

INFLUENCE DE LA NATURE ET DE L'ABONDANCE DES PROIES SUR L'AUGMENTATION DES EFFECTIFS DE DEUX COCCINELLES PRÉDATRICES DE LA COCHENILLE DU MANIOC AU CONGO

A. KIYINDOU, B. LE RÛ & G. FABRES (*)

ORSTOM, laboratoire d'entomologie, B.P. 181, Brazzaville, Congo
(*) ORSTOM, laboratoire de zoologie, B.P. 5045, Montpellier, France

Les variations d'abondance des 2 cochenilles *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero et *Ferrisia virgata* Cockerell et des 2 prédateurs Coccinellidae *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant et *Exochomus flaviventris* Mader sont étudiées dans une parcelle de manioc.

La colonisation de cette dernière par *E. flaviventris* est précoce, en présence de faibles niveaux numériques des 2 proies, mais avec une dominance de *F. virgata* ; celle d'*H. s. hottentotta* intervient un mois plus tard en relation semble-t-il avec la présence d'une population de *P. manihoti* abondante et jeune.

Nos observations font ressortir une dynamique des populations propre à chaque espèce de coccinelle, conditionnée par l'abondance de l'une ou l'autre des proies, la structure des colonies de chaque cochenille et les conditions climatiques (température) qui interviennent en synergie. Ainsi, la réponse numérique de *H. s. hottentotta*, plus forte que celle d'*E. flaviventris*, semble en relation plus étroite avec *P. manihoti*. Pour *E. flaviventris* il apparaît difficile de séparer ce qui revient à chaque espèce de cochenille : *F. virgata* joue sans doute un rôle important pour son implantation dans les champs, puis sa raréfaction, mais c'est probablement *P. manihoti* qui permet l'augmentation de ses effectifs.

MOTS CLÉS : *Exochomus flaviventris*, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*, *Phenacoccus manihoti*, *Ferrisia virgata*, relations proie-prédateur, manioc, Congo.

Au Congo, le manioc *Manihot esculenta* (Crantz) est essentiellement attaqué par 2 espèces de cochenilles *Pseudococcidae* : *Ferrisia virgata* Cockerell et *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero. Cette dernière, strictement inféodée au manioc, est de loin la plus abondante depuis sa probable introduction accidentelle dans les années 70.

Les variations chronologiques saisonnières de l'abondance de *P. manihoti* et de celle de ses principaux prédateurs Coccinellidae locaux (*Exochomus flaviventris* Mader et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant) ont fait l'objet d'une étude préalable (Fabres & Kiyindou, 1985). Celle-ci a mis en évidence un net décalage entre la chronologie de la pullulation de la cochenille et celle des prédateurs. La gradation des populations de ces derniers est plus tardive et les maxima numériques ne sont atteints qu'au moment où les effectifs de la cochenille sont en régression. Le retard du développement de la population des prédateurs par rapport à celui de la proie est beaucoup plus marqué chez *H. s. hottentotta* que chez *E. flaviventris*.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36.456 ex 1

Cote : B

p 29

31 JUL. 1992

Kiyindou (1989), a montré que ce retard n'était pas en relation avec les seuils thermiques de développement des coccinelles, puisque ces derniers sont comparables entre eux et à celui de la proie (**Le Rü**, 1984) et qu'il fallait envisager d'autres hypothèses.

Les différences observées quant à la période de présence de chaque espèce de coccinelle dans les champs de manioc et à la vitesse d'augmentation de leurs effectifs, pourraient être en relation avec d'autres mécanismes : 1) présence d'une autre proie, comme *F. virgata*, dans la biocénose, avant la pullulation de *P. manihoti*, 2) influence de cette proie secondaire (abondance et structure des colonies) sur les modalités de la colonisation des champs de manioc, 3) influence de l'abondance de *P. manihoti* sur le taux de multiplication de chaque espèce de coccinelle, 4) influence plus marquée de la température sur l'expression du taux intrinsèque d'accroissement des colonies de *H. s. hottentotta*; ces différents facteurs pouvant interagir, de façon différentielle, sur l'augmentation des effectifs de 2 espèces de coccinelles.

Ce sont ces hypothèses, que nous avons voulu vérifier, en conduisant la présente étude. Elle rejoint, bien sûr, celles que nous avons émises en discussion d'un précédent travail (**Fabres & Kiyindou**, 1985) et s'inscrivent dans la ligne des travaux d'**Iperti** (1961) et de **Hodek** (1962) sur la relation entre nature des ou de la proie et dynamique des populations de prédateurs coccinellidae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'essentiel de l'étude s'appuie sur des dénombrements simultanés et réguliers des différents stades de développement des 2 cochenilles proies et des 2 coccinelles prédatrices. Les données obtenues permettent l'étude de l'évolution dans le temps des effectifs des proies et des prédateurs ainsi que celle de la structure en âge de leurs populations.

Les prélèvements ont été pratiqués dans une parcelle de 1/2 hectare, plantée de manioc de la variété M'pembe âgé de 18 mois. Cette parcelle est située dans la région de Kombé, à 17 km au sud-ouest de Brazzaville, là où nous avons conduit les études précédentes.

Trente sommités de tiges de manioc sont prélevées 2 fois par mois, entre 7 h et 8 h du matin, au moment où les coccinelles sont peu actives. Chaque prélèvement est placé individuellement dans un sac plastique pour un dénombrement précis et exhaustif au laboratoire. Les prélèvements se sont échelonnés de juillet à décembre 1985.

Le dénombrement des cochenilles de chaque espèce et des différents stades de développement des coccinelles se fait sous la loupe binoculaire. Les jeunes stades de développement de *E. flaviventris* et de *H. s. hottentotta* sont indifférenciables. Nous n'avons donc retenu que les œufs, le dernier stade larvaire et les adultes.

Une difficulté est apparue dans la représentation graphique de la relation entre abondance de *P. manihoti* et abondance de ses prédateurs, du fait de la disproportion entre les effectifs de la cochenille et ceux des coccinelles. Une transformation de ces valeurs en logarithme permet de tracer une droite de régression comme le font **Chakravarti et al.** (1967) et **Wright & Laing** (1980). Grâce à cette transformation il devient possible de corréler les densités des cochenilles (en log.) à celles des œufs ou des adultes de coccinelles.

RÉSULTATS

Influence de la coexistence de 2 proies sur la présence des 2 espèces de coccinelles dans les champs de manioc

La mise en coïncidence, sur un même graphique (fig. 1), des variations chronologiques de l'abondance des 2 proies principales et des 2 espèces de coccinelles, montre que :

1) La présence de *H. s. hottentotta* entre la fin août et la mi-novembre (fig. 1C) s'observe au moment où les effectifs de la Cochenille du Manioc sont au plus haut, compris entre 20 et 100 cochenilles par sommité, et où ceux de *F. virgata* sont relativement faibles, inférieurs à 10 cochenilles par sommité (fig. 1A).

2) *E. flaviventris* commence à être observée dans les champs un mois avant *H. s. hottentotta* (fig. 1B), à un moment où les effectifs de *F. virgata* sont supérieurs à ceux de *P. manihoti* avec, respectivement, 18 et 8 cochenilles par tige en moyenne. On observe,

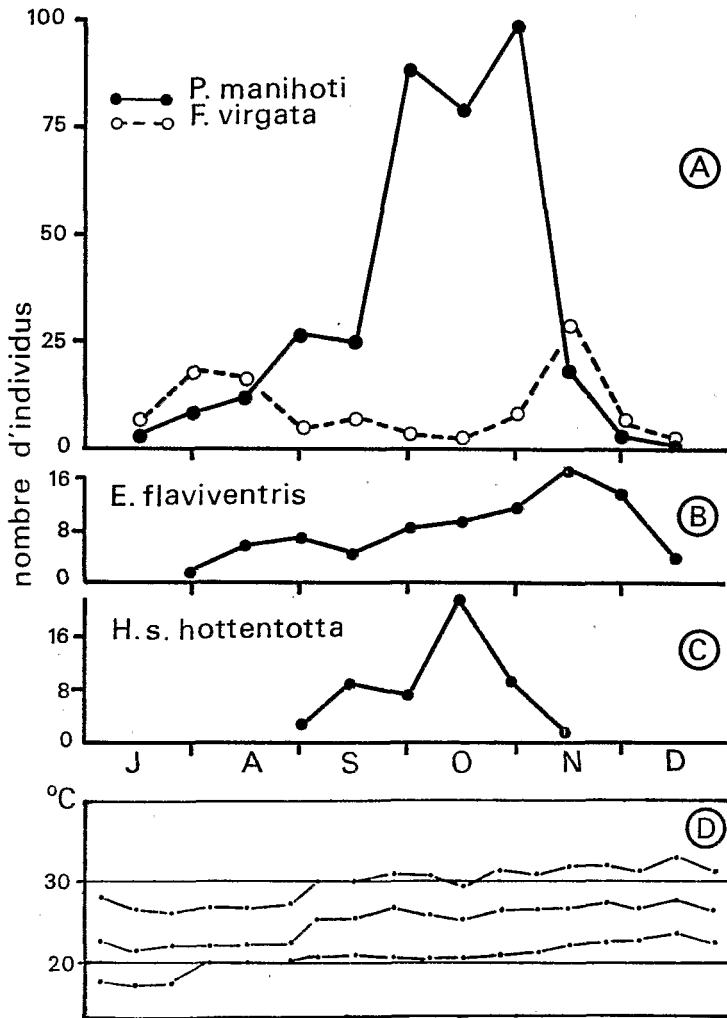


Fig. 1. Profils d'abondance A : des cochenilles *Phenacoccus manihoti* et *Ferrisia virgata* en nombres d'individus par sommité ; B et C : des coccinelles adultes d'*Exochomus flaviventris* et d'*Hyperaspis senegalensis hottentotta* en nombres d'individus par sommité ; D : moyennes des températures maximales et minimales au cours de la période d'étude.

également, un pic d'abondance à la mi-novembre, 15 jours après celui de *P. manihoti*, au moment où les effectifs de *F. virgata* sont au maximum avec 27 individus en moyenne par tige.

Une situation analogue avait été observée en 1979 lors de l'analyse des résultats de piégeages des 2 espèces de coccinelles (Fabres & Kiyindou, 1985).

Influence de la structure en âge des populations de ces proies sur la dynamique des populations des 2 espèces de coccinelles

L'étude de l'évolution de la structure en âge des populations des 2 cochenilles (suivi chronologique de la proportion des ♀♀ mûres et des 1^{ers} stades fixés dans les colonies) met en évidence, de façon plus manifeste, la différence qui existe entre la dynamique des populations de 2 proies (fig. 2). La succession de pics d'abondance des ♀♀ mûres (fig. 2B), ou des 1^{ers} stades (fig. 2C), qui traduit la succession des générations, révèle un net décalage entre les espèces étudiées :

1) Pour *P. manihoti*, on enregistre 2 périodes au cours desquelles les colonies sont en phase de rajeunissement : 72 % de 1^{ers} stades en août-septembre, puis 92 % de 1^{ers} stades à la mi-octobre (fig. 2C), au moment où les effectifs atteignent leur maxima (fig. 2A). Entre ces pics, les colonies vieillissent avec augmentation de la proportion des ♀♀ mûres (fig. 2B).

2) Pour *F. virgata*, ces périodes de rajeunissement sont au nombre de 3, en décalage systématique avec les précédentes : juillet-août avec 74 % de 1^{ers} stades, mi-septembre avec 60 % et novembre avec 54 % (fig. 2C), les 2 extrêmes correspondant aux pics d'abondance (fig. 2A). Le même mécanisme de vieillissement des colonies est constaté entre chacun de ces pics (fig. 2B).

Ceci précise l'idée, exprimée plus haut, d'une influence sélective de chacune des proies sur les coccinelles prédatrices, tant au plan de leur présence-absence, dans les champs de manioc, qu'à celui de la régulation de leur abondance :

— *H. s. hottentotta* est observée, au moment où le profil d'abondance de *P. manihoti* marque un léger pic, mais aussi au moment où il y a apparition massive des 1^{ers} stades dans les colonies de la cochenille. Ceci est à rapprocher de l'observation selon laquelle les adultes de *H. s. hottentotta* ont tendance à déposer leurs œufs dans les ovisacs des cochenilles, et des travaux de différents auteurs évoquant une alimentation essentiellement oophage pour les premiers stades de plusieurs espèces de coccinelles du genre *Hyperaspis* (McKenzie, 1932 ; Umeh, 1982 ; Nsiama She *et al.*, 1984). Ce comportement assure le synchronisme entre l'éclosion des œufs de la proie et celle des œufs du prédateur. Il suppose de plus une attraction par les colonies dans lesquelles dominant, de façon simultanée, des ovisacs pleins d'œufs, les jeunes néonates et les 1^{ers} stades fixés. Nous verrons ce point dans le paragraphe consacré à la colonisation.

— *E. flaviventris* peut être dénombré à partir de la fin juillet, au moment où *F. virgata* augmente ses effectifs (fig. 2A), avec des colonies composées à 74 % de 1^{ers} stades (fig. 2C) et un faible pourcentage de ♀♀ mûres (fig. 2B). Dans le cas de *E. flaviventris*, les œufs sont déposés sur les tiges de manioc, à proximité des colonies de cochenilles, mais pas dans les colonies, quelle qu'en soit l'espèce, et pas dans les ovisacs de *P. manihoti*. Ceci dénote une relative indépendance comportementale vis-à-vis des hôtes potentiels et rejoint l'information de Thompson & Simmonds (1965) sur la grande polyphagie de *E. flaviventris*.

Colonisation des champs de manioc par les coccinelles : influence de la proie

Nous avons jusqu'ici évoqué de façon imprécise, quant à sa causalité, le moment où les coccinelles étaient suffisamment nombreuses sur les colonies de *P. manihoti* ou de *F. virgata*

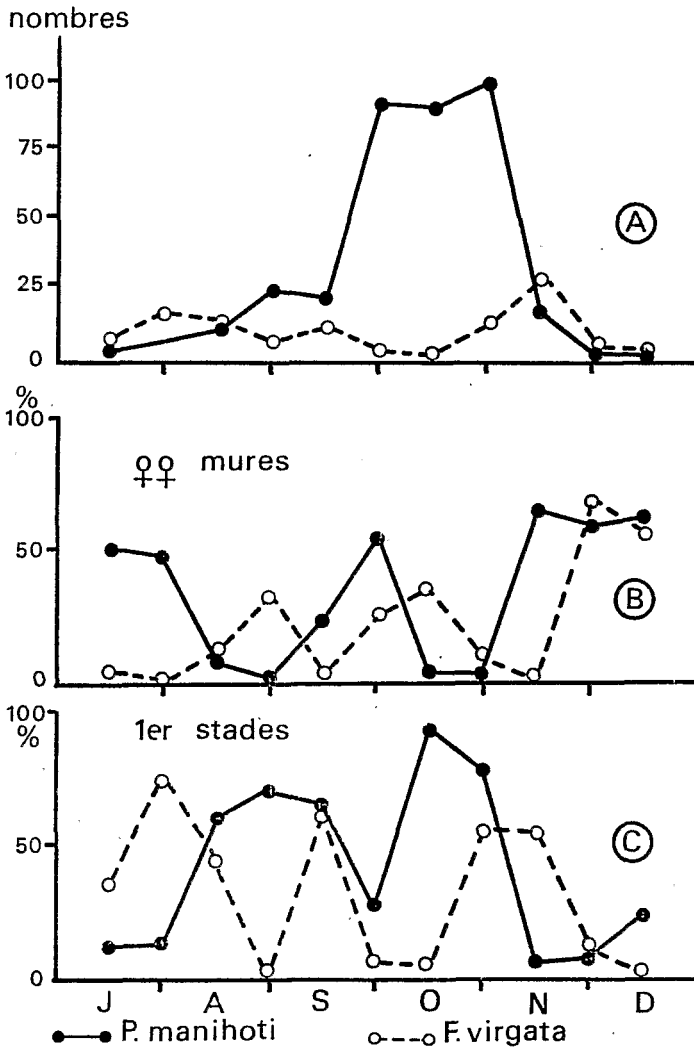


Fig. 2. Evolution de la structure en âge des populations de cochenilles A : variation d'abondance des proies (rappel) ; B : évolution des pourcentages de femelles mûres ; C : évolution des pourcentages de premiers stades.

pour être observées et étudiées (fin juillet pour *E. flaviventris* et fin août pour *H. s. hottentotta*). Cette présence, à un moment donné de la saison, peut être en relation soit, 1) avec un seuil numérique minimum, indispensable à l'observation, et atteint par une population se développant sur place à partir d'un petit lot d'individus issus de la population précédente, soit 2) avec un mécanisme de colonisation de la population de cochenilles-hôtes à partir d'une population de coccinelles se développant à l'extérieur de la parcelle d'étude.

L'étude des structures en âge des colonies des 2 coccinelles (fig. 3), montre que c'est cette dernière hypothèse qu'il faut retenir. En effet, les 1^{res} observations possibles et quantifica-

bles, nous mettent en présence de colonies de coccinelles composées exclusivement d'adultes (100 % d'adultes pour *E. flaviventris* fin juillet, fig. 3B), ou d'adultes et d'œufs (40 % d'adultes et 60 % d'œufs pour *H. s. hottentotta* fin août, fig. 3C). Nous ne trouvons pas de vieilles larves (ou de nymphes), qui auraient témoigné d'un développement sur place de la population et non de l'invasion du champ cultivé par les imagos des 2 espèces.

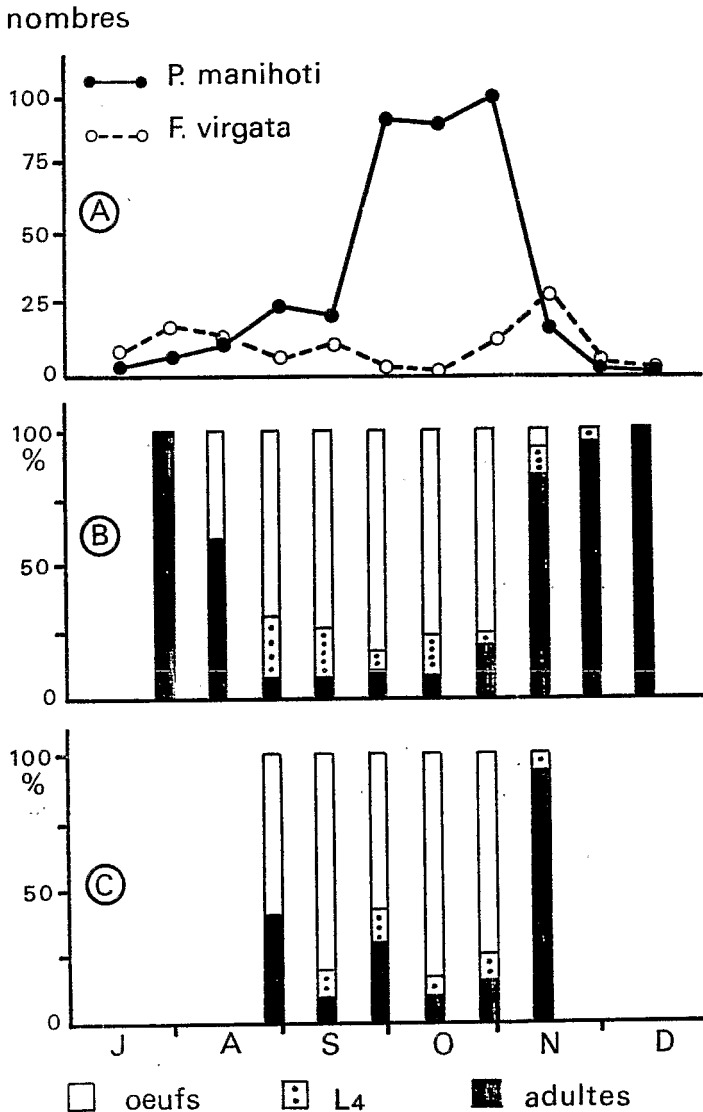


Fig. 3. Evolution de la structure en âge des populations de coccinelles A : variation d'abondance des proies (rappel) ; B : *Exochomus flaviventris* ; C : *Hyperaspis senegalensis hottentotta*.

Ce phénomène peut lui aussi être mis en coïncidence avec la présence des 2 proies, leur abondance et la structure de leurs colonies :

— *E. flaviventris* colonise le champ au moment où l'on observe une 1^{re} augmentation de l'abondance de *F. virgata* avec un fort pourcentage de jeunes stades (74 %) dans les colonies de la cochenille. A cette époque les colonies de *P. manihoti* sont moins abondantes et sont relativement « âgées » (12 % de 1^{ers} stades et 50 % de ♀♀ mûres) (fig. 2).

— Pour *H. s. hottentotta*, son apparition coïncide avec une 1^{re} augmentation des effectifs de *P. manihoti* et un « rajeunissement » de ses colonies (2 % de ♀♀ et 72 % de 1^{ers} stades), à un moment où la population de *F. virgata* est d'effectifs réduits et de structure âgée (fig. 2).

Relation entre abondance de la proie et abondance des prédateurs

L'analyse que nous avons réalisée a porté sur la relation qui pouvait s'établir entre l'abondance de *P. manihoti*, tous stades confondus, et l'abondance des coccinelles adultes et œufs.

Le nombre relativement faible des individus de *F. virgata*, surtout en pleine période de pullulation de *P. manihoti*, ainsi que la faible ampleur de leurs variations, ne nous ont pas permis de travailler par couples proies-prédateur (*E. flaviventris*-*F. virgata* et *P. manihoti*-*H. s. hottentotta*), comme les résultats précédents nous y incitaient. Ils nous ont contraints à ne prendre en compte que les changements de densité de *P. manihoti*.

Du fait de la colonisation par migration des adultes, et compte tenu du nombre restreint des générations de coccinelles qui se développent dans le champ de manioc au cours d'une même saison, nous avons préféré étudier l'influence de l'abondance de la proie sur l'abondance du stade « œuf » de coccinelles, donc sur la « fécondité » des prédateurs. De fait, une rapide vérification a montré que la corrélation entre l'abondance des adultes de *H. s. hottentotta* et celle de *P. manihoti* était peu significative ($r = 0,80$, $p < 10\%$) et que la corrélation entre l'abondance des adultes de *E. flaviventris* et celle de *P. manihoti* était non significative ($r = 0,41$).

L'analyse portant sur la fécondité, fonction de la densité de la proie, a montré une nette influence de l'augmentation de l'abondance des proies sur le nombre des œufs déposés par chacune des 2 espèces (fig. 4). Il existe une corrélation forte avec coefficients $r = 0,98$ pour *H. s. hottentotta* et $r = 0,90$ pour *E. flaviventris* avec $p < 0,05$. On note cependant, que la réponse de *H. s. hottentotta* à une augmentation de l'abondance de *P. manihoti* est plus ample que celle de *E. flaviventris* en présence de la même proie.

Indépendamment d'un résultat qui s'apparente aux travaux réalisés par divers auteurs dans le domaine de la relation quantitative proie-prédateurs : **Crawley**, 1975 ; **Wright & Laing**, 1980 ; **Frazer & Raworth**, 1985, nous y voyons l'illustration d'une relation de plus grande spécificité entre *H. s. hottentotta* et *P. manihoti*.

Influence des conditions saisonnières

Très peu de travaux évoquent l'influence de l'abondance de la proie sur l'augmentation des effectifs du prédateur en fonction des conditions saisonnières et en particulier de la température (**Frazer & Gilbert**, 1976). L'arrivée d'*H. s. hottentotta* dans les parcelles de manioc, au moment où la population de *P. manihoti* est abondante, coïncide avec les températures relativement élevées des mois de septembre, octobre et novembre (les températures minimales sont toutes au-dessus de 20 °C). Il y aurait là un effet synergique, température-abondance de la proie, favorable à l'augmentation des effectifs du prédateur.

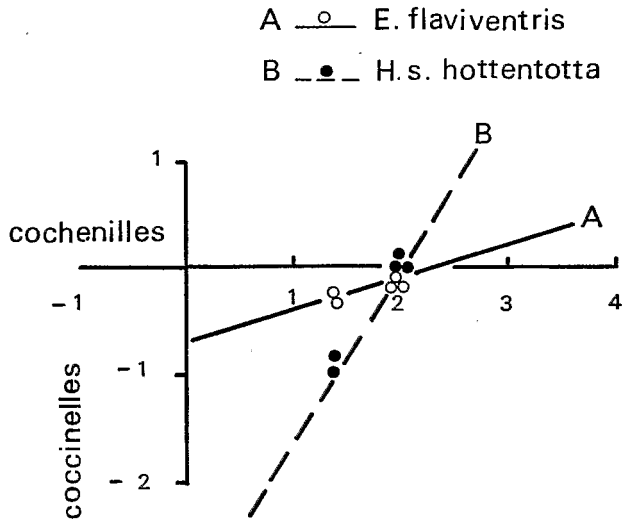


Fig. 4. Relation entre la densité de la cochenille *Phenacoccus manihoti* et l'abondance des œufs des coccinelles *Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta*. $Y(A) = 0,307X - 0,714$ avec $r(A) = 0,90$; $Y(B) = 1,653X - 3,200$ avec $r(B) = 0,98$.

Cela ne semble pas le cas pour *E. flaviventris* qui arrive plus tôt dans les champs, en juillet, alors que les températures sont plus basses, et qui se trouve en présence de densités faibles, aussi bien de *F. virgata* que de *P. manihoti* (voir fig. 1D).

CONCLUSION

Les travaux précédents (Fabres & Kiyindou, 1985 ; Kiyindou, 1989) avaient implicitement présenté les coccinelles *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* comme déjà présentes dans les champs de manioc au moment de la pullulation de *P. manihoti*. Ils avaient également supposé une relation privilégiée ou même exclusive entre les prédateurs et la seule cochenille du manioc.

L'étude actuelle nous présente un ensemble biocénotique (beaucoup) plus riche avec un mécanisme de colonisation des champs en provenance d'autres habitats, et avec des relations de type proies-prédateurs (beaucoup) plus complexes.

E. flaviventris et *H. s. hottentotta* ne restent pas dans les champs de manioc après les pullulations de *P. manihoti* et de *F. virgata* (de moindre ampleur), mais elles y reviennent en début de saison sèche. Ceci pose la question du ou des habitats qu'elles fréquentent pendant la saison des pluies et des proies qu'elles y exploitent. La connaissance des modalités de ces déplacements entre habitats différents serait d'une grande utilité pour une meilleure compréhension de la dynamique de leurs populations.

La colonisation du champ de manioc par *H. s. hottentotta* intervient tardivement en relation avec une population de *P. manihoti* abondante et jeune ; celle d'*E. flaviventris*, plus précoce s'observe en période de faible niveau numérique des deux cochenilles (moins de 20 individus en moyenne par tige) mais au moment d'un pic d'abondance de *F. virgata*.

Une fois sur place, la dynamique de la population de chaque coccinelle est conditionnée par l'abondance de chaque proie, la structure des colonies de chaque cochenille et les conditions climatiques (température) qui interviennent en synergie. Dans ce contexte, on peut postuler des relations plus étroites entre *H. s. hottentotta* et *P. manihoti*, ce qui traduit une certaine sténophagie qui caractériserait les *Hyperaspis*. Pour *E. flaviventris*, il est difficile de séparer ce qui revient à chaque espèce de cochenille. *F. virgata* joue sans doute un rôle important sur son implantation dans la parcelle de manioc mais c'est sans doute *P. manihoti* qui assure l'augmentation des effectifs de la coccinelle.

Dans le cadre d'une opération de lutte biologique, la connaissance des hôtes indigènes, exploités pendant la saison des pluies, offrirait peut-être la possibilité de maintenir, par des façons culturales appropriées, (élevage de la proie indigène sur des cultures de bord de champ) des populations naturelles des deux coccinelles à proximité des zones cultivées en manioc.

SUMMARY

The numerical response of two Coccinellids preying on the Cassava Mealybug to changes in the nature and abundance of the preys

The changes in population densities of 2 mealybugs *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero and *Ferrisia virgata* Cockerell, and 2 Coccinellid predators : *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant and *Exochomus flaviventris* Mader were studied in a parcel of manioc.

Colonisation of the parcel by *E. flaviventris* is early, and happens when the population level of the 2 preys is low, but with a higher abundance of *F. virgata*. *H. s. hottentotta* arrives into the parcel one month later seemingly in relation with a young and abundant population of *P. manihoti*.

Each coccinellid species has its own population dynamic in relation to one prey or the other, the structure of the population of each mealybug and the climatic factors (temperature) acting together. The numerical response of *H. s. hottentotta*, stronger than *E. flaviventris*'s, seems to be in closer relation with *P. manihoti*. As for *E. flaviventris*, it is difficult to separate the influence of each prey ; *F. virgata* has an important influence on the immigration and emigration processes, but the increase of *E. flaviventris* population is related to the abundance of *P. manihoti*.

KEY-WORDS : *Exochomus flaviventris*, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*, *Phenacoccus manihoti*, *Ferrisia virgata*, prey-predators relationship, cassava, Congo.

Reçu le : 27 Juillet 1989 ; Accepté le 17 Octobre 1989.

BIBLIOGRAPHIE

- Chakravarti, I. M., Laha, R. G. & Roy, J. — 1967. Handbook of Applied Statistics, vol. 1. — Wiley, New York, 460 pp.
- Crawley, M. J. - 1975. The numerical response of insect predators to changes in prey density. — *J. Anim. Ecol.*, 44, 877-892.
- Fabres, G. & Kiyindou, A. — 1985. Comparaison du potentiel biotique de deux coccinelles [*Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta*, Col. : *Coccinellidae*] prédatrices de *Phenacoccus manihoti* [Hom. : *Pseudococcidae*] au Congo. — *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, 6, 339-348.
- Frazer, B. D. & Gilbert, N. — 1976. Coccinellids and Aphids. A quantitative study of the impact of adult lady-birds [*Coleoptera* : *Coccinellidae*] preying on field populations of pea aphids [*Homoptera* : *Aphididae*]. — *J. Entomol. Soc. Brit. Columbia*, 73, 33-56.

- Frazer, B. D. & Raworth, D. A.** — 1985. Sampling for adult Coccinellids [*Coleoptera* : *Coccinellidae*] and their numerical response to strawberry aphids [*Homoptera* : *Aphididae*]. — *Can. Entomol.*, 117, 153-161.
- Hodek, I.** — 1962. Essential and alternative food in insects. — *XI Int. Kongr. für Entomol.*, Wien, 1960, 698-699.
- Iperti, G.** — 1961. Les Coccinelles, leur utilisation en agriculture. — *Rev. Zool. Agric. Appl.*, 1, 2-28.
- Kiyindou, A.** — 1989. Seuil thermique de développement de trois coccinelles prédatrices de la Cochenille du Manioc au Congo. — *Entomophaga*, 34, 409-415.
- Le Rü, B.** — 1984. Contribution à l'étude de l'écologie de la Cochenille du Manioc *Phenacoccus manihoti* [*Hom. : Pseudococcidae*] en République Populaire du Congo. — *Thèse, Univ. Paris XI*, Orsay, 118 p.
- McKenzie, H. L.** — 1932. The biology and feeding habits of *Hyperaspis lateralis* [*Col. : Coccinellidae*]. — *Univ. Calif., Publ. Entomol.*, 6, 10-17.
- Nsiana She, H. D., Odebiyi, J. A. & Herren, H. G.** — 1984. The biology of *Hyperaspis jucunda* [*Col. : Coccinellidae*] an exotic predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* [*Hom. : Pseudococcidae*] in southern Nigeria. — *Entomophaga*, 32, 511-520.
- Umeh, E. D. N. N.** — 1982. Biological studies on *Hyperaspis marmottani* [*Col. : Coccinellidae*], a predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* [*Hom. : Pseudococcidae*]. — *Z. Angew. Entomol.*, 94, 530-532.
- Thompson, W. R. & Simmonds, F. J.** — 1965. A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests. Host predator catalogue, 4. — *Commonw. Agric. Bureau*, London, 196 p.
- Wright, J. E. & Laing, J. E.** — 1980. Numerical response of Coccinellids to aphids in corn in southern Ontario. — *Can. Entomol.*, 112, 977-988.