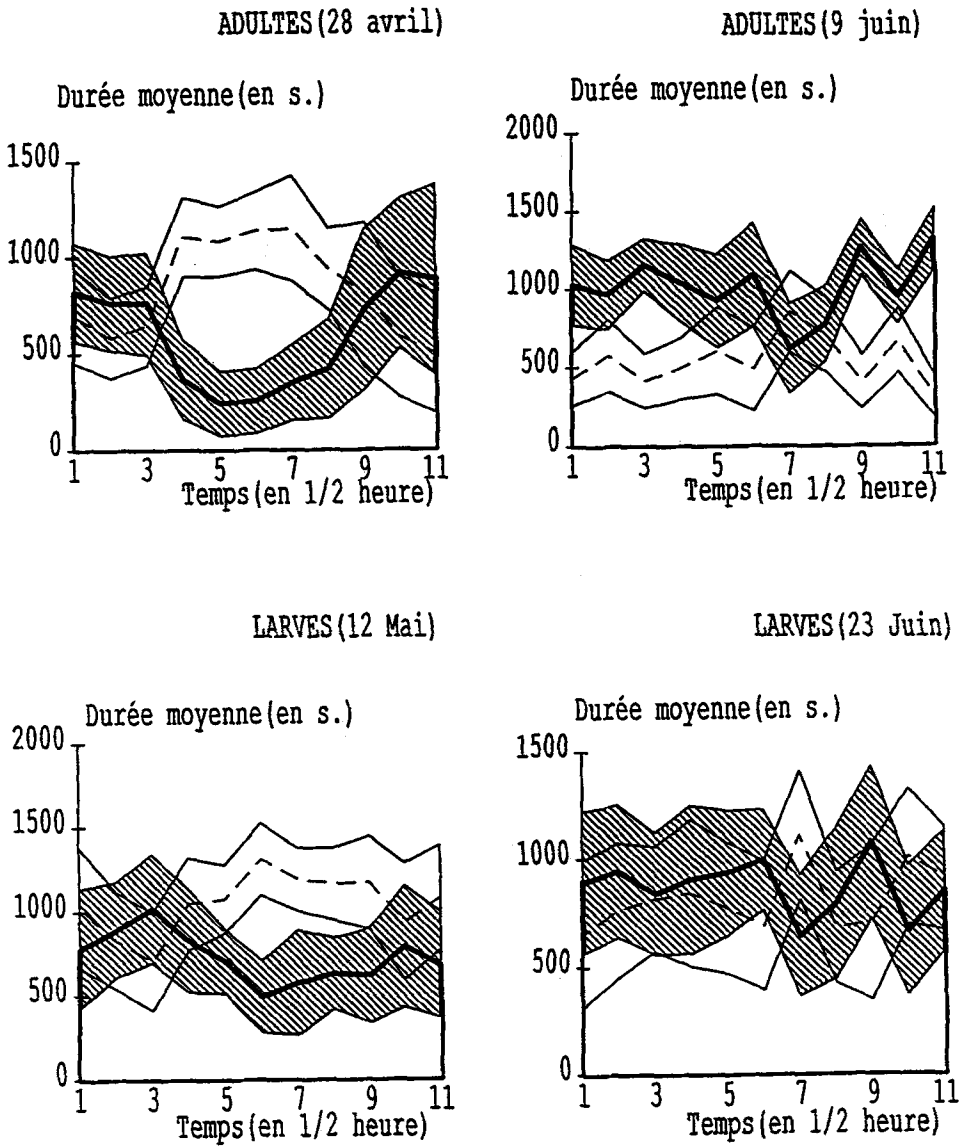


Fig. 3. Evolution de la durée de la mobilité (en blanc) et de l'immobilité (rayures) au cours de la journée (1 à 11 : nombre de périodes de 30 minutes, moyenne et intervalle de confiance à $p < 0,05$).

Chez les adultes, le nombre de couples MO-IMO par demi-heure (fig. 4) diminue sensiblement vers le milieu de la journée ($F : 3,4$) et est plus élevé chez les individus nés dans le champ (9 juin, $F : 4,1$). Le nombre d'associations MO-TOIL ne dépend que de la saison ($F : 53,1$).

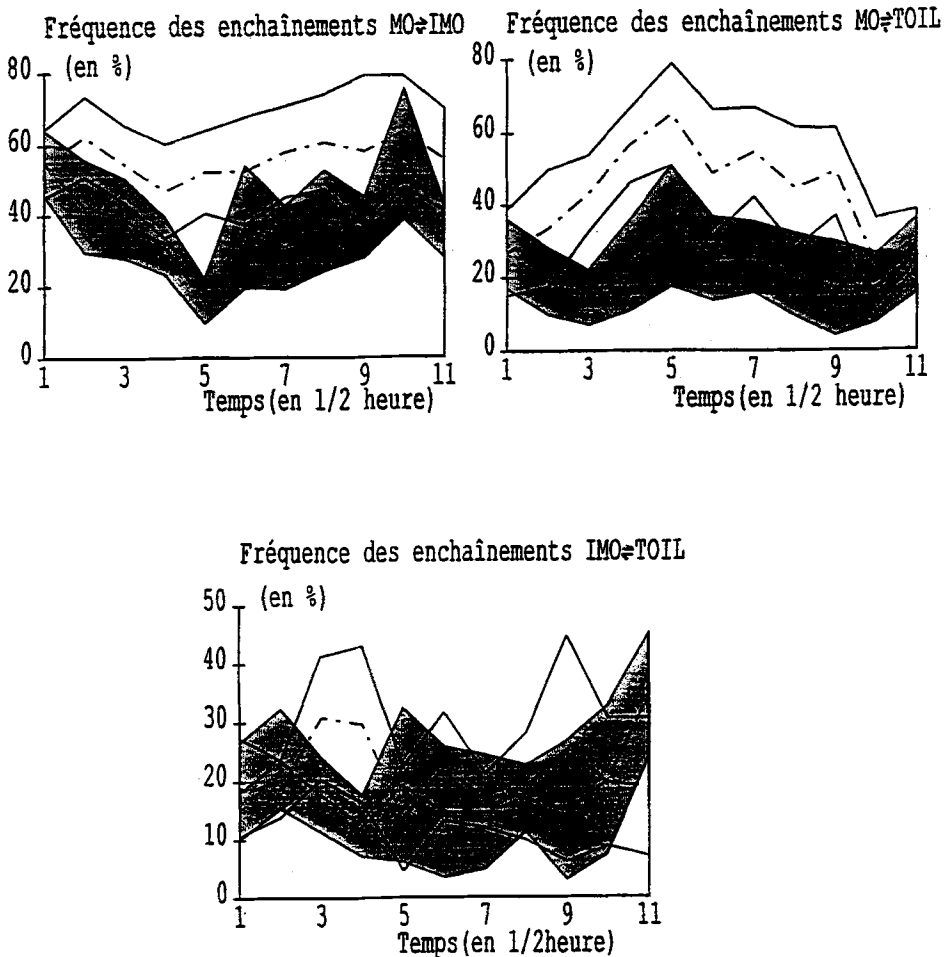


Fig. 4. Adultes. Association des activités deux à deux : variations au cours de la journée et de la saison (MO : mobilité ; IMO : immobilité ; TOIL : toilette — noir : début du printemps, blanc : fin du printemps ; 1 à 11 nombre de période de 30 min.).

Le nombre de paires IMO-TOIL ne varie pas en fonction des intervalles de temps précédents.

Les adultes issus des sites d'hivernation (28 avril) et les larves qui en proviennent (12 mai) se déplacent sur le sol. Pendant la période d'observation, ils y ont parcouru respectivement, $15,2 \pm 5,7$ m et $6,5 \pm 1,7$ m, valeurs qui correspondent à une vitesse horaire moyenne, calculée par rapport à la durée des déplacements sur le sol, de $13,6 \pm 5,3$ m/h et de $7,4 \pm 2,1$ m/h. L'estimation de ces distances est difficile en fin de saison car peu de coccinelles atteignent la terre et les déplacements y sont très courts. La toilette de la tête et des pattes est une activité qui caractérise les adultes (tableau 3). Elle a sensiblement la même durée relative au cours des 2 périodes d'observations. Par contre le nombre

d'associations MO-TOIL dépend de la saison (fig. 4). Au début du printemps, ces enchaînements sont beaucoup plus nombreux en raison probablement de la marche sur un sol pulvérulent.

L'association IMO-TOIL est moins fréquente que les 2 précédentes. En conséquence, elle ne varie pas au cours du temps (journée et saison).

Les relations prédateurs-proies

C. septempunctata consacre peu de temps à l'activité trophique (REP, tableau 3). Il en résulte, ainsi que l'ont déjà constaté Frazer & Gill (1981), que le nombre de pucerons ingérés par heure est relativement faible.

— Adultes :

28 avril : $0,9 \pm 0,4$; 9 juin : $1,2 \pm 0,5$.

— Larves :

12 mai : $0,3 \pm 0,2$; 17 juin : $0,8 \pm 0,3$.

Il n'y a pas de différence significative en fonction du stade et de l'époque.

TABLEAU 4

Fréquence (en %) des activités consécutives à une prise alimentaire (REP)

Enchaînement des activités liées à la prise alimentaire	<i>C. septempunctata</i>	
	Adultes	Larves
REP → MO	44,7	52,0
REP → IMO	7,9	28,4
REP → TOIL	45,6	6,1
REP → REP	1,8	13,5
Nombre total des repas	114	74

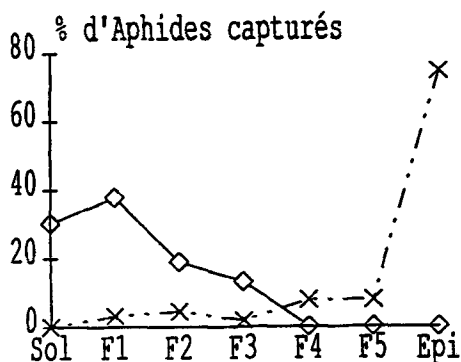
MO : mobilité ; IMO : immobilité ; TOIL : toilette.

TABLEAU 5

*Pourcentage des différentes espèces proies capturées par *C. septempunctata**

Espèces aphidiennes capturées	<i>C. septempunctata</i>			
	28 avril Adultes 1 ^{er} pic	12 mai Larves 1 ^{er} pic	9 juin Adultes 2 ^e pic	23 juin Larves 2 ^e pic
<i>M. dirhodum</i>	92,5	47,4	11,2	9,2
<i>R. padi</i>	5,7	42,1	47,6	34,5
<i>S. avenae</i>	1,8	6,1	39,4	43,6
<i>D. noxia</i>	0,0	4,4	1,6	12,7
Nombre total de proies capturées	52	62	19	55

ADULTES



LARVES (L4)

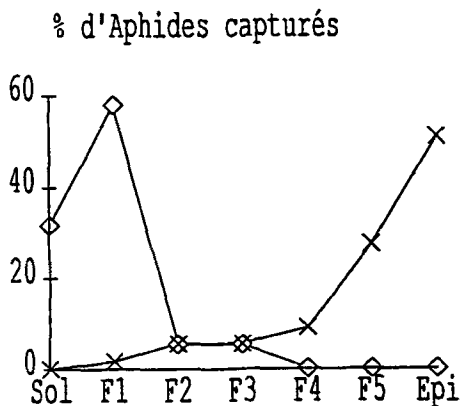


Fig. 5. Distribution sur les talles des proies capturées (en % par rapport au nombre total de pucerons ingérés.
 ◇ : 28 avril et 12 mai, × : 9 et 23 juin).

Parmi les activités consécutives à une prise alimentaire, l'association REP → REP qui traduit la capture de 2 pucerons d'une même colonie, ne représente que 1,8 % (adultes) à 13,5 % (larves) de l'ensemble des combinaisons possibles (tableau 4). Certains facteurs du milieu telles que les modalités de prospection feuillage (Carter *et al.*, 1984) ou une réaction de fuite des pucerons à l'approche du prédateur (Brown, 1972) paraissent limiter l'exploitation de ces colonies.

La répartition sur le sol et sur le végétal des proies capturées est conforme à la distribution verticale de cette coccinelle (fig. 5). En début de saison, les adultes issus des

sites d'hivernation consomment essentiellement *M. dirhodum* (tableau 5) notamment sur le sol. En cours de saison, les différentes espèces de pucerons sont consommées en fonction de l'évolution de leur population : les captures de *M. dirhodum* décroissent progressivement celles de *R. padi* sont stables et celles de *S. avenae* progressent. Le puceron *D. noxia*, espèce dominante en fin juin, est proportionnellement peu attaqué en raison de la protection que lui assurent les gaines de feuilles.

CONCLUSIONS

L'observation dans un champ de blé de larves et d'adultes de la coccinelle *Coccinella septempunctata* L. apporte des informations sur l'évolution au cours de la journée et de la période de culture, de sa distribution verticale, de son comportement et de ses relations avec les différentes espèces de pucerons, *M. dirhodum*, *R. padi*, *S. avenae* et *D. noxia*.

Bien que le nombre total d'individus suivis soit relativement faible, un certain nombre de résultats concernant ces 3 aspects se dégagent nettement.

Il y a tout d'abord une excellente coïncidence spatiale entre ce prédateur et ses proies. En début de saison, les adultes issus des sites d'hivernation et les larves qui en proviennent, fréquentent les feuilles basales des talles. Ils ont alors à leur disposition une partie importante (40 à 60 %) de la population aphidienne fixée sur le blé à laquelle s'ajoutent les pucerons mobiles sur le sol. Ces derniers qui ne sont pas pris en compte dans les dénombrements, représentent environ 30 % de l'ensemble des proies capturées. En juin, les adultes nés dans le champ et les larves du 2^e pic se rencontrent à la partie supérieure des talles où le dessèchement des feuilles basales a concentré la plupart des pucerons.

Cette variation de la distribution peut avoir des conséquences pratiques sur la précision des méthodes d'échantillonnage et sur l'amélioration de l'efficacité prédatrice par des traitements biologiques. Dans ce dernier cas, si la localisation de *C. septempunctata* à la base du végétal est liée à la fois à ses exigences thermiques et à l'existence du gradient de température, il n'est pas certain qu'un lâcher d'individus appartenant à la même espèce, améliore l'état sanitaire de la culture.

Ce travail a mis en évidence un certain nombre de paramètres qui semblent limiter l'efficacité de cette coccinelle et qui pourraient participer à la régulation de ses populations : la localisation dans la strate végétale que nous venons d'évoquer, le peu de temps consacré, le jour, à l'activité trophique, une protection des pucerons situés dans les gaines et probablement une exploitation insuffisante des colonies liée aux modalités du déplacement sur le végétal. En conséquence, le rythme quotidien des prises alimentaires est faible et paraît incapable, comparativement à des observations de laboratoire (com. pers.), d'assurer les besoins de croissance et de reproduction de cette espèce. Différentes modalités compensatoires peuvent être envisagées. Les adultes ont la capacité de quitter le champ par des vols (Ives, 1981). Chez les larves, le déficit trophique journalier peut être contrebalancé par une augmentation de la durée du développement, en particulier, au printemps quand les températures sont relativement basses. Les coccinelles sont sensibles à ce facteur biotique (Ferran & Larroque, 1979). En juin, lorsque les conditions biotiques sont devenues plus favorables, l'activité trophique pourrait se poursuivre une partie de la nuit bien que ces prédateurs soient plutôt diurnes. Une telle possibilité a déjà été suggérée par Nakamuta (1987). Enfin, grâce à leur vitesse de déplacement sur le sol, les larves pourraient se regrouper plus ou moins rapidement dans les foyers de pucerons.

Ce travail permet également de formuler des hypothèses quant au rôle respectif de la température et de la population aphidienne sur le comportement de ce prédateur. Au début du printemps, ce facteur biotique, par ses valeurs proches des seuils vitaux de cette espèce,

impose la localisation dans la strate végétale et confère à l'activité diurne de recherche une forme gaussienne. Les pucerons, en raison de leur faible densité, les contraignent à une activité motrice importante. En juin, le rôle de la température paraît être minime. Les pucerons sont responsables à la fois de la concentration des coccinelles à la partie supérieure des talles et d'une augmentation de l'immobilité.

SUMMARY

Localization, behaviour and "prey-predator" relationships for *Coccinella septempunctata* L. in a wheat field

Observations were made in a wheat field during daylight hours to determine how the vertical distribution of adults and larvae of *Coccinella septempunctata* changed with season and in response to aphid populations on which this coccinellid feeds. In early spring, this thermophilic coccinellid (larvae and adults) remained close to the ground and on the lower part of tiller leaves where it was highly active. Adults frequently groomed their head appendages. By June, most adults and larvae were found on the upper parts of tillers, the area preferred by their aphid prey. The beetles remained close to such sites and hence their vertical distribution corresponded to that of the aphids on which they fed. The fact that the beetles appeared to spend most of their time resting and moving within wheat crops, and little time feeding, raises the question of how the larvae and adults satisfy their dietary needs.

KEY-WORDS : *Coccinella septempunctata*, vertical distribution, behaviour, feeding, aphid, wheat.

Reçu le : 26 janvier 1989 ; Accepté le : 15 février 1990.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Mme J. Molinari, M. R. Boll, M. E. Franco et M. L. Giuge pour leur participation à ces travaux.

BIBLIOGRAPHIE

- Basedow, T. — 1982. Untersuchungen zur Population Dynamik der *C. septempunctata* L. [*Col. : Coccinellidae*] aus Getreide feldern in Schleswig-Holstein von 1976-1979. — *Z. Angew. Entomol.*, 94, 66-82.
- Brow, N. D. — 1972. Predacious behaviour of four species of *Coccinellidae* [*Col.*] associated with the wheat aphid *Schizaphis graminum* (Rondani) in South Africa. — *Trans. Roy. Entomol. Soc.*, London, 124, 21-36.
- Carter, M. C., Sutherland, D. & Dixon, A. F. G. — 1984. Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. — *Oecologia* (Berlin), 63, 394-397.
- Ferran, A. & Larroque, M. M. — 1979. Influence des facteurs abiotiques sur la physiologie alimentaire des larves de *Semiadalia undecimnotata* Schn. [*Col. : Coccinellidae*]. I. Action de la température. — *Entomophaga*, 24, 403-410.
- Ferran, A., Gubanti, P., Iperti, G., Migeon, A. & Onillon, J. — 1989. La répartition spatiale des différents stades de *Coccinella septempunctata* dans un champ de blé : Variation au cours de la saison. — *Entomol. Exp. Appl.* (sous presse).
- Frazer, B. D. & Gilbert, N. — 1976. Coccinellids and aphids : a quantitative study of the impact of adult ladybirds [*Col. : Coccinellidae*] preying on field population of pea aphids [*Hom. : Aphididae*]. — *Can. Entomol.*, 141, 303-309.

- Frazer, B. D. & Gill, B. — 1981. Hunger, movement and predation of *Coccinella californica* on pea aphids in the laboratory and in the field. — *Can. Entomol.*, 113, 1025-1033.
- Frazer, B. D. — 1988. *Coccinellidae*. In : World Crop Pest aphids : their biology, natural enemies and control. Vol. 2B (A. K. Minks & P. Harrewijn, eds.). — Elsevier, 231-245.
- Honek, A. — 1979. Plant density and occurrence of *Coccinella septempunctata* and *Propylea quatuordecimpunctata* [Col. : *Coccinellidae*] in cereals. — *Acta Entomol. bohemoslov.*, 76, 308-312.
- Honek, A. — 1985. Activity and predation of *Coccinella septempunctata* adults in the field [Col. : *Coccinellidae*]. — *Z. Angew. Entomol.*, 100, 399-406.
- Ives, P. M. — 1981. Estimation of coccinellid numbers and movement in the field. — *Can. Entomol.*, 113, 981-997.
- Johri, Y., Obata, S. & Matsui, M. — 1988. Distribution and behaviour of five species of aphidophagous ladybirds around aphids colonies. In : Ecology and effectiveness of aphidophaga (Niemczki & Dixon, eds.). — *The Hague*, 35-38.
- Lapchin, L., Ferran, A., Ipert, G., Rabasse, J. M. & Lyon, J. P. — 1987. Coccinellids [Col. : *Coccinellidae*] and syrphids [Dipt. : *Syrphidae*] as predators of aphids in cereal crops : a comparison of sampling methods. — *Can. Entomol.*, 119, 815-822.
- Nakamuta, K. — 1983. Sequences of predator behavior of the lady beetle *Coccinella septempunctata* L. [Col. : *Coccinellidae*] on the green peach aphid, *Myzus persicae* Sulz. [Hom. : *Aphididae*]. — *Appl. Entomol. Zool.*, 18, 559-561.
- Nakamuta, K. — 1984. Visual orientation of a ladybeetle *Coccinella septempunctata* L. [Col. : *Coccinellidae*] toward its prey. — *Appl. Entomol. Zool.*, 19, 82-86.
- Nakamuta, K. — 1987. Diel rhythmicity of prey search activity and its predominance over starvation in the lady beetle *Coccinella septempunctata bruckii*. — *Phys. Entomol.*, 12, 91-98.
- Rautapää, J. — 1976. Population dynamics of cereal aphids and method of predicting population trends. — *Ann. agric. Fen.*, 15, 272-293.
- Tamaki, G., McGuire, J. U. & Turner, J. E. — 1974. Predator power and efficacy : a model to evaluate their impact. — *Environ. Entomol.*, 3, 236-244.
- Van Emden, H. F. — 1966. The effectiveness of aphidophagous insects in reducing aphid populations. — *Ecol. Aphidophagous Insects*, 227-235.
- Wright, E. J. & Laing, J. E. — 1980. Numerical response of coccinellids to aphids in corn in South Ontario. — *Can. Entomol.*, 112, 977-982.
- Wyatt, J. — 1983. Simple calculator models of predator prey interactions : logistic population growth. — *Protect. Ecol.*, 5, 327-336.