



HAL
open science

Etude de la Bio-écologie des Névroptères dans une perspective de lutte biologique par conservation.

Johanna Villenave-Chasset

► To cite this version:

Johanna Villenave-Chasset. Etude de la Bio-écologie des Névroptères dans une perspective de lutte biologique par conservation.. Interactions entre organismes. Université d'Angers, 2006. Français. NNT: . tel-00198786

HAL Id: tel-00198786

<https://theses.hal.science/tel-00198786>

Submitted on 17 Dec 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE D'ANGERS

Ecole Doctorale d'Angers

N° 746

THÈSE DE DOCTORAT

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE D'ANGERS

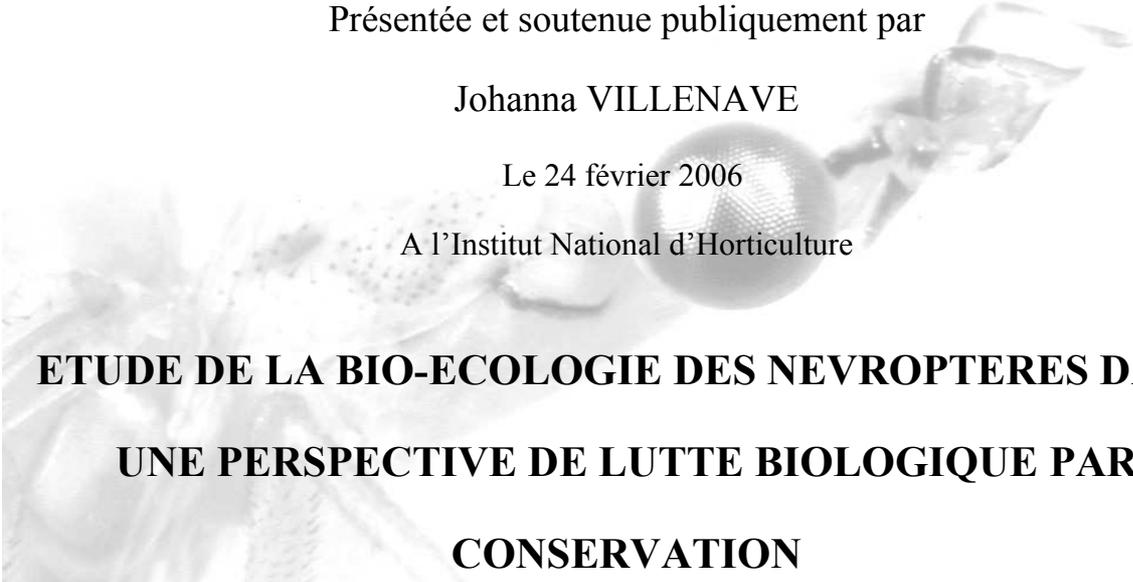
Discipline : Biologie des Organismes

Présentée et soutenue publiquement par

Johanna VILLENAVE

Le 24 février 2006

A l'Institut National d'Horticulture



**ETUDE DE LA BIO-ÉCOLOGIE DES NEVROPTERES DANS
UNE PERSPECTIVE DE LUTTE BIOLOGIQUE PAR
CONSERVATION**

Relations entre l'environnement des cultures de choux (végétation et structure paysagère) et l'abondance, la distribution et le comportement

Jury

Jacques BRODEUR	Rapporteur	Professeur - Université Laval Québec
Marc JARRY	Rapporteur	Professeur - Université de Pau
Anne-Marie CORTESERO	Examineur	Professeur - Université de Rennes 1
Thierry LODÉ	Examineur	Professeur - Université d'Angers
Manuel PLANTEGENEST	Examineur	Maître de Conférences - E.N.S.A. Rennes
Elizabeth RAT-MORRIS	Examineur	Maître de Conférence - I.N.H. Angers

Laboratoire de Protection Biologique Intégrée, Institut National d'Horticulture,

2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex

*Tous les animaux, sauf l'Homme, savent que la chose essentielle,
dans la vie, c'est d'en profiter.*

Samuel Butler

A Johann...

Avant-propos

La thèse a été réalisée au sein du laboratoire de Protection Biologique Intégrée de l'INH d'Angers et du laboratoire d'Ecologie Animale de l'UMR « Paysages et Biodiversité ». Je remercie donc les directeurs respectifs de ces laboratoires, Dr Elizabeth Rat-Morris et Pr Thierry Lodé, de m'y avoir accueilli et donné les moyens afin de mener mon travail dans des conditions optimales.

Je remercie les Conseils Régionaux de Bretagne et Pays de la Loire pour le financement de l'étude réalisée dans le cadre des contrats de plans inter-régionaux Bretagne Pays-de-la-Loire. Je remercie également Henry Freulon du Pôle Agronomique de l'Ouest pour avoir soutenu mon dossier.

Je remercie chaleureusement les membres de mon comité de thèse, Dr Michel Canard (Toulouse), Pr Maurice Hullé (INRA Le Rheu), Pr Marc Jarry (Université de Pau), et Dr Dominique Thierry (Université Catholique de l'Ouest) pour leurs conseils et leurs encouragements.

Toute ma gratitude va à Michèle Travers pour ses soutiens techniques et sa bonne humeur. Je remercie également Catherine Çaldumbide pour ses conseils dans le domaine professionnel.

J'ai eu la chance de côtoyer des personnes dont l'expérience m'a permis d'élargir mes connaissances, d'améliorer mes articles scientifiques, je remercie donc Pr Jean Duchesne (INH), Dr Véronique Beaujouan (INH), Dr David Montembault (INH), Dr Pierrick Aupinel (INRA Le Magneraud), Jean-François Odoux (INRA Le Magneraud), Dr Bruno Deutsch (IMA, Angers) et Pr Michel-Félix Basle (Université d'Angers).

Je remercie toutes les personnes que j'ai pu côtoyer au sein de l'INH, et en particulier Eric Mortreau pour son aide au niveau logistique et technique, Isabelle Besse et Gladys Voronine pour les moments de détente. Je remercie également les étudiants stagiaires qui

m'ont aidée dans l'avancée de mes recherches, Abdullah Al-Mamun, Sophie Aoustin et Frédéric Gil.

Sans l'accueil des agriculteurs sur leur exploitation, la thèse n'aurait pu avoir lieu, je remercie donc Madame Augereau, Didier Dupé, Elisabeth Guezennec, Jean-Pierre Merand, Stéphane Peltier.

Table des matières

<i>Avant-propos</i>	7
<i>Glossaire</i>	12
<i>Introduction générale</i>	17
Chapitre I : Etat des connaissances	32
I.1/ Relations entre l'écologie du paysage et la dynamique des populations	33
I.1.1/ L'écologie du paysage : définition	33
I.1.2/ Les agroécosystèmes.....	35
I.1.3/ Processus écologiques au sein des agroécosystèmes.....	37
I.2/ Techniques écologiques pour la gestion des insectes nuisibles	47
I.2.1/ La protection intégrée.....	47
I.2.2/ La lutte biologique par conservation (CBC : Conservation Biological Control).....	49
I.3/ Les Névroptères	51
I.3.1/ Position systématique et caractéristiques générales	51
I.3.2/ Les Hémérobies (Neuroptera : Hemerobiidae).....	55
I.3.3/ Les Chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae).....	64
Chapitre II : Matériels et méthodes généraux	78
I./ Les sites étudiés	79
I-2/ Analyse de la structure paysagère.....	84
I-3/ Inventaire floristique.....	85
II./ Evaluation de la diversité biologique	85
II-1/ Collectes d'insectes.....	85
II-2/ Indices de biodiversité des Névroptères.....	89
III./ Etudes des déplacements des Chrysoperla spp	90
III-1./ Analyse du contenu du tube digestif.....	91
III-2./ Suivi des vols de migration et de dispersion des Chrysoperla spp.....	93
Chapitre III : Etat des lieux des agroécosystèmes : diversité de l'entomofaune	95
Entomofauna diversity in crop environment in relation to cultural methods	97
Introduction.....	100
Materials and methods.....	101

Results and discussion.....	104
Conclusion.....	116
Neuroptera (Chrysopidae and Hemerobiidae) assemblages in agricultural landscape of western France.....	121
Introduction.....	124
Material and methods.....	126
Results and discussion.....	130
Conclusion.....	140
<i>Chapitre IV : Ecologie comportementale de deux espèces jumelles du complexe</i>	
<i>Chrysoperla carnea (Stephens).....</i>	151
The pollens consumed by common green lacewings <i>Chrysoperla</i> spp. (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France.....	155
Introduction.....	157
Material and methods.....	158
Results and discussion.....	160
Pollen choice by the <i>Chrysoperla</i> species (Neuroptera: Chrysopidae) occurring in the crop environment in western France.....	174
Introduction.....	176
Material and methods.....	177
Results.....	180
Discussion and conclusion.....	188
L'activité de vol des espèces jumelles du complexe <i>Chrysoperla carnea</i> (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) dans les agroécosystèmes de cultures de choux de l'Ouest de la France	197
1. Introduction.....	198
2. Matériels et méthodes.....	198
3. Resultats.....	199
4. Discussion.....	209
5. Conclusion.....	213
<i>Conclusion générale</i>	215
I./ Synthèse générale.....	215
I.1./ Les Névroptères dominants dans les agroécosystèmes étudiés.....	215
I.2./ Les zones refuges : sites d'alimentation et d'habitat.....	216

I.3./ Liens entre la structure paysagère et la bio-écologie des Névroptères.....	219
I.4./ Les périodes d'activité et de déplacements des Chrysoperla spp.....	220
II./ Discussion générale.....	221
III./ Propositions de gestion et d'aménagement du paysage agricole.....	224
IV./ Critiques et perspectives.....	230
<i>Liste des tableaux et figures.....</i>	<i>233</i>
<i>Références bibliographiques.....</i>	<i>242</i>
<i>Sommaire.....</i>	<i>276</i>
<i>Annexes.....</i>	<i>280</i>

Glossaire

Agroécosystème : contraction d'écosystème agricole qui comporte des cultures de plantes (maraîchères, céréalières, viticoles, vergers...). Différent du terme agriécosystème qui est également un écosystème agricole mais comportant des milieux prairiaux principalement.

Auxiliaire : qui aide grâce à ses compétences. Organisme vivant tels que les ennemis naturels des ravageurs, prédateurs (arthropodes, oiseaux...) et parasitoïdes, les pollinisateurs, les animaux et les micro-organismes qui favorisent la fertilité du sol.

Bénéfique (insecte) : qui est favorable, bienfaisant. En contrôle biologique, les insectes sont considérés comme bénéfiques quand ils sont favorables à la protection et à la reproduction des végétaux. On peut y trouver les pollinisateurs, les prédateurs et les parasitoïdes.

Biodiversité : néologisme, contraction de diversité biologique, utilisé pour la première fois par Wilson (1985). Selon la Convention de Rio de Janeiro (1992), la biodiversité représente la variété et la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques, et des complexes écologiques dont ils font partie. Cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celles des écosystèmes. Elle est constituée par l'ensemble des êtres vivants, de leur matériel génétique, et des complexes écologiques dont ils font partie (Lévêque, 1997).

Campodeiforme : type de larve d'insecte à aspect de *Campodea* (Insecte Diploure).

Commune (espèce) : lors d'un échantillonnage pour connaître la diversité taxonomique dans un écosystème, une espèce est dite commune si elle présente une proportion élevée d'individus sur l'ensemble du peuplement échantillonné. L'effort d'observation pour rencontrer une espèce commune est faible.

Connectivité (Taylor *et al.* 1993)

- Connectivité biologique : mesure des possibilités de mouvement des organismes entre les taches de la mosaïque paysagère. Elle est fonction de la composition du paysage, de sa configuration et de l'adaptation du comportement des organismes à ces deux variables.

- **Connectivité structurelle** : mesure de l'arrangement spatial des éléments du paysage qui prend en compte la contiguïté entre éléments de même nature. C'est une mesure cartographique (Burel & Baudry, 1999).

Corridor : les corridors sont des éléments linéaires du paysage dont la physionomie diffère de l'environnement adjacent. Ils ont plusieurs rôles dont celui de conduit, qui favorise le mouvement, ou de barrière qui le limite (Burel & Baudry, 1999).

Diapause : période durant laquelle la croissance ou le développement est suspendue et l'activité physiologique ralentie, comme par exemple chez certains insectes en réponse aux conditions environnementales. La diapause est un phénomène obligatoire même si les conditions ne sont pas devenues défavorables. Elle est souvent induite par la photopériode.

Ecosystème : système d'interactions complexe des espèces entre elles et entre celles-ci et le milieu (Frontier & Pichod-Viale, 1998).

Ecotone : zone de transition et de contact entre deux écosystèmes ou de deux communautés écologiques voisines.

Espèce : ensemble d'individus animal ou végétal ayant un aspect semblable, un habitat particulier, féconds entre eux, capables d'engendrer des individus féconds.

Espèce multihabitat : espèce qui utilise plusieurs habitats au cours de son cycle de vie.

Glycopolynophage : individu consommant miellat, nectar (glucose) et pollens.

Habitat : correspond au lieu où vit une espèce végétale ou animale donnée. Il peut fournir abri, nourriture et site de reproduction. Plusieurs habitats composant les éléments du paysage, peuvent être utilisés par une espèce (voir espèce multihabitat) pour effectuer son cycle de vie).

Holocyclique : dont le cycle est complet. Se dit des pucerons qui alternent reproduction parthénogénétique et reproduction sexuée, donnant naissance à l'œuf d'hiver.

Lutte autocide : Elle a pour principe l'introduction (en grand nombre) dans une population naturelle d'individus mâles (de la même espèce) modifiés (rendus stériles par l'application de rayonnements ionisants) mais au comportement sexuel intact. Ces mâles manipulés (les auxiliaires) seront, une fois lâchés, en compétition avec les mâles sauvages. S'ils sont (par exemple) 9 fois plus nombreux que leurs congénères « naturels », et si les femelles n'acceptent qu'un accouplement, 9 femelles sur 10 n'auront pas de descendance. Au bout de peu de générations, l'apport de mâles stériles continuant, la population cible est anéantie. La

lutte autocide repose sur un principe très astucieux mais son emploi semble restreint à quelques très rares cas bien adaptés.

Lutte biologique : utilisation d'organismes vivants ou de leurs produits pour empêcher ou réduire les dommages causés par des organismes nocifs ou comme agents de contrôle de ravageurs.

Lutte biologique par conservation : gestion du paysage et des habitats des ennemis naturels indigènes autour des cultures afin de les attirer et de les maintenir dans les agroécosystèmes dans un objectif de protection des cultures.

Lutte intégrée : Conception de la protection des cultures dont l'application fait intervenir un ensemble de méthodes satisfaisant les exigences à la fois écologiques, économiques et toxicologiques en réservant la priorité à la mise en œuvre délibérée des éléments naturels de limitation et en respectant les seuils de tolérance.

Métapopulation : correspond à une population répartie dans diverses zones d'habitats et qui s'échange des individus par migration.

Miellat : liquide sucré plus ou moins visqueux excrété par les pucerons.

Monoecique : se dit des pucerons évoluant sur un seul hôte.

Monoliforme : de *Monilia*, champignon dont les spores se suivent en chapelet.

Multihabitat (voir espèce multihabitat)

Nycthémeral : rythme de vie correspondant à un cycle biologique réglé par l'alternance du jour et de la nuit.

Paysage : au sens écologique, portion d'espace correspondant à une échelle de concernement des activités humaines. Il est défini par son hétérogénéité spatiale et temporelle, les activités humaines qui s'y déroulent et son environnement (Burel & Baudry, 1999). L'écologie du paysage est une discipline de l'écologie qui est l'étude des effets de la structure du paysage sur l'abondance et la distribution des organismes et sur l'action des processus écologiques.

Peuplement : ensemble des populations habitant ensemble un même milieu, appelé biotope. Ce peuplement est aussi appelé communauté ou biocénose (Frontier & Pichod-Viale, 1998).

Population : ensemble des individus d'une même espèce vivant dans un même territoire et pratiquement pouvant se reproduire entre eux (Frontier & Pichod-Viale, 1998).

Protection Biologique Intégrée (PBI) : assimilation de deux systèmes de protection des cultures utilisés sous abri, la lutte biologique et la protection intégrée.

Rare (espèce) : lors d'un échantillonnage pour connaître par exemple la diversité taxonomique dans un écosystème, une espèce est dite rare si elle présente une proportion faible d'individus sur l'ensemble du peuplement échantillonné. Plus une espèce est rare, plus grand doit être l'effort d'observation pour la rencontrer.

Refuge : lieu pour se mettre à l'abri pour échapper à un danger (prédation, froid, chaleur, intempéries...).

Tache : élément du paysage défini par sa taille, sa forme et sa nature (Burel & Baudry, 1999).

Thanatose : phénomène de mort apparente utilisé par certaines espèces animales pour échapper à leurs prédateurs.

Ubiquiste : animal présent dans plusieurs milieux et écosystèmes différents.

Univoltine : voir voltinisme.

Voltinisme : nombre de générations produites par un insecte en une année. Par exemple univoltine se dit des espèces ayant un cycle de vie d'une seule génération par an, par opposition aux espèces plurivoltine.

Introduction générale

Problématique

L'objectif de la lutte biologique par conservation est d'attirer et de maintenir les ennemis naturels (prédateurs, parasitoïdes) sur les cultures par des conduites culturelles spécifiques (pratiques culturelles, aménagement du paysage*) (Barbosa, 1998).

Les communautés écologiques animales sont déterminées par la structure du paysage, les essences végétales et leurs distributions spatiales. La structure du paysage a donc une influence sur la distribution spatio-temporelle des insectes nécessaire leur survie, à leur installation et à leur maintien. Dans la plupart des agroécosystèmes*, l'alimentation et l'hivernation ont lieu dans des milieux différents. On assiste donc souvent à un phénomène de migration ou tout simplement de déplacement.

Notre objectif est de favoriser la continuité d'évolution des insectes bénéfiques, c'est à dire leur cycle de vie et leur hivernation, au sein d'une zone cultivée de choux. Les cultures étant des habitats temporaires, la stratégie de la plupart des espèces animales est d'utiliser plusieurs habitats différents et de faire de grands déplacements pour échapper aux fluctuations saisonnières. Les apports de l'écologie fondamentale sont alors nécessaires. En effet, les recherches basées sur l'écologie des populations des ennemis naturels requièrent une connaissance de la dynamique des populations (Barbosa & Wratten, 1998; Gurr *et al.*, 2000), en particulier des déplacements vers les cultures à partir des habitats ressources ou « *patch* » (Thomas *et al.*, 1992) ou de l'immigration vers une région. La connaissance des mouvements et des activités de déplacements des insectes est donc essentielle pour la manipulation des habitats. Les ressources (pollen, nectar et abris), les densités de population et le potentiel biotique des arthropodes bénéfiques peuvent être augmentés pour faciliter la diminution des populations de ravageurs d'une manière logique selon « l'hypothèse des ennemis naturels » de Root (1973). Selon l'auteur, les haies ou les zones boisées bordant les cultures fourniraient un refuge aux populations d'ennemis naturels des ravageurs des cultures de choux.

Des travaux ont été réalisés sur la relation entre les Arthropodes et les agroécosystèmes, où il a été démontré notamment l'importance de la polyculture (Andow, 1991) et de la végétation environnante (Burel, 1996 ; Holland & Fahrig, 2000 ; Ponti *et al.*, 2003) sur la diversité des Arthropodes. Les différents types de végétation (essences végétales, structure...) peuvent servir d'habitats essentiels pour la survie, la reproduction et le développement des espèces animales.

L'écologie théorique (ecological theory) est utilisée comme une base pour gérer les populations animales dans les agroécosystèmes et dans les systèmes « naturels ». Depuis les années 1970, l'écologie appliquée aux agroécosystèmes a développé la sous-discipline d'agroécologie, alors que la nouvelle sous-discipline d'écologie appliquée aux systèmes naturels a développé le concept de biologie de conservation (Letourneau, 1998). Ces deux sous-disciplines concernent la gestion des populations et des habitats. Pourtant elles ont évolué séparément pendant des années, avant de se rejoindre pour former une autre sous-discipline, la lutte biologique par conservation. En effet, l'écologie théorique est la même, avec pour objectif de conserver les espèces en maintenant leurs habitats, seules les espèces ciblées changent (en voie d'extinction, utiles en agriculture...). Les études en écologie du paysage (fragmentation des populations...) ont concerné en premier lieu les biologistes de conservation pour réduire l'extinction des espèces (Wiens, 1997).

Les théories classiques en écologie du paysage sont la **théorie de la métapopulation** (metapopulation theory) et la **biogéographie de l'île** (island biogeography theory).

Une métapopulation est une installation de populations distribuées au niveau spatial par *patches* (ou taches), de sorte que les populations soient connectées à différents degrés par des mouvements de dispersion (Levins, 1969 ; Hanski & Gilpin, 1991). Un scénario classique de métapopulation (Levins, 1969) est basé sur un large réseau de petits *patches* d'habitats de populations locales qui présentent un risque de s'éteindre localement (Hanski *et al.*, 1996). Les modèles sur la métapopulation sont focalisés sur l'équilibre entre l'extinction et la recolonisation des *patches* qui influencent fortement les stratégies de conservation des espèces en voie d'extinction mais sont peu utilisés pour conceptualiser la conservation des

ennemis naturels dans les agroécosystèmes. Pourtant le paysage agricole peut être vu comme une mosaïque de *patches* d'habitats pour les ennemis naturels, avec des sources spatio-temporelles de refuge et d'alimentation.

MacArthur & Wilson (1967) ont élaboré un modèle de biogéographie de l'île qui offrait des prédictions sur le nombre d'espèces présentes sur l'île. La richesse spécifique de l'île résulte d'un équilibre dynamique établi comme une fonction d'immigration continue du « site-source principal » et du taux d'extinction de l'île. En effet, les taux de migration et d'extinction varient selon la distance de la source d'immigrants et la taille de l'île. On peut y voir une analogie avec la nature insulaire des zones cultivées, en considérant les cultures comme des îles disponibles à la colonisation par les Arthropodes (Simberloff, 1986). De même, les habitats non cultivés peuvent être représentés comme des refuges insulaires pour les ennemis naturels qui colonisent ou visitent les parcelles cultivées, causant ainsi la mortalité des ravageurs cibles. La taille, la structure, l'abondance et la localisation des habitats non cultivés sont alors pertinents pour la lutte biologique par conservation. La perte et la dégradation des habitats naturels créent de sérieux obstacles à la conservation des ennemis naturels par la perte des ressources inhérentes aux habitats agricoles modernes. Les ennemis naturels requièrent des hôtes ou des proies, des sources de nectar, d'eau, des refuges... Ces composants augmentent généralement en proportion avec la diversité végétale, la stabilité temporelle et les capacités de refuge (Letourneau, 1998).

Pour favoriser l'attraction et le maintien des auxiliaires, il faut connaître les conditions qui leur sont favorables et ainsi connaître leurs exigences bio-écologiques. Pour cela, il apparaît essentiel de diagnostiquer la diversité biologique. L'analyse de la dynamique de cette diversité peut être abordée, entre autre par l'analyse de l'écologie du paysage.

L'appauvrissement de la biodiversité est typique d'un paysage agricole simplifié, dominé par quelques types de cultures annuelles (Benton *et al.*, 2003). Dans de tels paysages, les parcelles cultivées ne sont pas isolées les unes des autres, mais peuvent être distantes des habitats moins perturbés qui sont des sources potentielles d'immigrants. Beaucoup d'organismes dépendent selon le stade de vie, des ressources que sont les cultures annuelles (habitats temporaires). D'autre part, certaines espèces peuvent être rares ou absentes des

cultures si leur pouvoir de dispersion est faible par rapport aux distances entre les ressources (Tscharntke & Brandl, 2004).

Les recherches fondamentales sur les exigences en ressources non-proies (aliments complémentaires, refuges...) des ennemis naturels sont la clé pour gérer l'habitat (habitat manipulation) (Jervis *et al.*, 2004) dans un objectif de lutte biologique.

Ainsi, il faut identifier :

- les **critères de sélection** par les ennemis naturels (habitat, alimentation...),
- les **ressources limitantes** par des études de comportement, de morphologie et d'anatomie.

En lutte biologique par conservation, pour gérer les habitats, plusieurs critères sont à prendre en compte : les ressources limitantes, les sources alternatives d'alimentation, les besoins en refuges.

Les ressources limitantes : les ressources alternatives et les refuges sont-ils des facteurs limitants pour les ces espèces ? Des études réalisées par Hodek (1971) ont ainsi montré le rôle fondamental de l'herbe sèche et des fossés pour les Coccinellidae entomophages les utilisant comme sites d'hivernage.

L'alimentation alternative : le nectar, le pollen et le miellat d'Homoptères sont des ressources alimentaires pour les ennemis naturels, communes aux prédateurs, Coccinellidae (Majerus, 1994), Chrysopidae (Canard, 2001), Syrphidae (Gilbert, 1986), plus rares chez les parasitoïdes (Gilbert & Jervis, 1998 ; Jervis, 1998). En l'absence d'observation directe de butinage, l'observation de grains de pollen sur le corps a été utilisée, principalement sur Syrphidae (Holloway, 1976 ; Gilbert, 1981), mais ne constitue pas une preuve de consommation (Wäckers *et al.*, 1996) car les insectes peuvent avoir été par exemple, contaminés par des grains de pollen alors qu'ils consommaient du nectar. La dissection du tube digestif avec observation au microscope peuvent révéler la présence de grains de pollen. Cette technique a été utilisée chez les Syrphidae (Wratten *et al.*, 1995), les Hyménoptères parasitoïdes (Hocking, 1967), les Coccinellidae (Hoogendoorn & Heimpel, 2004) ou encore les Chrysopidae (Sheldon & MacLeod, 1971, Bozsik, 1991, 1992). Si ces études ont analysé

la consommation de pollen par ces insectes, peu ont montré les espèces végétales butinées en identifiant les grains de pollen consommés (Wratten *et al.*, 1995).

Les refuges dans les agroécosystèmes durant les périodes de conditions défavorables (détérioration des ressources...) peuvent être les résidus de cultures, la végétation dans les bandes enherbées, les habitations ou les arbres morts... Pour identifier ces refuges, il faut savoir si on relève une densité importante des espèces étudiées dans les refuges présumés, si ces espèces se reproduisent et pondent hors des cultures, si elles sélectionnent des habitats spécifiques pour hiverner, si elles se déplacent entre les refuges et les cultures, s'il existe des refuges artificiels attractifs, faciles à employer, si les refuges peuvent leur permettre de survivre, si les refuges, volontairement installés dans les agroécosystèmes peuvent encourager les ennemis naturels à attaquer les ravageurs des cultures (Jervis *et al.*, 2004). Ainsi il faut étudier les effets des refuges sur l'abondance des ennemis naturels dans les cultures. L'étude des mouvements des populations peut apporter des éléments de réponse. Ces études sont essentielles pour la compréhension de l'utilisation des ressources en relation avec la gestion des habitats (Corbett, 1998). Pour suivre les déplacements, plusieurs techniques peuvent être utilisées : le marquage sur le corps de l'insecte, réalisé par exemple chez les Coccinellidae, les Carabidae et autres insectes à tégument coriace (Charrier *et al.*, 1997 ; MacLeod, 1999), la poudre fluorescente pour les petits insectes à tégument mou comme les parasitoïdes (Garcia-Salazar & Landis, 1997), ou des marqueurs immunologiques (Hagler & Jackson, 1998). Mais d'autres méthodes basées sur les déplacements entre les sources de nourriture (végétation environnante et cultures pouvant fleurir) peuvent être utilisées. Il s'agit d'utiliser le matériel alimentaire comme marqueur, comme par exemple les grains de pollen localisés dans le tube digestif, méthode utilisée à ce jour seulement chez les Syrphidae (Wratten *et al.*, 2003). Notre étude a porté plus particulièrement sur les Névroptères, insectes prédateurs généralistes, dont quelques espèces ont déjà été étudiées au laboratoire de Protection Biologique Intégrée (PBI) de l'Institut National d'Horticulture (INH). Ils représentent un modèle séduisant pour la recherche en lutte biologique par conservation sur des cultures basses, portant en particulier sur l'aménagement de paysages agricoles pour attirer et maintenir les populations d'ennemis naturels. Parmi les familles de Névroptères, une nous intéresse plus particulièrement : les

Chrysopidae (chrysopes), déjà préconisées et commercialisées en lutte biologique dans le monde.

Les espèces du complexe *Chrysoperla carnea* s'avèrent être un très bon modèle en plusieurs points. D'abord (i), parce qu'elles sont les plus abondantes dans les agroécosystèmes et sont présentes dans les cultures basses. Ensuite (ii), parce qu'elles utilisent plusieurs habitats différents (espèces multihabitats) durant leur cycle de vie, en effet, leur régime alimentaire est différent au cours du cycle, la larve étant entomophage et l'adulte glycopalynophage (Canard *et al.*, 1990 ; Bozsik, 1991, 1992, Canard, 2001). Enfin (iii), l'adulte étant consommateur entre autre de pollen, les espèces s'avèrent être de très bons modèles pour connaître les habitats en tant que sites d'alimentation et suivre les déplacements entre ces habitats, en utilisant les grains de pollen comme marqueurs.

Contexte

La thèse s'inscrit dans le cadre des thématiques de recherche de deux laboratoires.

Le laboratoire de zoologie de l'INH, dirigé par le Dr Elizabeth Rat-Morris, poursuit depuis 1980 des programmes de recherche et de développement en PBI. Dans le cadre du GIS LBIO (Groupement d'Intérêts Scientifiques en Lutte Biologique), ces études ont porté dans un premier temps sur la mise en place de la PBI en culture de poireau porte-graine sous abri, puis dans un deuxième temps en culture de chou porte-graine sous abri. Ces études correspondent à une forte attente des professionnels, représentés par la FNAMS (Fédération Nationale des Agriculteurs Multiplicateurs de Semences). Ces programmes à l'origine fondés sur l'adaptation de l'utilisation d'auxiliaires* fournis par le commerce pour la lutte biologique, ont conduit à des études sur des insectes auxiliaires indigènes tels que les Névroptères et en particulier la chrysope *Chrysoperla affinis* Stephens (*ex-kolthoffi*) et les hémérobes *Micromus variegatus* (Fabricius) et *Micromus angulatus* Stephens. Des lâchers inondatifs de *Chrysoperla lucasina* (Lacroix) ont révélé la présence dans les cultures et dans l'environnement immédiat des exploitations conduites en PBI, d'espèces auxiliaires indigènes comme *C. affinis* et divers hémérobes présentant un intérêt dans la lutte biologique contre les pucerons (Hussein, 1984 ; Canard, 2001). Des études de la biologie et du comportement de

ces espèces étaient alors nécessaires pour comprendre leur présence. Une pré-étude (Ababsia, 2002) a permis de définir plusieurs paramètres biotiques de *M. variegatus* et *M. angulatus*, et de mettre au point un élevage pour les expérimentations.

L'UMR MA 105 « Paysages et biodiversité » rassemble sous la direction de Jean Duchesne divers laboratoires de l'INH et de l'Université, dont le laboratoire d'Ecologie Animale dirigé par le Pr Thierry Lodé, sur deux axes de recherche, (i) étude des structures des paysages à toutes les échelles et mise en évidence des conséquences de leur organisation sur les flux physiques et (ii) la détermination de l'influence des structures du paysage sur le maintien ou l'émergence de la biodiversité. C'est dans ce deuxième axe de recherche de l'UMR que s'inscrit le thème de recherche de la thèse.

Le support végétal retenu pour cette étude est la culture des Brassicacées porte-graines et plus précisément le chou en tant que plante-hôte. La France est le premier producteur et exportateur européen de chou-fleur *Brassica oleracea* L. var. *botrytis*. La production française est d'environ 400 000 T par an, celle de la Bretagne est de 270 000 T par an, correspondant à environ 70% de la production française. La production du Nord-Pas-de-Calais représente 10%, celle de la Provence 5% (Brossard *et al.*, 2002).

Les cultures de choux porte-graine concernent environ 23 ha en France dont 50% en Maine-et-Loire, essentiellement sous-abri.

En France, la production de semences se caractérise par une recherche de haute qualité, en particulier pour les productions sous-abri en Maine-et-Loire. La pollinisation entomophile par introduction de ruches dans les tunnels de production motive fortement les producteurs pour une forte limitation de l'utilisation des insecticides. De plus, la production de semences répondant au cahier des charges de l'Agriculture Biologique (AB) incite les firmes semencières à développer des méthodes de protection alternatives à la lutte chimique. Ces orientations sont soutenues par les collectivités territoriales (régions Bretagne et Pays-de-la-Loire) dans la cadre des Contrats de Plant Etat-Région.

Le chou-fleur est touché par de nombreuses maladies causées par des champignons (*Botrytis*, *Sclerotinia*, *Alternaria*...), des bactéries (*Erwinia*, *Agrobacterium*...) et des virus. Parmi les ravageurs du chou, deux Aphididae le puceron cendré du chou (*Brevicoryne*

brassicae L.) et le puceron vert du pêcher (*Myzus persicae* (Sulzer) (Hullé *et al.*, 1999). *M. persicae* provoque des dégâts réguliers et parfois importants, du printemps à l'automne ; *B. brassicae* est de loin l'espèce la plus dangereuse car la plus difficile à contrôler. (fig. 1)

En Bretagne les premiers pucerons ailés, tels que *B. brassicae*, sont capturés par le réseau AGRAPHID à la mi-avril, mais les vols les plus importants sont détectés entre la mi-juin et la mi-juillet (Hullé *et al.*, 1999). Les printemps doux s'accompagnent souvent d'une population massive de pucerons ailés. Elle assure une large dissémination de l'espèce sur les Brassicacées cultivées et sauvages. La sécheresse printanière et estivale favorise également les pullulations.

Myzus persicae est largement répandu dans le monde. C'est une espèce polyphage qui colonise un grand nombre de plantes et qui peut se maintenir toute l'année sur ses hôtes secondaires sans reproduction sexuée. Elle n'est donc pas obligatoirement liée à la présence de son hôte primaire et on peut la trouver partout pour des raisons bien différentes. L'activité de vol est caractérisée par deux périodes principales. Le vol de printemps est en général plus important que le vol de retour à l'automne. Dans le Centre et l'Ouest, le vol de printemps a lieu généralement entre les mois de juin et de juillet.

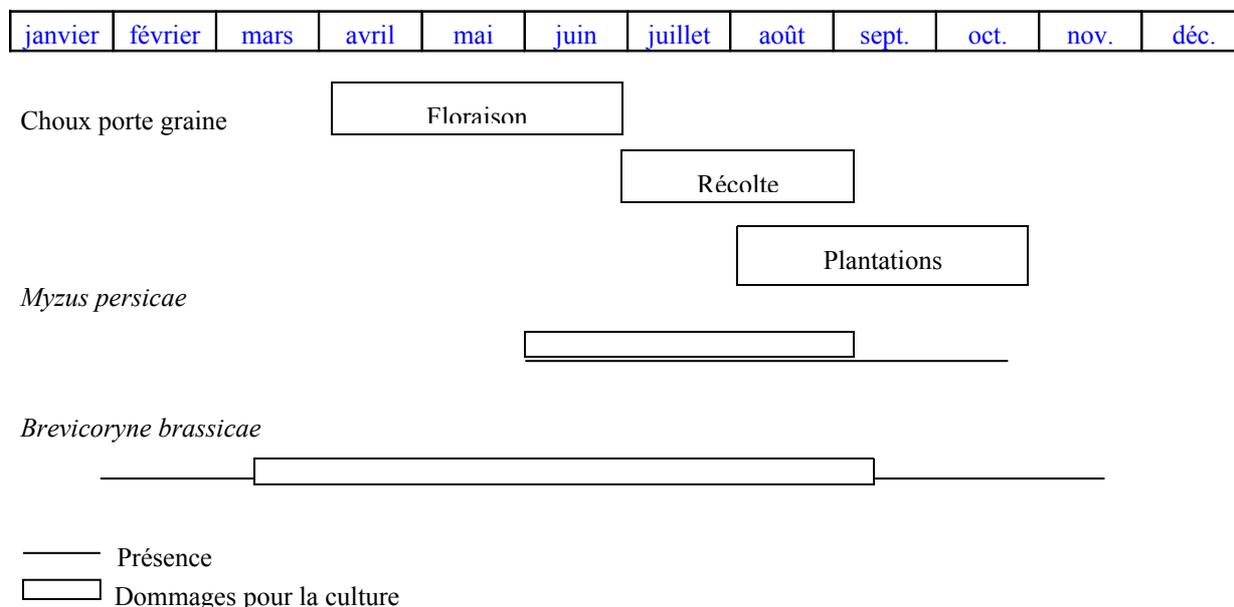


Fig. 1. Présence et dommages par les pucerons *Myzus persicae* et *Brevicoryne brassicae* en relation avec les dates de floraison et de récolte des cultures de choux porte-graines. Villenave J.

Dans le cadre de la protection intégrée, la lutte contre les ravageurs a pour objectif le maintien de l'équilibre au sein des agroécosystèmes entre les ravageurs et leurs ennemis naturels, prédateurs et parasitoïdes, en associant plusieurs méthodes (fig. 2).

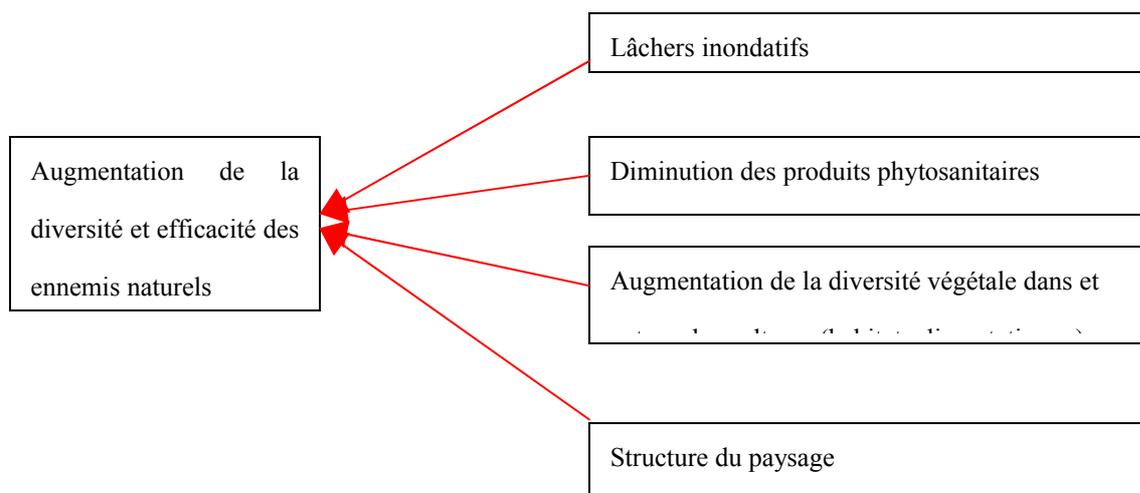


Fig. 2. Différents types de pratiques ou d'aménagement pour augmenter la diversité et l'efficacité des ennemis naturels (d'après Gurr *et al.*, 2004).

1. Diminution des traitements chimiques dans le temps et dans l'espace ou utilisation de produits peu nocifs pour les ennemis naturels et pollinisateurs et peu rémanents.
2. Lâchers inondatifs de prédateurs et/ou de parasitoïdes. Cette méthode a fait ses preuves en milieu contrôlé comme dans les cultures légumières sous-abri, mais est plus décevante en plein champ.
3. Méthodes culturales destinées à réduire le développement des ravageurs et à stimuler l'activité des ennemis naturels.
4. Modification du paysage agricole en augmentant la diversité des agroécosystèmes et en stimulant l'efficacité et l'installation des auxiliaires. Ces méthodes, au cœur de notre étude peuvent comporter diverses approches complémentaires :
 - installation et entretien d'habitats en tant que refuges (haies, bosquets, buissons, bandes enherbées, fossés, talus...),
 - voisinage de cultures où les auxiliaires peuvent trouver des hôtes intermédiaires,
 - installation de plantes à fleurs, sources de pollen et de nectar pour les adultes de prédateurs, pour nous Chrysopidae et Hemerobiidae, mais également Syrphidae, Hyménoptères parasitoïdes etc.

La PBI est l'utilisation combinée de ces multiples méthodes de lutte biologique (fig. 3). Chacune des approches méthodologiques spécifiques utilisées (mécaniques, physiques et méthodes culturales, résistance de la plante hôte, lutte biologiques etc.) a tenté de devenir une aire de recherche spécialisée avec toutefois une communication limitée entre les chercheurs des différents domaines (Gurr *et al.*, 2004).

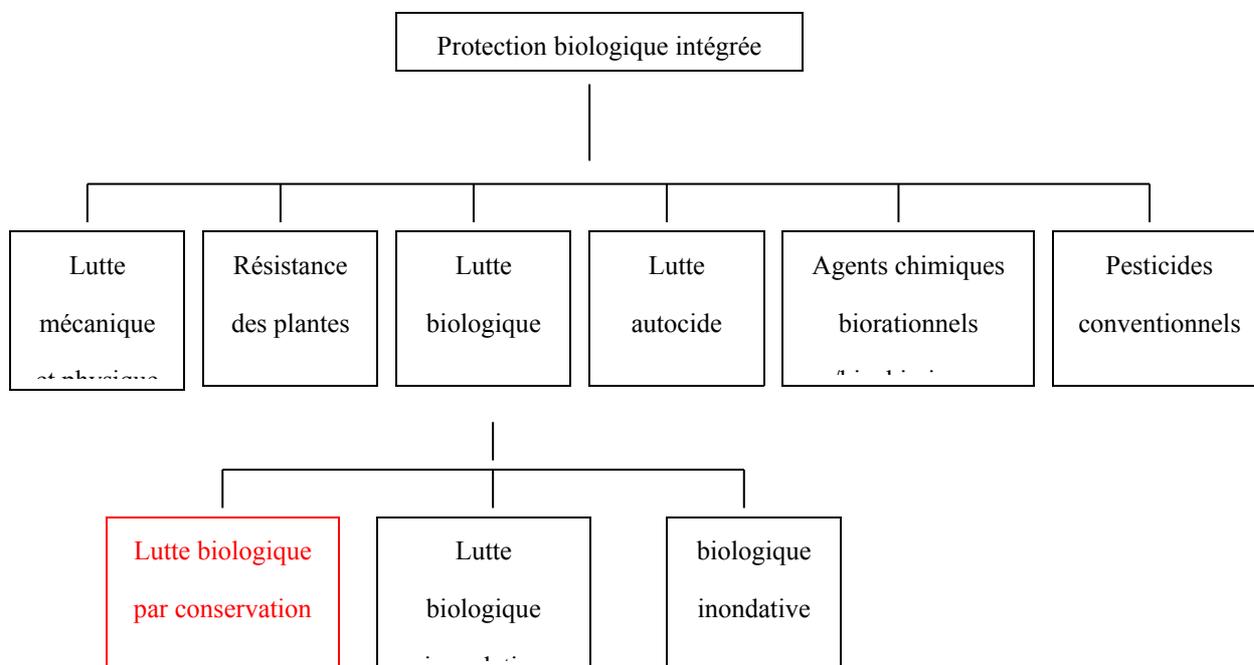


Fig. 3. Approches de stratégies de lutte biologique en relation avec les autres méthodes praticable en protection biologique intégrée (d'après Eilenberg *et al.*, 2001).

Objectifs

Notre objectif principal est d'étudier les conditions de maintien des Névroptères, (Chrysopidae, Hemerobiidae), dans les agroécosystèmes de l'Ouest de la France, dans l'optique d'une stratégie de lutte biologique par conservation sur les cultures de choux. En effet, la présence des auxiliaires indigènes dans l'environnement des cultures et dans les parcelles elles-mêmes inciterait à penser que leur conservation pourrait jouer un rôle majeur dans la protection des cultures.

Mais la lutte biologique par conservation est-elle possible avec les espèces du genre *Chrysoperla*, espèces utilisées en tant que modèles d'étude ? C'est à dire, est-il possible de favoriser leur maintien dans les agroécosystèmes ?

Il faut pour cela connaître :

- les habitats hors des cultures (zones refuges, réservoirs...),
- le flux de dispersion entre les différents compartiments,
- les facteurs de cette dispersion, qui peuvent être des facteurs de l'environnement (conditions défavorables) et/ou les ressources limitantes.

Ces connaissances pourront nous donner par la suite des bases pour un objectif appliqué pour caractériser les habitats favorables et ainsi nous donner des critères pertinents pour la manipulation des habitats.

Les moyens mis en œuvre, dans un premier temps, sont le recensement des espèces indigènes de Névroptères présentes dans les cultures et la végétation environnante pour évaluer la diversité biologique dans les agroécosystèmes étudiés et ainsi analyser sa dynamique entre les différents habitats. Les inventaires nous donneront des éléments de réponse aux dynamiques spatiale et temporelle des Névroptères dans les agroécosystèmes, mais également à l'identification de leurs refuges et de leurs besoins par rapport à ces refuges. Une analyse des paysages agricoles a été réalisée dans cette optique comme une aide à la compréhension de la dynamique de la diversité biologique.

Dans un second temps, une analyse du contenu du tube digestif des *Chrysoperla* adultes, a permis d'identifier les ressources limitantes (alimentaires principalement), l'importance de l'alimentation d'origine végétale pour les adultes, et le besoin en refuges, en étudiant les déplacements entre les refuges et les cultures. Les Chrysopes étant des insectes à corps mou et étant glycoplanynophage, la meilleure technique pour suivre les déplacements est l'utilisation des grains de pollen comme marqueurs. Cette technique est intéressante car elle renseigne sur plusieurs éléments de la bio-écologie de l'insecte et notamment sur ses exigences en ressources, connaissances nécessaires à la manipulation des habitats. Appliquée pour la première fois au genre *Chrysoperla*, cette technique a été adaptée et améliorée puisque seul le jabot (diverticulum) a été disséqué, cette partie du tube digestif, sert chez les Chrysopidae de réservoir, les aliments n'y sont donc pas digérés. L'observation et l'identification des grains de pollen sont ainsi facilitées, et permettent d'évaluer les périodes de consommation et de déplacement des adultes.

Les résultats obtenus dans ce travail sont présentés principalement sous forme d'articles scientifiques, acceptés, soumis, ou en cours de rédaction.

Dans une première partie, nous définirons l'écologie du paysage et ses relations avec la dynamique des populations dans les agroécosystèmes, ainsi que les approches de protection intégrée et de lutte biologique par conservation pour gérer ces écosystèmes. Les Névroptères, modèles de notre travail, seront ensuite présentés.

Un deuxième chapitre décrira les matériels et méthodes généraux aux différentes études.

Ces études seront abordées en deux parties :

- la biodiversité* qualitative et quantitative de l'entomofaune générale et celle des Névroptères (Chrysopidae et Hemerobiidae) en relation avec différents agroécosystèmes et types de paysage,
- l'écologie comportementale des Chrysopidae adultes (*Chrysoperla* sp.).

La discussion et la conclusion générales nous permettront de proposer des solutions ou des pistes pour favoriser l'action des Névroptères dans les agroécosystèmes.

Chapitre I : Etat des connaissances

I.1/ Relations entre l'écologie du paysage et la dynamique des populations

Depuis le néolithique, l'installation des premières communautés d'agriculteurs a été à l'origine d'une lente mutation des milieux terrestres. Aujourd'hui, une grande partie des territoires sont occupés par des paysages à dominante agricole. Cette action de l'homme sur l'environnement a été à l'origine d'une grande diversification des milieux. Les paysages sont devenus des mosaïques d'habitats (bois, haies, prairies, landes, cultures, zones humides ...). La structure des paysages anthropisés a une influence directe sur la biodiversité en général. Cette prise de conscience relativement récente a entraîné la création d'une nouvelle discipline : l'écologie du paysage.

I.1.1/ L'écologie du paysage : définition

Dans un ouvrage récent sur l'écologie du paysage, Burel & Baudry (1999) définissent le paysage comme un niveau d'organisation des systèmes écologiques, d'une surface de quelques kilomètres de diamètre, composé d'un assemblage plus ou moins répétitif d'écosystèmes en interactions. Il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique, gouvernée pour partie par les activités humaines. L'hétérogénéité se révèle par une structure horizontale complexe, et l'interactivité qui résulte de l'interdépendance des divers éléments.

Nous retiendrons trois points importants de cette définition : (i) un paysage est hétérogène, (ii) les éléments qui le composent interagissent et (iii) leur répartition dans l'espace est caractéristique.

Selon Forman & Godron (1986, *in* Pain 2001), un paysage est un système issu de l'organisation dans l'espace et dans le temps d'éléments distincts qui peuvent être regroupés en trois classes différentes : les taches*, les corridors et la matrice (Fig. 1). Les taches, dont l'exemple le plus courant est celui d'une tache boisée au milieu d'une étendue de terrains labourés, possèdent des caractéristiques de taille, de forme et de composition très variables.

Elles peuvent être reliées entre elles par des taches particulières que sont les corridors. Toute surface d'un milieu à travers laquelle un animal, une plante ou une propagule a une forte probabilité de se déplacer peut être considérée comme un corridor (Noss, 1991). La matrice, enfin, est l'élément prédominant dans lequel sont plongées les taches, c'est l'élément le plus étendu du paysage et celui qui lui donne sa physionomie (Pain, 2001). Dans l'exemple de taches boisées dans un paysage agricole, la matrice agricole est l'ensemble des parcelles cultures, prairies...

L'ensemble de ces éléments est réparti dans l'espace et leur arrangement spatial ainsi que leur taux de recouvrement déterminent la structure du paysage. Le concept de connectivité* est relatif au nombre et à la disposition des liaisons (corridors*) qui existent entre les îlots d'un paysage noyés dans la matrice.

Dans un paysage, la taille, la forme et la qualité des taches déterminent la capacité d'accueil des populations. Le paysage n'est pas homogène mais il est composé en une mosaïque d'habitat. Cette hétérogénéité peut être naturelle ou due aux activités anthropiques. Les espèces animales peuvent utiliser au cours de leur cycle de vie plusieurs éléments de cette mosaïque.

La nature du paysage et l'hétérogénéité de l'espace entre les taches et la nature du voisinage influencent l'intensité et la nature des mouvements individuels entre les taches, et donc déterminent pour partie les processus d'immigration. Or ces processus sont dépendants de l'espace considéré.

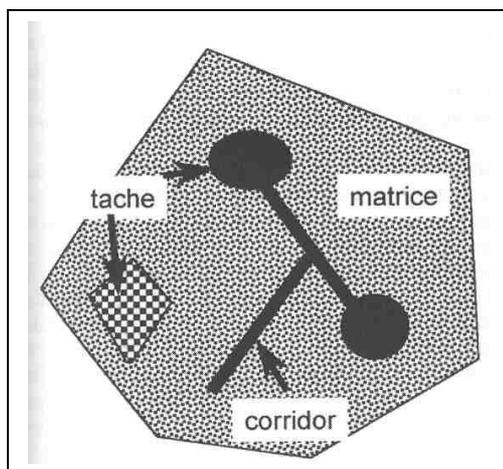


Fig. 1. Les éléments de base d'une structure paysagère (Burel & Baudry, 1999).

I.1.2/ Les agroécosystèmes

Les paysages agraires, fortement manipulés par l'homme, sont l'objet d'une évolution rapide et importante depuis la moitié du siècle dernier. En raison des progrès techniques et afin de faciliter les travaux de production, ces écosystèmes ont subi un remembrement important. La simplification de l'hétérogénéité spatiale, résultat de la diminution des haies, des bandes enherbées et des zones boisées au profit des parcelles de cultures, se traduit directement par une baisse de la connectivité entre les éléments du paysage (Baudry *et al.* 2003). Actuellement ce phénomène est considéré comme étant un des responsables de la baisse de la biodiversité. En fait, c'est la diminution des habitats dans le paysage qui est une des causes principales de la diminution de la diversité, dont la diminution des ennemis naturels (van den Bosh & Telford, 1964 ; Altieri & Letourneau, 1982), car ceci peut induire pour les espèces utilisant plusieurs habitats différents, dites « multihabitats* », une rupture du cycle de vie et de leurs déplacements.

Dans un paysage naturel ou peu modifié, la structure horizontale, telle qu'on peut l'observer sur une carte ou une photo aérienne à petite échelle est en général peu contrastée. Les zones à structures homogènes y sont de grande étendue et les écotones* (zones de transition) ont une grande importance. Dans un paysage modifié, les divers éléments ont des surfaces réduites et la transition d'un milieu à l'autre est rapide. La transition entre un îlot forestier et les cultures environnantes peut être brutale ou progressive, artificielle ou naturelle avec un passage de la forêt aux cultures par l'intermédiaire d'un écotone*.

Le développement de la théorie des taches (Pickett & White, 1985 *in* Burel & Baudry, 1999) a permis une vue simplifiée de l'hétérogénéité spatiale conduisant à de nombreuses recherches en écologie des populations fragmentées, basées généralement sur des modèles de métapopulation* (Letourneau, 1998).

Cette simplification de l'hétérogénéité spatiale a donné lieu à plusieurs travaux notamment sur le problème de la fragmentation des habitats et sur ce qui découle la fragmentation des populations (Gilpin & Hanski, 1991 ; Hanski & Gilpin, 1997). Ce sont

surtout les espèces spécialistes c'est à dire celles qui n'utilisent qu'un seul élément paysager qui sont les plus sensibles à ce problème (Farina, 1998). La raison de cette sensibilité est simple : en l'absence d'une de leur ressource principale, ces espèces ne peuvent, contrairement aux espèces généralistes, aller sur une autre ressource pour compenser ce manque.

Les chercheurs ont pu progressivement découvrir la complexité de l'hétérogénéité du paysage, par la présence de différentes taches, éléments du paysage définis par la taille, forme et structure, et par la présence de liaisons soit naturelles soit anthropiques appelées corridors (Fahrig & Merriam, 1985). Ces corridors permettent les mouvements de populations, des échanges entre les différents systèmes écologiques et sont ainsi nécessaires pour la continuité du paysage. En effet, il existe des espèces multihabitats (cf I.1.3.2.1) qui utilisent ainsi différents types d'éléments du paysage pour accomplir leur cycle biologique. L'ensemble de ces éléments forme des unités fonctionnelles ; l'arrangement spatial de ces éléments détermine les conditions de survie des populations (Burel & Baudry, 1999).

Dans un écosystème, il faut prendre en compte les relations entre les dynamiques de population et le paysage car il peut y avoir asynchronie par exemple entre le changement des paysages et la dynamique des populations.

Tous les agroécosystèmes sont dynamiques et sont sujets à différents types d'aménagement, l'agencement des cultures dans le temps et dans l'espace sont changés continuellement.

Un des meilleurs défis pour les agroécologues est d'identifier l'ensemble de la biodiversité, des systèmes agricoles et du paysage, qui peuvent résulter de conditions favorables pour la régulation des invasions. Le défi est de désigner les outils architecturaux pour enrichir la diversité en auxiliaires en étudiant les relations entre la diversification de la végétation et la dynamique de population des herbivores et de leurs ennemis naturels, associés à des agroécosystèmes particuliers.

Il existe beaucoup de pratiques agricoles qui possèdent des potentiels afin d'augmenter la biodiversité, de l'inhiber ou de la réduire. L'importance ici est d'utiliser les pratiques qui

augmentent la biodiversité et qui apporteraient des services écologiques comme la lutte biologique, le recyclage des nutriments, la conservation du sol et de l'eau.

I.1.3/ Processus écologiques au sein des agroécosystèmes

L'ensemble des éléments du paysage utilisés par une espèce au cours de son cycle de vie définit une unité fonctionnelle. Les caractéristiques biologiques de l'espèce définissent le grain du paysage auquel l'hétérogénéité doit être appréhendée et la nature des éléments qui doivent être considérés.

Les paysages agricoles diversifiés, à structure en mosaïque, hébergent une biomasse d'insectes supérieure à celle qui se rencontre dans les paysages agricoles uniformes où la monoculture domine sur de grandes surfaces (Schmidt *et al.*, 2004). En effet, comme il a été dit précédemment, dans un paysage diversifié, les insectes trouvent davantage de refuges et ils peuvent se disperser plus facilement en raison du faible éloignement des divers éléments du paysage. Les espèces prédatrices et parasitoïdes sont particulièrement favorisées par la structure en mosaïque des paysages agricoles (Dajoz, 2000).

Ainsi, l'influence de l'hétérogénéité du paysage et de sa diversité écologique sur les ennemis des cultures se manifeste principalement en favorisant les ennemis naturels des ravageurs. Certaines coccinelles aphidophages ont des sites d'alimentation et d'estivation-hivernation différents, ces derniers étant situés pour la plupart hors des cultures et à des distances pouvant dépasser plusieurs kilomètres (Iperti, 1986 *in* Dajoz, 2000). L'ampleur de ces déplacements et la variété des milieux utilisés montrent l'importance d'une étude à l'échelle du paysage et même, pour certaines espèces, de la région.

Les zones incultes, telles que les haies ou les friches peuvent avoir des effets néfastes pour les agriculteurs au niveau sanitaire, en servant, par exemple de refuges aux ravageurs. Mais elles ont aussi des effets positifs en permettant le maintien des auxiliaires de l'agriculture.

I.1.3.1/ Le rôle du paysage sur la diversité en Arthropodes

Pour Hanski & Gaggiotti (2004), l'influence de la structure du paysage sur une espèce dépendra de trois paramètres principaux.

- Surface d'habitat disponible pour une espèce. Dans un paysage donné, ce paramètre permet de quantifier la surface d'habitat exploitable pour l'espèce pour se reproduire, se nourrir...
- Qualité de l'habitat. Elle permet de décrire l'influence d'un écosystème donné sur la survie et la fécondité d'une espèce. Des habitats différents offrent des ressources et/ou des abris de qualités différentes qui seront ou non utilisés par l'espèce. Deux habitats différents peuvent avoir des fonctions différentes et être essentiels pour que le cycle de vie d'une espèce soit complet (Pain, 2001).
- Isolement (ou inversement, connectivité) entre les différents habitats. Ils dépendent des capacités de dispersion des espèces considérées et permet d'estimer la probabilité de flux d'individus entre deux habitats potentiels.

La diversité des arthropodes est donc principalement en corrélation avec la diversité végétale dans les agroécosystèmes, les habitats étant le plus souvent de composante végétale. En général, une meilleure diversité floristique implique une meilleure diversité des prédateurs et des parasitoïdes, ce qui crée des chaînes trophiques complètes. Ainsi, une biodiversité est meilleure si on peut assurer l'optimisation des processus écologiques clés et le fonctionnement des agroécosystèmes (Altieri, 1994).

Si l'hétérogénéité de l'habitat stimule une meilleure diversité des arthropodes dans les agroécosystèmes (Altieri & Letourneau, 1982), les systèmes de cultures complexes comme les polycultures hébergent plus d'espèces que les habitats agricoles simplifiés comme les monocultures. La prédation est également un facteur important dans les processus écologiques d'une espèce. Par exemple, quand une culture est infestée d'une espèce de ravageurs, il y a une augmentation de l'abondance de prédateurs et de parasitoïdes spécialistes de ce ravageur. Il y a donc diminution de l'abondance de ce ravageur, la concurrence entre les herbivores diminue et permet l'addition de nouvelles espèces d'herbivores qui attirent plus d'espèces d'auxiliaires naturels.

Plusieurs facteurs affectent la diversité, l'abondance et l'activité des parasitoïdes et des prédateurs dans les agroécosystèmes : les conditions climatiques, la disponibilité des aliments (eau, pollen, proies...), les ressources de l'habitat (sites de repos, de reproduction ou de refuge), la compétition inter-spécifique et la présence d'autres organismes (parasitisme, prédation). Les effets de chacun de ces facteurs varient selon l'agencement spatio-temporel des cultures ou de l'aménagement général de l'agroécosystème.

Récemment, des travaux démontrent qu'il y a diminution des ravageurs et une lutte biologique plus efficace dans les zones où est installée de la végétation naturelle près des plantations ou des cultures (Barbosa, 1998). Ces habitats sont implantés comme sites de refuge et fournissent l'alimentation pour les ennemis naturels pendant la période de présence de ravageurs dans les cultures (Landis *et al.*, 2000). Les haies servant de rideaux coupe-vent mais aussi de sites de repos ou de refuges de beaucoup d'espèces d'ennemis naturels, les bordures, les limites et les autres composants du paysage ont reçu beaucoup d'attention en Europe pour leurs effets dans la distribution et l'abondance des arthropodes dans les cultures adjacentes (Fry, 1995). Beaucoup s'accordent pour signaler l'importance de la végétation dans les marges des champs pour sa fonction de réservoir d'ennemis naturels. Le mouvement des arthropodes s'effectue le plus souvent depuis les bordures des cultures, mais il a été observé en plus une meilleure efficacité de la lutte biologique dans les cultures situées près des bordures que dans le reste des plantations (Pickett & Bugg, 1998 ; Thies & Tschamntke, 1999).

Ainsi, les buissons, broussailles et autres types de végétation autour des cultures hébergent proies et hôtes pour les ennemis naturels.

Par exemple, l'Hyménoptère parasitoïde des œufs d'*Anagrus epos* (Girault) s'avère efficace pour réguler la population de cicadelles de la vigne, *Erythroneura elegantula* (Osborn), et abondante dans les vignobles entourés de *Rubus* sp en Californie. En effet, cette plante héberge des populations de cicadelles neutres (*Dikrella cruentata* Gillette) qui en hiver se reproduisent dans les feuilles et qui servent donc d'alimentation alternative à *A. epos* (Doutt & Nakata, 1973). La plantation de ces arbustes autour des vignobles s'avère donc intéressante.

Le rôle de la haie a été étudié par de nombreux scientifiques, notamment après les années 1970, période durant laquelle l'arrachage des arbres le long des exploitations agricoles été systématique avec le développement de la mécanisation.

I.1.3.2/ Stratégies des insectes dans les agroécosystèmes

Les cultures annuelles sont des habitats temporaires. Quelques espèces sont adaptées à vivre dans des environnements temporaires et hétérogènes, ce sont les plus abondantes et les plus répandues dans les cultures. La stratégie de ces insectes multihabitats, comme les Névroptères, Chrysopes et Hémérobès, peut être par exemple le comportement de nomadisme comme c'est le cas de *Chrysoperla* Steinman du groupe *carnea* Stephens (Chap. I.3.3.1.3). D'après Duelli (1980a) pour échapper aux fluctuations saisonnières beaucoup d'insectes migrent sur de longues distances vers les sites d'hivernage et estivaux, ou vers de nouvelles terres. Mais à au niveau local et à des échelles moins spectaculaires, les insectes ont une grande habilité à se disperser et à coloniser les habitats.

I.1.3.2.1/ Les insectes multihabitats

Les insectes mobiles peuvent utiliser aussi plusieurs éléments de mosaïque paysagère lors de leur recherche de nourriture (Taylor, 1997). On peut regrouper ces insectes, qui utilisent au cours de leur cycle annuel plusieurs éléments du paysage, en quatre catégories en fonction de leur utilisation du paysage agricole (Fry, 1995 ; Duelli *et al.*, 1999).

- Les espèces spécialistes qui passent la totalité de leur cycle de vie dans un habitat donné.
- Les espèces qui, à partir des éléments non cultivés, exploitent les cultures environnantes.
- Les espèces qui hivernent dans les bordures et passent le reste de l'année dans les champs.
- Les espèces qui migrent sur de longues distances à une période de l'année, et utilisent dans leurs déplacements l'ensemble des éléments du paysage.

Par exemple, certaines espèces de Carabidae se nourrissent et se reproduisent sur les espaces cultivés mais hivernent en bordure de champs dans les zones non cultivées et labourées. Ainsi les zones herbeuses ont un rôle de refuge hivernal dans les agroécosystèmes

(Thomas, 1990). L'ensemble talus-fossé-bordure de champs est leur habitat le plus favorable (Sotherton, 1985).

I.1.3.2.2/ Déplacements et dispersion

Les évolutions de densités de populations sont le résultat d'une part des effets de la natalité et de la mortalité et d'autre part de la mobilité, par déplacement actif ou passif. La mobilité peut affecter une population de différentes façons : (i) allongement de la distance moyenne entre les individus voisins (dispersion), (ii) diminution de la distance moyenne entre les individus voisins (contraction), (iii) déplacement à plusieurs (déplacement collectif).

La dispersion peut être vue dans un concept purement spatial, comme un événement normal de la dynamique de population.

Définir le terme de migration est plus difficile. Les aspects éthologiques et écologiques sont fusionnés en différenciant un groupe d'insectes d'un autre. Southwood (1962) ne sépare pas la dispersion des mouvements migratoires. Pour Johnson (1960) la migration est un mouvement de dispersion de masse. Pour Rainey (1976), c'est simplement un déplacement de population saisonnier. Enfin pour Williams (1958), la migration est un mouvement continu dans une direction plus ou moins définie, dans lequel le mouvement et la direction sont sous le contrôle de l'animal concerné. Il existe des mouvements échappatoires qui peuvent être inclus dans une phase du cycle de l'insecte pour partir à la recherche de sites de ponte, hibernation, estivation, nourriture..., ce sont ainsi des mouvements de dispersion, contraction ou déplacements collectifs.

La **migration** peut ainsi être définie comme un mouvement échappatoire prolongé avec une tendance à maintenir la direction ou à abandonner définitivement ou périodiquement un habitat.

Certains insectes ont une importante capacité à échapper à diverses conditions pour obtenir les conditions optimales de température, d'humidité et de gradients chimiques. La **dispersion** est donc, le processus de départ d'un individu d'un espace pour trouver et coloniser d'autres habitats. C'est un comportement adaptatif important qui minimise les risques qu'une population entière soit détruite par la perturbation ou la disparition des

ressources, maximise les chances que les individus trouvent et exploitent de nouvelles ressources, et maximise l'hétérogénéité génétique (Wellington, 1980 ; Schowalter, 1985). Néanmoins la dispersion peut entraîner des risques importants et requiert une grande réserve d'énergie (Rankin & Burchsted, 1992).

Cependant, tous les insectes n'ont pas les mêmes capacités à se déplacer et ne sont donc pas tous capables de migrer et de se disperser. La capacité de vol contribue à l'habilité de l'insecte à se déplacer. En fait, le degré d'adaptation aux perturbations a un effet sur la prédisposition des individus à se disperser. Les cultures étant des habitats temporaires, la stratégie de certaines espèces animales est la capacité de se disperser et migrer pour fuir les conditions défavorables.

La probabilité que les ressources exploitables puissent être trouvées et colonisées dépend du mode de dispersion. Trois modes peuvent être identifiés : au hasard, phorétique et dirigée.

La **dispersion** au hasard est typique de la plupart des petits insectes avec une faible capacité de détection ou d'orientation. Leurs dispersions sont déterminées par la présence de barrières physiques ou de vent ou des courants aquatiques, et leur direction et leurs parcours sont déterminés par des obstacles et des circulations d'air ou d'eau.

La **dispersion phorétique** est particulière car elle n'existe que chez les insectes incapables de voler mais qui utilisent comme moyen de locomotion un autre animal.

La **dispersion dirigée** est utilisée par les insectes ayant une très grande capacité de vol. Ils ont une plus grande probabilité de coloniser avec succès des zones d'importantes ressources. Par exemple, beaucoup d'insectes forestiers tels que les Siricidae et Buprestidae, sont attirés par des sources en détectant des éléments chimiques (Gara *et al.*, 1984 ; Raffa *et al.*, 1993).

Les mouvements nycthémeraux* ou saisonniers des individus multihabitats et les interactions avec la structure et la dynamique des paysages sont un processus clé de la survie des populations en milieu hétérogène.

I.1.3.2.3/ L'importance du paysage dans la dynamique des populations d'insectes dans les agroécosystèmes

Les insectes dans les agroécosystèmes migrent vers des habitats hétérogènes (Roncè & Kirkpatrick, 2001). L'importance de la disposition de différents habitats (lisières de bois, groupes variés d'arbres dans les champs) a été largement considérée par les scientifiques. Ces habitats hétérogènes se trouvant autour des cultures peuvent être des sites d'oviposition ou d'hivernage (Thies & Tschamtké, 1999; Nicholls & Altieri, 2002). L'hétérogénéité des habitats peut être due à :

- la densité de la végétation (Barbosa & Wratten, 1998). Il apparaît évident que la plupart des prédateurs cherchent leurs proies en utilisant des odeurs chimiques ou au hasard. Pour les insectes recherchant au hasard, la structure des plantes peut faciliter les recherches selon : la densité de la canopée, la structure des feuilles, la taille des plantes... L'architecture des plantes est un facteur important de déplacements des prédateurs.
- la diversité d'espèces de plantes (Theunissen & Den Ouden, 1980; Baliddawa, 1985). La diversité des plantes dans et autour des agroécosystèmes est également importante pour attirer et maintenir les auxiliaires. En fait, le nombre et le type d'espèces de plantes dans l'habitat des insectes peuvent influencer l'abondance et le taux de prédation (Andow & Risch, 1985 ; Nentwig, 1988 ; Bugg & Ellis, 1990). La diversité est importante pour l'attractivité des prédateurs car le pollen s'avère être une ressource pour beaucoup de prédateurs tels que Acariens, Coccinellidae, Chrysopidae, Hemerobiidae... (Huffaker *et al.*, 1970 ; Hagen, 1976 ; Principi & Canard, 1984). Les plantes peuvent également être sources de nectar et d'autres éléments (levures, polysaccharides...). Il a été observé que le pic d'apparition des prédateurs se trouve pendant la période de floraison des cultures ou des plantes avoisinantes (Andow & Risch, 1985).

Beaucoup d'études ont été réalisées sur les stratégies d'attraction des insectes bénéfiques (Kloen & Altieri, 1990; White *et al.*, 1995) en utilisant: l'observation des plantes ou l'analyse de l'alimentation. La plupart ont été réalisées sur des pollinisateurs (Yeboah Gyan & Woodell, 1987; Aupinel *et al.*, 2001), sur des ravageurs (Lingren *et al.*, 1993), mais parmi les insectes entomophages (Cowgill *et al.*, 1993 ; Colley and Luna, 2000) peu ont été faites sur les Névroptères (Bozsik, 1992).

Au niveau du paysage, les animaux choisissent les taches en fonction de leurs besoins en ressources alimentaires. Le choix d'une tache se fait en fonction de sa richesse (ratio entre le pourcentage du temps total passé à se nourrir et le pourcentage de la surface du domaine vital). La réponse des animaux est linéaire par rapport à la proportion du paysage constitué de taches favorables (Burel & Baudry, 1999).

Pour favoriser les déplacements et la dispersion des insectes, il faut maintenir des corridors entre les différentes taches par la plantation de haies ou le non-entretien de la végétation spontanée, broussailles ou strate herbacée autour des cultures, dans un objectif d'aménagement intégré au niveau du paysage.

Ces corridors créeront ainsi des relations entre les différents champs de cultures apportant protection aux cultures car ils sont nécessaires aux mouvements des ennemis naturels. Les corridors de végétation peuvent également faire barrage au vent, évitant ainsi la dispersion par le vent des insectes tels que les Aphidae. Ces éléments paysagers peuvent être une stratégie pour augmenter la diversité et l'efficacité des ennemis naturels dans les monocultures, si on ne peut pratiquer de polycultures. Le corridor sert ainsi d'habitat pouvant apporter des ressources alimentaires alternatives, continues, abondantes et bien distribuées pour une communauté diverse de prédateurs généralistes et de parasitoïdes, permettant à la population de ces ennemis naturels de se développer dans l'aire d'influence du corridor, avant que les populations de ravageurs soient abondantes sur les cultures (Nicholls & Altieri, 2002).

Installer des habitats autour des cultures apportant nourriture et refuges aux ennemis naturels pourrait permettre d'augmenter leur diversité, leur abondance et leur efficacité et de maintenir ainsi les populations de ravageurs à des niveaux acceptables.

I.2/ Techniques écologiques pour la gestion des insectes nuisibles

Les explications sur l'augmentation des problèmes liés aux ravages des cultures sont nombreuses : réduction des rotations de cultures, destruction des ennemis naturels, élimination des haies et des abris naturels, augmentation des monocultures, réduction de la diversité dans les lieux de cultures, et utilisation d'herbicides (Schmidt *et al.*, 2004). L'impact de ces pratiques sur l'environnement et sur la santé des consommateurs ainsi que les difficultés engendrées pour les agriculteurs ont conduit à repenser les méthodes de lutte.

I.2.1/ La protection intégrée

Selon Nicholls et Altieri (2004) le concept de protection intégrée a été créé dans les années 1960 en réponse à la prise de conscience de l'impact de l'utilisation des pesticides sur l'environnement. L'une des conséquences négatives majeures des produits phytosanitaires est liée au fait qu'ils possèdent généralement un large spectre d'action et sont donc toxiques pour les espèces non cibles, dont les insectes bénéfiques (auxiliaires, pollinisateurs). Ils ont des conséquences négatives sur la biodiversité en général, sans oublier le fait que ces produits ont des effets néfastes sur la santé humaine. En assurant une alternative aux stratégies d'intervention unilatérales, la protection intégrée a donné l'espoir de changer les pratiques de protection de cultures, en passant par une meilleure connaissance de l'écologie des insectes et des plantes cultivées.

Selon l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (O.I.L.B, 1973 *in* Ferron, 1999) la protection intégrée est une conception de la protection phytosanitaire fondée sur la connaissance du milieu et de la dynamique des populations présentes dans les agroécosystèmes. En valorisant la portée des éléments naturels de régulation, son application fait intervenir, de façon aussi compatible que possible, l'ensemble des techniques et méthodes

capables de contenir les ravageurs et maladies au dessous des seuils de dégâts économiques, tout en satisfaisant aux exigences écologique, toxicologique et économique.

Elle prend donc en compte les méthodes de lutte mécanique, physique et culturale, la résistance des plantes cultivées (dont les modifications génétiques), la lutte autocide*, l'utilisation rationnelle d'agents chimiques, biochimiques, et enfin la lutte biologique. Ce dernier concept, relativement ancien, les Egyptiens de l'antiquité utilisaient des chats pour lutter contre les rongeurs, a connu de nombreuses tentatives mais aussi de nombreux échecs. Son histoire récente débute en 1889, en Californie, par le contrôle d'une cochenille australienne, introduite sur cultures d'orangers, par une coccinelle australienne. Le développement de la lutte chimique après la seconde guerre mondiale, a fortement réduit l'intérêt de la lutte biologique jusque dans les années soixante. La lutte biologique consiste à utiliser des organismes vivants ou leurs produits dans le but de réduire les pertes ou dommages causés par les organismes nuisibles aux productions végétales (O.I.L.B, 1971 *in* Ferron, 1999), à travers trois types de stratégies (Gurr *et al.*, 2004):

- La **lutte biologique par inoculation** vise à limiter les populations d'espèces nuisibles exotiques ou indigènes par l'importation d'agents exotiques.
- La **lutte biologique inondative** consiste à introduire en grandes quantités un agent biologique dans les écosystèmes dans le but d'accroître sa population.
- La **lutte biologique par conservation** a pour but de maintenir les populations indigènes d'ennemis naturels par le biais de pratiques culturales adéquates et par une manipulation de l'habitat. Elle est tout particulièrement importante pour supporter les deux techniques précédemment citées (Van Lenteren, 2001).

Le terme de Protection Biologique Intégrée (PBI) est de plus en plus utilisé pour signifier le choix prioritaire de la protection biologique dans la protection intégrée d'une culture ou d'un écosystème.

I.2.2/ La lutte biologique par conservation (CBC : *Conservation Biological Control*)

Dans la pratique, la lutte biologique par conservation utilise deux types d'actions : (i) la diminution de l'utilisation de pesticides ayant un impact négatif sur les populations d'ennemis naturels en ciblant mieux leurs effets dans le temps et dans l'espace (produits peu rémanents et avec un spectre d'action limité aux insectes ravageurs), (ii) la manipulation de l'environnement (i.e. l'habitat) pour augmenter le potentiel biotique et les effectifs des auxiliaires de cultures. (Barbosa, 1998).

Cette seconde approche implique l'augmentation de la richesse spécifique et la complexification de la structure des agroécosystèmes. Elle a pour but de fournir aux ennemis naturels des ressources indispensables à leur présence et à la stabilité de leurs populations, notamment des ressources alimentaires (nectar, pollen et proies alternatives) ainsi que des sites de reproduction, de refuge et d'hivernage (Nicholls & Altieri, 2002).

La richesse spécifique de la flore est indispensable pour fournir, comme nous l'avons vu précédemment, une partie des ressources nécessaires à la présence des auxiliaires. Par exemple, les plantes des haies hébergent des pucerons qui leurs sont spécifiques la plupart du temps et donc non nuisibles pour les cultures avoisinantes (Dajoz, 2000). Cette présence permet de disposer de façon permanente, et de maintenir, une population d'aphidiphages polyphages qui interviennent sur les plantes cultivées avoisinantes dès que les ravageurs commencent à s'installer.

La conservation des ennemis naturels est probablement la forme la plus ancienne de lutte biologique contre les insectes nuisibles (Gurr *et al.*, 2004). Un exemple de manipulation de l'habitat relativement ancien est la mise en place, par les fermiers chinois, d'abris de paille sur les parcelles de cultures servant de refuge temporaire et de site d'hivernage aux araignées prédatrices. Cette technique, relativement simple existe depuis plus de 2000 ans et a encore cours aujourd'hui. Une autre pratique, qui a lieu depuis le XVIII^{ème} siècle, est la mise en place de cannes de bambou reliant entre eux des arbres de citronnier, permettant ainsi un meilleur contrôle des populations de chenilles par les fourmis prédatrices *Oecophylla smaragdine* Fabricius (Ehler, 1998).

Ainsi, pour mettre en place efficacement des dispositifs de maintien des espèces auxiliaires de culture, il est nécessaire, au préalable, de bien connaître les besoins et donc la biologie et l'écologie de l'espèce concernée.

Actuellement, les stratégies pour attirer et maintenir les insectes bénéfiques afin de lutter contre les nuisibles ont été étudiées à travers l'observation des plantes et l'analyse des ressources en nutriment. Les recherches ont porté sur les insectes pollinisateurs, les insectes nuisibles et les entomophages. Certaines sur les parasitoïdes, où les plantes sont considérées comme étant des sites d'alimentation par la présence de proies phytophages, et peuvent être donc utilisées en lutte biologique par conservation (Cortesero *et al.*, 2000). Cependant très peu d'études ont été menées sur les Névroptères, et notamment certains genres dont l'efficacité sur culture demande à être testée (Canard *et al.*, 2002). Pourtant, d'après New (1975a, b) et Duelli (2001), cet ordre d'insecte présente des caractéristiques favorables à son utilisation en lutte biologique de conservation, notamment une grande variété de proies et un fort taux de prédation.

I.3/ Les Névroptères

Les prédateurs de pucerons, et notamment les insectes, sont particulièrement étudiés en lutte biologique. En effet, en raison de leurs fortes abondances, ces Homoptères sont parmi les principaux ravageurs de cultures. De plus ils sont souvent vecteurs de virus et peuvent entraîner des dégâts importants et une perte élevée des récoltes. Szentkirályi (2001) a répertorié cinq familles d'insectes prédateurs de pucerons. Ces cinq familles, Coccinellidae, Syrphidae, Cecidomyiidae, Chrysopidae et Hemerobiidae appartiennent à la guilde des aphidiphages tout comme certaines espèces d'araignées, d'acariens, d'amphibiens et d'oiseaux, prédateurs occasionnels de pucerons (Frazer, 1988). Une guilde trophique correspond à un groupe d'espèces, n'ayant pas nécessairement de relation taxonomique, mais exploitant la même classe de ressources nutritionnelles (Simberloff & Dayan, 1991). Les Chrysopidae et les Hemerobiidae font partie de l'ordre des Névroptères et ont été particulièrement étudiés dans cette recherche. Une autre famille de Névroptère a un intérêt en

protection biologique et appartient à cette guildes trophique, il s'agit des Coniopterygidae, insecte de petite taille et difficiles à piéger, qui ne seront pas traités dans cette étude.

I.3.1/ Position systématique et caractéristiques générales

Phylum : Arthropodes

Section III : Néoptères Oligonéoptères

Classe : Insectes

Sous-classe : Ptérygotes

Super-ordre : Névroptéroïdes

Ordre : Névroptères, planipennes

Les Névroptères, aussi connus sous le nom de Planipennes, forment un des ordres les moins diversifiés et les plus primitifs des insectes holométaboles. De nombreux fossiles ont été retrouvés datant du Permien et du Jurassique, ressemblant fortement aux individus actuels, notamment au niveau de la complexité des nervures des ailes qui leur donne leur nom commun en anglais : *lacewings* (ailes en dentelle).

La précédente classification (Aspöck, 1992) comptait une dizaine de familles. Actuellement, 18 familles sont établies avec 6000 espèces répertoriées (New, 2001, a) dont les principales sont : Coniopterygidae, Sisyridae, Mantispidae, Nemopteridae, Myrmeleonidae (fourmilions), Chrysopidae, Hemerobiidae.

Les adultes et les larves de la plupart de ces familles sont prédateurs d'où l'intérêt que porte cet ordre d'insectes pour la lutte biologique.

1.3.1.1/ Définition, description

L'ordre des Névroptères présente une grande variété et complexité biologique (New, 2001 a). Toutefois, selon les spécialistes certaines généralités semblent convenir pour une description globale.

Les Névroptères sont des insectes holométaboles, ovipares. Les adultes ont une tête orthogonale hypognathe avec de fortes mandibules, des antennes filiformes ou moniliformes* pectinées ou en forme de bâton, des yeux larges ; les ocelles sont souvent

absents. Le prothorax est court, avec deux paires d'ailes larges et membraneuses, parcourues de nombreuses nervures (New, 2001b) (fig. 2 et 3). L'abdomen est composé de dix segments. L'ovipositeur de la femelle est interne, les cerques sont absents (New, 2001b).

Les larves sont actives, campodeiformes*, prognathes avec de fortes mandibules et maxillaires de chaque côté, les palpes maxillaires sont absents, les tarsi sont monosegmentés (New, 2001b) (fig. 4).



Fig. 2 - Partie antérieure d'un adulte de *Chrysoperla affinis*.



Fig. 3 - Adulte de *Chrysopa perla*.



Fig. 4 - Larve de *Chrysoperla affinis*.



Fig. 5 - Ponte de Chrysopidae.

1.3.1.2/ Biologie

La biologie des Névroptères est considérablement complexe et variée, les connaissances sont partielles selon les familles.

1. **Les œufs** sont pondus avec pédicelle (*Chrysopidae*) ou sans (*Hemerobiidae*), généralement sur la végétation ou un autre substrat (fig. 5). Selon Bouchard *et al.* (1982), les femelles *Chrysopes* déposent leurs œufs de façon stochastique sur l'ensemble des arbres.
2. **Les larves** de la plupart des familles sont prédatrices libres d'une grande variété de petits Arthropodes mais certaines sont spécialisées. La plupart des familles présente trois stades larvaires.

3. **Le stade nymphal** débute par la formation d'un cocon. Le cocon est dectique (c'est à dire que l'insecte peut y bouger librement ses mandibules) et exarate (appendices, ailes et pattes, libres et non près du corps). Sa forme peut être caractéristique d'un taxon particulier.
4. **La durée du développement** larvaire peut varier de quelques semaines à quelques années. La plupart des espèces sont univoltines*, et des phases de diapause* sont communes. Certaines espèces hivernent à l'état nymphal dans les régions tempérées, mais quelque unes hivernent à l'état d'imago. Quelques espèces de Coniopterigidae, Hemerobiidae et Chrysopidae ont deux générations ou plus par an, avec un développement rapide qui en font de bons prédateurs en lutte biologique.
5. **Les adultes** sont ailés et sont généralement capables de voler. Certaines espèces sont sédentaires (*Micromus spp.*) alors que d'autres peuvent se disperser (*Chrysoperla spp.*). La plupart sont nocturnes ou crépusculaires. Ils sont communément prédateurs, exceptés le genre *Chrysoperla* de la famille des Chrysopidae dont les adultes sont glycopalynophages*, se nourrissant de miellat*, de nectar et de grains de pollens.

Les Chrysopidae et les Hémérobiidae ont un cycle de vie nyctéméral*, ils utilisent plusieurs types d'éléments du paysage en 24h pour se reposer, se nourrir et se reproduire. Il existe également un mouvement saisonnier chez les Névroptères entre les diverses structures paysagères, en fonction des différents stades de leur cycle de vie (développement larvaire, hibernation, accouplement, ponte).

1.3.1.3/ Importance en lutte biologique

Les Névroptères sont présents dans les zones de cultures sur l'ensemble du globe, à l'exception de la Nouvelle Zélande pour la famille des Chrysopidae, introduite depuis peu (Wise, 1996). Selon Duelli (2001), il n'existe pas d'espèces spécialistes d'un type de culture particulier. Les principaux genres rencontrés sur les lieux de cultures chez les Chrysopidae sont :

- *Chrysoperla*, fortement répandu sur les cultures du monde entier,

- *Chrysopa* dont les espèces ayant un intérêt en lutte biologique sont surtout présentes dans l'hémisphère nord,
 - *Dichochrysa*, genre vivant principalement dans la strate arborescente, utile dans les agroécosystèmes, notamment dans les vergers,
- et *Hemerobius* et *Micromus* de la famille des Hemerobiidae.

Les Chrysopidae et Hemerobiidae présentés et décrites dans cette étude sont, avec les Coniopterygidae, les familles les plus répandues et diversifiées dans les régions tempérées de l'hémisphère nord, régions pionnières en ce qui concerne l'utilisation des Névroptères dans la lutte contre les ravageurs.

I.3.2/ Les Hémérobés (Neuroptera : Hemerobiidae)

I.3.2.1/ Présentation - morphologie

Comme leur nom anglais *brown lacewing*, l'indique, les hémérobés adultes sont des insectes de couleur brune ou grisée, beaucoup plus rarement verte. Ils sont de taille relativement petite, mesurant avec les ailes de 3 à 18 mm de long (New, 2001b).

On les distingue plus précisément des autres Névroptères par l'observation de l'aile antérieure. Le secteur radial se soude avec la nervure radiale : les branches du secteur radial, au moins 2 jusqu'à 10, se détachent directement de la nervure radiale et semblent former plusieurs secteurs radiaux (Aspöck *et al.*, 1980) (fig. 6).

D'autres critères peuvent être utilisés tels que la forme de la tête et des différences au niveau des genitalia. Pour Oswald (1993), les genitalia pourraient même être le principal critère de d'identification des espèces. Comme chez les Chrysopidae les segments postérieurs de l'abdomen sont modifiés, et les ectoproctes ont un callus cerquaire (fig. 7). Les femelles ont le tergite *ix* étendu ventralement et l'ectoprocte tendu est simple.

Les larves sont glabres et peuvent atteindre de 6 à 7 mm de longueur. Elles sont de coloration beige marquée de deux bandes brunes dorso-longitudinales (Principi & Canard, 1984).

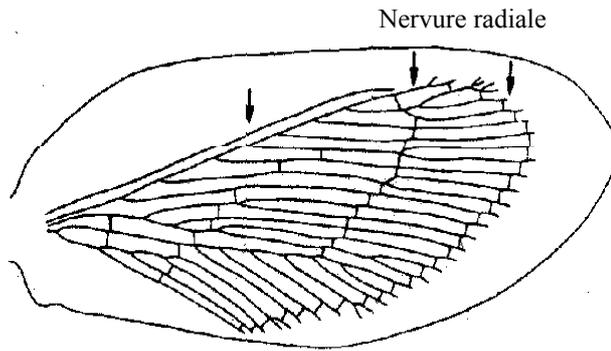
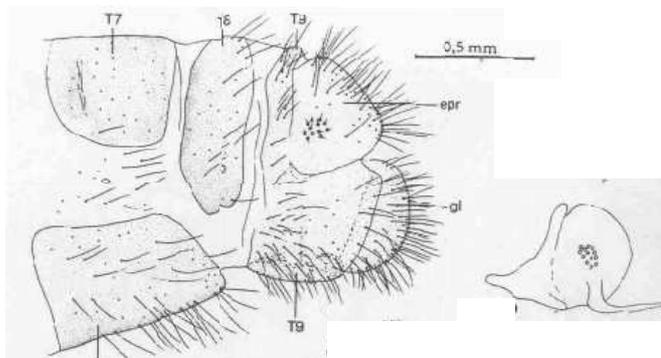


Fig.6. Aile antérieure d'un Hemerobiidae (Aspöck *et al.*, 1980).



Ectoprocte avec callus cerquaire

— Tergite et ectoprocte du mâle
(*Micromus angulatus*)

Fig. 7. Abdomen postérieur d'un Hemerobiidae (Aspöck *et al.*, 1980).

I.3.2.1.1/ Répartition géographique et caractéristiques générales

La zoogéographie de cette famille est discutée par Oswald (1993). Pour Oswald (1993, 1994a, b), il existe 27 genres, avec plus de 550 espèces répertoriées, répartis dans 10 sous-familles.

Hemerobius est présent en région australe tandis que *Symphorobius* et *Wesmaelius* y sont absents. *Micromus* est le genre le plus répandu des Hemerobiidae, mais beaucoup d'espèces ont une aire de distribution limitée, Oswald (1993) note qu'il est absent de l'Amérique du Sud, certaines sont endémiques à des continents particuliers (New, 2001a).

Les intérêts en lutte biologique sont centrés sur les espèces communes* et cosmopolites *Hemerobius* et *Micromus*.

Bien que les larves comme les adultes soient prédateurs (New, 1975 a; Neuenschneider, 1976, Oswald, 1993), et possèdent une diversité de proies relativement élevée ce qui fait d'eux des auxiliaires de culture intéressants (Bouchard *et al.*, 1982), relativement peu d'espèces ont attiré l'attention en tant qu'agents de contrôle biologique (New, 1988). Il existe plusieurs raisons qui font de ces insectes des espèces peu étudiées : leur petite taille, leur activité crépusculaire et leur discrétion (ils ont une réaction de thanatose quand ils sont dérangés).

Les hémérobés sont trouvés dans des milieux plus divers que les chrysopes, et sont considérés comme d'importants prédateurs d'une majeure partie de ravageurs des plantes cultivées en Australie (Maelzer, 1977), aux USA (New, 1975a), en Nouvelle-Zélande (Syrett & Penman, 1981) et en Malaisie (Azhar, 1984) (tableau 1).

Au moment de la ponte, les hémérobés déposent leurs œufs à la face inférieure des feuilles, souvent près des colonies de pucerons (Bouchard *et al.*, 1982). Les larves des hémérobés sont solitaires durant leur vie larvaire (Bouchard *et al.*, 1982).

Espèce	Ravageur visé	Culture	Lieu	Référence
<i>Micromus tasmaniae</i>	<i>Myzus persicae</i>	Pomme de terre	Australie	Hussein, 1984
Walker				
<i>Micromus tasmaniae</i>	puceron	luzerne	Australie	Islam & Chapman, 2001; Milne & Bishop, 1987
<i>Micromus tasmaniae</i>	puceron	Solanacées sous serre	Australie	Islam & Chapman, 2002
<i>Micromus tasmaniae</i>	<i>Macrosiphum rosae</i> L.	roses	Australie	Maelzer, 1977
<i>Micromus tasmaniae</i>	puceron	coton	Malaisie	Azhar, 1984
<i>Micromus timidus</i>	puceron	tomate	La Réunion	Caplong, comm. pers.
Hagen				
<i>Micromus timidus</i>	puceron		USA	New, 1975a
<i>Micromus angulatus</i>	<i>Aphis frangulae</i>	concombre	CEI	Potemkina & Kaltenbach
<i>Hemerobius pacificus</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	luzerne	USA	Kovalenko, 1990
Banks	Harris			Neuenschwander, 1975

Tableau 1. Les espèces du genre *Micromus* utilisées en lutte biologique dans le monde.

I.3.2.1.2/ Bio-écologie

Il existe peu d'informations sur cette famille, probablement à cause de la taille relativement petite des insectes, de leur activité crépusculaire et de leur mimétisme qui rendent difficile l'observation dans les cultures. La plupart des hémérobés capturée l'ont été par piège lumineux (Szabó & Szentkirályi, 1981). Certains hémérobés ont été collectés sur choux (Root, 1973).

I.3.2.1.3/ Importance en lutte biologique : des prédateurs polyphages

◆ Les techniques de prédation

Il semble que les techniques de prédation des larves ne soient pas différentes de celles des Chrysopidae. Le mécanisme de la recherche de proies est inconnu mais il se fait probablement de façon aléatoire comme chez les Chrysopes (Canard, 2001). Chez beaucoup d'Hemerobiidae, nous ne connaissons pas les façons dont la nourriture est trouvée. Pourtant les adultes ne se nourrissent pas seulement de pucerons, mais d'arthropodes divers.

◆ La diversité des proies

La diversité des proies est très importante, de plus les hémérobés sont des prédateurs très voraces. Par exemple, la larve de *Hemerobius pacificus* Banks a besoin de 350 individus-proies d'espèces différentes pour pouvoir entrer au stade nymphal. La larve de *Nusulala uruguayana* Navás a besoin de 135 *Dactynotus* sp. pour se développer et une moyenne de 4,7 pucerons par jour pour les adultes pour se reproduire (Souza *et al.*, 1989a)

La larve de *Wesmaelius subnebulosus* Stephens consomme de 160 à 190 *Myzus persicae* ou 57 à 72 *Aphis fabae* Scopoli selon le sexe de l'individu. Le mâle et la femelle adultes respectivement consomment 9,5 ou 17,2 pucerons par jour (Laffranque, 1973 ; Laffranque & Canard, 1975).

Les Hémérobés en général, peuvent consommer les psylles du poirier, *Cacopsylla pyri* L. et *Psylla pyrisuga* Forster dans la région toulousaine (Nguyen *et al.*, 1984).

Par contre, certaines proies peuvent être toxiques et sont rejetées par certains Hemerobiidae, par exemple au Brésil, *Nusulala uruguayana* n'achève pas son développement

larvaire quand il est nourri avec *Toxoptera citricidus* (Kirkaldy) (Aphididae) et ne se met pas en cocon quand il est nourri seulement avec *Brevicoryne brassicae* (Souza *et al.*, 1989b).

◆ Utilisation en lutte biologique dans le monde

En Europe (Monserrat, 1993), les hémérobés peuvent être intéressants économiquement comme agent de contrôle biologique. Les larves des hémérobés sont des chercheuses très actives. De plus, leur activité est précoce, par exemple sur champs de blé, elle se déroule début août jusqu'à la fin octobre avec un pic en septembre. Les œufs sont déposés en synchronisation avec les deux vagues de pucerons, se situant de mai à mi-juillet et de septembre à octobre dans les mauvaises herbes aux marges des cultures de maïs (Szentkirályi, 1986, 1991). La synchronisation de l'oviposition des hémérobés avec la présence des Aphididae est meilleure que celle des chrysopes, qui déposent ses œufs en majorité en juillet.

Les espèces d'Hemerobiidae utilisées en lutte biologique sont présentées dans le tableau 1. Les espèces du genre *Micromus* vivent à l'état naturel dans la strate herbacée et conviennent donc en tant qu'auxiliaires sur plantes maraîchères. Mais c'est un genre qui reste peu utilisé, car peu de recherches ont été réalisées. Seuls les pays de l'Hémisphère Sud utilisent *Micromus* sp car les chrysopes y sont peu ou pas présentes.

I.3.2.2/ *Micromus angulatus* (Stephens, 1836)

I.3.2.2.1/ Répartition géographique

En Afrique du nord, les Hemerobiidae constituent une part considérable des Névroptères et en Europe, une famille prédominante (Aspöck & Hölzel 1996). Le genre *Micromus* est bien représenté dans les zones tempérées du Nord (Monserrat, 1990). *M. angulatus* est une espèce ayant une large distribution (Monserrat, 1993). Elle a été rencontrée de la Scandinavie jusqu'en Sibérie, Espagne et au Maroc, mais également au Canada, au Etats-Unis et au Japon (Miermont, 1973). Quelques individus de *M. angulatus* ont été

retrouvés sur des champs cultivés en Hongrie, Roumanie. Des individus ont également été localisés en Pologne, République Tchèque, Slovaquie (Duelli, 2001 ; Szentkirályi, 2001b).

I.3.2.2.2/ Caractéristiques générales - morphologie

L'adulte de *Micromus angulatus* est de coloration brune (fig. 9). Il a une envergure de 13 à 17 mm et une taille de 6 à 8 mm (Miermont, 1973). Les nervations des ailes et les pièces génitales permettent de différencier les différentes espèces d'hémérobes (New, 2001b). Au niveau de l'aile antérieure, le secteur huméral est très étroit et il y a 4 branches issues de la nervure radiale. Les nervures costales sont souvent ramifiées avant le bord de l'aile (fig. 8). Les ailes postérieures sont presque de la même taille que les ailes antérieures.

Les larves du deuxième et troisième stades sont très similaires (Monserrat & Marin, 2001). La différenciation entre espèces au stade larvaire s'effectue au dernier stade larvaire (L3). Le corps des larves est mince et fusiforme. L'abdomen est ovale et conique (fig. 10). La tête ne se rétracte pas distinctement dans le prothorax. Les sclérites pro-, méso- et métathoraciques sont proéminents (Monserrat *et al.*, 2001). A maturité, les larves s'arrêtent de s'alimenter pendant quelque temps avant de tisser leur cocon (New, 2001b).

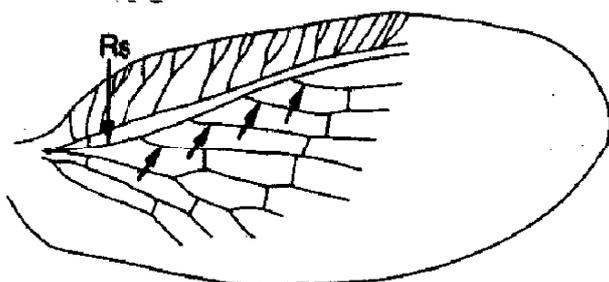


Fig. 8. Aile antérieure de *Micromus angulatus*. Rs : secteur radial. (Aspöck *et al.*, 1980).



Fig. 9. Adulte de *Micromus angulatus*.



Fig. 10. Larve de *Micromus angulatus* consommant des pucerons.

I.3.2.2.3/ Biologie

Micromus angulatus présente 6 stades de développement : l'œuf, trois stades larvaires, la nymphe et l'imago (fig. 11). Dans la nature, les œufs sont souvent déposés sur la végétation ou sur d'autres substrats mais associés à une source alimentaire potentielle pour la larve (New, 2001a). Ils sont ovales, elliptiques, de longueur inférieure à 1 mm et de coloration blanche ou crème. Ils sont sans pédicelle, déposés seul ou en petit groupe (Miermont, 1973 ; Monserrat *et al.*, 2001). Le développement embryonnaire est dépendant de la température (Canard & Volkovich, 2001). La larve du premier stade perce l'œuf et en sort (Monserrat *et al.*, 2001). Après l'éclosion, elle doit attendre quelques heures que se termine la finition de son appareil buccal afin de pouvoir s'alimenter, ce qui constitue un des moments les plus critiques dans le développement de *M. angulatus* (Canard & Volkovich, 2001). Elle possède des mandibules en crochets pour maintenir la proie. Elle est de coloration pâle et devient plus sombre au fur à mesure de son développement (Monserrat *et al.*, 2001). Sa tête est proportionnellement plus large que celle des stades suivants (Monserrat *et al.*, 2001).

Les larves sont mobiles, actives. La croissance larvaire s'effectue rapidement, lorsque que les conditions sont favorables, à partir de la première proie consommée par la larve du premier stade (L1) jusqu'à la fin du dernier stade larvaire (L3).

Le cocon est fabriqué à partir de soie produite au niveau des tubes de Malpighi (système néphridien). Il est elliptique ou ovale, blanchâtre et possède une double structure (une contre le substrat et une enveloppant la pré-nymphé) (Miermont, 1973 ; Monserrat *et al.*, 2001; Canard & Volkovich, 2001). Après formation du cocon, la L3 devient une pré-nymphé immobile et quiescente. Cela correspond au début de la nymphose (Monserrat *et al.*, 2001). La pré-nymphé évolue ensuite en nymphé. Elle mesure alors de 8 à 10 mm et possède des pattes et des antennes non fusionnées avec la cuticule et des mandibules fonctionnelles qui lui servent à ouvrir le cocon.

Après l'émergence, la maturation sexuelle dure environ 5 jours à 20°C avec une alimentation de *M. persicae*. La fécondité totale est de 1500 à 2300 œufs, dans les mêmes conditions (Miermont, 1973). Les œufs peuvent résister à peine 1 jour à 5-6°C et 70% d'humidité relative et les L2 une semaine. Par contre, *M. angulatus* supporte moins les hautes températures qui provoquent des retards de développement et une augmentation de la mortalité (Canard & Volkovich, 2001).

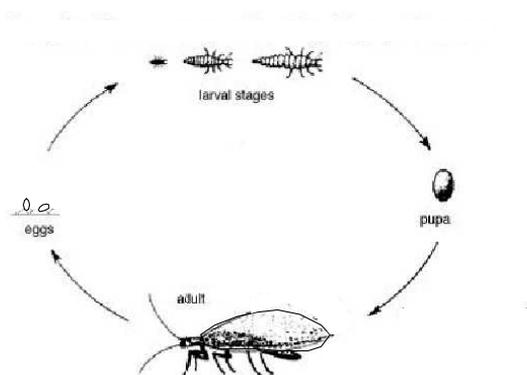


Fig. 11. Cycle de vie de *Micromus angulatus* (d'après Séméria *et al.*, 1988).

I.3.2.2.4/ Ecologie : habitat et alimentation

Les espèces du genre *Micromus* sont présentes de manière prédominante au niveau de la strate arbustive, la végétation basse mais également des champs cultivés (New, 2001a). En Italie, des individus de *M. angulatus* ont été collectés au niveau de haies boisées. Le plus souvent, *M. angulatus* est originaire des zones herbacées proche des champs puis il colonise les champs cultivés. En Grande Bretagne, Danemark et Hongrie, *M. angulatus* est retrouvé au niveau des strates arbustives et herbacées entre 0,6 et 2 m. Les larves sont généralement localisées au niveau de trous étroits au niveau des feuilles et de la tige, sous les gousses...

(Szentkirályi, 2001a). *M. angulatus* a toute fois été retrouvé dans la strate arborée (sur charme, chêne, aulne, pin, hêtre...) mais en petit nombre (Szentkirályi, 2001b).

Le comportement alimentaire des hémérobes apparaît moins complexe que celui des chrysopes car les larves et les adultes sont prédateurs. Par contre, leur écologie étant peu étudiée, nous ne savons pas si ces insectes migrent ou font de grands déplacements. On peut supposer que le type d'habitat ne change pas du fait que leur comportement alimentaire varie pas ou très peu. Les déplacements sont supposés être de faible distance car ce sont des insectes qui volent mal. Ce sont principalement les hémérobes de la strate herbacée tels que *Micromus angulatus*, *M. variegatus* et *Psectra diptera* qui volent le moins haut, qui sont supposés se déplacer peu et rester sur les sites ayant au préalable des refuges pour l'hiver.

I.3.3/ Les Chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae)

Parmi la dizaine de genres décrits par New (2001 b) et ayant une utilité en protection des cultures, le genre *Chrysoperla* est particulièrement complexe. Il contient des espèces prédominantes en lutte biologique. Le comportement alimentaire change au cours de la vie de *Chrysoperla*. Les larves sont prédatrices, tandis que les adultes sont palynophages. On trouve les adultes dans la strate herbacée et dans la canopée.

I.3.3.1/ Les *Chrysoperla* du complexe *carnea* (Stephens, 1836)

I.3.3.1.1/ Présentation générale

Chrysoperla carnea sensu lato (Stephens), longtemps considérée comme une espèce unique représente 83% de la contribution dans les zones de cultures selon la littérature (Senior & McEwen, 2001). Des lâchers de *C. carnea* sur des lieux de cultures sont très répandus dans le monde, ils sont pratiqués en Europe, dans l'ouest de l'Asie, dans le nord de l'Afrique, en Inde, en Amérique centrale et du nord, et même en Nouvelle Zélande où la famille des Chrysopidae est absente (introduction sans succès). Cependant, il semble actuellement évident que *C. carnea* ne forme pas une seule espèce mais plutôt un complexe d'espèces jumelles.

Cette méga-espèce, composée d'une vingtaine d'espèces apparentées, très semblables morphologiquement, est dorénavant appelée le groupe *carnea* (Brooks, 1994) au sein duquel on retrouve notamment trois espèces en France :

- *Chrysoperla carnea* sensu stricto (Stephens 1836),
- *Chrysoperla lucasina* (Lacroix 1912),
- *Chrysoperla affinis* (Stephens 1836) sensu Thierry.

I.3.3.1.2/ Le complexe d'espèces

I.3.3.1.2.1/ Définition d'espèces jumelles (d'après Bardat, 1994 ; Le Guyader, 2002)

Depuis fort longtemps, tout être humain utilise un nom, le plus souvent lié à l'aspect morphologique pour désigner un être vivant. Il n'existait pas alors de définition précise de l'espèce. Aristote (384-322 av J.-C.) considérait l'espèce comme une unité élémentaire de la classification et Platon (429-347 av J.-C.) comme un nombre de types permanents réels ou universels dans son « Allégorie ». Il a fallu attendre le Siècle des Lumières pour qu'il soit indispensable de définir la notion d'espèce car les philosophes et les naturalistes ressentent la nécessité de classer et de définir des types biologiques à forte similitude formelle. Cette première démarche entre dans le concept typologique ou essentialiste (Popper, 1954), concept adopté entre autres par Carl von Linné (1707-1778), fondateur du système hiérarchique de la systématique, toujours actuellement en vigueur. Dans ce concept philosophique, les organismes vivants sont la matérialisation d'une essence, d'un type. L'espèce correspond à une catégorie naturelle, comme d'ailleurs le genre (Le Guyader, 2002). Ainsi, Linné proposa de nommer tout organisme vivant selon la dénomination binomiale. A cette époque, la définition de l'espèce est corrélée depuis le début à celui de la reconnaissance des organismes sur le terrain. Deux critères ont très vite été proposés : la ressemblance mutuelle et l'interfécondité.

La première définition de l'espèce encore admise aujourd'hui a été proposée par Ray (1627-1705), l'un des fondateurs de la science botanique anglaise, où il est question d'interfécondité des individus : « *c'est une unité systématique qui réunit des individus vivants*

capables de se croiser entre eux et de donner naissance à une progéniture féconde ». Par contre, deux autres concepts présentent diverses définitions de l'espèce, le concept nominaliste où seuls les individus sont importants, l'homme utilise un nom pour les associer en tant qu'espèce, exclusivement par facilité de langage, et le concept populationnel ou biologique qui s'est imposé après l'avènement de la génétique, où Ernst Mayr (1942) définissait l'espèce comme « *un groupe de populations naturelles au sein duquel les individus peuvent réellement ou potentiellement, échanger du matériel génétique ; toute espèce est séparée des autres par des mécanismes d'isolement reproductif* ». A partir de ce concept, pouvant entrer plus dans un cadre évolutionniste, plusieurs définitions de l'espèce émergent grâce à l'avancée des recherches. Devillers & Chaline (1989) complètent la définition de Mayr par une approche temporelle « l'espèce est une unité homogène constituée de populations naturelles qui s'enchaînent dans le temps et qui, à chaque instant des temps géologiques sont interfécondes et isolées des autres espèces ». Déjà dans l'*Origine des Espèces* (Darwin, 1859), il était question de dimension temporelle dans la définition de l'espèce. Une espèce peut s'éteindre très vite, se transformer au cours du temps, ou donner naissance à de nouvelles espèces. Ainsi sont visualisés les processus évolutifs qui seront nommés plus tard anagénèse (transformation d'une espèce suivant les temps géologiques) et cladogénèse (naissance de plusieurs espèces à partir d'une espèce ancestrale). Suivant ce schéma et la définition de l'espèce proposée par Mayr et par Devillers et Chaline, deux types de mécanismes évolutifs se trouvent donc distingués.

Les processus évolutifs liés au concept de descendance avec modification impliquent, d'une part, la variation intraspécifique des caractères et, d'autre part, l'action de la sélection naturelle ; ils sont à l'origine de l'anagénèse.

Les processus liés à l'isolement reproducteur sont à l'origine de la cladogénèse. Les espèces pouvant ainsi être distinguées sont les espèces qui présentent après cladogénèse une anagénèse telle que des caractères morphologiques permettent de distinguer des espèces voisines. Par contre, les espèces jumelles correspondent à des espèces qui, après cladogénèse, n'ont pas subi une anagénèse telle que leurs caractères morphologiques ont beaucoup changé ; elles se ressemblent toujours la plupart du temps, et il faut aller trouver des caractères

physiologiques, moléculaires ou autres pour les distinguer. De plus, on sait que les mécanismes d'isolation reproductrice peuvent être temporels, mécaniques ou comportementaux. On peut ainsi également les différencier en identifiant les trois mécanismes d'isolation.

I.3.3.1.2.2/ Les espèces jumelles du groupe *Chrysoperla carnea*

Les espèces jumelles du groupe *carnea* sont des espèces qui se ressemblent beaucoup morphologiquement mais qui sont séparées par une barrière de fécondité. Les espèces se sont créées par des processus liés à l'isolement reproducteur qui sont à l'origine de la cladogénèse, mais n'ont pas subi d'anagénèse, car elles se ressemblent beaucoup morphologiquement.

Pour différencier les espèces jumelles du groupe *carnea*, il a fallu donc utiliser différentes techniques liées :

- à l'isolement reproducteur par l'étude du chant de cour du mâle (Henry, 1991),
- aux caractéristiques moléculaires (Thierry *et al.*, 1997).

Même si pour beaucoup de scientifiques, il apparaît difficile voire impossible de différencier des espèces jumelles morphologiquement, Thierry *et al.* (1998) ont démontré qu'il était possible de différencier les espèces européennes du groupe *carnea* par des critères morphologiques. Cette différenciation morphologique rend l'identification pratique beaucoup plus aisée que l'utilisation du chant de cour ou de marqueurs moléculaires.

I.3.3.1.2.3/ Problème de taxonomie pour le complexe *carnea*

Beaucoup d'études sur la biologie et l'écologie ont été réalisées sur *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836) (syn. *Chrysopa carnea* Stephens) concernant la taxonomie (Brooks, 1994, Thierry *et al.*, 1998), la biologie (Henri, 1984 ; Principi & Canard, 1984 ; Rousset, 1984), leur distribution (Szentkirályi, 1986 ; Paulian, 1992 ; Thierry *et al.*, 1996). Ce complexe d'espèces est considéré comme ayant une large distribution et une capacité à coloniser les lieux anthropisés. Mais à la fin des années 1970, *C. carnea* s'est révélée être en fait un assemblage d'espèces jumelles en Amérique du Nord aussi bien que dans la zone

Paléarctique (Henry, 1979). Le complexe d'espèces a été clairement mis en évidence par l'analyse du chant de cour, un des facteurs qui assurent l'isolement reproducteur. *Chrysoperla carnea sensu lato* a fait l'objet de plusieurs publications, mais il est difficile d'utiliser les études antérieures à la découverte de l'existence du complexe *carnea*, puisqu'on ne peut être sûr de l'identification précise des insectes étudiés. Ces 15 dernières années, malgré des études sur les espèces du complexe, il est difficile de s'y retrouver car les noms varient d'une publication à l'autre, d'un auteur à l'autre.

Le complexe *carnea* présente en France quatre espèces jumelles clairement identifiées par le chant de cour : C.c.1, C.c.2, C.c.3 et C.c.4 (<http://www.eeb.uconn.edu/faculty/henry/henry.htm>). Mais pour identifier ces espèces par cette méthode, il faut des individus des deux sexes, venant d'émerger et donc vivants. Il est donc difficile de l'utiliser sur le terrain.

Un lien direct a été fait entre le type de chant et l'actuelle nomenclature provenant des caractères morphologiques.

C. lucasina (Lacroix, 1912) est acceptée sans réserve comme appartenant au type C.c.1 (Henry *et al.*, 1996). Elle est identifiable grâce à un stipe noir sur la zone pleurale des premiers segments (Thierry *et al.*, 1992) (fig. 15).

C. agilis Henry, Brooks, Duelli & Johnson, 2003, surtout présente dans le sud-est de la France et le pourtour méditerranéen, est identifiée comme C.c.3.

Les types C.c.2 et C.c.4 sont plus ambigus malgré l'article de Henry *et al.* (2002) permettant d'apporter des éléments de réponse. En effet, un examen a été réalisé par Leraut (1991) des différents types déposés au British Museum of Natural History (BMNH). A partir de cet examen, C.c.2 était désigné comme *C. carnea* et C.c.4 comme *C. affinis* Stephens, 1836. Mais C.c.4 est devenue *C. pallida* Henry, Brooks, Duelli & Johnson, 2002, d'après Henry *et al.* (2002). Les arguments présentés par Henry *et al.* (2002) sont l'affirmation par Kimmins (1964) que les espèces des Chrysopidae du BMNH auraient été mélangées. Or Canard & Thierry (sous presse), ont vérifié que dans l'article de Kimmins, il est seulement question d'un mélange d'espèces chez les Trichoptères, dans le genre *Athripsodes*.

Tous les auteurs s'accordent sur le fait que C.c.2 « *slow motor boat* » (d'après la similarité du chant de cour avec un bruit de moteur de bateau) vit essentiellement dans la canopée (fig. 12) tandis que C.c.4 « *motor boat* » peut être trouvée dans la végétation herbacée (Duelli, 2001 ; Canard *et al.*, 2002) (fig. 13) avec *C. lucasina* (fig. 14). Leurs comportements alimentaire, de reproduction ou autre, se trouvent donc être différents d'une espèce jumelle à une autre.

Même si les chercheurs ne s'accordent pas sur la nomenclature des espèces jumelles du complexe *carnea*, on sait identifier les différentes espèces jumelles par le chant de cour, et par des caractères morphologiques (fig. 15). Il est possible également de les différencier par la couleur des adultes en diapause : en hiver, les adultes entrants en diapause chez *C. lucasina* restent verts, tandis que C.c.4 peut changer de couleur et devenir jaune-orangée. Pour C.c.2, c'est plus complexe, car le changement de couleur dépendrait de l'intensité de la

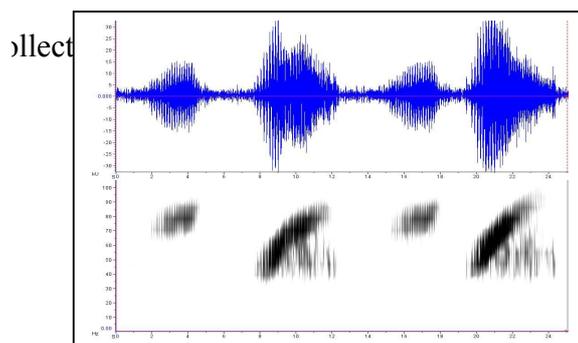
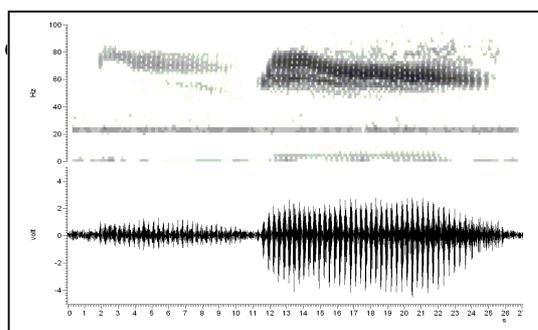


Fig. 12. Chant de cours du mâle C.c.2, *Chrysoperla carnea* s. Thierry. Enregistrement réalisé par Ch. Henry (2005) sur des individus issus de l'élevage de l'INH, envoyés par J.Villenave.

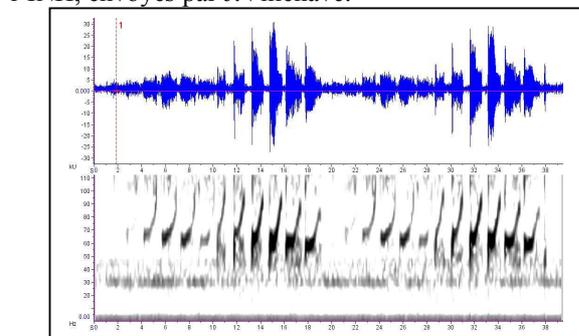


Fig. 13. Chant de cours du mâle C.c.4, *Chrysoperla affinis*. Enregistrement réalisé par Ch. Henry (2005) sur des individus issus de l'élevage de IFTECH (Angers), envoyés par J.Villenave.

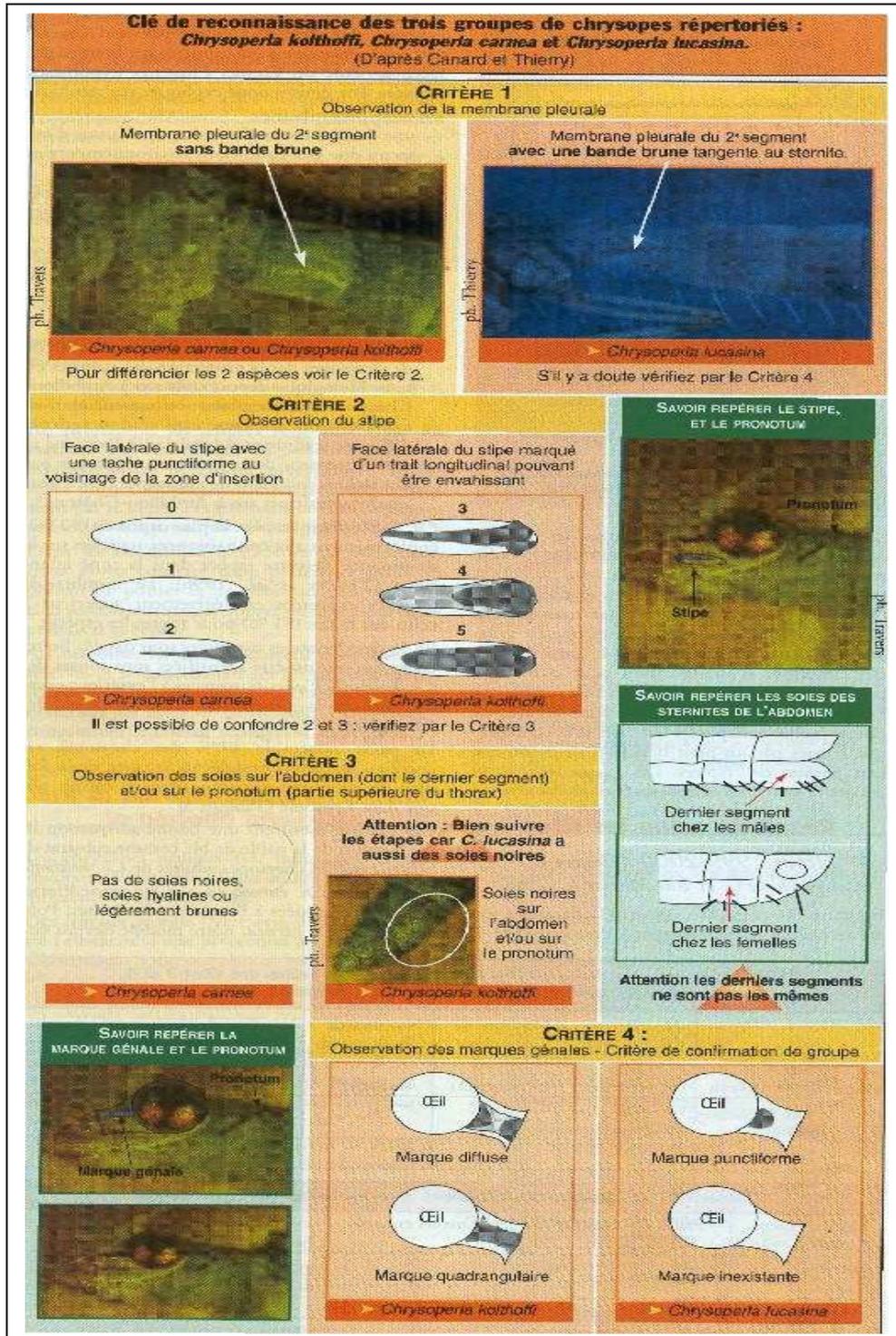


Fig. 15. Clé d'identification par critères morphologiques des trois espèces du complexe *Chrysoperla carnea* de l'Ouest de la France, *C. affinis* (ex-*kolthoffi*), *C. lucasina* et *C. carnea* s. s., d'après Canard et Thierry (Çaldumbide *et al.*, 2001).

La nomenclature des espèces jumelles du complexe *Chrysoperla carnea* en France, peut être présentée de la façon suivante et selon la fig. 16 :

- *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836) *sensu* Thierry = C.c.2 = *Chrysoperla pallida* Henry, Brooks, Duelli & Johnson, 2002 = *C. carnea* selon BMNH,
- *Chrysoperla affinis* (Stephens, 1836) = C.c.4 = *C. carnea* *sensu* Henry = *C. affinis* selon BMNH,
- *Chrysoperla lucasina* (Lacroix, 1912) selon Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris = C.c.1,
- *Chrysoperla agilis* Henry, Brooks, Duelli & Johnson, 2003 selon BMNH = C.c.3.

		courtship song species				taxonomic status							
Authors	year	Cc1	Cc2	Cc3	Cc4	<i>carnea</i> Stephens, 1836			<i>affinis</i> Stephens, 1836	<i>lucasina</i> Lacroix, 1912	<i>kolthoffi</i> Navas, 1927	<i>pallida</i> Henry et al., 2002	<i>agilis</i> Henry et al., 2003
						sensu lato	sensu HENRY	sensu THIERRY					
ASPÖCK <i>et al.</i>	1980					*							
HENRY	1983	recognises 3 song morphs from <i>carnea</i> in Europe											
HENRY	1985												
LERAUT	1991					*			#				
LERAUT	1992							*	*	#			
THIERRY <i>et al.</i>	1992							*	*	*			
BROOKS	1994					*							
DUELLI	1995	*	*	*	*	-----○-----○-----○							
		┌-----┐											
		└-----┘											
ASPÖCK & HÖLZEL	1996					*							
THIERRY <i>et al.</i>	1996							*	*	*			
THIERRY <i>et al.</i>	1998							*	*	*			
TAUBER & TAUBER	2000					*							
ASPÖCK <i>et al.</i>	2001					*			*				
DUELLI	2001		*	*	*	-----○-----○-----○							
HENRY <i>et al.</i>	2001	*	*	*	*	-----○?-----#?-----○?							
		┌-----┐											
		└-----┘											
THIERRY <i>et al.</i>	2002							*	*	*			
HENRY <i>et al.</i>	2002		*		*	-----○-----							
		┌-----┐											
		└-----┘											
HENRY <i>et al.</i>	2003		*	*	*	-----○-----							
		┌-----┐											
		└-----┘											

re-instated status

description of new species

-----○ taxonomic equivalence of song species

Fig. 16. Récapitulatif des changements de nomenclature des espèces du complexe *Chrysoperla carnea* de 1980 à 2003 (Canard & Thierry, sous presse).

I.3.3.1.3/ Ecologie et mouvements de population

Le comportement alimentaire de *Chrysoperla* varie au cours de sa vie. Alors que les larves consomment des pucerons et autres arthropodes à tégument mou, les adultes sont glycopalynophages*, c'est à dire qu'ils consomment du pollen, du miellat et du nectar (Canard *et al.*, 1990, Stelzl, 1991, Bozsik, 1992). Ainsi il a été démontré que le cycle saisonnier des *Chrysoperla* et l'importance du pollen comme source de nourriture sont en corrélation (Sheldon & MacLeod, 1971).

Les *Chrysoperla* spp. ont une activité de vol longue, et sont considérées comme multivoltine avec plusieurs générations par an. Elles sont observées principalement dans les zones cultivées en été. Leur température minimale limite de développement est proche de 10 °C (Volkovich, 1998), ce qui explique leur présence tardive, à partir de juin, sur les cultures. Par contre, elles sont considérées, par leur abondance dans les agroécosystèmes et dans les cultures, comme des espèces auxiliaires des cultures, et sont largement utilisées dans le monde en lutte biologique.

Les déplacements de ces insectes sont complexes avec trois types de vols : un vol de migration vers les sites d'hivernage à la fin de l'été après l'induction de la diapause (Thierry *et al.*, 1994), déplacement inverse au printemps vers les agroécosystèmes, et un vol de migration préovipositaire pour trouver de nouveaux habitats avec des colonies de pucerons (Duelli, 2001). Les sites d'hivernage semblent être les habitations, notamment pour *Chrysoperla affinis*, et la canopée.

Pendant la journée, certaines espèces à l'état adulte de Chrysopidae telles que *C. affinis* et *C. lucasina* se reposent sous le feuillage des arbres et des arbustes. Ainsi, pour Szentkiralyi (2001), la végétation naturelle ou semi-naturelle apporte refuge, sites d'alimentation et de reproduction pour *Chrysoperla*. En outre, si elles paraissent attirer par le miellat (Hagen *et al.*, 1976), il semble pour Monserrat et Marin (1994) qu'elles n'aient pas de préférence végétale, et qu'elles soient ainsi opportunistes au niveau de l'habitat. Au

crépuscule jusqu'environ 2h du matin, elles viennent se nourrir et se reproduire dans la végétation basse telle que les plantes cultivées ou spontanées (Duelli, 1986b).

Les vols de migration vers ou à partir des sites d'hivernage sont la particularité des espèces vivant dans les agroécosystèmes, comme les *Chrysoperla* spp. D'après des études de Duelli (2001) et Thierry (comm. pers.) réalisées sur les différentes espèces du groupe *Chrysoperla carnea*, des adultes sont collectés en automne et au printemps dans les forêts et les broussailles dans les zones humides. En fin de printemps et été, les adultes abondent dans les cultures. Pour Duelli (1986b), les vols de migration commencent durant et après la diapause selon des conditions de températures proches de 10°C. Il n'y a pas de cessation d'activité de vol si les températures ne descendent pas en dessous de 10°C, malgré une photopériode courte. Il ya donc des déplacements associés à ceux des pucerons.

Les études de migration et de dispersion ont été surtout réalisées sur *Chrysoperla plorabunda* (Fitch) dans des agroécosystèmes du désert de Mojave, dans le sud de la Californie (Duelli, 1980a, b, 1984b, 1986b). Les adultes sont qualifiés en migration ou en dispersion quand ils volent à plus de 7 m de hauteur (Duelli, 1980a). Ils descendent alors vers la strate basse, attirés par les kairomones ou le miellat (Hagen *et al.*, 1976), et s'accouplent pour ensuite se déplacer chaque nuit par « bonds » de plusieurs centaines de mètres pour se nourrir et pondre. Cependant, ces études ayant été réalisées sur une autre espèce du complexe *Chrysoperla carnea* et dans des agroécosystèmes complètement différents de ceux de la région du Nord-Ouest de la France, nous ne pouvons pas utiliser ces données écologiques pour *Chrysoperla affinis* et *C. lucasina*. De plus, ces vols de dispersion peuvent effectivement devenir nécessaires dans un désert où les divers types d'habitats obligatoires pour le cycle de vie de *Chrysoperla* sont absents, les adultes doivent ainsi se déplacer sans cesse à la recherche de nourriture, de sites de ponte, de repos et d'hivernage.

Chapitre II : Matériels et méthodes généraux

I./ Les sites étudiés

L'inventaire des Névroptères a été réalisé sur cinq sites situés en Maine-et-Loire (fig. 1) dont leurs caractéristiques sont reportées dans le tableau 1.

Ils ont été choisis selon les critères suivants :

- présence de cultures de choux porte-graine,
- au moins un site en agriculture conventionnelle, biologique et PBI,
- lâchers ou non de *Chrysoperla* sp.,
- présence ou non de végétation environnante.

Ambillou-Château (PBI-1 ou en anglais IPM-1) : exploitation de multiplication de semences, qui pratique la PBI, dont la lutte biologique depuis 1996. Des lâchers de *Chrysoperla affinis* puis de *C. lucasina* depuis 2003 provenant de IFTECH, sont réalisés chaque année. Elle est située dans une région en open-field, mais elle est entourée de haies de thuyas, de charmilles et d'un verger de pruniers et de cerisiers. De la pelouse rase entoure les tunnels. La seule strate herbacée réelle est située en bordure de l'exploitation, le long du chemin goudronné (fig. 2).

Saint Sigismond (PBI-2 ou IPM-2) : exploitation de multiplication de semences, qui pratique la PBI dont la lutte biologique depuis 2001, avec lâchers de *C. affinis*. Arrêt de l'exploitation en 2004. Elle est située dans une région bocagère. Elle est entourée d'une ancienne haie de chênes et de genêts. De la strate herbacée non entretenue entoure les tunnels (fig. 3).

Beaufort-en-Vallée (BIO ou ORG) : exploitation maraîchère en agriculture biologique (AB) depuis 1987. Elle est entourée de haies composées d'essences végétales variées. La strate herbacée présente est représentée par des parcelles en jachères composées principalement de chénopodes, par de la végétation basse non entretenue entre les tunnels (ronces, Apicacées...) (fig. 4).

Neuvy-en-Mauges (CONV-1) : exploitation de multiplication de semences en agriculture conventionnelle. Elle est située en région bocagère et est entourée de haies de chênes, de noisetiers, de pruniers, d'un verger et d'un bosquet. La strate herbacée présente est celle qui longe le chemin de l'exploitation et celle des prairies pâturées par les bovins (fig. 5).

Noyant-la-Plaine (CONV-2) : exploitation de multiplication de semences en agriculture conventionnelle. Elle est située dans une région en open-field. Il n'y a ni haie ni strate herbacée (fig. 6).

SITES CODE	BEAUFORT EN VALLEE (BIO)	AMBILLOU- CHÂTEAU (PBI-1)	NEUVY MAUGES (CONV-1)	EN ST SIGISMOND (PBI-2)	NOYANT- LA-PLAINE (CONV-2)
Types de cultures	Maraîchage en agriculture biologique	Multiplication de semences	Multiplication de semences	Multiplication de semences	Multiplication de semences
AB/PBI/CONV	AB	PBI	CONV	PBI	CONV
Lâchers de chrysopes	non	oui	non	oui	non
haies	jeune haie d'essences variées locales	jeune haie d'essences variées locales, chênes, aubépines...	jeune haie de noisetiers et d'essences variées locales	jeune et ancienne haies	Aucune haie
Strate herbacée	Tout autour et entre les tunnels	Pelouse rase entre les tunnels	Autour	Entre les tunnels	Très peu

Tableau 1. Caractéristiques des sites choisis pour l'inventaire des Chrysopidae et Hemerobiidae. (AB = Agriculture Biologique, PBI = Protection Biologique Intégrée, CONV = agriculture conventionnelle).

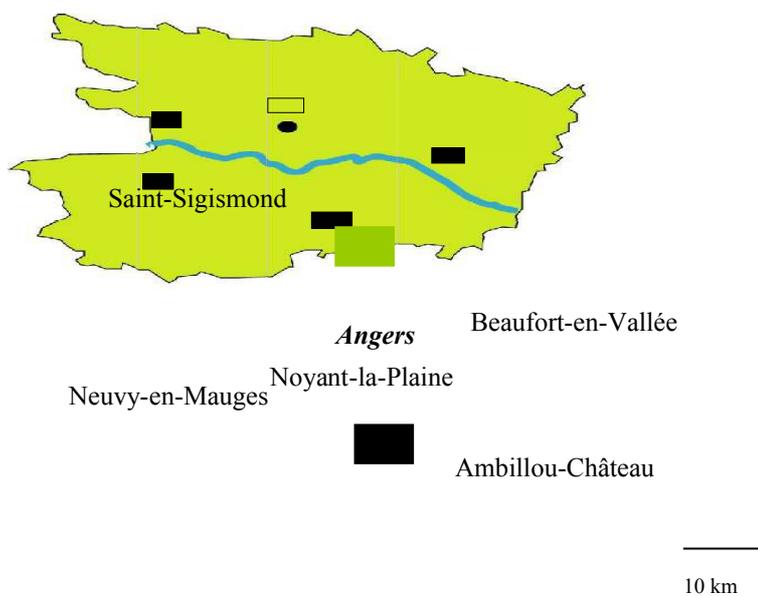


Fig. 1. Localisation des sites agricoles, Ambillou-Château (PBI-1), Noyant-la-Plaine (CONV-2) Saint-Sigismond (PBI-2), Neuvy-en-Mauges (CONV-1) et Beaufort-en-Vallée (BIO) en Maine-et-Loire.

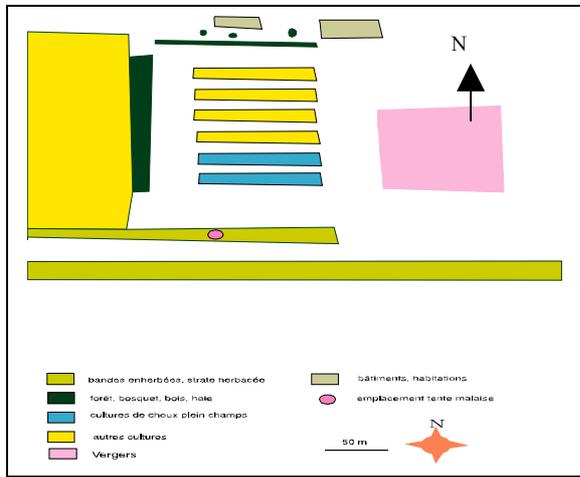


Fig. 2. Schéma d'ensemble de l'exploitation PBI-1, Ambillou-Château.



Fig. 3. Schéma d'ensemble de l'exploitation PBI-2, Saint-Sigismond.

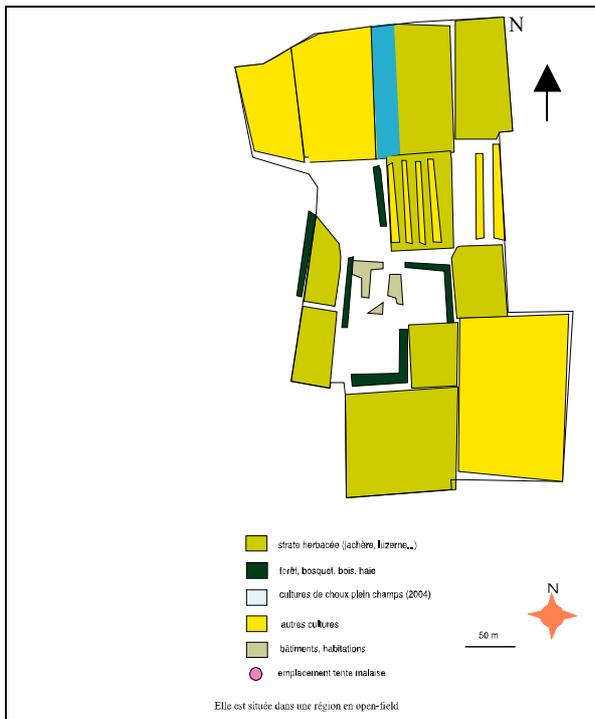


Fig. 4. Schéma d'ensemble de l'exploitation BIO, Beaufort-en-Vallée.



50 m

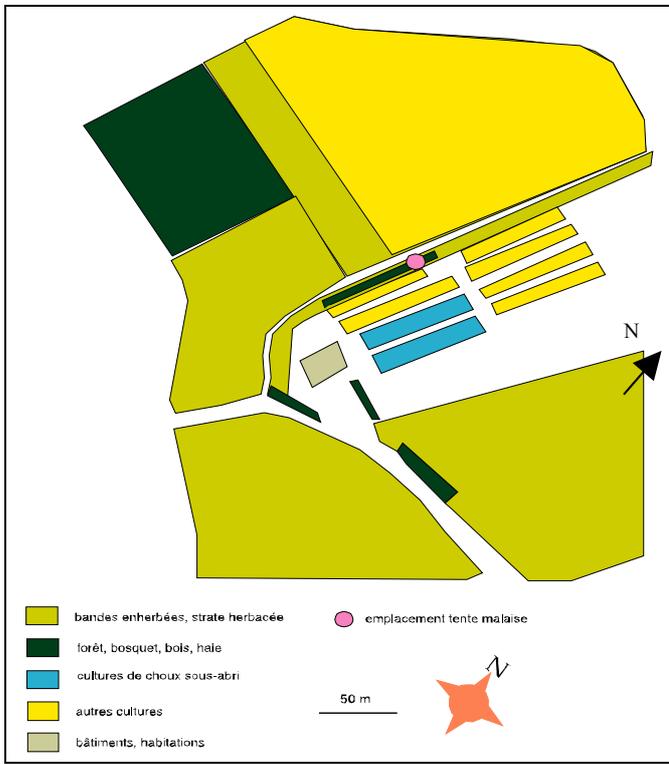


Fig. 5. Schéma d'ensemble de l'exploitation CONV-1, Neuvy-en-Mauges.

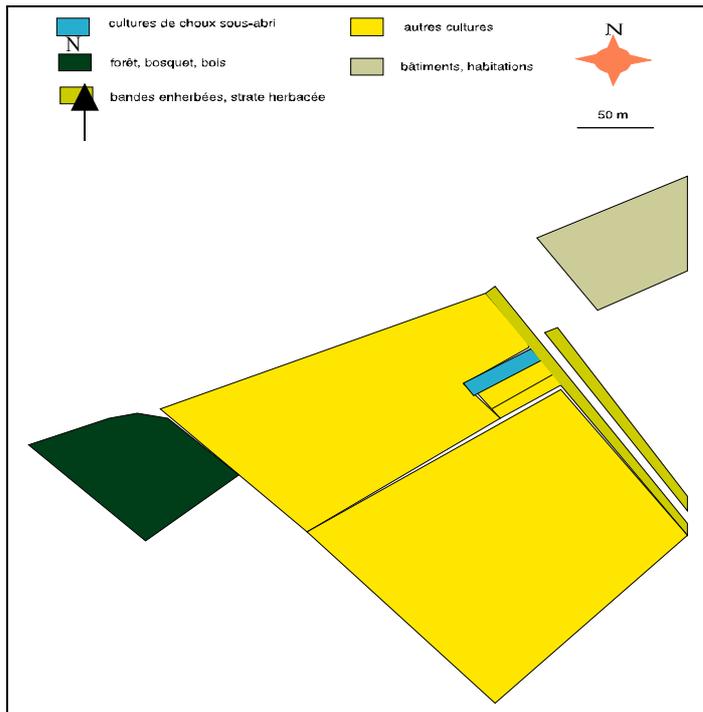


Fig. 6. Schéma d'ensemble de l'exploitation CONV-2, Noyant-la-Plaine.

50 m

I-2/ Analyse de la structure paysagère

La structure paysagère de chaque site a été analysée à deux échelles différentes :

- à l'échelle de l'exploitation
- à l'échelle de 2 km de rayon autour du centre de l'exploitation.

L'analyse a été réalisée à partir de photos aériennes d'une aire de 25 Km², datant de juillet 2002, d'une résolution de 1,25 x 1,25 m², autour des propriétés agricoles avec le logiciel de Système d'Information Géographique (SIG) Arcview3.2. Les bases de données Ortho (Photographies aériennes) et les Scan25 (Cartes géographiques au 1/25000^{ème}) ont été fournies par la Direction Départementale de l'Équipement du Maine et Loire.

La typologie du recouvrement du sol a été déterminée suivant les connaissances actuelles de la bioécologie des Névroptères. L'occupation du sol a été regroupée en 6 catégories :

1. Zones de cultures
2. Habitations
3. Strates herbacées
4. Bois et forêts
5. Sols nus
6. Voiries

Cette dernière catégorie n'a été prise en compte que pour une largeur supérieure à 20 m.

En plus de l'occupation du sol représenté par des polygones sur SIG, la densité des haies, mesurée en linéaire, a également été analysée. Les surfaces de toutes les catégories ont été calculées en m², seule les haies ont été calculées en mètre linéaire. La mesure de la densité de haie a été effectuée en prenant en considération les lisères des bois.

Ceci a permis d'obtenir la longueur totale des haies et le pourcentage de recouvrement du sol pour chacune de ces catégories sur les sites.

I-3/ Inventaire floristique

Un inventaire floristique a été réalisé sur chaque site tous les 15 jours, de mars à octobre, ce qui représente 16 visites. Tous les spécimens végétaux présents dans les exploitations sont répertoriés (cultures et végétation environnante) et les dates de floraison sont relevées. Dans les haies, les relevés sont exhaustifs. Dans la strate herbacée, l'inventaire est qualitatif, associé à des critères d'abondance selon l'échelle de Vander Maarel (1979). Les plantes sont identifiées jusqu'à l'espèce pour les Dicotylédones et jusqu'au genre ou à l'espèce pour les Monocotylédones, selon des critères morphologiques (Bonnier & de Layens, 1986).

II./ Evaluation de la diversité biologique

II-1/ Collectes d'insectes

Afin d'évaluer la diversité biologique des agroécosystèmes étudiés, les insectes sont répertoriés à l'aide de différents outils de collecte.

II-1-1/ Outils de collecte

Le filet-fauchoir (fig. 7) utilisé est un filet robuste de 50 cm de diamètre en acier. La poche de 80 cm de profondeur est faite de tissu de voilage très serré mais léger. Le manche est de 1m de longueur. Il est utilisé principalement dans les strates arbustive et arborescente dans le sens des branches. Il permet ainsi de collecter les insectes volants et donc les adultes de Chrysopes et d'Hémérobies jusqu'à 3 m de hauteur.

Le parapluie japonais (fig. 8) ou battoir est utilisé pour la collecte des insectes rampants, comme les larves de Névroptères. C'est un carré de toile d'environ 1m de côté, légèrement froncé sur les bords pour faire poche. Un croisillon formé de deux tubes de métal sert à assujettir suivant les deux diagonales. Le battoir est tenu d'une main et placé sous l'arbre à prospecter, l'autre main munie d'un bâton servant à « battre » les branches (Colas, 1988).

La tente Malaise (fig. 9) est construite selon les spécifications de Townes (1972). Elle piège principalement les insectes volants en les interceptant au vol. Elle constitue également une bonne solution pour collecter les larves (Hollier & Belshaw, 1992) ainsi que les *Micromus* (Klimaszewski & McEvan, 1988). Les insectes sont interceptés sur le mur central, montent vers la lumière et tombent dans le collecteur rempli d'alcool à 70°. Townes recommande de placer la tente Malaise près des haies d'arbres et d'arbustes.

L'aspirateur D-Vac (fig. 10) est un aspirateur à moteur à essence deux temps. L'appareil utilisé au cours de notre travail est en fait, un aspirateur-souffleur vendu dans les jardinerie. Une « chaussette », composée de tissus de voilage, est fixée autour du tube d'aspiration pour collecter les insectes vivants. Cet outil est idéal pour collecter tous les insectes, volants et rampants, et surtout les insectes qui se laissent tomber par thanatose comme les Hemerobiidae (Hollier, 1996). De plus, il est moins préjudiciable pour les plantes que les outils précédents.

Les boîtes d'hivernage (fig. 11) sont des boîtes qui permettent d'abriter en hiver les adultes des espèces du complexe *Chrysoperla carnea*, principalement *C. affinis*. Elles sont construites selon le modèle de Thierry *et al.* (2002). Ce sont des boîtes en bois de pin non traité (50 cm x 30 cm x 30 cm). Elles sont fermées par une planche de fibre de bois perforée de trous de 15 mm de diamètre. A l'intérieur de la paille d'orge ou de blé est installée.

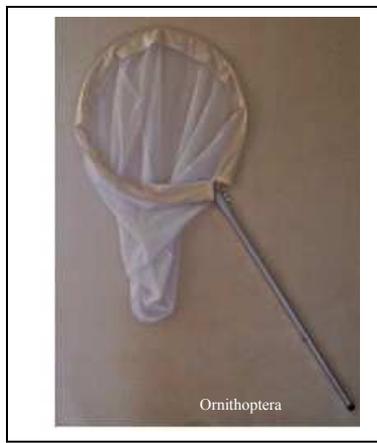


Fig. 7. Filet fauchoir.



Fig. 8. Parapluie japonais.



Fig. 9. Tente Malaise.



Fig. 10. D-vac ou aspirateur à essence.



Fig. 11. Boîte d'hivernage.

Un échantillonnage des Névroptères a été réalisé pendant leur principale période de vol, c'est à dire **de mars à septembre**, tous les 15 jours, dans les sites étudiés.

1. En utilisant un **filet à main** pour récolter surtout les imagos, au hasard, avec 100 coups de filet, ce qui représente une distance de 70 m dans la strate arborescente (haies, arbres isolés).
2. En pratiquant un battage avec l'aide d'un **parapluie japonais** afin de récolter les larves selon les méthodes de Southwood (1978), au hasard, avec 100 frappages, sur une distance d'environ 70 m.
3. En utilisant un **D-Vac** dans la strate herbacée, les prairies, les champs de luzerne, les cultures de choux porte-graine sous tunnel, par une exploration lente, au hasard, pendant 10 minutes, ce qui représente environ une surface de végétation basse de 70 m².
4. En réalisant des **observations visuelles** des larves et des œufs, sur les cultures de choux porte-graine.
5. Par piégeage passif à l'aide d'une **tente malaise**, installée entre la végétation environnante et les cultures de choux, et relevée tous les 15 jours.

En automne, à partir du mois de septembre, quatre **boîtes d'hivernage** sont installées dans chaque site. Deux le long de la haie et deux autres le long d'un bâtiment qui sont les plus proches des cultures de choux et qui sont orientés de façon à abriter les boîtes du vent d'ouest. Le contenu des boîtes permettra de connaître la quantité de *Chrysoperla affinis* (Thierry *et al.*, 2002) recueillie, car seule cette espèce hiverne à l'intérieur.

Tous les insectes récoltés par tente malaise, sauf les Chrysopidae et les Hemerobiidae, sont répertoriés quantitativement et classés par famille.

Pour les Névroptères, les spécimens de *Micromus angulatus* collectés, sont conservés vivants et mis en élevage, les *Chrysoperla* spp. sont tuées à -80°C (cf chapitre III-1) et les

autres Chrysopidae et Hemerobiidae morts sont conservés dans une solution d'éthanol 70% + glycérol 10% / eau QS%.

Tous les Névroptères sont identifiés suivant les critères proposés par ASPÖCK *et al.* (1980), précisés par THIERRY *et al.* (1998) pour le genre *Chrysoperla* Steinmann.

II-2./ Indices de biodiversité des Névroptères

Les données obtenues à partir des inventaires des Névroptères sur chaque site ont permis de calculer trois indices de biodiversité. L'intérêt des divers indices est de permettre des comparaisons globales de peuplements différents ou de l'état d'un même peuplement saisi à des moments différents.

Il est en général conseillé d'utiliser plusieurs indices afin de décrire la structure d'un peuplement, ceci dans le but de minimiser les erreurs d'interprétation et d'être plus proche de l'exactitude.

- **L'indice de richesse spécifique de Margalef-** La richesse spécifique, correspondant au nombre d'espèces représentées, est une mesure insuffisamment précise de la composition quantitative d'un peuplement (Barbault, 1992). Cet indice se calcule suivant la formule suivante :

$$I = (S-1)/\text{Log}_2 Q$$

On désigne par S le nombre d'espèces composant le peuplement étudié et par Q le nombre total d'individu échantillonné dans le peuplement.

- **L'indice de Shannon-Weiner-** Cet indice mesure la diversité spécifique du peuplement. Il se substitue à celui de richesse spécifique en prenant en compte l'abondance relative des espèces en plus de leur nombre. Il s'agit sans doute de l'indicateur le plus utilisé en écologie.

$$H' = -\sum p_i * \text{Log}_2 (p_i)$$

On désigne par p_i l'abondance relative de l'espèce i dans l'échantillon, soit :

$$p_i = q_i/Q \text{ avec } q_i \text{ l'effectif de la population d'espèce } i.$$

La valeur de cet indice varie de 0 (Une espèce seulement est représentée) à LogS (lorsque toutes les espèces ont même abondance).

- **L'indice de Hurlbert**- Il s'agit d'un indice d'équitabilité. Il prend en compte la diversité maximale, la diversité minimale et la diversité observée.

$$E = (H' - H'_{\min}) / (H'_{\max} - H'_{\min})$$

$$\text{Avec : } H'_{\max} = \text{LogS}$$

$$H'_{\min} = \text{LogQ} - ((Q-S+1) \text{Log}(Q-S+1)) / Q$$

L'équitabilité varie de 0 à 1 : elle tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs est concentrée sur une espèce ; elle est de 1 lorsque toutes les espèces ont la même abondance.

III./ Etudes des déplacements des *Chrysoperla* spp.

Deux méthodes sont utilisées pour suivre les déplacements des espèces du complexe *Chrysoperla carnea*, modèles de notre étude :

- l'analyse du contenu du tube digestif, qui permet de connaître les déplacements entre les sites d'alimentation,
- le suivi des vols de migration et de dispersion.

III-1./ Analyse du contenu du tube digestif

Les individus adultes des trois espèces du complexe *Chrysoperla carnea*, *C. affinis*, *C. carnea* et *C. lucasina*, ont été tués à -80°C et conservés au congélateur. Les insectes ainsi tués sont plus faciles à manipuler et à disséquer. Les adultes sont disséqués, pour extraire le jabot, zone réservoir du tube digestif où les aliments ne sont pas encore digérés (fig. 12). Le jabot, une fois extrait, est posé sur une lame, dégraissé avec de l'éther, et quelques gouttes de fuschine sont utilisées pour colorer les grains de pollen en rose (Hyde & Adams, 1958). Ensuite, le jabot est observé au microscope optique, au grossissement x40 (fig. 13), pour comptabiliser le nombre de grains de pollen, et au grossissement x400 (fig. 14) pour identifier

les grains de pollens consommés. La collection de l'INRA – Le Magneraud sert de référence à l'identification des grains de pollen.

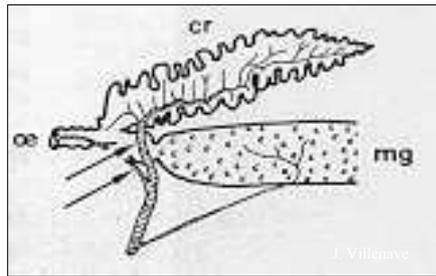


Fig. 12. Schéma de la structure du tube digestif des Chrysopidae (Canard *et al.*, 1990) (cr : crot = jabot, oe : œsophage, mg : midgut = intestin) et en médaille photo d'un adulte disséqué, où

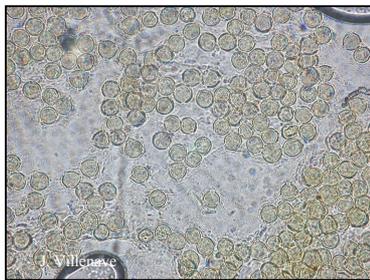


Fig. 13. Grains de pollen de chou, vue x 40

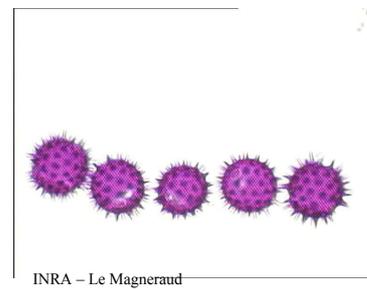


Fig. 14. Grains de pollen de tournesol, vue x 400

Les autres composants consommés par les *Chrysoperla* spp., tels le miellat et le nectar, sont répertoriés. Le nectar, composé essentiellement de polysaccharides se caractérise par la présence de nombreux cristaux. Le miellat est facilement identifiable par la présence de spores de champignons, d'algues, d'exuvies d'Arthropodes, de quelques grains de pollens aérifères comme ceux du noyer (*Juglans regia*), du châtaignier (*Castanea* spp.) ou du Pin (*Pinus* spp.) (fig. 15).

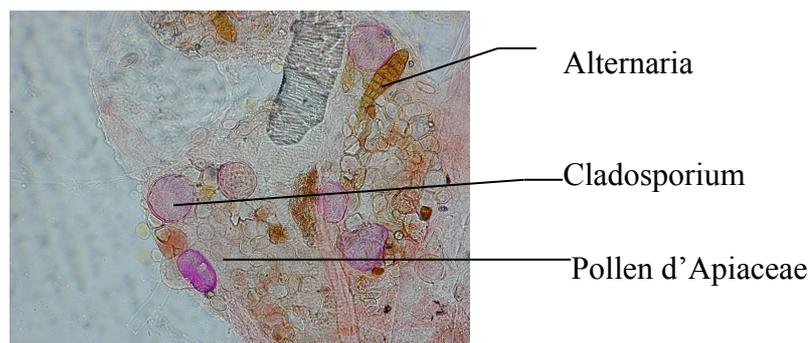


Fig. 15. Miellat consommé par une *Chrysoperla* adulte.

III-2./ Suivi des vols de migration et de dispersion des *Chrysoperla* spp.

Un **piège à succion** situé à proximité, à l'INRA - Le Rheu (35), près de Rennes, a permis de suivre tout au long de l'année les périodes de vols de migration et de dispersion des Névroptères, et en particulier des espèces du complexe *Chrysoperla carnea*. En effet, les adultes du genre *Chrysoperla* sont considérés comme en vol de migration ou de dispersion lorsqu'ils volent à plus de 7 m de hauteur (Duelli, 1980a).

Le piège à succion appartient au réseau Agraphid, où des pièges à succion sont répartis en Europe afin de suivre les périodes de vol des Aphidae. Un piège à succion est une colonne de 12 m de hauteur surmontant un aspirateur, qui collecte les insectes volant à proximité (fig. 16). Les insectes collectés, les pucerons mais également les plus gros insectes, récupérés dans un culot, sont relevés tous les jours. Des Chrysopidae peuvent être capturés par ces pièges en quantité plus ou moins importante (Cruz de Boelpaepe *et al.*, 1992) et on peut y trouver également quelques espèces d'Hemerobiidae (Hollier, 1996).

Ainsi, les culots du 1er janvier 2001 au 31 décembre 2004 ont été récupérés. Seuls les Névroptères ont été identifiés.

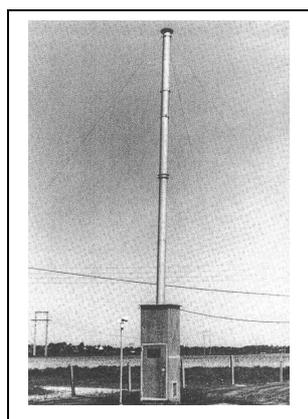


Fig. 16. Piège à succion du réseau Agraphid.

Chapitre III : Etat des lieux des agroécosystèmes :
diversité de l'entomofaune



Notre premier objectif est de réaliser un état des lieux pour évaluer les effets des divers types de gestion des cultures.

Dans un premier temps nous avons évalué l'influence des itinéraires techniques sur la diversité et l'abondance des insectes bénéfiques des cultures de choux dans l'Ouest de la France. Pour cela, des inventaires de l'entomofaune générale ont été réalisés. Les résultats de l'inventaire nous renseignent sur les effets de l'utilisation des produits phytosanitaires sur l'attraction des insectes bénéfiques. Ce travail est présenté sous forme d'un **article en cours de rédaction** : « **Entomofauna diversity in crop environment in relation to cultural methods** ».

Dans un second temps nous avons évalué la diversité des Névroptères, notre modèle d'insectes bénéfiques, par rapport à la structure paysagère agricole (présence ou non des habitats). La diversité des Arthropodes étant principalement en corrélation avec la diversité végétale et celle des habitats (Altieri & Letourneau, 1982), les inventaires sur les Névroptères nous donnent de premières informations sur les moyens d'attraction. Les résultats nous renseignent sur leurs types d'habitats (essences et structure végétales) et sur leurs périodes d'apparition (sorties d'hivernation, pics d'émergence...). Plus précisément, ils nous permettent d'analyser les différents facteurs qui affectent la diversité et l'abondance des Névroptères : les conditions climatiques favorables ou défavorables, les ressources en nourriture, les différents types d'habitats (site de repos, de reproduction, de refuge...). Ce travail est présenté sous la forme d'un **article à soumettre** : « **Neuroptera (Chrysopidae and Hemerobiidae) assemblages in agricultural landscape of western France** ».

Entomofauna diversity in crop environment in relation to cultural methods

J. VILLENAVE¹, M. HULLÉ², T. LODÉ³, A. AI MAMUN⁴ & E. RAT-MORRIS¹

¹Unité de protection des plantes, Institut National d'Horticulture, 2 rue Le Nôtre,
F-49045 Angers, France

²Unité Mixte de Recherche « Biologie des Organismes et des Populations appliquées à la Protection des Plantes », Institut National de Recherche Agronomique, Domaine de la Motte,
F-35653 Le Rheu cedex, France

³Laboratoire d'Ecologie Animale, U.F.R. Sciences, Université d'Angers, Campus de Belle-Beille,
F-49045 Angers, France

⁴Department of Zoology, University of Dhaka, Dhaka-1000, Bangladesh

En cours de rédaction

Abstract

The entomofauna diversity of four agroecosystems was studied and analysed according to the crop management practices: integrated pest management, organic or conventional farming. The fauna collected by Malaise traps, have been classed according to their interest in crop protection. The abundance and the assemblage of insect populations have been compared between each studied site, in stressing the presence of natural enemies (predators and parasitoids) and phytophagous. A correspondence analysis allowed to compare the structure of insect populations and to characterise the studied sites. The results are discussed according to the cultural methods and the pesticide uses (treatment period), and thus, showed the difficulties of insects as natural enemies to settle in agroecosystems.

Key words

Cultural methods, Malaise traps, insect assemblage, natural enemies

Résumé

La diversité de l'entomofaune de quatre agroécosystèmes a été étudiée et comparée selon l'aménagement cultural : protection biologique intégrée, agriculture conventionnelle ou biologique. La faune collectée par tente Malaise, a été classée selon leur intérêt en protection des cultures. L'abondance et l'assemblage des peuplements d'insectes ont été comparés entre chaque site, en insistant sur la présence des ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) et des phytophages. Une analyse de correspondance a permis de comparer la structure des peuplements d'insectes et de caractériser les sites étudiés. Les résultats sont discutés en prenant en compte les méthodes culturales et l'utilisation des pesticides (période de traitement) et montrent ainsi les difficultés des insectes tels que les ennemis naturels à s'installer dans les agroécosystèmes.

Mots clés

Méthodes culturales, tente Malaise, assemblage d'insectes, ennemis naturels

Introduction

Changes in agricultural production methods have led to major transformations in agroecosystems. The use of chemical insecticides and herbicides over the last 50 years has been a significant factor in the decline of biodiversity and so some natural enemy populations in agroecosystems (Aebischer, 1991). Then, in response to the higher concern for the environment and the increasing need for food of high quality, Integrated Pest Management (IPM) and organic farming were developed. Crops must be harvested free of chemicals and their protection against phytophagous pests must be increasingly managed by alternative methods. Organic farming involves production systems, which avoid the use of chemical pesticides. IPM privileges biological control and occasional use of chemical pesticides harmless for beneficial organisms.

To promote the abundance and diversity of beneficial insects and mites both conservation biological control (Barbosa, 1998) and agroecology increase the potential for natural control in order to reduce the use of pesticides, for beneficial organisms enhancement, and contribute to faunal diversity of the agricultural landscapes. Species diversity is one factor for a better equilibrium between beneficial arthropods and pests. It is also a mean to limit the pest pressure, and not compromise the objectives of production in quantity and quality (Risch *et al.*, 1983; van Helden & Decante, 2002). To evaluate this biodiversity, some authors use groups of natural enemies such as carabids (Booij & Noorlander, 1988), staphylinids (Booij & Noorlander, 1992) or spiders (Duelli *et al.*, 1999).

The aphids *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) and *Myzus persicae* (Sulzer) are the main cabbage crop pests in western France. Different control methods have been developed to control aphids but farmers mainly use insecticides. Within the framework of the development of alternative methods (Root, 1973), the goal is to favour the natural enemies (predators and parasitoids) in cabbage crop environment.

This paper aims to investigate the insect diversity of beneficial insects in cabbage crops according to cultural methods. This first step is necessary before farm habitat manipulation to

set up farmland more attractive for beneficial insects and less favourable for pests (Gurr *et al.*, 2004).

Materials and methods

- Studied sites

Four sites with cabbage crops were studied: one in organic agriculture (site 1), two in IPM (sites 2 and 3) and one in conventional (site 4). The characteristics of studied sites are recapitulated in table 1 and the different pesticide treatments in table 2.

The four sites are located in the surroundings of Angers in western France.

Name code	Place	Type of agriculture	of Biological control	Arborescent environment	herbaceous environment	Cabbage crop surface
1	Beaufort-en-Vallée	Organical farming since 1987 Market gardening	No	Young various	hedge, Natural grasslands	200 m ²
2	Ambillou-Château	IPM since 1996 Seed grower	Yes <i>Chrysoperla lucasina</i>	Young hedge, small orchard	Short open lawn	800 m ²
3	Saint-Sigismond	IPM since 2001 Seed grower	Yes	Young and old hedges	A few natural grasslands	530 m ²
4	Neuvy-en-Mauges	Conventional agriculture Seed grower	No	Small apple orchard, young hedge	Meadows at proximity	770 m ²

Table 1. Characteristics of the sites studied in west of France for the evaluation of entomofauna diversity in 2003 and 2004.

	Studied sites				Chemical family
	1	2	3	4	
Treatment period	when presence of flea beetles	18-28 week	19-40 week	18-41 week	
Number of treatments	2	11	9	8	
Chemical pesticides		bifenthrin		chlorfenvinphos	pyrethrenoid organo-phosphor
		cypermethrin		deltamethrin	pyrethrenoid
		deltamethrin + pyrimicarbe	deltamethrin		pyrethrenoid

			diethion	organo-phosphor
	endosulfan	endosulfan		organo-halogen
	methomyl			carbamate
		pymetrozin		pyridin-azomethrin
rotenone				rotenoid
	tau-fluvalinate	tau-fluvalinate		pyrethreoid

Table 2. Chemical pesticides used in the studied agroecosystems from March to October 2003.

- Sampling protocol

One of the best known methods for biodiversity evaluation is the Malaise trap (Duelli *et al.*, 1999). It is an interception trap, adapted to collect flying insect and insects moving in low vegetation (herbaceous and arbustive strata) between the crops and the surrounding vegetation, but it does not measure populations in terms of quantity per unit area. This trap is a good tool to evaluate entomological diversity in crop environment and to compare from one locality to another (Townes, 1962). Malaise traps were built according to Townes model (1972). One trap was placed in each site on herbaceous stratum about 5-10 m near cabbage crops. The collector was set towards the West, to attract the insects at sunset. The insects have been collected from June to October 2003 every 15 days.

The adult and immature insects were identified to family. Families were classed in different types according to their main role in crops: phytophagous, pollinators, parasitoids, predators and others. This last type regrouped insects without a direct role in crop protection or pollination, or difficult to class because their feeding behaviour changes according to life cycle (e.g. Calliphoridae, Muscidae). Some families were classed as a given type according to the majority of species (e.g; Miridae were classed as “phytophagous” because most species of this family are phytophagous)

- Statistical analysis

To compare the insect population structure between the four sites, a correspondence analysis with SPAD software (Greenacre, 1984) was used. This method of data analysis is best applied for describing a two-way contingency table. The simultaneous representations of sites and insect families on graphical displays provide insight and understanding of complex structures and therefore appear to be adapted to describe the differences between the four agroecosystems by their insect population structure.

Results and discussion

Collected insects

From June to October 2003 (5 months, 10 samplings), 26857 insect specimens, classed in 77 families were collected (Tab. 3). Only 6 families belonging to 2 orders, Diptera and Hymenoptera, were represented by more than 1000 specimens. These families were Muscidae (n = 6304), Sepsidae (n = 3316), Syrphidae (n = 2301), Formicidae (n = 1987), Sphecidae (n = 1636) and Ichneumonidae (n = 1632). They represented 64 % of total number of insects collected. Two of them are predators (Sphecidae and Syrphidae) and one parasitoid (Ichneumonidae).

Twenty-five families comprised between 100 and 1000 specimens collected. Almost all the main orders and insect types were represented in this group. Among these families, seven represented beneficial insects, predators (Asilidae, Dolichopodidae, Coccinellidae, Lampyridae and Chrysopidae), parasitoids (Braconidae) and pollinators (Vespidae).

46 families comprised less than 100 specimens collected, belonging to the 5 categories and some of them with a role in crop protection as natural enemies, such as Staphylinidae, Carabidae and Carcinophoridae.

Distribution of insect families according to the studied sites

The highest number of insects was collected at site 2 with about 9829 insects, then site 1 (6803) and site 4 (6931), and finally site 3 (3294). This last site is in IPM only for three years. Site 1 presented the largest diversity with 58 families followed by site 2 (55), site 4 (54) and site 3 (50). Therefore site 2, site 1 and site 4 appeared to be sites with large abundance and diversity in insects, while site 3 appeared to be the poorest. But quantity and diversity are not the best indicators in conservation biological control for many authors (Nentwig *et al.*, 1998). In fact, the composition of insect community and the population structure with presence of beneficial or without a direct role in crop protection appear like better indicators.

Order	Family	Type	Sites				Total
			ORG	IPM-1	IPM-2	CONV	
Coleoptera	Anthicidae	Others	105	34		2	141
	Carabidae	Predators	14	17	3	1	35
	Cerambycidae	Phytophagous	9	4	2	6	21
	Chrysomelidae	Phytophagous	98	110	17	31	256
	Cleridae	Predators		1			1
	Coccinellidae	Predators	145	64	5	12	226
	Curculionidae	Phytophagous	1		10	5	16
	Dermestidae	Others	1				1
	Dytiscidae	Predators	1				1
	Lampyridae	Predators	5	61	40	62	168
	Oedemeridae	Pollinators	255	239	12	17	523
	Staphylinidae	Predators	1		2	3	6
Dermaptera	Carcinophoridae	Predators	1	9	30	31	71
	Forficulidae	Predators	2		8	22	32
	Labiidae	Predators				6	6
Dictyoptera	Blattidae	Phytophagous		26	4		30
	Mantidae	Predators	1	1	3		5
Diptera	Asilidae	Predators	229	49	113	9	400
	Calliphoridae	Others	68	132	57	145	402
	Cecidomyiidae	Phytophagous	7				7
	Chironomidae	Others	15	11	6	108	140
	Culicidae	Others	22		4		26
	Dolichopodidae	Predators	7	15	52	273	347
	Drosophilidae	Pollinators	14		21	24	59
	Muscidae	Others	1605	2303	508	1888	6304
	Platystomatidae	Phytophagous	2				2
	Rhagionidae	Others				138	138
	Scatopsidae	Others		8		2	10
	Sepsidae	Others	299	1152	736	1129	3316
	Simuliidae	Others	88	91			179
	Stratiomyiidae	Pollinators	139	113	5	43	300
	Syrphidae	Predators	844	1112	70	275	2301
	Tabanidae	Others	144	100	37	108	389
	Tephritidae	Phytophagous	321	222	48	305	896
Tipulidae	Others	158	23	30	70	281	
Xylomyiidae	Pollinators	8				8	
Heteroptera	Lygaeidae	Phytophagous	39	25	18	3	85
	Miridae	Phytophagous	68	139	18	19	244
	Nabidae	Predators	4				4
	Pentatomidae	Predators	15	45		2	62
	Aphididae	Phytophagous		7	4	7	18
Homoptera	Cercopidae	Phytophagous			7	1	8
	Cicadellidae	Phytophagous	65	27	132	67	291
	Fulgoridae	Phytophagous		11	20	2	33
	Membracidae	Phytophagous	2	1			3

	Phyllidae	Phytophagous	128				128
	Anthophoridae	Phytophagous			3		3
Hymenoptera	Apidae	Pollinators	102	31	9	230	372
	Bethylidae	Parasitoids		15			15
	Braconidae	Parasitoids	185	473	34	214	906
	Formicidae	Others	434	807	502	244	1987
	Ichneumonidae	Parasitoids	324	712	141	455	1632
	Megachilidae	Pollinators		4			4
	Pompilidae	Predators	5	6		11	22
	Scollidae	Parasitoids		3			3
	Sphecidae	Predators	468	813	19	336	1636
	Tenthredinidae	Phytophagous				12	12
	Tiphiidae	Parasitoids		4			4
	Vespidae	Pollinators	22	16		229	267
Lepidoptera	Crambidae	Phytophagous	5		60		65
	Geometridae	Phytophagous		6	14	1	21
	Hesperiidae	Phytophagous	1		1	6	8
	Lycaenidae	Phytophagous	35	15	6		56
	Noctuidae	Phytophagous	129	218	102	189	638
	Nymphalidae	Phytophagous	18	29	8	5	60
	Pieridae	Phytophagous	10	48	1	11	70
	Pyalidae	Phytophagous	47	66	230	48	391
	Satyridae	Phytophagous	4	34	5	15	58
	Sphingidae	Phytophagous			1		1
	Sphingidae	Phytophagous	3	1	1		5
Neuroptera	Chrysopidae	Predators	41	156	4	4	205
Odonata	Coenagrionidae	Predators	42				42
Orthoptera	Acrididae	Phytophagous	112	81	126	85	404
	Rhaphidophoridae	Others		2		5	7
	Tettigoniidae	Phytophagous	5	9	8	11	33
Psocoptera	Caeciliidae	Others	9				9
Trichoptera	Limnephilidae	Others				1	1
Number of families			58	55	50	54	78
Total number of collected specimens			6803	9829	3294	6931	26857

Table 3. Number of insect collected by malaise trap from June to October 2003 in four cabbage fields of western France, classed by order and family, identified by type (phytophagous, pollinators, parasitoids, predators and others).

Distribution of insects according to their role as beneficial insects

The sites 1 and 2 showed a similar ratio of natural enemies (from 34 to 36 %) to phytophagous (12 – 14 %), while site 2, with similar rate of phytophagous, had less natural enemies (30 %) and site 3 had also less natural enemies (16 %) but more phytophagous (26%) (fig. 1). The favourable insects for the crop protection are more numerous in the site en organical agriculture and in IPM for many years.

The main families of natural enemies linked to aphids in crop protection, are presented in fig. 2: Asilidae, Braconidae, Chrysopidae, Coccinellidae, Dolichopodidae, Ichneumonidae, Lampyridae, Sphecidae and Syrphidae. In the sites 1 and 2, nine families had been collected, eight in the sites 3 and 4. In site 2, natural enemies such as Braconidae, Chrysopidae, Ichneumonidae and Syrphidae, were more abundant than in the other sites. The abundance of Chrysopidae in particular can be explained by the regular releases of lacewings, *Chrysoperla lucasina* Lacroix for nine years. In site 1, the same families were collected, but in highness quantity. However, it was mainly in the sites 3 and 4 that the number of natural enemies (quantity) was the lowest.

The cultural methods seem to have effects on the quantity of collected natural enemies.

Insect population structure

To explain the differences between the four sites, a factorial correspondence analysis was carried out, with distance of χ^2 . Only the families with a proportion of total population > 0.05 % were analysed, to avoid too low quantities.

Projections on the first two axes following the analysis showed clear differences in insect population structure between sites 1 and 2 in one hand and sites 3 and 4 in another hand (fig. 3). The main contributors to this structure were major predator families such as Coccinellidae, Chrysopidae, Syrphidae particularly abundant in the first two sites, but also minor predator families such as Carabidae or Pentatomidae. The lack of such predators and the abundance of others such as Dolichopodidae or Dermaptera (Carcinophoridae and Forficulidae) characterised the two other sites, 3 and 4.

The abundant parasitoids families, Ichneumonidae and Braconidae, less contributed to these differences between sites, because there were abundant in all four sites.

Slighter differences between sites 1 and 2 were nevertheless shown on the third axe (fig. 4). Predators such as Asilidae, Coccinellidae or Coenagrionidae were more abundant or even present only in site 1, when other predators such as Chrysopidae, Pentatomidae and parasitoids such as Bethyloidea, were more abundant or even present only in site 2. Although the occurring of Coenagrionidae can be explained by the localisation of this site, in a wet land, a river valley.

site 3 was marked from site 4 by a higher number of Phytophagous (Crambidae, Pyralidae) but also by a lower number of predators such as Dolichopodidae and pollinators (Vespidae or Apidae).

Activity periods of natural enemies, pollinators and phytophagous

The activity periods of the natural enemies, pollinators and phytophagous brought information on the agricultural methods used in the studied sites.

Beneficial insects appeared mainly during the flowering (fig. 5) as the pollen and the nectar are an essential resource for many predators, such as Coccinellidae, Chrysopidae, Hemerobiidae, mites, and for parasitoids (Huffaker *et al.*, 1970; Hagen, 1976; Principi & Canard, 1984).

The quantity of collected insects was constantly low in site 3. At contrary, it was constantly high in site 1, despite a breakdown during the 32nd week due to a whirlwind (surrounding poplar plantations and the malaise trap fell down). In sites 2 and 4, the quantity decreased after week 28. In site 2, parasitoids and pollinators increased again after a few weeks following the previous decrease. The fluctuations or the poorness of the number of insects may be the consequences of treatment time longer in sites 3 and 4 than in site 2, or nearly non-existent in site 1 (only rotenone was used). More than the toxicity on beneficial insects, which is qualified high or fairly high by Reboulet *et al.* (2001), except for pymethrozin used in site 3, the period when they are applied seem to play an important role. In site 1, the single treatment with rotenone did not seem to have any effect on the quantity of insects. In site 2, the last treatment of week 28 corresponded to an important decrease of insects which lasted a few weeks probably because of the remanence of insecticides. In site 3, the insect population never settled presumably because of the permanent use of pesticide.

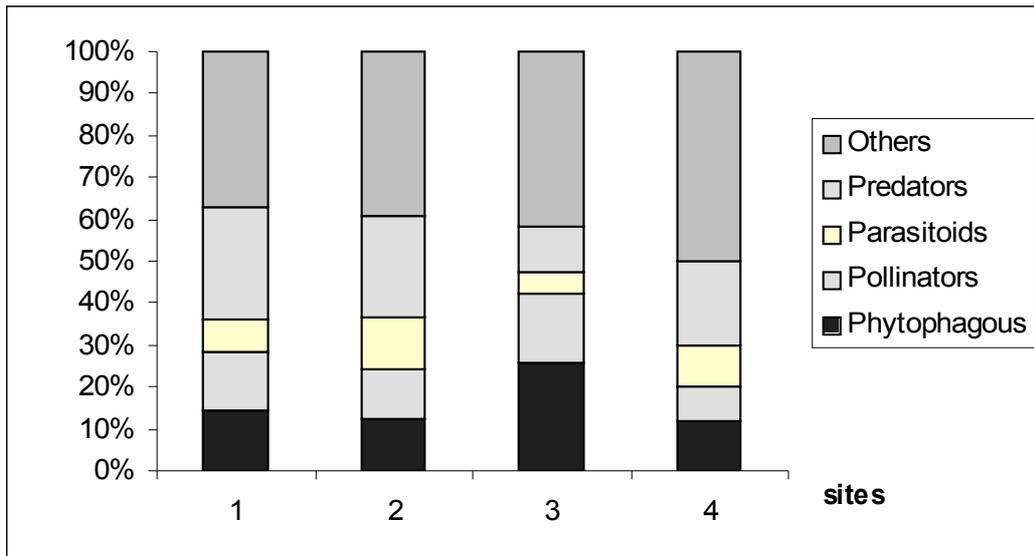


Fig. 1. Proportion of insect number of different insect types classed according to their role in crop protection. Collect from May to October 2003 in 1, 2, 3 and 4 sites.

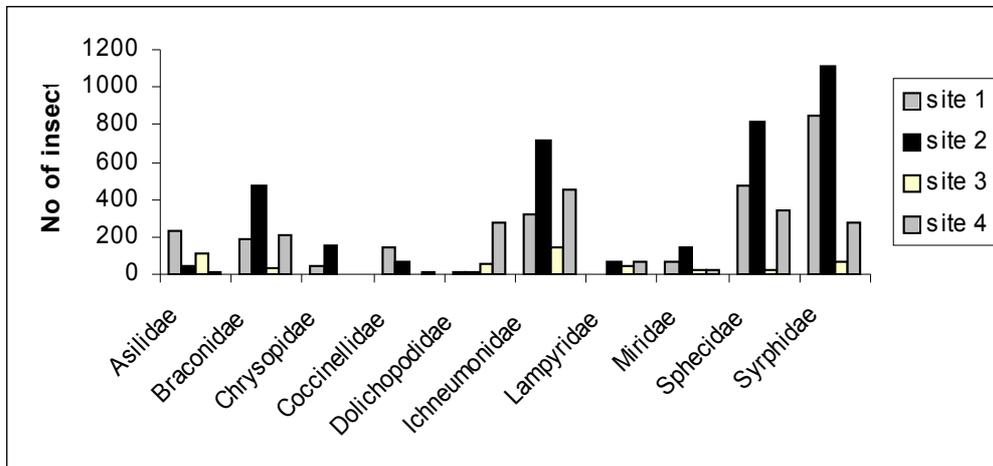


Fig. 2. Natural enemies collected on the four sites from May to October 2003 by malaise trap.

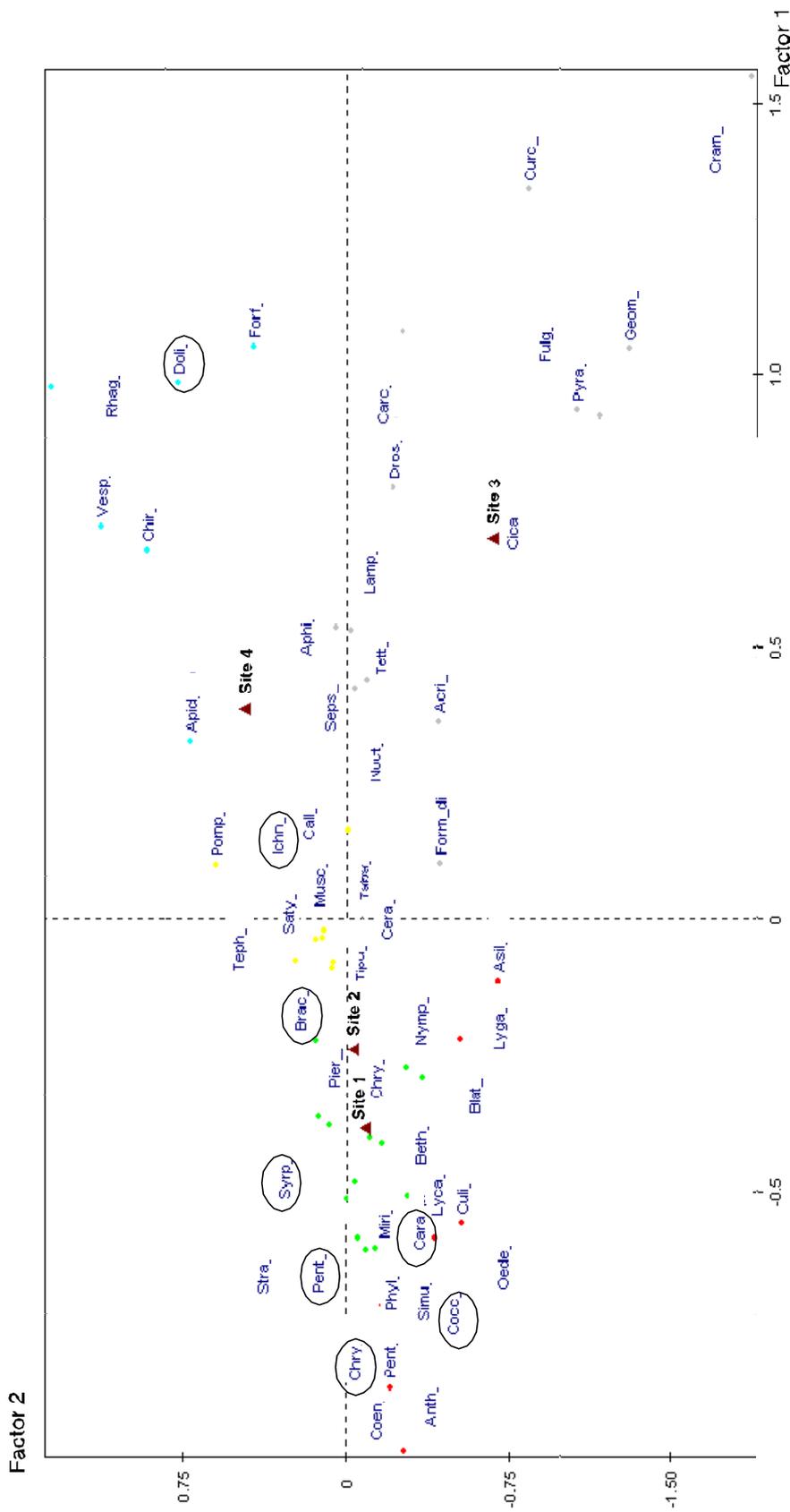


Fig. 3. Factorial correspondence analysis with a projection on axe 1 and axe 2, between the four studied sites, and the insects collected from May to October 2003. The insects are identified by the the four first letters of the family. The contributor natural enemies are surrounded with a black circle.

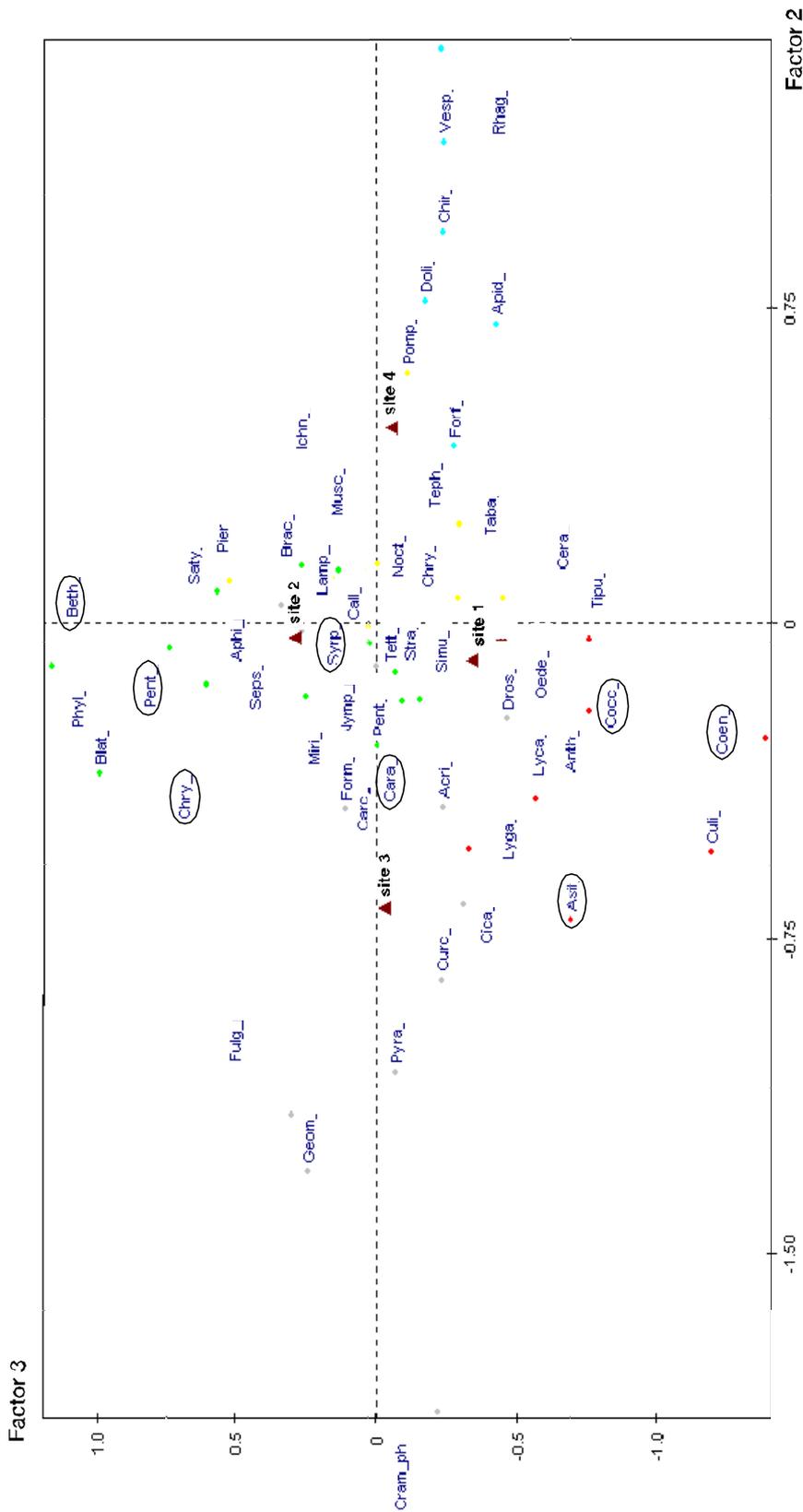


Fig. 4. Factorial correspondence analysis with a projection on axe 2 and axe 3, between the four studied sites, and the insects collected from May to October 2003. The insects are identified by the the four first letters of the family. The contributor natural enemies are surrounded with a black circle

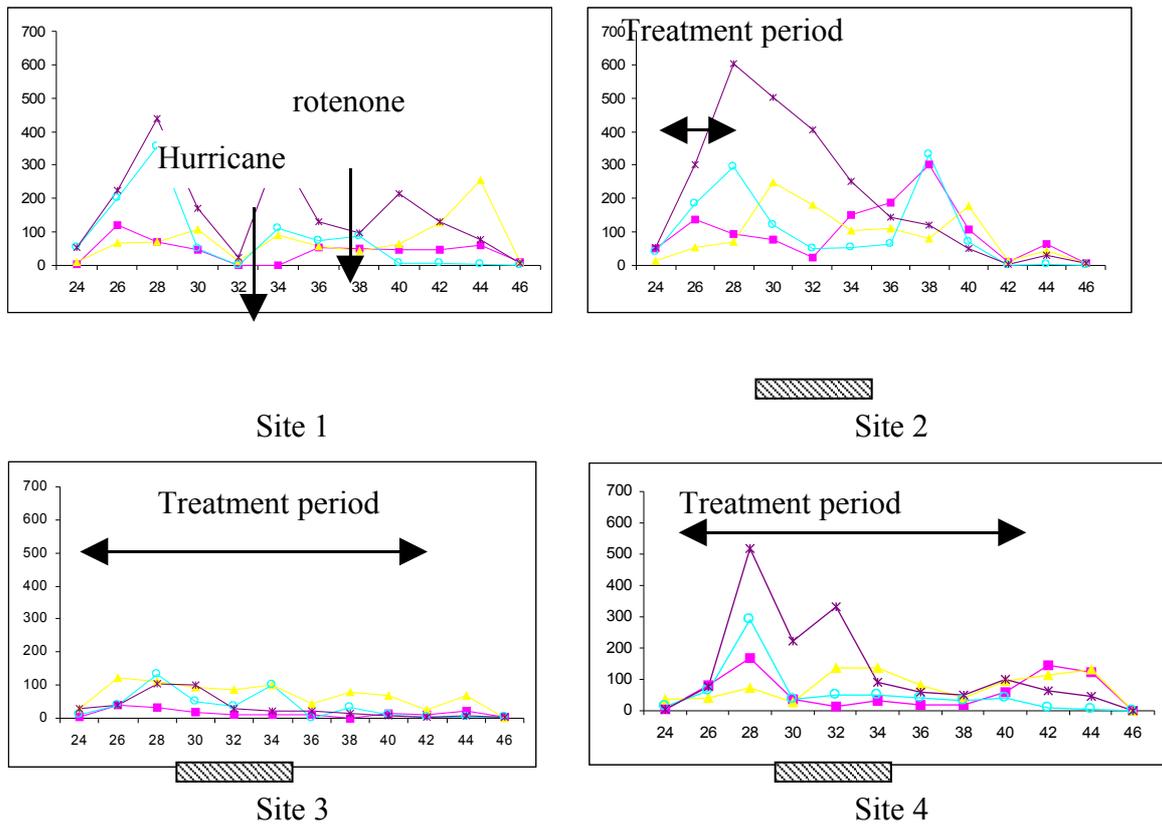
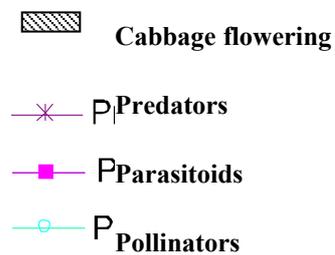


Fig. 5. Number of insects specimens collected by Malaise traps according to weeks, from May to October 2003 in the four studied sites. X-axis is the number of collected insects and y-axis is the week number.



Conclusion

Insect distributions are different according to cultural practices, conventional, IPM or organic, of agroecosystems studied. The population structure of site 2, site in IPM for 8 years at the time of study, is very close to that of site 1 (organic). These two sites have an interesting proportion of natural enemies in comparison with phytophagous insects. This underlined that the reasoned use of chemicals combined with the release of beneficials, may provide favourable conditions for biodiversity and help crop management.

Malaise traps seem adapted to evaluate the entomofaunal diversity. But as they collect only flying insects, it should be necessary to use also other sampling devices such as active traps used directly in trees, bushes, herbaceous plants and in crops to have an actual idea of the occurring population in agroecosystems, and to connect the potential of surrounding vegetation with the crops in an agronomic aim of crop protection.

It is difficult to explain the occurring of certain insects, in particular those of natural enemies, as many factors can influence their occurring, such as insecticide using and treatment, landscape management... Nevertheless, the malaise trap using can help to the decision on manner to manager the crop environment.

The knowledge of endogeneous entomofauna is essential to develop management strategies to attract and to settle these auxiliaries in agroecosystems. In fact, the environment, hedges and herbaceous stratum, can serve habitats and feed complementary sources (nectar, pollen, polysaccharides, yeast...), for nearly the whole lot of predator and parasitoid insects such as Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae... (Cowgill *et al.*, 1993; Ricci & Ponti, 2005; Villenave *et al.*, 2005). The management of agricultural landscape (Burel & Baudry, 1999; Thies & Tschardtke, 1999; Nicholls *et al.*, 2001) and habitats has a main role in conservation biological control.

References

AEBISCHER N.J., 1991: Twenty years of monitoring invertebrates and weeds in cereal fields of Sussex. Pp: 305-331. In Firbank L.G., Carter N., Darbyshire J.F. & G.R. Potts (eds.), *The Ecology of Temperate Cereal Fields*. Blackwell Scientific Publications, Oxford 241p.

- BARBOSA, P. 1998: Agroecosystems and conservation biological control, 39-54p. *In* Barbosa P. (ed.) *Conservation Biological Control* Academic Press. San Diego. 396 p.
- BOOIJ C.J.H. & NOORLANDER J., 1988: Effects of pesticide use and farm management on carabids in arable crops. *In* M.P. Greaves, P.W. Greig-Smith and B.D. Smith (Eds), *Field Methods for Study of Environmental Effects of Pesticides*. BCPC Monography, 40: 119-126.
- BOOIJ C.J.H. & NOORLANDER J., 1992: Farming systems and insect predators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 40: 125-135.
- BUREL F. & BAUDRY J., 1999: *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc, Paris.
- COWGILL S.E., WRATTEN S.D. & SOTHERTON N.W. 1993: The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae) on farmland. *Annual Applied Biology* 122: 223-231.
- DUELLI P., OBRIST M.K. & SCHMATZ D.R., 1999: Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 33-64.
- EMDEN H.F. VAN 1965: The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *Scientific Horticulture* 17: 121-136.
- GREENACRE M., 1984: *Theory and Applications of Correspondence Analysis*, Academic Press.
- GURR G.M., SCARRATT S.L., WRATTEN S.D., BERNDT L. & IRVIN N., 2004: Ecological engineering, habitat manipulation and pest management, 1-12p., *in* Ecological Engineering for Pest Management. Eds. G.M. Gurr, S.D. Wratten, M.A. Altieri. Cornell University Press. Collingwood.
- HAGEN, K. S. 1976. Role of nutrition in insect management. Proc. Tall Timbers Conf. on Ecological Animal Control by Habitat Management, Feb. 28 - March 1, 1984. Gainesville, FL., p 221-61.
- HELDEN M. VAN & DECANTE D., 2002: Les zones écologiques réservoirs (ZER) en viticulture: un moyen pour gérer les ravageurs? AFPP – 6^e Conférence Internationale sur les ravageurs en agriculture. Montpellier. Dec. 2002.
- HUFFAKER C.B., VAN DE VRIE M. & MCMURTRY J.A., 1970: II. Tetrachnid populations and their possible control by predators: an evaluation. *Hilgardia* 40: 392-458.

- NENTWIG, W. FRANK, T. AND LETHMAYER, C., 1998 : Sown weed strips : artificial ecological compensation areas as an important tool in conservation biological control, 133-153p. *in* Conservation Biological Control. Eds. Barbosa P. Academic Press. San Diego. 396 p.
- NICHOLLS C.I., PARRELLA M. & ALTIERI M.A., 2001 : The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape Ecology*, 16 : 133-146.
- PRINCIPI M.M. & CANARD M., 1984: Feeding habits. Pp. 76-92 in Biology of Chrysopidae, M. Canard, Y. Séméria and T. R. New, eds. Dr. W. Junk Publishers: The Hague. 294 pp.
- REBOULET J.N., THICOÏPÉ J.P & TROTTIN-CAUDAL Y., 2001: Effets non intentionnels des produits phytosanitaires autorisés sur les cultures légumières. Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes. 75p.
- RICCI C. & PONTI L., 2005: Tseasonal food of *Ceratomegilla notata* (Coleoptera: Coccinellidae) in mountain environments of Northern Italian Alps. *Aphidophaga* 9 Proceedings. *Eur. J. Entomol.* 102 (3): 547-562.
- RISCH S.J., ANDOW D. & ALTIERI M.A, 1983: Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environmental Entomology* 12: 625-629.
- ROOT, R.B., 1973: Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassicae oleraceae*). *Ecological Monographs* 43 : 95-124.
- THIES C. & TSCHARNTKE T. 1999: Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- TOWNES, H., 1962: Design for a Malaise trap. *Proceedings Entomology Society of Washington* 64 (4): 253-262.
- TOWNES, H. 1972: A light-weight Malaise trap. *Entomological News* 83:239-247.
- VILLENAVE J., THIERRY D., AL MAMUN A., LODÉ T. & RAT-MORRIS E. 2005: The pollens consumed by *Chrysoperla lucasina* and *Ch. affinis* (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France. *Aphidophaga* 9 Proceedings. *Eur. J. Entomol.* 102 (3): 547-562.

Neuroptera (Chrysopidae and Hemerobiidae) assemblages in agricultural landscape of western France

Johanna Villenave¹, Dominique Thierry², Elizabeth Rat-Morris³, Thierry Lodé¹, Frédéric Gil¹,
Jean Duchesne¹

¹UMR MA 105 Paysages et Biodiversité, Angers, France

²Université Catholique de l'Ouest, Département des sciences de la vie et de la terre, 44 rue
Rabelais, 49000 Angers, France

³Unité de Protection des Plantes, Institut National d'Horticulture, 2, rue Le Nôtre, 49045 Angers, France

Agriculture, Ecosystem & Environment

Abstract

A survey of lacewings was undertaken in four cabbage-crop environments in Western France. To compare the studied sites, biodiversity indices were calculated and discussed in relation to landscape analysis. The lacewing assemblages change according to the landscape structure. Sixteen lacewing species were identified. The eurytopic generalist predators *Chrysoperla affinis* and *Ch. lucasina* were the dominant species. Yet, among the lacewings collected, only species specialised to low vegetation and cabbage crops are interesting for crop protection: *C. affinis*, *C. lucasina*, *Dichochrysa flavifrons*, *Micromus angulatus*, *M. variegatus* and *P. diptera*. Their flight activities are distributed from March to October. In order to attract these species and to conserve them around the crops, the environment must provide food and shelter necessary for their life cycle: hedges composed of trees and shrubs for the three lacewing species, and herbaceous stratum for the three species of brown lacewings.

Keywords: Chrysopidae, Hemerobiidae, diversity, agroecosystems, landscape, conservation biological control

Résumé

Un inventaire des Névroptères a été réalisé dans quatre environnements de cultures de choux dans l'Ouest de la France. Pour comparer les sites étudiés, des indices de biodiversité ont été calculés et discutés en les mettant en relation avec une analyse du paysage. Le peuplement de Névroptères varie selon la structure du paysage. Seize espèces ont été identifiées. Les espèces dominantes sont *Chrysoperla affinis* et *Ch. lucasina*, prédateurs généralistes eurytopiques. Parmi les Névroptères collectés, seulement quelques espèces spécialistes de la basse végétation s'avèrent intéressantes pour la protection des cultures : *C. affinis*, *C. lucasina*, *Dichochrysa flavifrons*, *Micromus angulatus*, *M. variegatus* et *P. diptera*. Leurs activités de vols sont réparties de mars à octobre. Pour attirer ces espèces et les maintenir autour des cultures, l'environnement doit leur apporter nourriture et refuge, nécessaires à leur cycle de vie : des haies composées d'arbres et d'arbustes pour les trois espèces de chrysopes et des bandes enherbées pour les espèces d'hémérobes.

Introduction

To protect the crops against phytophagous pests, and keep them free of chemicals, alternative methods can be used. Barbosa (1998) emphasised the need to attract and to maintain natural enemies to crop environments (Conservation Biological Control). Naturally occurring generalist predators may play a key role in crop protection. The green and brown lacewings are well spread natural components of west european agroecosystems (Stelzl & Devetak, 1999; Trouvé *et al.*, 2002). Those are well known candidates for Integrated Pest Management and biological control, due to many favourable traits such as widespread prey range and high voracity; a review was published by McEwen *et al.* (2001). This report presents an inventory of the lacewing species present in cabbage crops in Western France, and discuss the relations between the surrounding vegetation in crop environment and the Neuroptera diversity. Biodiversity indices are useful to typology agricultural situations (Paulian *et al.*, 2003). Agricultural landscapes are mosaics of elements where quantity and quality (landscape composition) are managed to achieve agricultural objectives. The quantity of each element type depends on the farming system, and the quality is determined by management techniques (Burel *et al.*, 1998). The relation between the repair of biocenoses and the specific diversity they harbour is a well-known notion. Increasing biodiversity generally enhances the reliability of ecosystems, i.e. the probability that a system will provide a consistent level of performance over a given unit of time (Naeem, 1997). Appraising agricultural ecosystems with respect to their current good conditions and their ability to enter sustainable development is now a fundamental aim of scientists and advisors. Several authors (Stelzl & Devetak, 1999; Thierry *et al.*, in press) assumed that Neuroptera are valuable indicators for assessing the ecological statement of an habitat, even if a polyorganismal approach might be theoretically better (Duelli *et al.*, 1997). The lacewings live in extremely different habitats, but the feeding habits of many adults of this insect order have a high similarity and only a few specialisation can be found. All the lacewing larvae are polyphagous predators, and sometimes also the adults, on various soft-bodied arthropods: they are

redundant in the sense of having multiple species per functional group (Lawton & Brown, 1993).

Material and methods

- Study sites

The studied sites were located in the Loire Valley in western France, in four agroecosystems with under-cover seed production. The floristic composition of the different sites was rather homogeneous because of their geographical proximity: they are relatively close to Angers (about 30 km). The Loire River crossing the Anjou region influences the vegetation composition. In each site, the study surface was about 7 ha, composed of field crops (cabbage, leek, carrot or alfalfa) and surrounding vegetation (hedges with various arborescent and bushy plants and sprinkled wild herbaceous plants).

The site situated in Beaufort-en-Vallée (Bea) is a mosaic of small parcels of crops with an important surface of fodder crops, and many mixed hedges. Neuvy-en-Mauges (Neu) is situated in a hedgerow network (bocage) landscape, with meadows surrounding the crops. Ambillou-Château (Amb) is situated in an area of large scale farming, mainly cereal, surrounded by trees. Noyant-la-Plaine (Noy) is managed in open-field.

The landscape structure has been studied at the scale of farming and at a regional scale (2 km rayon). The analysis was carried out from aerial photography, IGN©, with the Geographical Information System (GIS) software, Arcview3.2.

The typology of land occupancy has been determinate following the actual knowledge of bioecology of Neuroptera. It was classified in five categories: crop areas, buildings, herbaceous strata, woods and forests, and roads (this last category has been taken on account from 20m width). The herbaceous strata consisted in meadows and field margins. Buildings can be used by adults of *Chrysoperla affinis* to overwinter. All *Chrysoperla* spp. forage pollens and nectar in flower in herbaceous or bushy stratum. *Chrysoperla carnea* overwinters in caducifolious forests. The habitats of preimaginal stages of green lacewings are different according to species, *C. lucasina* in herbaceous stratum, *C. carnea* in arborescent stratum and *C. affinis* in herbaceous stratum but also in low part of canopy. To calculate the surface in

hectare, land occupancy was represented by polygons on GIS. The hedges were represented by lines to calculate their length in meter.

- Survey of Neuroptera

Lacewings were sampled regularly during the growing season, from March to October 2004. In spring, *Chrysoperla* spp. live and feed in the arborescent stratum. In summer, they stay in their resting-places in the trees and fly to the low vegetation during the twilight for feeding, copulation and oviposition (Duelli, 1986b). Therefore, every 15 days, from March to October, we collected lacewings during the day in arborescent stratum. In the canopy, we made two hundred hand net sweeps each time (pocket of 50cm diameter and 80cm depth). From June to August, we sampled during the twilight in the herbaceous stratum using a mobile vacuum device for 10 minutes.

The *Chrysoperla* species were identified according to the subtle morphological characteristics (Thierry *et al.*, 1998). Some living specimens were been confirmed by the vibrational song examine (Henry *et al.*, 1996, 2002).

- Biodiversity indices

To characterise the biodiversity of the studied biotopes, three biodiversity indices had been calculated to permit global comparisons of different populations in different ecosystems: the richness Margalef index (I_M), the standard Shannon-Weaver's diversity index (H'), and the Hurlbert's equitability index (E). For each sample, observed values, i.e. collection data, were registered. Then, the mean value associated with a 95 % confidence interval coming from 10,000 virtual samples was calculated, simulated by randomly picked up sub-samples within a infinite population holding the same distribution of species as the original sample (Bootstrap method) (Thierry *et al.*, in press). In the case of the richness Margalef's index, the sub samples never have more species than the original one, but may have less. So the upper bound of the interval is the same than the estimated value of I_M . In order to appraise the possible upper variability of the estimations, the upper bound $CT2$ was changed in $CT2' = I_M + (I_M - CT1)$. That kind of symmetrisation so means that there is almost the same probability to find a new species than of missing one among the rarest species of the sample.

The Margalef specific richness index (I_M) corresponds to the number of species represented. It is an insufficient precise measure of the quantitative composition of a population (Barbault,

1992). The standard Shannon-Weaver' diversity index (H') measures the specific diversity of population (Shannon & Weaver, 1963). The Hurlbert's equitability index (E) measures the relative heterogeneity of populations. This index is *a priori* well adapted to the study of small samples in which the number of taxa ratio related to the total size is fairly high (Beisel *et al.*, 1997).

Family	Species	2003			2004			Total frequency (2003 - 2004)	
		Hedges	Herbs	Crops	Frequency (%)	Hedges	Herbs		Crops
Chrysopidae	<i>Chrysoperla lucasina</i> Lacroix	97	252	25	51,5	16	26	10	17,5
	<i>Chrysoperla affinis</i> Stephens	60	167	10	32,6	93	59	19	57,6
	<i>Chrysoperla carnea</i>	12	3		2,1	36			12,1
	<i>Dichochrysa flavifrons</i> Brauer	8	24	1	4,5	1	1		0,7
	<i>Dichochrysa inornata</i>	12	21		4,5				0
	<i>Dichochrysa prasina</i> Burmeister	1	8	1	1,2	2		1	1,1
	<i>Chrysopa perla</i> L.		1		0,1	3			1
	<i>Chrysopa phyllochroma</i> Wesmael		4		0,6				0
	<i>Chrysopa formosa</i> Brauer		3		0,4				0
	<i>Chrysopa pallens</i> Rambur	1			0,1				0
<i>Chrysopa vitidana</i> Schneider		1		0,1				0	
Hemerobiidae	<i>Micromus variegatus</i> Fabricius		5		0,7	1	15		5,4
	<i>Micromus angulatus</i> Stephens		1		0,1		11		3,7
	<i>Psectra diptera</i> Burmeister		7		1				0
	<i>Sympherobius pygmaeus</i> Rambur	1			0,1	2			0,7
	<i>Hemerobius humulinus</i> L.	1			0,1	1			0,3
Total number of specimens collected		193	497	36	726	155	112	30	297
Table 1. Stratification of Chrysopidae and Hemerobiidae collected from March to October 2003 and 2004 in agroecosystems of western France.									

Results and discussion

A total of sixteen species of Neuroptera were collected from March to October 2003 and 2004. The quantities of each species in each site and by vegetal stratum are given in table 1.

Neuroptera assemblages and stratification

- Green lacewings

The two dominant species are member of *Chrysoperla carnea* complex, namely *C. lucasina* and *C. affinis*. They represent more than 30 % of total Neuroptera specimens collected in 2003 and 2004. These results are in agreement with the published data on Neuroptera assemblages in agroecosystems in South-western Europe (Canard *et al.*, 2002). For Thierry *et al.* (2002), *C. lucasina* and *C. affinis* are more common than *C. carnea* s. s. in Western Europe. *Chrysoperla affinis* is the dominant and economically most important species in Europe (Thierry *et al.*, 1996), and *C. lucasina* is the most important species in field crops in Southern Europe (Malet *et al.*, 1994) and in most Mediterranean countries.

These ubiquitous species can be collected in the hedges and in the low vegetation (crops and wild herbaceous plants), as the adults fly for migration and dispersion, or only for simple movements between the surrounding vegetation and field crops; they seem to be field crops adapted species (Duelli, 2001; Villenave *et al.*, in press).

With the aim of crop protection, the dominant species are agronomically the most significant because of their abundance and their strong habitat amplitude (Monserrat & Marín, 1994); they are well adapted to various crops (New, 1984); they may lay high numbers of eggs in cultivated areas (Paulian, 1992). Consequently they are able to exercise a strong controlling effect on many crop pests. In our study, we observed eggs of *C. affinis*, *C. lucasina* and *Dichochrysa flavifrons* on cabbage crops from June. *Chrysoperla pallida*, a very common species, belongs to the *carnea*-complex. It has never been found in field crops or in other low vegetation, but on deciduous trees in forests and in urban parks. It can be present in orchards. Therefore it is difficult to evaluate really the presence and the abundance of this species in the studied agroecosystems.

The *Dichochrysa* species were collected in the hedges and herbaceous plants in important proportion and seem to be common ubiquitous species. Only *D. flavifrons* was collected in field crops. This species is considered as quite common or generally widespread. For Kis *et al.* (1970) it is a common species on crops in Rumania. It can be found in the contact zones between field crops with *D. prasina* (Duelli *et al.*, 2002).

In the studied sites, the *Chrysopa* species represent less than 1 % of collected species. For many authors *C. perla*, *C. pallens* and *C. formosa* can be found in field crops in Europe. These species live mainly in herbs or shrub layer (Szentkirályi, 2001a). *C. perla* is one of the most important natural enemies of *Brevicoryne brassicae* in cabbage fields in the Moscow area (Russia) (ter-Simonjan *et al.*, 1982) but we collected it also in arborescent stratum. *Chrysopa formosa* is a common species in field crops in Hungary (Szentkirályi, 2001). *Chrysopa phyllochroma* is common in the low crops as witloof and potato in North of France (Trouvé *et al.*, 2002); this species is associated with intensively cultivated vegetation, root and fodder crops, and meadows (Stelzl & Devetak, 1999).

- Brown lacewings

The dominant species on brown lacewings in the studied sites are *Psectra diptera* and two *Micromus* species, collected mainly with the vacuum in the low vegetation. The two *Micromus* spp. constitute 73 % of Hemerobiidae collected. They are known as regular predator in crops, common in northwestern and central Europe, associated with Euro-siberian herbaceous vegetation (Monserrat & Marin, 1996; Szentkirályi, 1997). *Micromus variegatus* is collected mainly in wild plants such as *Urtica dioica* L. (Szentkirályi, 1991). *Micromus angulatus* is found in grass and herbs (Stelzl & Devetak, 1999) but it is collected mainly in Fabaceae plants such as alfalfa or bean (Miermont & Canard, 1975; Szentkirályi, 2001) and following agricultural parcels with *Chenopodium* sp. It can also move into shrubs and deciduous trees. Like *C. carnea*, it hibernates as an imago and is able to develop in mass (Miermont & Canard, 1975; Villenave, unpublished data) and has often been applied as a biological control agent to suppress aphids living on vegetables (Yarkulov, 1986; Stelzl & Hassan, 1992; Tverdyukov *et al.*, 1993). *Symphorobius pygmaeus* and *Hemerobius humulinus* live mainly in arborescent stratum and are never present in field crops (Szentkirályi, 2001).

Temporal patterns of lacewings

The lacewing assemblages were different in 2003 and 2004 in three studied sites (Neu, Amb and Bea) (tables 2 and 3). In 2003, more specimens ($N_q = 726$) and more lacewing species ($N_s = 16$) were collected than in 2004, ($N_q = 297$ and $N_s = 10$). In 2003, *C. lucasina* highly dominated and in the whole, more species of Chrysopidae were collected: *Chrysopa formosa*, *C. pallens*, *C. phyllochroma*, *C. viridana*, *Dichochrysa inornata*. Few Hemerobiidae were collected, mainly *M. angulatus* and *M. variegatus*.

What can explain this variation in the Neuroptera assemblages between 2003 and 2004? For Szentkirályi (2001), there are long-term fluctuation patterns of lacewing population dynamic changes. The maxima of lacewings are detected every 3-5 years, both in abundance and in number of species. Factors such as climatic fluctuations and outbreaks of prey population could be responsible to a large extent for the synchronicity of changes in lacewing population dynamics over a large area. In Western Europe, the year 2003 was exceptional for its important sunny time duration and high temperatures in spring and summer (from March to September, mean $T^{\circ}\text{C} = 16.7^{\circ}\text{C}$, $T^{\circ}\text{C}_{\text{min}} = 11.1^{\circ}\text{C}$, $T^{\circ}\text{C}_{\text{max}} = 23.0^{\circ}\text{C}$). In 2003, the abundance of *C. lucasina* and the presence of *C. viridana* species with xerophilous tendency, present mainly in Mediterranean regions can be explained by these climatic factors.

Probably only green and brown lacewings associated with herbaceous plants immigrate to stands of arable field crops and colonise them (Szentkirályi, 2001). Therefore, in an objective of low crop protection, the potentially interesting lacewings, from our survey and from the bibliography are *C. affinis*, *C. lucasina*, *D. flavifrons*, *M. angulatus*, *M. variegatus* and *Psectra diptera*. The analyse of their seasonal distribution in the agroecosystems (fig. 1) show that they can participate to crop protection from March to October. The first lacewings appearing in March, represent the remaining overwintering adults of *Micromus angulatus*, *M. variegatus* and *Chrysoperla* spp., so, the next generation of *Chrysoperla* appears in May at larval stage. The actual flights occurred mainly from June to August. *Chrysoperla affinis* and *M. angulatus* are the last lacewings present in agroecosystems. *Chrysoperla affinis* is present only in arborescent stratum to feed on honeydew and so constitute lipidic reserve for winter

(Villenave *et al.*, in press), while *M. angulatus* is present in low vegetation and can be efficient for crop protection.

Family	Species	Neu	Amb	Bea	Total	%
Chrysopidae	<i>Chrysopa formosa</i>			3	3	0,6
	<i>Chrysopa pallens</i>			1	1	0,2
	<i>Chrysopa perla</i>				1	0,2
	<i>Chrysopa phyllochroma</i>	1	2	1	4	0,7
	<i>Chrysopa viridana</i>		1		1	0,2
	<i>Chrysoperla affinis</i>	55	75	38	168	31,0
	<i>Chrysoperla carnea</i>	4	5	6	15	2,8
	<i>Chrysoperla lucasina</i>	78	144	45	267	49,3
	<i>Dichochrysa flavifrons</i>	5	14	10	29	5,4
	<i>Dichochrysa inornata</i>	1	24	8	33	6,1
	<i>Dichochrysa prasina</i>		4	1	5	0,9
		Number of species	6	10	8	11
	Number of specimens	144	273	110	527	
Hemerobiidae	<i>Hemerobius humulinus</i>	1			1	0,2
	<i>Micromus angulatus</i>			1	1	0,2
	<i>Micromus variegatus</i>		3	2	5	0,9
	<i>Psectra diptera</i>			7	7	1,3
	<i>Symphorobius pygmaeus</i>			1	1	0,2
		Number of species	1	1	4	5
	Number of specimens	1	3	11	15	
	Total number of species	7	11	12	16	
	Total number of specimens	145	276	121	542	
	(Total abundance Q)					

Table 2. Quantitative data of Chrysopidae and Hemerobiidae collected in Beaufort en Vallée (Bea), Neuvy en Mauves (Neu) and Ambillou-Château (Amb) from March to October 2003.

		Neu	Noy	Amb	Bea	Total
Chrysopidae	<i>Chrysopa perla</i>					3 3
	<i>Chrysoperla affinis</i>		59	9	45	58 171
	<i>Chrysoperla carnea</i>		9		18	9 36
	<i>Chrysoperla lucasina</i>		27	3	17	5 52
	<i>Dichochrysa flavifrons</i>		1	1		2
	<i>Dichochrysa prasina</i>		2		1	3
	Number of species		5	3	4	4 6
	Number of specimens		98	13	81	75 267
Hemerobiidae	<i>Hemerobius humulinus</i>					1 1
	<i>Micromus angulatus</i>		1			10 11
	<i>Micromus variegatus</i>				3	13 16
	<i>Symphorobius pygmaeus</i>		1			1
		Number of species		2	0	1
	Number of specimens		2	0	3	24 29
	Total number of species		7	3	5	7 10
	Total number of specimens		100	13	84	99 296
	(Total abundance Q)					

Table 3. Quantitative data of Chrysopidae and Hemerobiidae collected in Beaufort en Vallée (Bea), Neuvy en Mauges (Neu), Noyant la Plaine (Noy) and Ambillou-Château (Amb) from March to October 2004.

The lacewing assemblages for the three sites in 2003 and 2004 are represented in fig. 2. The comparison of biodiversity indices was carried out only in 2004 on the four studied sites where the structure analysis was carried out. Noy was not studied in 2003. The sites with the most important species (S) and specimen (Q) number collected were Neu and Bea (S = 7, Q ~ 100). The poorest site was Noy (S = 3, Q = 13). The results of quantitative data are presented in table 5 with the calculated values of indices. There is an important difference between Noy, poor in specific richness ($I_M = 0.91$), diversity ($H' = 1.14$) and equitability ($E = 0.62$), and the three sites Neu, Amb and Bea. Landscape structure (fig. 3 and 4) can explain this difference: Noy is an open-field agroecosystem, while hedges and/or herbaceous stratum are components of the three other sites (fig. 3). The poor biodiversity results for Noy are in agreement with those of a study carried out by Trouvé *et al.* (2002), where the studied sites, open-field potato crops agroecosystems in the Flandre Plain (northern France), also presented the same Shannon's diversity index $H' = 1.14$.

Anyway, the values of indices can vary according to years because the Neuroptera assemblages change due to biotic or physical factors. Analysing the three sites Neu, Amb and Bea and comparing the two years 2003 and 2004, the values of indices vary (table 4 and 5) in the same proportion. Bea is always the most interesting in terms of biodiversity, with high values for all indices. The Shannon's diversity indices are high ($H' > 1.4$) for Neu and Amb: these sites appear to be favourable for the settlement of Neuroptera.

In Bea, the presence of Fabaceae such as alfalfa crops, and fallowing agricultural parcels, are favourable for *Micromus* spp. But the arborescent vegetation is not dense enough.

In Amb, regular releases of *Chrysoperla lucasina* for 6 years explain the high number of this species. *Micromus variegatus* presence can be related to the herbaceous stratum composed of *Urtica dioïca* L.

Neu is a good site for *Chrysoperla* spp. intake in food source due to its bocage structure with many tree species (Villenave *et al.*, 2005). The plum-trees, *Prunus* spp. bring necessary food for the end-diapausing adults from March. Then, the apple trees, *Malus* spp. flower in April. Hazelnut trees provide the pollen in winter and early spring, and in autumn their leafs are covered with honeydew, necessary to constitute the adults in reproductive diapause lipidic

reserves (Villenave *et al.*, in press). Few specimens strictly specialised to low vegetation were collected due to the small surfaces of herbaceous strata.

Number of collected specimens

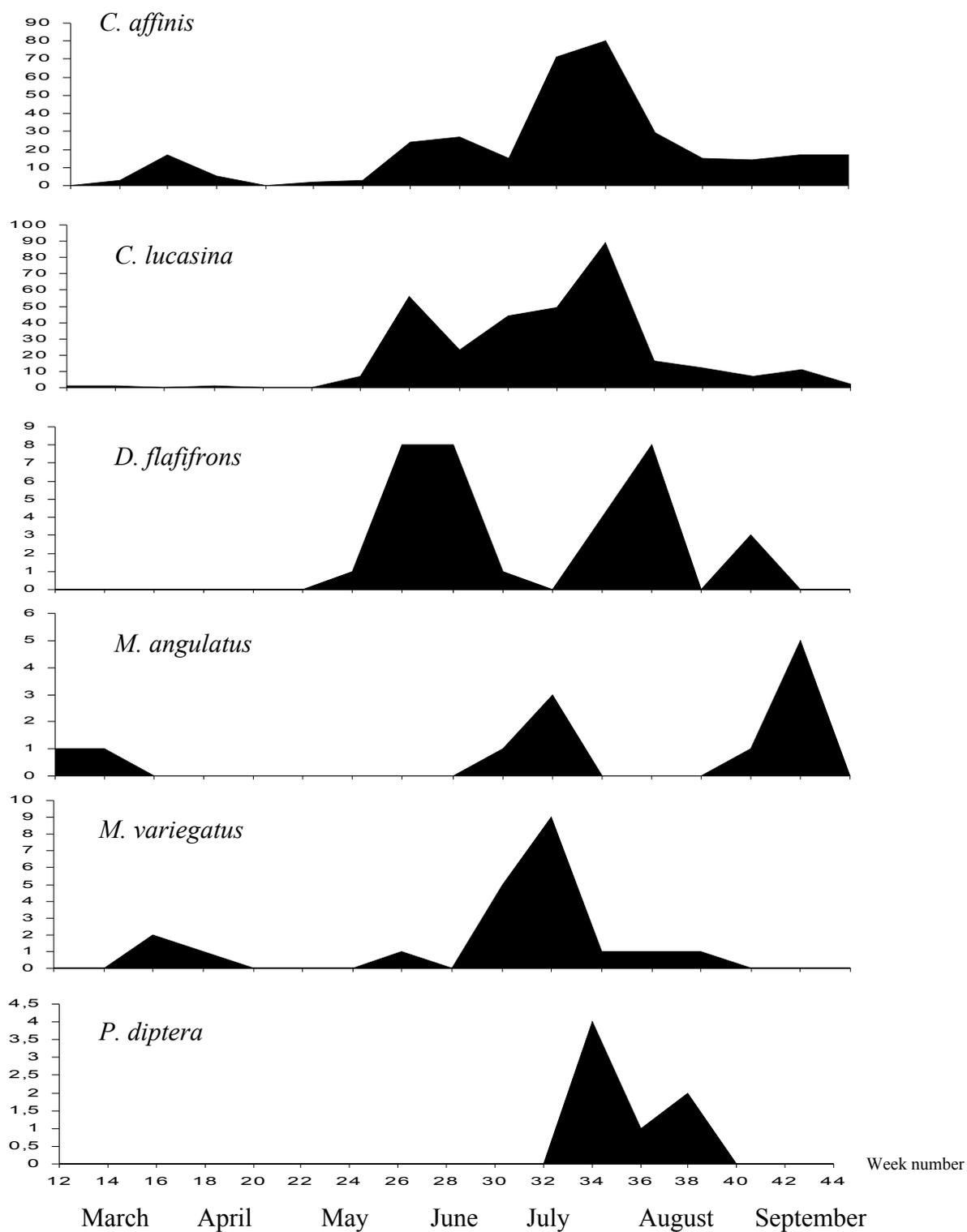


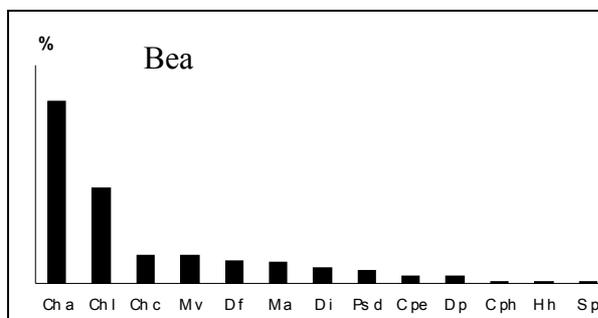
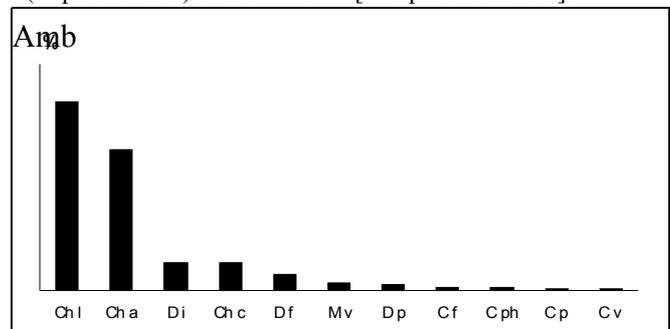
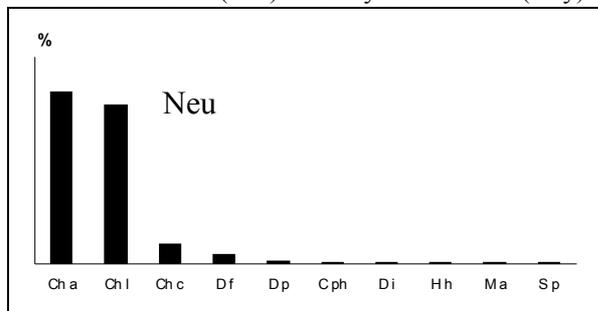
Fig. 1. Flight activity of adults of *Chrysoperla affinis*, *Ch. lucasina*, *Dichochrysa flavifrons*, *Micromus angulatus*, *M. variegatus* and *Psectra diptera* from March to October in cabbage crop environment in Northwestern France.

Indexes for each site in 2003	Neu	Amb	Bea
Margalef's Specific Richness (I_M)	1.21 (0.17) [0.60-1.21]	1.78 (0.15) [1.25-1.78]	2.29 (0.23) [1.46-2.29]
Shannon-Weaver's diversity (H')	1.02 (0.07) [0.85-1.14]	1.37 (0.07) [1.22-1.48]	1.70 (0.09) [1.46-1.83]
Hurlbert's equitability (E)	0.45 (0.05) [0.42-0.63]	0.52 (0.03) [0.48-0.61]	0.60 (0.05) [0.56-0.74]

Table 4. Calculated values of indices in 2003: Margalef's specific richness, Shannon-Weaver's specific diversity, Hurlbert's equitability on four studied sites, Neuvy en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb) and Beaufort-en-Vallée (Bea). SD (in parenthesis) and CT1-CT2 [in square brackets].

Indexes for each site in 2004	Neu	Amb	Bea	Noy
Margalef's Specific Richness (I_M)	1.30 (0.19) [0.65-1.30]	0.90 (0.12) [0.68-0.90]	1.51 (0.10) [1.29-1.51]	0.78 (0.20) [0.39-0.78]
Shannon-Weaver's diversity (H')	1.10 (0.10) [0.88-1.25]	1.15 (0.08) [0.96-1.28]	1.45 (0.11) [1.20-1.62]	0.79 (0.20) [0.27-1.01]
Hurlbert's equitability (E)	0.47 (0.06) [0.43-0.68]	0.66 (0.07) [0.57-0.84]	0.63 (0.06) [0.50-0.74]	0.45 - [0.00-0.99]

Table 5. Calculated values of indices in 2004: Margalef's specific richness, Shannon-Weaver's specific diversity, Hurlbert's equitability on four studied sites, Neuvy en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb), Beaufort-en-Vallée (Bea) and Noyant-la-Plaine (Noy). SD (in parenthesis) and CT1-CT2 [in square brackets].



- Chrysopa formosa* (C f)
- C. pallens* (C p)
- C. perla* (C pe)
- C. phyllochroma* (C ph)
- C. viridana* (C v)
- Chrysoperla affinis* (Ch a)
- C. carnea* (Ch c)
- C. lucasina* (Ch l)
- D. prasina* (D p)
- Hemerobius humulinus* (H h)
- Micromus angulatus* (M a)
- M. variegatus* (M v)
- Psectra diptera* (Ps d)
- Symphorobius pygmaeus* (S p)

Fig. 2. Repartition of lacewing species according to the studied sites, Neuvy en Mauves (Neu), Ambillou-Château (Amb) and Beaufort-en-Vallée (Bea), in 2003 and 2004 (from data of tables 2 and 3).

The land occupancy surfaces were compared at two different scales: farm and 2 km around (table 6 and fig. 4). Hedges and herbaceous stratum importance decreases at 2 km rayon scale and becomes similar. At this scale, the agricultural landscape around the studied sites (mixed woodland and pastureland, or open-field...) presents few influence on lacewing diversity. At the farm scale, the surrounding vegetation seems to play an important part for Neuroptera settlement. In Noy, an agroecosystem with no hedge, i.e. no shelter, few lacewings are present and only during the short period of carrot flowering, in last June. These specimens can be dispersal adults or adults in search for habitat. In Bea, Neu and Amb, hedges provide food and shelter for the diapausing generation in spring. Then, the first generation, present and coming from migrating specimens, increases in number. In autumn, hedges provide adapted food for the coming winter.

Conclusion

The Neuroptera assemblage was characterized by constant elements like species of a wide ecological range (*C. affinis*, *C. lucasina*, *C. formosa*, *C. pallens*, *C. perla*, *D. prasina*) or species generally favouring habitats with deciduous trees and shrubs (*C. viridana*). Species related to low vegetation (*C. phyllochroma*, *M. angulatus*, *M. variegatus*) occurred only singly and very rarely.

Species commonly found in field crops such as *Chrysoperla affinis*, *C. lucasina*, may be related to their association with phytophagous insects on crops.

The diversity and the abundance of Neuroptera are more important in the farmland with surrounding vegetation. Natural and semi-natural vegetation patches seem to play an important role in the maintenance and concentration of lacewing population, yet normally, some are migratory species such as *Chrysoperla* spp. to escape seasonal fluctuations (Duelli, 2001). Hedges and herbaceous stratum in field margins can contribute to the maintenance of lacewing assemblages with high species diversity inside the ecotone zone, used as lacewings reservoirs. They provide essential and alternative food sources, and suitable sites and microhabitats for mating, oviposition, sheltering, cocooning or overwintering. The most common uncultivated vegetation in agricultural landscape can be found in field margins,

frequently farming ecotones. There are numerous types of field margins according to their floral composition and structure, such as hedgerows, windbreak, shelterbelt, fence, ditch or weedy strip. Therefore, the hedges composed of tree and bushes are important for *C. affinis*, *C. lucasina* and *D. flavifrons* and herbaceous plants for *M. angulatus*, *M. variegatus* and *P. diptera*. The arborescent, bushy and herbaceous plants surrounding field crops must bring pollen and nectar for lacewings (Villenave *et al.*, 2005) but also for others predators and parasitoids (Hagen, 1976). The surrounding vegetation can improve their protection against the unfavourable climatic factors and serve as overwintering sites, e.g. ivy tufts for *C. lucasina*, dry leaves for *C. carnea* (Thierry *et al.*, 1994), and herbaceous plants for *Micromus* spp.

Acknowledgements

Thanks to “Direction Départementale de l’Equipement du Maine et Loire” (Angers) that provided the Ortho data bases (aerial photographs) and Scan25 (IGN, 1/25000 scale), to Bruno Deutsch (IMA, Angers) for the statistical assistance and to Véronique Beaujouan (INH) for the technical advice in landscape analysis.

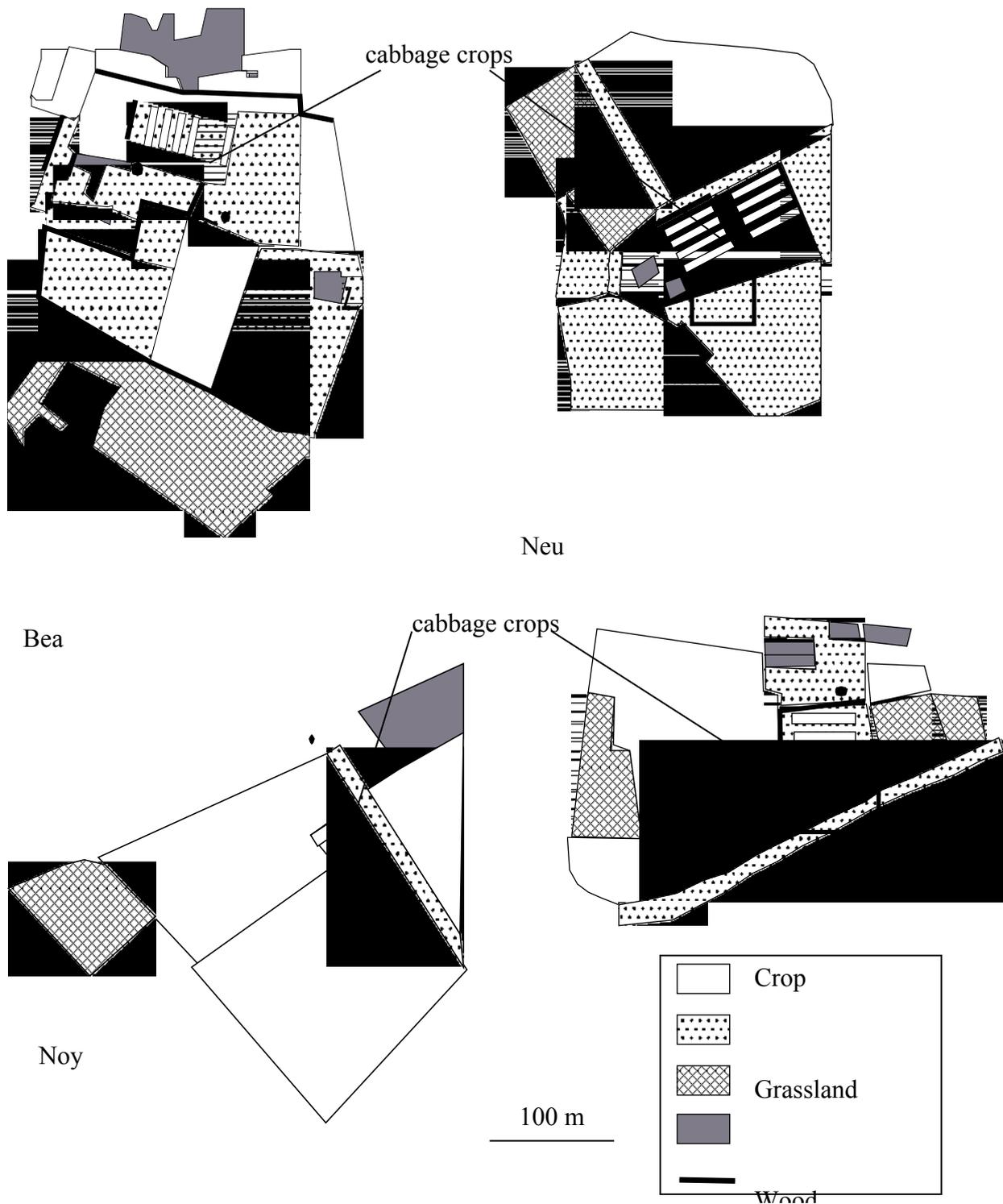
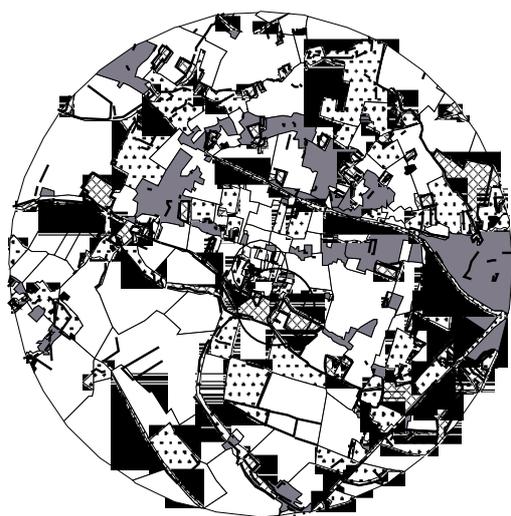
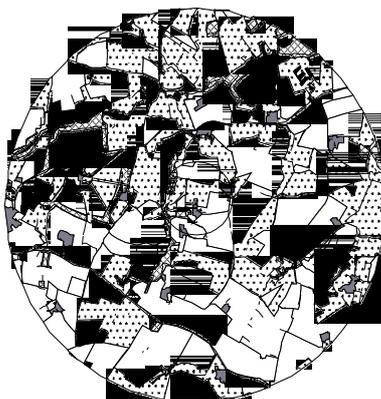


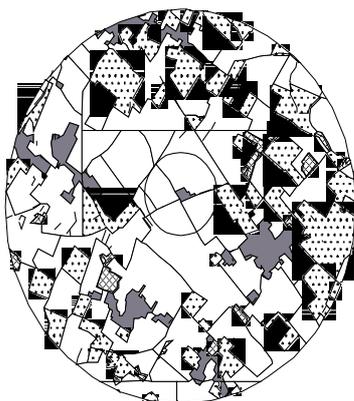
Fig. 3. Land use in the four studied agroecosystems in western France, Neuville en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb), Beaufort-en-Vallée (Bea) and Noyant-la-Plaine (Noy).



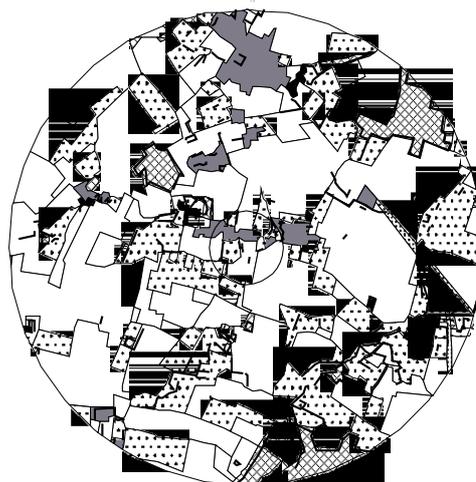
Bea



Neu



Noy



Amb



Km

Fig. 4. Landscapes around the 4 studied sites (2 km rayon), traced from 1: 15,000 air photographs. The studied agroecosystem is located in the centre of the circle.

Scale of analysis	Landscape	Neu	Noy	Amb	Bea
Farm	Land use (ha)				
	Crop	1.90 (28)	6.50 (81)	1.26 (18)	3.76 (45)
	Grassland	3.00 (45)	0	3.25 (46)	2.68 (32)
	Woodland	1.34 (20)	0	1.02 (15)	0.96 (11)
	Building	0.50 (7)	1.50 (19)	1.50 (21)	0.98 (12)
	Road	0	0	0	0
	Linear of hedges (m)	872	0	431	1085
2 km of rayon	Land use (ha)				
	Crop	635.24 (50)	873.75 (70)	814.70 (65)	728.87 (59)
	Grassland	471.28 (38)	253.78 (20)	292.35 (23)	241.87 (19)
	Woodland	95.50 (8)	30.46 (2)	763.02 (6)	114.15 (9)
	Building	37.78 (3)	92.27 (7)	60.90 (5)	150.21 (12)
	Road	10.47 (1)	10.20 (1)	7.79 (1)	15.20 (1)
	Linear of hedges (m)	57238	15538	30589	56437

Table 6. Land use (% in **bold**) and linear of hedges in the four agricultural landscapes in Northwestern France.

References

- Barbault, R., 1992. *Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution*. Masson. Paris. 274 pp.
- Barbosa, P., 1998. *Conservation Biological Control*. New York. Academic Press. 396 pp.
- Beisel, J.N, Thomas, S., Usseglio-Polatera, P., Moreteau, J.-C., 1997. Assessing changes in community structure by dominance indices: a comparative analysis. *J. Freshwater Ecol.* 11, 291-299.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Cœur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E., Lefeuvre, J.C., 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologia* 191, 1-26.
- Canard, M., Thierry, D., Cloupeau, R., 2002. Les chrysopes vertes communes comme prédateurs dans les cultures: mais quelles chrysopes? In *Annales Communications Orales, 2ème Conférence Internationale sur les moyens alternatifs de lutte contre les organismes nuisibles aux végétaux* (held 4-7 March 2002, Lille, France), pp. 572-578.
- Duelli, P., 1986. Flight activity patterns in lacewings (Planipennia. Chrysopidae). In: Gepp, J., Aspöck, H., Hölzel, H. (Eds.), *Recent Research in Neuropterology*. Privately printed. Graz. Austria, pp. 165-170.

- Duelli, P., 2001. Lacewings in field crops. In McEwen, P. K., New, T. R., Whittington, A. E. (Eds.), *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 158-171.
- Duelli, P., Henry, C.S., Brooks, S.J., Johnson, J.B., 1997. The *Chrysoperla carnea* complex. *Syst. Phylog.* 31, 10-12.
- Duelli, P., Obrist, M.K., Flückiger, P.F., 2002. Forest edges are biodiversity hotspots -- also for Neuroptera. In Sziráki, G. (Ed.), *Neuropterology 2000. Proceedings of the Seventh International Symposium on Neuropterology (6-9 August 2000, Budapest, Hungary)*. *Acta Zool. Acad. Scient. Hung.* 48 (2), 75-87.
- Hagen, K.S., 1976. Role of nutrition in insect management. *Proc. Tall Timbers Conf. on Ecological Animal Control by Habitat Management*, Feb. 28 - March 1, 1984. Gainesville, FL., pp 221-61.
- Henry, C.S., Brooks, S.J., Johnson, J.B., Duelli P., 1996. *Chrysoperla lucasina* (Lacroix): a distinct species of green lacewing confirmed by acoustical analysis (Neuroptera: Chrysopidae). *Syst. Entomol.* 21: 205-218.
- Henry, C.S., Brooks, S.J., Duelli, P., Johnson, J.B. 2002. Discovering the true *Chrysoperla carnea* (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. *Annals Entomol. Society Amer.* 95: 172-191.
- Kis, B., Nagler, C. & Mândru, C., 1970. *Fauna Republicii Socialiste România. Neuroptera (Plannipennia)*. *Insecta* 8 (6), 343 pp. Academia Republicii Socialiste România, Bucharest, Rumania.
- Lawton, J.H., Brown, V.K., 1993. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E.D., Mooney H.A. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*, Springer-Verlag, New-York, USA, pp 255-270.
- Malet, J.C., Noyer, C., Maisonneuve, J.C., Canard, M., 1994. *Chrysoperla lucasina* (Lacroix) (Neur., Chrysopidae), prédateur potentiel du complexe méditerranéen des *Chrysoperla* Steinmann: premier essai de lutte biologique contre *Aphis gossypii* Glover (Hom., Aphididae) sur melon en France méridionale. *Zeitschrift für Angewandte Entomol. [=J. Appl. Entomol.]* 118, 429-436.

- McEwen, P., New, T.R., Whittington, A.E., 2001. Lacewings in the Crop Environment. Cambridge University Press, Cambridge, 546 p.
- McEwen, P.K., Sengonca, C., 2001. Artificial overwintering chambers for *Chrysoperla carnea* and their application in pest control. In McEwen, P. K., New, T. R., Whittington, A. E. (Eds.), Lacewings in the crop environment. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 487-491.
- Miermont, Y., Canard, M., 1975. Biologie du prédateur aphidiphage *Eumicromus angulatus* (Neur., Hemerobiidae): études au laboratoire et observations dans le sud-ouest de la France. *Entomophaga* 20, 179-191.
- Monserrat, V.J., Marín, F., 1994. Plant substrate specificity of Iberian Chrysopidae (Insecta: Neuroptera). *Acta Oecologica* 15, 119-131.
- Monserrat, V.J., Marín, F., 1996. Plant substrate specificity of Iberian Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). *J. Nat. Hist.* 30, 775-787.
- Naeem, S., Li, S., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reability. *Nature* 390, 507-509.
- New, T. R., 1984. Chrysopidae: ecology on field crops. In: Canard, M., Séméria, Y., New, T. R. (Eds.), *Biology of Chrysopidae*, Dr. W. Junk Publishers: The Hague, pp. 160-167.
- Paulian, M., 1992. Eco-éthologie des pontes de chrysopes sur maïs en Roumanie (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). In: Canard, M., Aspöck, H., Mansell, M. W. (Eds.), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. Privately printed, Toulouse, France, pp. 303-310.
- Paulian, M., Thierry, D., Deutsch, B., Canard, M., 2003. Quantifying biodiversity in ecosystems by green lacewing assemblages. II. An example for evidencing chronological changes in agroecosystems (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) [abstract]. In: Kövics, G. J. (Ed.), *Proceedings, 3rd International Plant Protection Symposium at Debrecen University (15-16 October 2003, Debrecen, Hungary)*. Debrecen University, Debrecen, pp. 248-249.
- Shannon, C. E., Weaver, W., 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, Ill.
- Simonjan, L.G. Ter, Bushtshik, TN, Voskresenskaja, VN, 1982. Biological control of pests in vegetable plantings. *Acta Ent. Fenn.* 40, 33-35.

- Stelzl, M., Hassan, S. A., 1992. Über die Zucht von *Micromus angulatus* Steph. (Neuropteroidea, Hemerobiidae), einer neuen Nützlingsart zur Bekämpfung von weichhäutigen Schadarthropoden in Gewächshäusern. Zeitschrift für Angewandte Entomologie [=J. Appl. Entomol.] 114, 32-37.
- Stelzl, M., Devetak, D., 1999. Neuroptera in agricultural ecosystems. Agric. Ecosyst. Environ. 74, 305-321.
- Szentkirályi, F., 1991. Reproductive numerical response of chrysopids and hemerobiids (Neuropteroidea) to aphids on the common thistle, *Carduus acanthoides* L. In: Polgár, L., Chambers, R. J., Dixon, A. F. G., Hodek, I. (Eds), Behaviour and impact of Aphidophaga. Academic Publishing, The Hague, pp. 273-280.
- Szentkirályi, F., 1997. Seasonal flight patterns of some common brown lacewing species (Neuroptera, Hemerobiidae) in Hungarian agricultural regions. Biologia 52, 291-302.
- Szentkirályi, F., 2001. Ecology and habitat relationships. In: McEwen, P. K., New, T. R., Whittington, A. E. (Eds.), Lacewings in the crop environment. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 82-115.
- Thierry, D., Cloupeau, R., Jarry, M., 1994. Variation in the overwintering ecophysiological traits in the common green lacewing west Palearctic complex (Neuroptera, Chrysopidae). Acta Oecologica 15, 593-606.
- Thierry, D., Cloupeau, R., Jarry, M., 1996. Distribution of the sibling species of the common green lacewing *Chrysoperla carnea* (Stephens) in Europe (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). In: Canard, M., Aspöck, H., Mansell, M. W. (Eds.), Pure and Applied Research in Neuropterology. Privately printed. Toulouse. France, pp. 233-240.
- Thierry, D., Cloupeau, R., Jarry, M., Canard, M. 1998. Discrimination of the West-Palaeartic *Chrysoperla* Steinmann species of the *carnea* Stephens group by means of claw morphology (Neuroptera, Chrysopidae). In Panelius, S. P. (ed.). Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology (13-16 July 1997, Helsinki, Finland). Acta Zool. Fenn. 209: 255-262.
- Thierry, D., Rat-Morris, E., Çaldumbide, C., 2002. Selective attractivity of artificial overwintering chambers for the common green lacewing species of the *Chrysoperla carnea*

(Stephens) complex in western Europe (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zool. Acad. Scient. Hung.*, 48 (2), 351-357.

Thierry, D., Deutsch, B., Paulian, M., Villenave, J., Canard, M.,: Quantifying biodiversity in ecosystems by green lacewing assemblages. I. A valuable method to do (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). *Agronomie* 25, in press.

Trouvé, C., Thierry, D., Canard, M., 2002. Preliminary survey of the lacewings (Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae) in agroecosystems in northern France, with phenological notes. In Sziráki, G. (Ed.). *Neuropterology 2000. Proceedings of the Seventh International Symposium on Neuropterology (6-9 August 2000, Budapest, Hungary)*. *Acta Zool. Acad. Scient. Hung.* 48 (2), 359-369.

Tverdyukov, A.P., Nikonov, P.V., Yushchenko, N.P., 1993. *Boverin. Zashchita Rastenii Moskva* 12, 43.

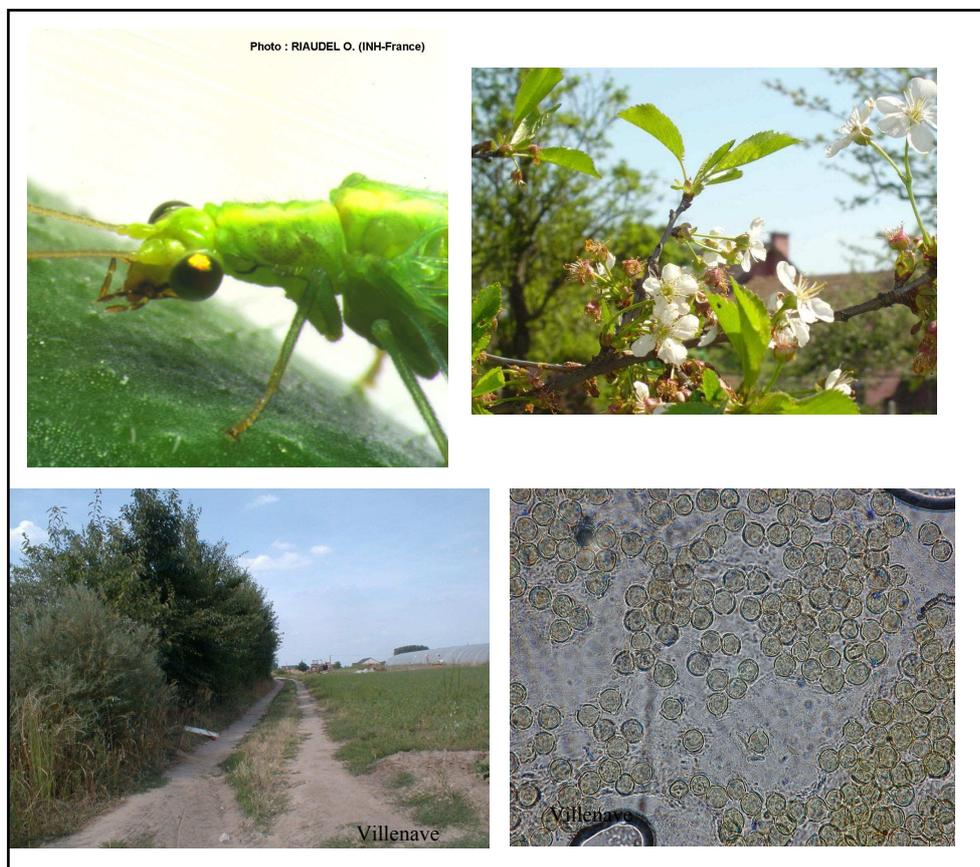
Villenave, J., Thierry, D., Al Mamun, A., Lodé, T., Rat-Morris, E., 2005. The pollens consumed by *Chrysoperla lucasina* and *Ch. affinis* (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France. *Aphidophaga 9 Proceedings. Eur. J. Entomol.* 102 (3), 547-562.

Villenave, J., Thierry, D., Rat-Morris, E., Lodé, T. Flight activity and movements of the sibling species of the *Chrysoperla carnea* (Stephens) complex (Neuroptera: Chrysopidae) in agricultural landscapes in western France.

Yarkulov, F.Y., 1986. The biological method in greenhouses in the Maritime Territory. *Zashchita Rasteniy, Moskva* 12, 20-21.

Chapitre IV : Ecologie comportementale de deux espèces jumelles du complexe *Chrysoperla carnea*

(Stephens)



Le sous chapitre « Neuroptera assemblages in agricultural landscape of western France » a traité de la relation entre la structure du paysage (présence de la végétation environnante, arbres, arbustes, plantes herbacées) et la diversité en Névroptères dans les exploitations.

Effectivement, la diversité des arthropodes est en corrélation avec la diversité des habitats car les espèces dites multihabitats en particulier utilisent au cours de leur cycle de vie plusieurs éléments de cette mosaïque (Duelli *et al.*, 1999). Chez les Névroptères, les espèces dominantes sont celles du complexe *Chrysoperla carnea*, *C. affinis* et *C. lucasina*, espèces multihabitats, qui ont des mouvements individuels entre ces éléments. Comme les cultures sont des habitats temporaires, ces espèces sont adaptées à faire de grands déplacements, vols de migration et de dispersion.

Nous avons choisi comme modèles les deux espèces *C. affinis* et *C. lucasina* pour connaître les habitats, éléments du paysage, nécessaires à la survie des Névroptères. Une étude de leur écologie (type d'alimentation, habitats...) a été réalisée avec pour objectif de clarifier leur comportement de déplacement dans les agroécosystèmes.

Différentes méthodes ont été utilisées :

- des collectes des deux espèces dans les diverses strates, i.e. habitats,
- l'analyse du contenu stomacal ; le contenu du tube digestif nous renseignera sur le comportement alimentaire, c'est à dire les pollens consommés, dont la connaissance permet l'analyse de la ressource florale utilisée et donne des informations sur les mouvements entre l'environnement immédiat et les cultures,
- un inventaire par piège à succion de 12 m de haut pour suivre les vols de migration et de dispersion, les chrysopes étant en migration ou en dispersion quand elles volent à plus de 7 m de haut.

Ces études sont présentées sous la forme de deux articles et d'un paragraphe. Le premier article, publié dans la revue *European Journal of Entomology*, « **The pollens**

consumed by common green lacewings *Chrysoperla* spp. (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France », présente les plantes consommées par *C. affinis* (= *C. carnea sensu* Henry) et *C. lucasina* dans les agroécosystèmes étudiés dans l'ouest de la France de mars à août 2004.

Le deuxième article, publié dans la revue *European Journal of Entomology*, « **Pollen choice by the *Chrysoperla* species (Neuroptera: Chrysopidae) occurring in the crop environment in western France** », présente l'analyse du comportement alimentaire et de l'utilisation de la ressource florale par *C. affinis* et *C. lucasina*. La liste des pollens consommés est comparée avec celle des plantes présentes dans les sites étudiés.

Un troisième paragraphe, préfiguration d'un article en préparation, « **L'activité de vol des espèces jumelles du complexe *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae) dans le paysage agricole de l'Ouest de la France** », présente les activités de vol et les déplacements des deux espèces au sein des agroécosystèmes, entre la végétation environnante et les cultures pour pouvoir assurer leur cycle de vie complet au cours de l'année.

**The pollens consumed by common green lacewings *Chrysoperla*
spp. (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in
western France**

Johanna VILLENAVE¹, Dominique THIERRY², Abdullah Al MAMUN³, Thierry LODÉ⁴
and Elizabeth RAT-MORRIS¹

¹Institut National d'Horticulture, Unité de protection des plantes, 2 rue Le Nôtre,
F-49045 Angers, France

²Université Catholique de l'Ouest, Département des sciences de la vie et de la terre, 44 rue Rabelais,
F-49000 Angers, France

³Department of Zoology, University of Dhaka, Dhaka-1000, Bangladesh

⁴Laboratoire d'Ecologie Animale, U.F.R. Sciences, Université d'Angers, Campus de Belle-Beille,
F-49045 Angers, France

European Journal of Entomology. 2005. 102 (3) : 547-552.

Neuroptera, Chrysopidae, *Chrysoperla*, common green lacewing, cabbage crop environment, pollen, ecophysiology, attractive plants

Abstract. The pollens consumed by common green lacewings *Chrysoperla* spp. in crop environment in western France, were analysed. The diverticulum contents including quantity of pollen of *Chrysoperla* adults were analysed to compare a feeding behaviour between the sexes. Females consume more pollen than males. The feeding behaviour of the two main species present was compared, yielding new insights into differences between species within the complex *Chrysoperla carnea* (Stephens)._

Introduction

The need for food of high quality for the West European market has been significantly increasing so that Integrated Pest Management (IPM) and organic farming are now becoming a concern for agriculture. Crops must be harvested free of chemicals and their protection against phytophagous pests must be increasingly managed by alternative methods. In this way, naturally occurring generalist predators may play a key role in crop protection.

Barbosa (1998) emphasised the need to attract natural enemies to crop environments (Conservation Biological Control). Field crops are temporary habitats. Part of the year, they are inhospitable. The strategy of field-crop specialist insects can be migration within an heterogeneous habitat (Ronce and Kirkpatrick, 2001). A more heterogeneous vegetation bordering or surrounding cultivated areas supplies sites for oviposition and overwintering and a wider food choice for beneficial organisms, serving them as shelters (Thies and Tschardt, 1999; Nicholls and Altieri, 2002) in part through diversification of plant species (Theunissen and Den Ouden, 1980; Baliddawa, 1985). Thus, Van Emden (1965) noted that Brassicaceae bordering uncultivated fields were less damaged by *Brevicoryne brassicae* because syrphid predators were more abundant. The presence of weeds and wild plants in agroecosystems provides significantly more pollen and nectar as food for natural enemies in and around fields (Cowgill *et al.*, 1993; Colley and Luna, 2000).

Strategies to attract beneficial insects and enhance biological control of crop pests in adjacent fields (Kloen and Altieri, 1990; White *et al.*, 1995) have been studied through plant observation (Yeboah Gyan and Woodell, 1987; Kaitazov & Kharizanov, 1976) and food supply analyses (Bozsik, 1994). Most studies have been carried out on pollinators (Yeboah Gyan and Woodell, 1987; Aupinel *et al.*, 2001), pests (Lingren *et al.*, 1993), or entomophagous insects (Colley and Luna, 2000). Only a few such studies have been carried out on Neuroptera (Stelzl, 1991; Bozsik, 1992). The green and brown lacewings show many favourable traits such as wide prey range and high voracity (Duelli, 2001). The green lacewings include *Chrysoperla* Steinmann species of the *carnea* Stephens group (Thierry *et al.*, 1992; Brooks, 1994; Henry *et al.*, 2001, 2002) and are widely used in IPM (New, 1975,

1999; Brooks, 1994). The most abundant of these species in western France (Thierry *et al.*, 2003) are *Ch. lucasina* (Lacroix) (Henry *et al.*, 1996) and *Ch. carnea* (Stephens) sensu Henry*, the so-called “common green lacewing” in cabbage crops (Villeneuve, unpubl. data). Their life history is complex: larvae are entomophagous while the adults are palynophagous and can live both in the arborescent and herbaceous strata. Adults do not show plant specificity (Monserrat & Marin, 1994; Gruppe & Schubert, 2001). Their migration is complex with three types of flight behaviour: migration flights to overwintering sites after diapause induction in late summer (Thierry *et al.*, 1994), migration back to field crops in spring, and preoviposition migration flights to new habitats with aphid colonies (Duelli, 2001).

The present study contributes to the clarification of chrysopid flight behaviour in the crop environment. Consideration of sources of pollen found in the lacewing diverticulum reveals amplitude and frequency of *Chrysoperla* migration in the crop environment in western France. The feeding behaviour is analysed, yielding new insights concerning the status and behaviour of species within the complex *Chrysoperla carnea*.

Material and methods

Investigations were conducted in the Loire Valley in western France, in agricultural zones of vegetable crops (market gardening). The different sampling sites are managed with different cultural techniques: conventional, IPM, and strictly organic farming. All sites include cabbage crops, three sites had seed production and one site had vegetable production with organic farming. Lacewings were sampled regularly during the growing season, from March to August 2004. In spring, *Chrysoperla* spp. live and feed in the arborescent stratum. In summer, they stay in their resting places in the trees and fly to the low vegetation during the twilight for feeding, copulation and oviposition (Duelli, 1986). Therefore, every 15 days, from March to April, we collected lacewings during the day, and from June to August we collected during the day in the arborescent stratum, and during the twilight in the herbaceous stratum.

- Survey of Chrysopidae

* = *Chrysoperla affinis* (Stephens, 1836) sensu Thierry

For the herbaceous stratum, we used a mobile vacuum device for 10 minutes at each sampling occasion. In the canopy, we made two hundred hand net sweeps.

- Pollen analysis

Specimens collected were killed at -80°C and kept in a freezer. Thus, the pollen was not damaged. We extracted the oesophageal diverticulum of adults, which is the part of the gut where the pollen is stored and not yet digested (fig.1). The diverticulum was opened on a microscope slide. After lipid extraction with diethyl ether, the pollen grains from the diverticulum were placed on a slide with glycerin jelly (Kaiser foun, Merck Eurolab) containing basic fuchsin as a stain.

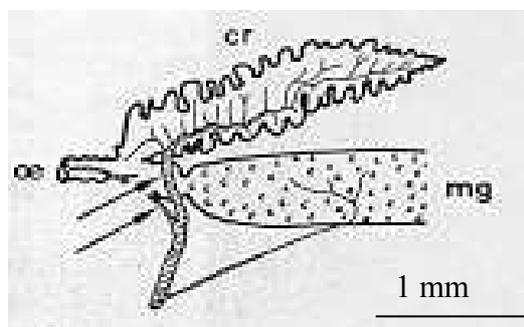


Fig. 1. Structures of gut of an adult chrysopid.

Abbreviations : oe = oesophagus ; cr = crop

(diverticulum) ; mg = midgut. (Canard *et al.*, 1990).

It is necessary to use only as much jelly as occupies exactly the space beneath the coverslip without undue pressure being applied (Hyde & Adams, 1958). Pollen grains were observed with an optic microscope x 400 (Olympus BH-2 with objective SPlan40, x40).

The pollen grains were determined to family or species level at x 400. To quantify the amount of pollen, the slides were observed at x 20 and the total number of pollen grains in the diverticulum was estimated, taking in account its size, which ranges from 2mm (empty crop) to 3mm (full crop).

- Statistical analysis

An analysis of variance was used to compare the means of two samples (Scherrer, 1984). The size of samples can be large or small. The logarithm of the quantity of pollen grains was analysed (to meet assumptions of normality in the analyses).

Results and discussion

Pollens in the food ingested

From March to August 2004, 157 *Chrysoperla* adults were collected, and therefore 157 slides were observed. The number of pollen grains varied from 0 to 12000 grains with a mean number of 432 (SD = 1647) per adult diverticulum. Pollen of about 40 plant species were observed (table 2), but the mean number of plant species observed was only 1.99 per adult (maximum six). The diverticula never contained a large variety of pollen.

Feeding during the flight periods and during the day

From March to May

From March to May, *Chrysoperla* spp. adults feed in the arborescent and herbaceous strata. About 35 % of the specimens collected during this period had an empty diverticulum. The quantity of pollen grains found in diverticula adults collected from the two strata was not significantly different: 1715 (mean number) in the arborescent stratum and 575 in the herbaceous stratum (fig. 2) (after log transformation $F_c = 0.95 \ll F_\alpha = 4.54$, $\alpha = 0.05$, $df = 16$). Among the lacewings with diverticula that contained pollen grains, we observed pollen of arbored plants in 89 % of the specimens collected in the trees, versus in only 37 % of those specimens collected in the herbaceous stratum. It seems difficult to conclude that the adults feed in the stratum they live in.

In the arborescent stratum, the main plant family represented by pollen grains in *Chrysoperla* diverticula was Rosaceae, and included such plants as *Prunus* sp., *Spiraea* sp., *Pyrus pyraeaster* and *Amelanchier* sp. (42 % of specimens with Rosaceous pollen contents). The other families represented were Caprifoliaceae (*Sambucus* sp), Betulaceae (*Corylus avellana*), Taxaceae and Pinaceae (*Pinus* sp.). In March-April, the flowering trees in the crop environment are mainly Rosaceae.

In the herbaceous stratum, the main plant families represented by the pollens found in *Chrysoperla diverticula* were firstly Brassicaceae (*Capsella* sp., *Brassica rapae* and *B. napus oleifera*) (29 % of specimens with pollen contents), and secondarily Caryophyllaceae (*Cerastium* sp...) (24 %) and Asteraceae (*Senecio* sp...) (8 %) (tables 1 and 2).

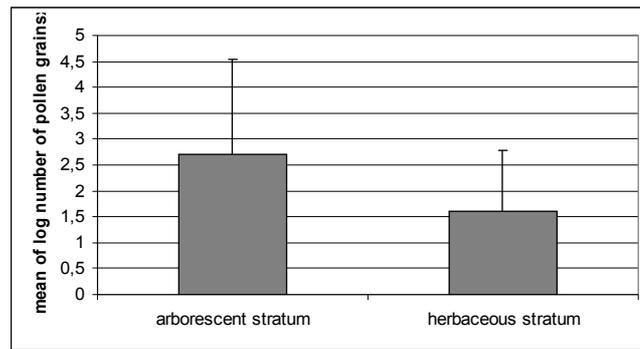


Fig. 2. Comparison of the mean of the log number of pollen grains observed in 32 *Chrysoperla* spp. adults diverticulum contents (50 % empty). Adults collected in the arborescent (mean of log number = 2.70, SD = 1.82) and herbaceous (mean of log number = 1.60, SD = 1.19) strata, from March to May 2004 in field environments in western France.

From June to August, the pollen analysis seems to confirm the observations of Principi & Canard (1984) and Duelli (1986): Chrysopidae are considered mainly nocturnal fliers in the herbaceous stratum whereas during the day the arborescent stratum is their resting place. The mean pollen quantity in specimens collected during the day is very low because the pollen have apparently been digested ($F_c = 5.26 \gg F_\alpha = 3.95$, $\alpha = 0.05$, $df = 85$) (fig.3).

About 24 % of lacewings collected by day in this period had empty diverticula. The major plant families found were: (i) for wild plants, Chenopodiaceae (54 % of *Chrysoperla* crops with pollen contents), Gramineae (33 %), Asteraceae (10 %), (ii) for field crops, Liliaceae (26 %: leek, *Allium porrum* present on the sites), Brassicaceae (19 %: *Brassica oleracea*) and Apiaceae (18 %: carrot, *Daucus carota* present on one site) (tables 1 and 2).

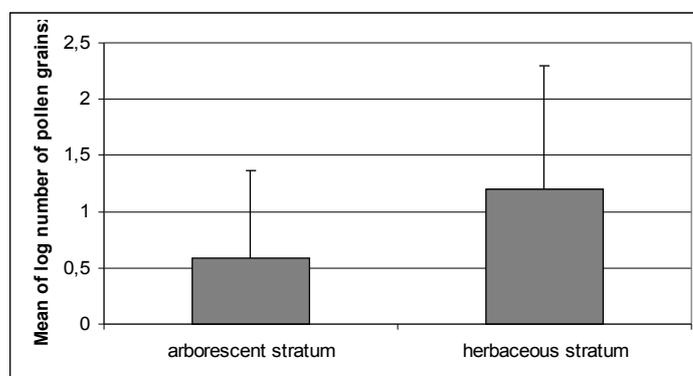


Fig. 3. Comparison between the diverticulum contents of 125 *Chrysoperla* adults (32 % empty) collected in the arborescent stratum (mean of log number = 1.20, SD = 1.13) during the day and in the herbaceous stratum (mean log number = 0.59, SD = 0.60) during the twilight, from June to August 2004 in field environments in western France.

Family	Species \ week rank	March		April		May		June		July		August	
		12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34
Apiaceae	<i>Daucus carota</i>									■	■		
	<i>Apium, Aethusa</i>												■
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> sp									■	■	■	■
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia clematitis</i>			■									
Asteraceae	<i>Cirsium arvense</i>										■		
	<i>Senecio</i> sp			■								■	
	<i>Helianthus annuus</i>											■	
Betulaceae	<i>Corylus avellana</i>			■									
	others												
Brassicaceae	<i>Capsella bursa-pastoris</i>		■	■									
	<i>Brassica oleracea</i>											■	■
	<i>Brassica rapae</i>				■								
Caprifoliaceae	<i>Sambucus</i> sp			■									
Caryophyllaceae	<i>Cerastium</i> sp		■										
	<i>Stellaria</i> sp			■									
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium</i> sp									■	■	■	■
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp				■					■			■
Ericaceae	<i>Vaccinium</i> sp											■	■
Fabaceae	<i>Coronilla</i> sp												■
	<i>Medicago sativa</i>											■	
	others											■	■
Gramineae										■	■	■	
Lamiaceae	<i>Lamium purpureum</i>			■									
Liliaceae	<i>Allium porrum</i>											■	■
Ranunculaceae	<i>Ranunculus bulbosus</i>		■										
	others												■
Rosaceae	<i>Amelanchier</i> sp			■									
	<i>Malus domestica</i>			■									
	<i>Prunus avium</i>		■		■								
	<i>Pyrus pyraster</i>			■									
	<i>Spiraea</i> sp			■									
	others		■	■	■								
Solanaceae	<i>Lycopersicum esculentum</i>												■
Taxaceae	<i>Taxus baccata</i>			■									
Tiliaceae	<i>Tilia</i> sp												■
Urticaceae	<i>Urtica dioica</i>											■	

Table 1. Plant species consumed by *Chrysoperla* spp. from March to August 2004 in western France: black squares indicate the periods in which pollen grains of a particular plant species were found in the diverticula of adult lacewings.

Food according to sex status

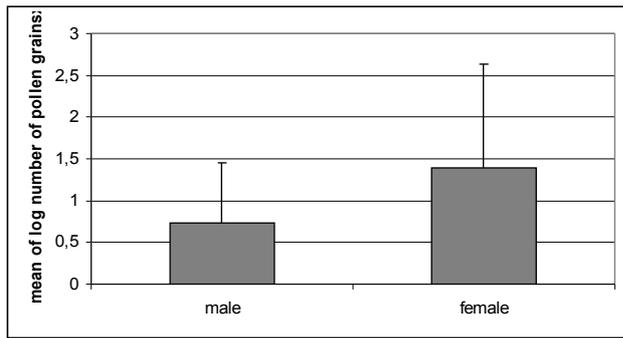


Fig. 4. Comparison between the mean number of pollen grains present in the diverticula of male (SD = 0.72) and female (SD = 1.23) of 157 *Chrysoperla* (77 males, 80 females) collected from March to August 2004 in field environments in western France.

Diverticula of *Chrysoperla* females contained significantly more pollen grains (mean number = 1137) than did those of males (mean number = 44) (after log transformation $F_c = 8.87 \gg F_\alpha = 3.96$, $\alpha = 0.05$, $df = 84$, significant difference) (fig. 4). Furthermore, 59 % of empty diverticula belong to males. The results of pollen analyses suggest that male energetic needs are limited to precopulatory searching.

Comparison between the sibling species

The ecological demands and biological traits are similar for the two species of lacewings present in crops of western France. *Chrysoperla lucasina* is a holomediterranean species (Henry *et al.*, 1996; Thierry *et al.*, 1996; Aspöck *et al.*, 2001) and is more adapted to high temperatures, while the other species is a North European species (Thierry *et al.*, 1996). Both species feed in low vegetation (field and herbaceous stratum) beginning in later spring. Our results show a difference in food consumed between these green lacewings (table 2). The number of different plant species consumed is very low compared to the total possible range. According to Monserrat and Marin (1994), *Chrysoperla carnea s. lat.* has no preference for plant family or species because it has been found in all types of vegetation. However, separating sibling species of the *carnea*-complex reveals differences in feeding habits and behaviour. The high ecological versatility of these lacewings facilitates colonisation of various habitats (arborescent and/or herbaceous strata). However, we can see a difference in

the range of plant species chosen by the two species, with the common green lacewing feeding on more species of plants than does *Ch. lucasina*. We found a total of 22 plant families and about 40 different species for the common green lacewing, versus 11 plant families and about ten species for *Ch. lucasina* (table 2). So *Ch. carnea* sensu Henry is a more polyphagous species than is *Ch. lucasina*.

Both species consume the pollen of flowering plants such as leek (*A. porrum*), carrot (*D. carota*), cabbage or rape (*Brassica* sp) (table 2). However, *Ch. lucasina* seems to prefer field crops and other herbaceous plants while *Ch. affinis* seems to consume the pollens of trees and herbaceous plants. Furthermore, 88 % of *Ch. lucasina* were collected in June when the low vegetation is flowering. *Ch. lucasina* is then specialised in field crops. In previous studies, e.g. Monserrat & Marin (1994), it was not possible to separate the species among *carnea* group, and that may explain the differences in our results versus those of these previous studies.

Our results for feeding behaviour corroborate the studies on the *carnea* complex : life history and biology (Tauber & Tauber, 1973; Duelli *et al.*, 1997; Henry *et al.*, 1999; Ventura *et al.*, 2000), ecophysiology (Thierry *et al.*, 1994) and ecology (Henry *et al.*, 1996, 2001; Paulian, 2001), characterised, for example, by the way of overwintering (Thierry *et al.*, 1998 ; 2002).

According to Paulian (2001), *Ch. lucasina* is more frequent and abundant in field crops and on herbaceous plants, where it is the first species to appear in spring, while the common green lacewing is rather a more frequent tree canopy inhabitant.

Because much variability occurs among individuals in all analyses, our conclusions must be confirmed by further studies. In addition, the presence of pollen in diverticula can also be misleading because lacewings adults feed frequently on honeydew in which pollen grains have become stuck and are therefore also consumed (Duelli, 1999).

Alternative methods to attract beneficial organisms for conservation biological control may consist in growing plants that are preferred as pollen sources for green lacewings in the field neighbourhood. These might include Rosaceae, Caprifoliaceae, Betulaceae and Pinaceae as trees and Caryophyllaceae, Asteraceae, Gramineae and Chenopodiaceae as herbaceous plants

for *Ch. carnea* sensu Henry; and mainly herbaceous plants as Brassicaceae, Gramineae, Apiaceae and Asteraceae for *Ch. lucasina*.

We assume that the adult chrysopids feed on a narrow range of pollen species, that occur mainly in the habitats in which they spend most time. Chrysopidae seem to feed near their resting-place with the bordering crop-vegetation being reservoir habitats for *Chrysoperla* spp. To test this hypothesis further, relations between plants occurring in the agroecosystems and the pollens consumed by *Chrysoperla*, and the possible choice or selection of food by these lacewing species will be investigated. In addition, pollen analysis can be used to study the *Chrysoperla* migration flight from March to October.

	<i>Chrysoperla carnea</i>		<i>Chrysoperla lucasina</i>	
	Plant family observed in diverticulum (%)	% of consuming adults	Plant family observed in diverticulum (%)	% of consuming adults
Apiaceae	9.65	4.17	4.65	2.03
Aquifoliaceae	0.88	0.004	---	---
Aristolochiaceae	1.75	0.05	---	---
Asteraceae	5.26	3.15	18.60	0.27
Betulaceae	1.75	0.03	---	---
Brassicaceae	18.42	16.49	9.30	33.67
Caprifoliaceae	0.88	0.01	---	---
Caryophyllaceae	7.89	4.28	---	---
Chenopodiaceae	20.18	5.12	39.53	1.43
Amaranthaceae				
Ericaceae	---	---	2.33	0.02
Euphorbiaceae	2.63	0.03	---	---
Fabaceae	6.14	0.58	11.63	0.26
Gramineae	16.67	0.75	23.26	0.09
Lamiaceae	0.88	0.20	---	---
Liliaceae	5.26	0.05	27.91	62.10
Pinaceae	7.02	0.06	---	---
Plantaginaceae	0.88	0.02	---	---
Polygonaceae	0.88	0.24	---	---
Ranunculaceae	1.75	0.49	---	---
Rosaceae	12.28	62.40	4.65	0.08
Solanaceae	2.63	1.83	---	---
Taxaceae	0.88	0.004	---	---
Tiliaceae	---	---	2.33	0.002
Urticaceae	4.39	0.03	6.98	0.05

Table 2. Comparison of diverticulum contents (pollen) of 114 adults of *Chrysoperla carnea* sensu Henry and 43 adults of *Ch. lucasina*: plant families and species observed; proportion (%) of adults consuming the family plant. Plant families ranked by alphabetic order.

ACKNOWLEDGEMENTS. Thanks to Dr Michel Canard (Toulouse) for the technical advice and assistance, to Dr Pierrick Aupinel and Jean-François Odoux (INRA, Le Magneraud) for transmission of cognition on pollen analysis, and to Pr Michel Basle (Faculty of Medicine, Angers) for the equipment loan. Thank also to Kevin Maugrain (Angers) for reviewing the English version of the manuscript.

REFERENCES

- ASPÖCK H., HÖLZEL H. & ASPÖCK U. 2001: Kommentierter Katalog der Neuropterida (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. *Denisia* 2: 1-606.
- AUPINEL P., GENISSEL A., TASÉI J.-N., PONCET J. & GOMOND S. 2001: Collection of spring pollens by *Bombus terrestris* queens. Assessment of attractiveness and nutritive value of pollen diets. *Acta Horticulturae (ISHS)* 561: 101-105.
- BALIDDAWA C.W. 1985: Plant species and crop pest control. An analytical review. *Insect Science and its Application* 6 (4): 479-487.
- BARBOSA P. 1998: Conservation Biological Control. New York. Academic Press. 396p
- BOZSIK A. 1992: Natural adult food of some important Chrysopa species (Plannipennia: Chrysopidae). *Acta Phytopatologica et Entomologica Hungarica* 27 (1-4): 141-146.
- BOZSIK A. 1994: Impact of vegetational diversity on structure parameters of chrysopid assemblages. *Redia* 77: 69-77.
- BROOKS S. J. 1994: A taxonomic review of the common green lacewing genus *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). Bulletin of the Natural History Museum, *Entomology* 63: 137-210.
- CANARD M., KOKUBU H. & DUELLI P. 1990: Tracheal trunks supplying air to the foregut and feeding habits in adults of European green lacewing species (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp 277-286 in Mansell, M. W.; Aspöck H. (eds.). *Advances in Neuropterology*. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology Pretoria. 298 pp.
- COLLEY M.R. & LUNA J.M. 2000: Relative attractiveness of potential beneficial insectary plants to aphidophagous hoverflies (Diptera : Syrphidae). *Environmental Entomology* 29 (5): 1054-1059.
- COWGILL S.E., WRATTEN S.D. & SOTHERTON N.W. 1993: The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae) on farmland. *Annual Applied Biology* 122: 223-231.
- DUELLI P. 1986: Flight activity patterns in lacewings (Planipennia. Chrysopidae). Pp. 165-170 in Gepp. J.; Aspöck. H.; Hölzel. H. (eds.). *Recent Research in Neuropterology*. Privately printed. Graz. Austria. 176 pp.

- DUELLI, P. 1999: Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen (Neuroptera: Chrysopidae). *Stapfia* 60: 35-48.
- DUELLI P. 2001: Lacewings in field crops. Pp. 158-171 in McEwen. P. K.; New. T. R.; Whittington. A. E. (eds.). *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press. Cambridge. 546 pp.
- DUELLI, P.; HENRY, C. S.; BROOKS, S. J.; JOHNSON, J. B. 1997: The *Chrysoperla carnea* complex. *Systematic Phylogeny* 31: 10-12.
- EMDEN H.F. VAN 1965: The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *Scientific Horticulture* 17: 121-136.
- GARA R.I., GEISZLER D.R. & LITCKE W.R., 1984 : Primary attraction of the mountain pine beetle to lodgepole pine in Oregon. *Annals of the Entomological Society of America* 77 : 333-334.
- GRUPPE A. & SCHUBERT H. 2001: The spatial distribution and plant specificity of Neuropterida in different forest sites in southern Germany. *Beiträge zur Entomologie* 51: 517-527.
- HENRY C. S., BROOKS S. J., JOHNSON J. B. & DUELLI P. 1996: *Chrysoperla lucasina* (Lacroix): a distinct species of green lacewing. confirmed by acoustical analysis (Neuroptera: Chrysopidae). *Systematic Entomology* 21: 205-218.
- HENRY C. S., WELLS M. L. M., SIMON, C. M. 1999: Convergent evolution of courtship songs among cryptic species of the *carnea*-group of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysoperla). *Evolution* 53: 1165-1179.
- HENRY C. S., BROOKS S. J., THIERRY D., DUELLI P. & JOHNSON J. B. 2001: The common green lacewing (*Chrysoperla carnea* s. lat.) and the sibling species problem. Pp. 29-42 in McEwen P. K.; New T. R.; Whittington A. E. (eds.). *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press. Cambridge. 546 pp.
- HENRY C. S., BROOKS S. J., DUELLI P., JOHNSON, J. B. 2002: Discovering the true *Chrysoperla carnea* (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. *Annals of the Entomological Society of America* 95:172-191.
- HYDE H.A. & ADAMS K.F. 1958: An atlas of airborne pollen grains. Macmillan & Co Ltd. London. 112p.

- KAITAZOV A., KHARIZANOV A. 1976 : The possibilities for using Chrysopidae. *Rastitelna Zashitita* 24(11):22-25.
- KLOEN H. & ALTIERI M. 1990: Effect of mustard (*Brassica hirta*) as a non-crop plant on competition and insect pests in broccoli. *Crop Protection* 9: 90-96.
- LINGREN P.D., BRYANT V.M. JR, RAULSTON J.R., PENDLETON M., WESTBROOK J. & JONES G.D. 1993: Adult feeding host range and migratory activities of corn earworm cabbage looper and celery looper (Lepidoptera : Noctuidae) moths as evidenced by attached pollen. *Journal Economic Entomology* 86 (5): 1429-1439.
- MONSERRAT V. J. & MARÍN F. 1994: Plant substrate specificity of Iberian Chrysopidae (Insecta: Neuroptera). *Acta Oecologica: International Journal of Ecology* 15: 119-131.
- NEW T. R. 1975: Lacewings (Neuroptera) as biological control agents. *Victorian Entomology* 5: 102-103.
- NEW T. R. 1999 : Neuroptera and biological control (Neuropterida). *Stapfia* 60: 147-166.
- NICHOLLS C. & ALTIERI M. 2002: Biodiversidad y diseno agroecologico : un estudio de caso de manejo de plagas en vinedos. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecologica*. 65: 50-64.
- PAULIAN M. 2001 : The green lacewings of Romania, their ecological patterns and occurrence in some agricultural crops. Pp. 498-512 in McEwen, P. K.; New, T. R.; Whittington, A. E. (eds.). *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- PRINCIPI M.M. & CANARD M. 1984: Feeding habits. In Canard M., Séméria Y. and New. T.R. (eds.) *Biology of Chrysopidae*. Junk. The Hague. 76-92.
- RAFFA K.F., PHILLIPS T.W. SALOM S.M., 1993 : Strategies and mechanisms of host colonization by bark beetles. In Beetle-pathogen Interactions in Conifer Forests, Schowalter T.D. & Filip G.M. (Eds). Academic Press. London. UK. 103-128pp.
- RONCE O. & KIRKPATRICK M. 2001: When sources become sinks : migrational meltdown in heterogeneous habitats. *Evolution* 55 (8): 1520-1531.
- SCHERRER B. 1984: *Biostatistiques*. Gaëtan Morin ed. Québec. 850p.
- STELZL, M. 1991: Untersuchungen zu Nahrungsspektren mitteleuropäischer Neuropteren-Imagines (Neuropteroidea, Insecta) mit einer Diskussion über deren Nützlichkeit als Opponenten von Pflanzenschädlingen. *Journal of Applied Entomology* 111: 469-477.

- TAUBER, C. A.; TAUBER, M. J. 1973: Diversification and secondary intergradation of two *Chrysopa carnea* strains (Neuroptera: Chrysopidae). *Canadian Entomologist* 105: 1153-1167.
- THEUNISSEN J. & DEN OUDEN H. 1980: Effects of intercropping with *Spergula arvensis* on pests of brussels sprouts. *Entomologia Experimentalis Applicata* 27: 260-268.
- THIES C. & TSCHARNTKE T. 1999: Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1992: La chrysope commune *Chrysoperla carnea* (Stephens) sensu lato dans le centre de la France: mise en évidence d'un complexe d'espèces (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp. 379-392 in Canard. M.; Aspöck. H.; Mansell. M. W. (eds.). *Current Research in Neuropterology*. Privately printed. Toulouse. France. 414 pp.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1994: Variation in the overwintering ecophysiological traits in the common green lacewing west Palearctic complex (Neuroptera, Chrysopidae). *Acta Oecologica: International Journal of Ecology* 15: 593-606.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1996: Distribution of the sibling species of the common green lacewing *Chrysoperla carnea* (Stephens) in Europe (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp. 233-240 in Canard. M.; Aspöck. H.; Mansell. M. W. (eds.). *Pure and Applied Research in Neuropterology*. Privately printed. Toulouse. France. 341 pp.
- THIERRY D., CLOUPEAU R., JARRY M. & CANARD M. 1998: Discrimination of the West-Palaeartic *Chrysoperla* Steinmann species of the *carnea* Stephens group by means of claw morphology (Neuroptera. Chrysopidae). *Acta Zoologica Fennica* 209: 255-262.
- THIERRY D., RAT-MORRIS E. & ÇALDUMBIDE C. 2002: Selective attractivity of artificial overwintering chambers for the common green lacewing species of the *Chrysoperla carnea* (Stephens) complex in western Europe (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48(Suppl. 2): 351-357.
- THIERRY D., DEUTSCH B., PAULIAN M., VILLENAVE J. & CANARD. M. 2003: Quantifying biodiversity in ecosystems by green lacewing assemblages. I. A valuable method to do (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) [abstract]. Pp. 246-247 in Kövics. G. J. (ed.).

Proceedings. 3rd International Plant Protection Symposium at Debrecen University (15-16 October 2003. Debrecen. Hungary). Debrecen University. Debrecen.

VENTURA M. A., GARCIA V. & CANARD M. 2000: Antibiosis effect caused by the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin variety *anisopliae* Tulloch. to a "common green lacewing" *Chrysoperla kolthoffi* (Navás) (Neuroptera: Chrysopidae). *Journal of Neuropterology* 3: 33-41.

WHITE A.J., WRATTEN S.D., BERRY N.A. & WEIGMANN U. 1995: Habitat manipulation to enhance biological control of brassica pests by hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Journal of Economic Entomology* 88: 1171-1176.

YEBOAH GYAN K. & WOODDELL S.R.J. 1987: Analysis of insect pollen loads and pollination efficiency of some common insect visitors of four species of woody Rosaceae. *Functional Ecology* 1: 269-274.

**Pollen choice by the *Chrysoperla* species (Neuroptera:
Chrysopidae) occurring in the crop environment in western
France**

Johanna Villenave^{1*}, Bruno Deutsch², Thierry Lodé³ and Elizabeth Rat-Morris¹

¹*Institut National d'Horticulture, Unité de Protection des Plantes, 2 rue Le Nôtre, F-49045 Angers
Cedex, France*

²*Institut de Mathématiques Appliquées, Université Catholique de l'Ouest, F-49000 Angers, France*

³*Laboratoire d'Ecologie Animale, U.F.R. Sciences, Université d'Angers, Campus de Belle-Beille,
F-49045 Angers Cedex, France*

European Journal of Entomology

* Corresponding author. Fax: +33 02 41 22 54 78.

E-mail address: johanna.villenave@inh.fr

Key words. Common green lacewing, conservation biological control, pollen, attractive plants

Abstract. Two species of the *Chrysoperla carnea* complex: *Ch. carnea* sensu Henry and *Ch. lucasina*, occur in the crop environment in western France. Within the framework of a conservation biological control program for seed protected crops, pollen grains consumption by these common green lacewings, was investigated. Diverticulum contents of collected specimens were analysed to determine their behaviour in food choice. *Ch. carnea* sensu Henry and *Ch. lucasina* were thought opportunistic, attracted to blossoming plants grouped in large patches. Monitoring an attractive environment for these predators is discussed.

Introduction

The need for a high quality food in the West European market increases significantly so that the Integrated Pest Management and the organic farming are now attractive options for both farmers and agronomists in charge of agriculture. Crops must be harvested free of chemicals and so their protection against phytophagous pests must be managed by alternative methods. Barbosa (1998) emphasised the attraction of beneficial insects to crop environment and their migration to the under-cover crops and the greenhouses (conservation biological control). The vegetation bordering or surrounding cultivated areas constitutes oviposition and overwintering sites, offers a wider food choice for beneficial organisms and provides shelter for them (Thies and Tschardt, 1999; Nicholls and Altieri, 2002) contributes to the diversity of plant species (Theunissen and Den Ouden, 1980; Baliddawa, 1985). Several methods to attract beneficial insects have been proposed out on pollinators (Yeboah Gyan and Woodell, 1987), on entomophagous insects such as Syrphidae (Colley and Luna, 2000), Coccinellidae (Hodek, 1973) and Neuroptera (Hagen *et al.*, 1976). Among the latter, green and brown lacewings show many favourable traits such as a wide range of prey at larval stages and a high voracity (New, 1975). *Chrysoperla* spp. are the most frequent and the most abundant green lacewings in crops under temperate climates (Duelli, 2001). The life history of *Chrysoperla* is complex: larvae are entomophagous while adults feed mainly on substances from vegetal origin, nectar and pollen grains, but also on insect honeydew (Principi and Canard, 1984; Stelzl, 1991, Bozsik, 1992). Their displacements belong to three types of behaviour: (i) migration flights to overwintering sites after diapause induction in late summer (Thierry *et al.*, 1994), (ii) migration back to trees and bushes near by or in field crops in spring (Duelli, 2001; Villenave *et al.*, 2005), and (iii) preoviposition migration flights to new habitats with aphid colonies (Duelli, 2001). *Chrysoperla carnea* (Stephens) *sensu* Henry (= *Chrysoperla affinis* (Stephens) *sensu* Thierry), has a larger plant range than *Ch. lucasina* (Lacroix) (Villenave *et al.*, 2005). Ecological requirements can explain differences in feeding behaviour of these sibling species of the *carnea* complex (Thierry *et al.*, 1992): *Ch. lucasina* most often occur in field crops and on herbaceous plants in summer (Henry *et al.*, 1996;

Paulian, 2001) while the other lives in bushy and herbaceous layers (Thierry *et al.*, 1996). However, within their habitat, do adults choose their food, are they attracted by any particular plants? Alternatively, do they move and feed at random? Firstly, an analysis was carried out to compare the consumption of pollen grains by the common green lacewings according to the availability of polliniferous plants. Then, the plant attractiveness was analysed more accurately. This work aims to clarify the food-choice behaviour of the common green lacewings in a crop environment by means of a comparison between the pollen source location and the diverticulum content.

Material and methods

This work was carried out in the Loire Valley in western France, near Angers in four agroecosystems devoted to seed protected production. In each site, the full study surface was about 3 ha of various crops (cabbage, leek, carrot or alfalfa). Surrounding vegetation consists of hedges with various trees and bushes scattered weeds (table 1).

The floristic composition of the different sites is rather homogeneous because of their geographical proximity. Three sites stay on calcareous ground (Parisian Basin) and the fourth, on schist and sandstone ground (Armorican Massif).

Sites (km from Angers)	Main flowering field plants	Hedges	Surrounding vegetation	Geological origin of soil
Beaufort-en-Vallée (32)	Alfalfa	Various species	Scattered weeds	Parisian Basin calcareous
Ambillou-Château (33)	Cabbage Leek	Rosaceae (<i>Prunus...</i>), Betulaceae	Few flowering weeds	Parisian Basin calcareous
Noyant-la-Plaine (31)	Cabbage Leek Carrot	No hedges	Very few flowering weeds	Parisian Basin calcareous
Neuvy-en-Mauges (39)	Cabbage Leek Carrot	Fagaceae Rosaceae (<i>Prunus, Malus ...</i>) Betulaceae	Scattered weeds	Armorican Massif schist and sand stone

Table 1. Characters of field crops and surrounding located in the Loire Valley in western France where the work was carried out, from March to October 2004.

Survey of Chrysopidae

Green lacewing adults of *Chrysoperla* spp., were sampled every 2 weeks from March to October 2004, in herbaceous and crop vegetation and in the tree canopy. A mobile individual vacuum device was used in the low layer over 10 minutes, and two hundred hand net sweeps (pocket of 50 cm diameter and 80 cm depth) were carried out in the canopy.

Seasons are typified as following: spring from week 14 to 22, summer 24 to 36, and autumn 38 to 44. The species of *Chrysoperla* were identified according to morphological characteristics after Thierry *et al.* (1998); some living specimens were confirmed by the vibrational song recording after Henry *et al.* (1996, 2002).

Survey of flora

All plants were listed to evaluate the abundance of each taxa in each site. The plant occurrence is expressed in percentage of surface occupied by each family in the total sampling location. The flowering periods were noted for every plant species (table 4, fig. 1).

Gut content analysis

The insect specimens were killed at -80°C and kept in a freezer in order to preserve the gut. The esophageal diverticulum was extracted; this part of the gut serves as a reserve where pollens and other contents are stored, not yet digested. The diverticulum was opened on a slide in order to discharge the pollen. After lipid extraction with diethyl ether, the diverticulum was placed on a slide with glycerin jelly containing basic fuchsin as stain for pollen grains (Hyde & Adams, 1958). Pollen grains were observed with an optic microscope x 400 and were determined at family or species level using in reference the INRA - Le Magneraud's pollen collection (Aupinel *et al.*, 2001). The pollen grain quantity was estimated by observing the total number of pollen grains at x 20 in the diverticulum, the size of the latter was taken into account and ranged from 2mm (empty) to 3mm (full). The honeydew is identifiable in the diverticulum by the presence of previously glued arthropod exuviae, few

exotic pollen grains and fungi spores such as *Cladosporium* and *Alternaria* sp. (Hagen *et al.*, 1972).

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out to test if the common green lacewing consumed randomly or were attracted by certain plants. As the totality of pollen grains cannot be identified at species level, the statistical analysis was restricted to the family level.

A specific Z test was used (Scherrer, 1984). For each specimen, we calculated the ratio $X_i =$ percentage of consumed pollen grains from one plant family / surface area percentage occupied by the same family in site. Then, the number of adult specimens was assessed for one species and for one season.

$Z = (X_i - \bar{X}) / \sigma$, with \bar{X} = average of X_i for a plant family and σ = values of standard error. In the case of a random choice, $Z = 0$. The plant is considered to be foraged randomly when $-1.96 < Z < 1.96$. This Z test is not significant when the number of values is less than 15.

Results

***Chrysoperla* spp. feeding**

Chrysoperla carnea and *Ch. lucasina* collection dates, number of specimens examined for gut analysis, number and percentage of specimens with pollen grains or honeydew are presented in table 2.

Among the 235 *Chrysoperla* adults collected, 173 belong to *Ch. carnea* and 62 to *Ch. lucasina*. Both species of *Chrysoperla* consumed pollen grains essentially from week 12 to week 36, i.e. in spring and in summer, while in autumn 98 % of them consumed mainly honeydew. Therefore, the pollen choice was investigated for green lacewings collected before mid-September.

In spring, from week 12 to 18, few specimens were collected, coming from the diapausing adults leaving overwintering sites. No specimen was caught from week 20 to 22, the spring generation appearing in week 24, at the beginning of summer.

Green lacewing adults consumed pollens of 28 different plant families, among which 25 stayed on the studied sites, while pollens of 28 plant families were not consumed (table 3). In

the lacewing diverticula, pollen grains from field plants were identified, such as cabbage (Brassicaceae), leek (Liliaceae), carrot (Apiaceae) or alfalfa (Fabaceae), and wild plants such as Asteraceae, Chenopodiaceae, Gramineae, Ranunculaceae. Pollens of some plant families considered as not common, such as Aristolochiaceae, which occur in one site, were also consumed. Adults seem to feed near their resting-places. Nevertheless, pollens of 26 available plant families were not consumed, such as Agavaceae, Araceae, Convolvulaceae, Geraniaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae.

Collection dates: season and week number	<i>Chrysoperla</i> species	No of specimens examined for gut analysis	No and (%) of specimens harbouring pollen grains	No and (%) of specimens harbouring honeydew	
Spring	12	<i>lucasina</i>	1	1 (100)	0 (0)
	14	<i>carnea</i>	3	1 (33)	1 (33)
		<i>lucasina</i>	1	1 (100)	0 (0)
	16	<i>carnea</i>	16	12 (75)	1 (6)
	18	<i>carnea</i>	4	1 (25)	0 (0)
		<i>lucasina</i>	1	0 (0)	0 (0)
Summer	24	<i>lucasina</i>	3	3 (100)	0 (0)
	26	<i>carnea</i>	10	4 (40)	0 (0)
		<i>lucasina</i>	4	3 (75)	0 (0)
	28	<i>carnea</i>	7	5 (71)	0 (0)
		<i>lucasina</i>	1	1 (100)	0 (0)
	30	<i>carnea</i>	8	5 (62.5)	0 (0)
		<i>lucasina</i>	8	8 (100)	0 (0)
	32	<i>carnea</i>	28	19 (68)	0 (0)
		<i>lucasina</i>	9	5 (56)	0 (0)
	34	<i>carnea</i>	38	22 (58)	0 (0)
		<i>lucasina</i>	25	19 (76)	0 (0)
	36	<i>carnea</i>	21	7 (33)	5 (24)
		<i>lucasina</i>	5	3 (60)	0 (0)
	Autumn	38	<i>carnea</i>	5	0 (0)
<i>lucasina</i>			1	0 (0)	1 (100)
40		<i>carnea</i>	7	0 (0)	7 (100)
		<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)
42		<i>carnea</i>	10	1 (10)	10 (90)
		<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)
44	<i>carnea</i>	16	0 (0)	16 (100)	
	<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)	
Total		233	120	49	

Table 2. Number and percentage of *Chrysoperla carnea* and *Ch. lucasina* adults collected from March to October 2004 and examined for diverticulum analysis in four agroecosystems of western France.

Plants flowering in April, May, September and October, such as Agavaceae, Araceae, Buxaceae, Cupressaceae, Fagaceae, or Resedaceae are few or not represented because very few *Chrysoperla* adults were collected during these periods: the spring generation is yet at the larval stage, and in autumn adults only consume honeydew. Vitaceae flower in June but no lacewing was collected at the site (Ambillou-Château) which only has some vineyards.

Only three Primulaceae species occur in the four sites: *Anagallis tenella* L. closing its flowers at twilight, *Primula veris* L. flowering in April-May and *Lysimachia nummularia* L. None appeared as pollens in our dissections while Ducarme (2000) found pollen grains of Primulaceae consumed by *Chrysoperla carnea* s. l., as well Rubiaceae and Violaceae.

Agavaceae, Gentianaceae, Onagraceae and Verbenaceae were dispatched in small spots, their surface area of occupation being less than 1.5 %. When the occupied surface is small, there is little chance that they were foraged and found in the diverticulum.

As all plants are either not easily available for adults, or too rare, the hypothesis of repellence must be tested. We might observe for instance that Begoniaceae were not consumed in spite of their availability in large quantity.

In the laboratory, we observed a repulsive response given by two plants, *Dracocephalum modalvia* L. (Lamiaceae) and *Gerbera* sp. (Asteraceae): when offered to *Chrysoperla carnea* adults, at 22 °C and 16 hours of light per day in a situation of choice, they were regularly rejected (total number of specimens = 30 with 5 repetitions). In a non-choice situation, *Chrysoperla carnea* adults died without any eating.

Feeding according to plant availability

The flowering periods of 22 plants where pollens are consumed with respect to the actual pollen grains consumption by *Chrysoperla* adults are presented in fig. 1. The plants are of course foraged when they produce pollen grains, but not during the entire flowering period. For example, Apiaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Liliaceae and Rosaceae mainly comprise crop species whose flowering dates correspond to the consuming period. Carrot flowers from week 24 to 28, rape from week 12 to 18, cabbage from week 28 to 34, alfalfa from week 28 to 34 in the site, leek from week 26 to 32, and trees in hedges such as *Prunus* sp. and apple

orchards flower in spring (Villenave *et al.*, 2005). Large areas of field plants seem to attract *Chrysoperla* adults. Therefore, non-consumed plants are either not available at all or else in too small quantity due to their occurrence or their phenology, whereas plants with consumed pollen always occur in large patches in agroecosystems (>1.5 %).

Are *Ch. carnea* and *Ch. lucasina* opportunists? Or are there more or less attractive plants?

Plant families	Total surface occupied (%)	Observed in chrysopid diverticula (%)
Aceraceae	1.5	0.0
Agavaceae	0.1	0.0
Apiaceae	46.1	6.1
Aquifoliaceae	0.0	0.1
Araceae	0.2	0.0
Araliaceae	0.1	0.1
Aristolochiaceae	4.0	0.4
Asteraceae	43.7	5.4
Begoniaceae	7.5	0.0
Betulaceae	11.4	0.4
Brassicaceae	74.0	18.0
Buxaceae	0.8	0
Caprifoliaceae	0.8	0.4
Caryophyllaceae	16.5	2.4
Chenopodiaceae-Amaranthaceae	15.0	18.6
Convolvulaceae	17.2	0.0
Cucurbitaceae	7.5	0.0
Cupressaceae	9.4	0.0
Ericaceae	1.5	0.1
Euphorbiaceae	11.4	0.5
Fabaceae	32.5	6.4
Fagaceae	18.8	0.0
Gentianaceae	0.1	0.0
Geraniaceae	12.8	0.0
Gramineae	27.0	10.3
Hydrangeaceae	1.5	0.0
Hyperaceae	7.5	0.0
Iridaceae	0.4	0.0
Juglandaceae	9.6	<0.1
Lamiaceae	13.8	0.6
Lauraceae	0.4	0.0
Liliaceae	71.7	12.0
Loganiaceae	0.1	0.0
Malvaceae	3.0	0.0
Moraceae	1.5	0.0
Onagraceae	1.5	0.0
Papaveraceae	1.6	0.8
Pinaceae	0.1	3.7
Plantaginaceae	15.0	1.2
Polygonaceae	15.0	0.1
Primulaceae	12.1	0.0
Ranunculaceae	19.0	0.8
Resedaceae	0.1	0.0
Rosaceae	65.5	3.9
Rubiaceae	0.8	0.0
Scrophulariaceae	10.5	0.0
Solanaceae	10.0	0.2
Tamaricaceae	0.0	0.2
Taxaceae	0.0	0.1
Tiliaceae	0.3	0.2

Urticaceae	11.3	3.3
Valerianaceae	0.8	0.0
Verbenaceae	0.1	0.0
Violaceae	2.3	0.0
Vitaceae	9.4	0.0

Table 3. Percentage of plant families whose pollen grains were consumed by the common green lacewings in four agroecosystems in western France: comparison with occurring ones.

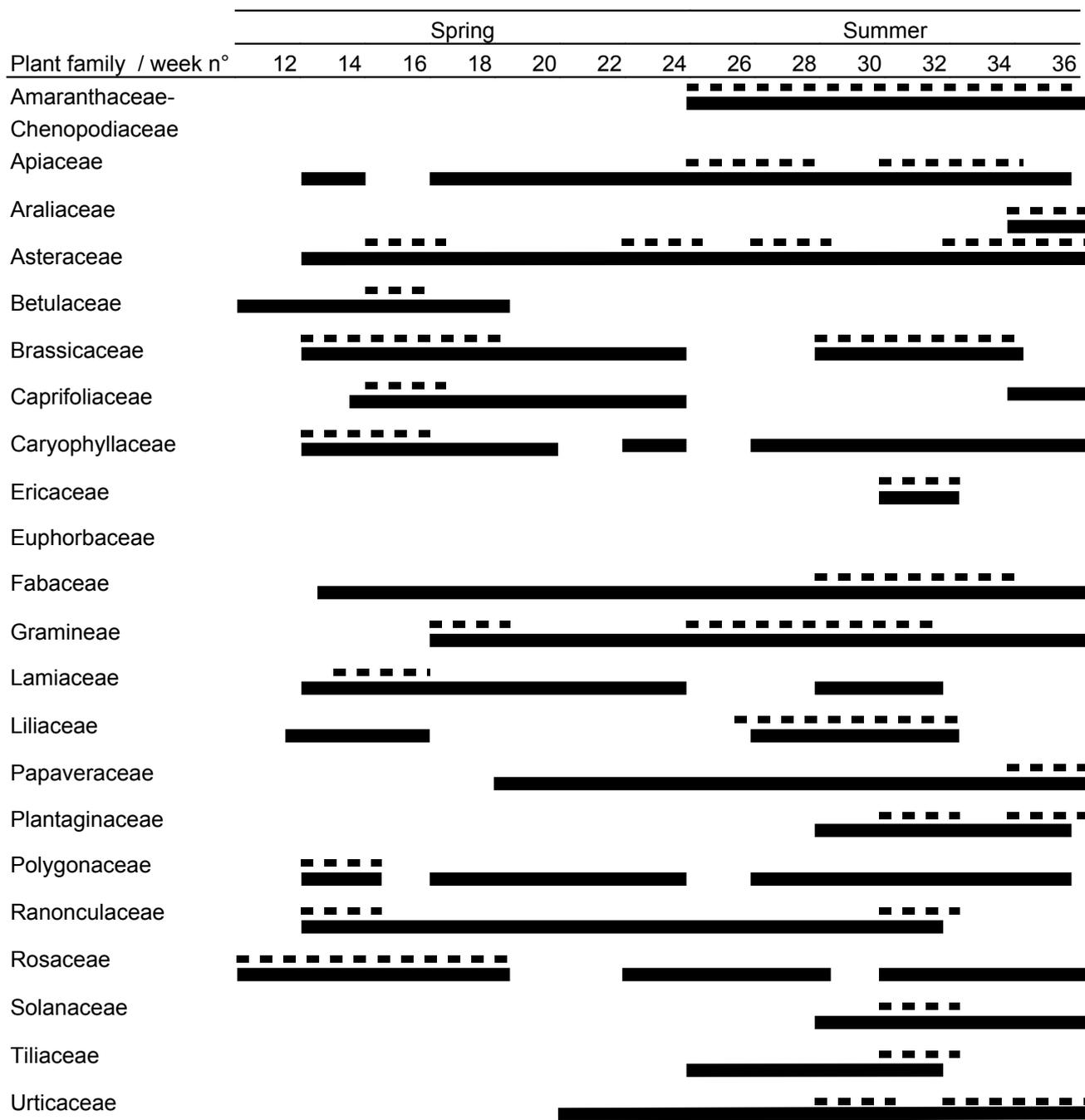


Fig. 1. Pollen grains consumed by the common green lacewings in four agroecosystems in western France from March to October 2004: comparison between the blossoming time periods of the plants (black and white straight lines) and the pollen actually consumed (dotted lines).

Plant attractivity

To test the hypothesis of an opportunist behaviour, the relation between the plants present on the site and those consumed was analysed with a χ^2 test. The observed result corresponds to the theoretical result, $\chi^2_{\text{obs}} = 3.50\text{E-}07$, $\chi^2_{\text{theo}} = 9.21$, $p = 0.01$: there is a relation between the plants present on the site and those consumed. *Chrysoperla* adults seem to be opportunistic. Then the more precise Z test was applied to test the hypothesis of plants foraged at random, and to analyse the actual attractiveness of plants. As the flight activity is different in the two species *Ch. carnea* and *Ch. lucasina*, the latter being collected only during summer and in low vegetation, the statistical analysis was carried out separately for each species. Plant families seem to be consumed at random, because $-1.96 < Z < 1.96$ is observed for few plant families (table 4).

In spring, *Ch. carnea* consumed pollen essentially coming from two families: Brassicaceae and Caryophyllaceae. Caryophyllaceae are widely present in the sites. The species of Brassicaceae the most consumed was *Brassica napus* L. though the nearest rape crop field lay at about 500 m. This suggests that adults flew away and came back to the site, or flew directly from the rape crops to the site.

In summer, there is no difference in the feeding behaviour of the two species: the field and wild plants present in large patches (Urticaceae, Chenopodiaceae, Amaranthaceae and Asteraceae) were consumed at random. The other plant families were not consumed at all or else only in small quantity.

Species	Spring		Summer	
	Plant Family	Z	Plant Family	Z
<i>carnea</i> sensu Henry	Asteraceae	-8.82	Apiaceae	-2.92
	Betulaceae	-23.22	Aristolochiaceae	-7.02
	Brassicaceae	8.44	Asteraceae	-7.53
	Caryophyllaceae	7.91	Brassicaceae	-2.76
	Gramineae	-68.21	<u>Chenopodiaceae-</u> <u>Amaranthaceae</u>	-1.34
	Lamiaceae	-12.68	Euphorbiaceae	-7.04
	Polygonaceae	-99.38	<u>Fabaceae</u>	-0.59
	Ranunculaceae	-116.00	<u>Gramineae</u>	-1.10
	Rosaceae	-3.81	<u>Liliaceae</u>	0.05
			Plantaginaceae	-186.20
			<u>Ranunculaceae</u>	0.33
			Solanaceae	-30.00
			<u>Urticaceae</u>	-1.31
	<i>lucasina</i>			Apiaceae
			<u>Asteraceae</u>	-1.82
			Brassicaceae	-5.09
			<u>Chenopodiaceae-</u> <u>Amaranthaceae</u>	1.48
			Ericaceae	-5.22
			Fabaceae	-6.89
			<u>Gramineae</u>	0.50
			<u>Liliaceae</u>	-0.26
		Urticaceae	-2.38	

Table 4. Z test for each plant family consumed by *Chrysoperla* according to seasons in agroecosystems in western France from March to October 2004. Family underlining indicates foraging of plants at random ($-1.96 < Z < 1.96$).

Discussion and conclusion

The gut analysis brings insight into the feeding behaviour and flight activity of common green lacewings.

The food of *Chrysoperla* sp. is different according to seasons. In autumn, they consume mainly honeydew that probably brings the necessary elements for the lipidic reserves to diapausing adults (Lemesle *et al.*, 1998). To assimilate the honeydew, the yeasts, such as *Torulopsis* sp., participate in the digestion in diverticulum (Hagen *et al.*, 1970). In spring and summer, they consume pollen grains, nectar and honeydew because the saccharides are then essential to adult. The latter mainly feed near their resting-place, mainly in hedges (Duelli, 2001). They also seem to be opportunistic and do not really choose their food; such an

observation was also noted by Ducarme (2000) and van Impe *et al.* (2002). However, some plants are never foraged. Several hypotheses can be put forward: (i) they are repulsive, (ii) they are too rare on the studied sites, (iii) they are not available due to plant phenology (van Impe *et al.*, 2002) because their flowers close at twilight during the activity period of *Chrysoperla* adults.

In the list of plant families never consumed (table 5), the Convolvulaceae, Geraniaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae, Scrophulariaceae comprise flowers closed at twilight. Therefore, these plants are not available during the activity period of *Chrysoperla* adults.

Plants are consumed according to their availability: plant phenology and presence over a large area. Dispersed plants are not consumed as much as aggregated plants. Green lacewing seem to be attracted to large patches of plants flowering at the same time. Besides, the presence of honeydew on plants appears to influence the feeding behaviour of *Chrysoperla* (Duelli, 1987). Honeydew and nectar must be kept in account because they bring supplementary food and the essential yeast symbionts.

	Flowering dates	Phenology
Acearaceae	April-May	
Agavaceae	July	
Araceae	April-May	
Begoniaceae	July-September	
Buxaceae	April-May	
Convolvulaceae	May-September	Close at twilight
Cucurbitaceae	July-September	Close at twilight
Cupressaceae	April-May	
Fagaceae	April-May	
Gentianaceae	July	
Geraniaceae	April-December	Close at twilight
Hydrangeaceae	July	
Hyperaceae	July-August	
Iridaceae	April-May	
Lauraceae		
Logoniaceae	June-July	
Malvaceae	May-October	Close at twilight
Moraceae		
Onagraceae	August-September	
Primulaceae	April-September	
Resedaceae	September	
Rubiaceae	April-June	
Scrophulariaceae	April-October	Few species, <i>Veronica</i> sp.
Valerianaceae	April-May	
Verbenaceae	July-August	
Violaceae	April, July, September	
Vitaceae	June	

Table 5. List of plant families occurring in four agroecosystems in western France never consumed by the common green lacewings from March to August 2004, flowering dates and phenological traits.

In conclusion, we suggest providing permanent source of pollen and honeydew in order to maintain common green lacewing adults in the bordering vegetation and surrounding crops. The monitored vegetation must include plants flowering at different periods throughout the flight activity of pollen feeding chrysopids.

ACKNOWLEDGEMENTS. We would like to thank Dr Pierrick Aupinel and Jean-François Odoux (INRA, Le Magneraud) for the equipment loan and Catherine Ferrier (Université d'Angers) for reviewing the English version of the manuscript. Thanks also to Dr Michel Canard (Toulouse, France) and to two anonymous reviewers for improving the manuscript.

REFERENCES

- AUPINEL P., GENISSEL A., TASÉI J.-N., PONCET J. & GOMOND S. 2001: Collection of spring pollens by *Bombus terrestris* queens. Assessment of attractiveness and nutritive value of pollen diets. *Acta Hort.* **561**: 101-105.
- BALIDDAWA C.W. 1985: Plant species and crop pest control. An analytical review. *Insect Sci. Appl.* **6**(4): 479-487.
- BARBOSA P. 1998: *Conservation Biological Control*. Academic Press, New York, 396 pp.
- BOZSIK A. 1992: Natural adult food of some important *Chrysopa* species (Plannipennia: Chrysopidae). *Acta Phytopatol. Entomol. Hung.* **27**: 141-146.
- COLLEY M.R. & LUNA J.M. 2000: Relative attractiveness of potential beneficial insectary plants to aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Environ. Entomol.* **29**(5): 1054-1059.
- DUCARME V. 2000: Etude de l'activité de la Chrysope commune *Chrysoperla carnea* (Stephens) en verger de pommiers. MSc dissertation in biological sciences, Université Catholique de Louvain, 102 p. (unpublished).
- DUELLI P. 1986: Flight activity patterns in lacewings (Planipennia: Chrysopidae). In Gepp J., Aspöck H. & Hölzel H. (eds): *Recent Research in Neuropterology*. Proceedings of the 2nd International Symposium on Neuropterology 1984, Hamburg, Germany. Thalerof, Graz, Austria, pp. 165-170.
- DUELLI P. 1987: The influence of food on the oviposition-site selection in a predatory and a honeydew-feeding lacewing species (Plannipennia: Chrysopidae). *Neuroptera International* **4**(3): 205-210.
- DUELLI P. 2001: Lacewings in field crops. In McEwen P.K., New T.R., Whittington A.E. (eds): *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 158-171.
- HAGEN K.S., TASSAN R.L. & SAWALL E.F. JR. 1970: Some ecophysiological relationships between certain *Chrysopa*, honeydews and yeasts. *Boll. Lab. Entomol. Agr. "Filippo Silvestri" Portici* **28**: 113-134.
- HAGEN K.S. & TASSAN R.L. 1972 : Exploring nutritional roles of extracellular symbiotes on the reproduction of honeydew feeding adult chrysopids and tephritids. In Rodriguez J. G.

- (ed): *Insect and mite nutrition*, North-Holland Publ., Amsterdam, The Netherlands, pp. 323-351.
- HAGEN K.S., GREANY P., SAWALL E.F. JR. & TASSAN R.L. 1976: Tryptophan in artificial honeydews as a source of an attractant for adult *Chrysopa carnea*. *Environ. Entomol.* **5**: 458-468.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., JOHNSON J.B. & DUELLI P. 1996: *Chrysoperla lucasina* (Lacroix): a distinct species of green lacewing confirmed by acoustical analysis (Neuroptera: Chrysopidae). *Syst. Entomol.* **21**: 205-218.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & JOHNSON J. B. 2002 : Discovering the true *Chrysoperla carnea* (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **95**: 172-191.
- HODEK I. 1973. Life history and biological properties. In Hodek I. (ed): *Biology of Coccinellidae*, Dr W. Junk Publ., The Hague, Holland.
- HYDE H.A. & ADAMS K.F. 1958: *An Atlas of Airborne Pollen Grains*. Macmillan & Co Ltd, London, 112 pp.
- VAN IMPE G., MIGNON M., BRIBOSIA E. & LEBRUN P. 2002: Impact d'une haie et de bandes fleuries sur les auxiliaires des vergers de pommiers. *Journées Techniques Nationales Fruits et Légumes Biologiques*, December 2002, Morlaix, France, pp. 72-78.
- LEMESLE A., THIERRY D., FOUSSARD F., CANARD M. 1998: Preliminary study on lipids in *Chrysoperla kolthoffi* (Navás) during diapause (Neuroptera: Chrysopidae). In Panelius S.P. (ed): *Neuropterology 1997*. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology 1997, Helsinki, Finland. *Acta Zool. Fennica* **209**: 141-144.
- NEW T.R. 1975: Lacewings (Neuroptera) as biological control agents. *Victor. Entomol.* **5**: 102-103.
- NICHOLLS C. & ALTIERI M. 2002: Biodiversidad y diseño agroecológico : un estudio de caso de manejo de plagas en vinedos. *Manejo Integrado Plagas Agroecol.* **65**: 50-64.
- PAULIAN M. 2001: The green lacewings of Romania, their ecological patterns and occurrence in some agricultural crops. In McEwen P.K., New T.R. & Whittington A.E. (eds): *Lacewings in the Crop Environment*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 498-512.

- PRINCIPI M.M. & CANARD M. 1984: Feeding habits. In Canard M., Séméria Y. & New. T.R. (eds): *Biology of Chrysopidae*, Dr W. Junk, The Hague, The Netherlands, pp. 76-92.
- SCHERRER B. 1984: *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Boucherville, Canada. 850 pp.
- STELZL M. 1991: Untersuchungen zu Nahrungsspektren mitteleuropäischer Neuropteren-Imagines (Neuropteroidea, Insecta) mit einer Diskussion über deren Nützlichkeit als Opponenten von Pflanzenschädlingen. *J. Appl. Entomol.* **111**: 469-477.
- THEUNISSEN J. & DEN OUDEN H. 1980: Effects of intercropping with *Spergula arvensis* on pests of brussels sprouts. *Entomol. Exp. Appl.* **27**: 260-268.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1992: La chrysope commune *Chrysoperla carnea* (Stephens) sensu lato dans le centre de la France: mise en évidence d'un complexe d'espèces (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). In Canard M., Aspöck H. & Mansell M.W. (eds): *Current Research in Neuropterology*, Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology 1991, Bagnères-de-Luchon, France. Sacco, Toulouse, France, pp. 379-392.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1994: Variation in the overwintering ecophysiological traits in the common green lacewing west Palearctic complex (Neuroptera, Chrysopidae). *Acta Oecol.: Intern. J. Ecol.* **15**: 593-606.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1996: Distribution of the sibling species of the common green lacewing *Chrysoperla carnea* (Stephens) in Europe (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). In Canard. M., Aspöck H. & Mansell M.W. (eds): *Pure and Applied Research in Neuropterology*. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology 1994, Cairo, Egypt. Sacco, Toulouse. France, pp. 233-240.
- THIERRY D., CLOUPEAU R., JARRY M. & CANARD M. 1998: Discrimination of the West-Palaeartic *Chrysoperla* Steinmann species of the *carnea* Stephens group by means of claw morphology (Neuroptera, Chrysopidae). In Panelius, S.P. (ed): *Neuropterology 1997*. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology 1997, Helsinki, Finland. *Acta Zool. Fenn.* **209**: 255-262.
- THIES C. & TSCHARNTKE T. 1999: Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* **285**: 893-895.
- VILLENAVE J., THIERRY D., AL MAMUN A., LODÉ T. & RAT-MORRIS É. 2005: The pollens consumed by *Chrysoperla lucasina* and *Ch. affinis* (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage

crop environment in western France. *Aphidophaga* 9 Proceedings. *Eur. J. Entomol.* **102** (3): 547-562.

YEBOAH GYAN K. & WOODSELL S.R.J. 1987: Analysis of insect pollen loads and pollination efficiency of some common insect visitors of four species of woody Rosaceae. *Funct. Ecol.* **1**: 269-274.

**L'activité de vol des espèces jumelles du complexe *Chrysoperla*
carnea (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) dans les
agroécosystèmes de cultures de choux de l'Ouest de la France**

1. Introduction

L'étude de l'activité de vol porte sur deux types de déplacements : (i) à l'intérieur de l'agroécosystème étudié (refuges d'hivernages, refuges diurnes, sites d'alimentation) et (ii) entre les agroécosystèmes par des vols de migration et de dispersion à plus longue distance. Aux résultats issus des inventaires et de l'analyse du contenu stomacal, s'ajoutent les analyses de la diapause reproductive et du statut de maturation sexuelle des femelles, pour étudier le comportement de vol des femelles migrantes ou dispersantes collectées à l'aide du piège à succion, et ainsi voir l'existence ou non de vols de préoviposition observé par Duelli (1984a) chez *C. plorabunda*. Les influences des conditions météorologiques sur les vols de longue distance, en particulier le vent, ont également été étudiées.

2. Matériels et méthodes

- *Inventaires et analyses du contenu du tube digestif*

Les matériels et méthodes sont décrits dans le chapitre II.

- *Entrée en diapause reproductive*

Pour évaluer la période d'entrée en diapause reproductive, nous utilisons les critères de présence de lipides (corps gras) dans l'abdomen (Lemesle *et al.*, 1998) et de changement de couleur (vert à jaune-orange) chez *C. affinis* (Canard, 2005).

- *Analyses de la maturation sexuelle des femelles*

Le stade de maturation sexuelle des femelles est analysé. Nous observons (i) la présence de spermathèques pleines ou non (femelles fécondées ou non), (ii) le stade de maturation sexuelle (1 = ovocytes immatures, 2 = stade intermédiaire et 3 = œufs matures, femelle prête à pondre) (Rousset, 1984).

- *Données abiotiques*

Les conditions météorologiques des vols de dispersion de *C. affinis* et de *C. lucasina* collectés par le piège à succion, ont été analysées du 1^{er} janvier 2001 au 31 décembre 2004. Nous

recueillons les données de Météo France : la vitesse du vent maximale, minimale, et moyenne en m/s, la direction du vent et les précipitations en mm.

3. Resultats

3.1. Analyse des inventaires en fonction du temps et des strates végétales

◆ Périodes des activités de vol

Les résultats sur les inventaires de *C. affinis* et de *C. lucasina*, réalisés de mars à octobre 2003 et 2004, permettent de dénombrer les individus collectés en fonction du temps et de la strate végétale, et nous apportent ainsi des renseignements sur l'activité de vol (fig. 1).

La première période d'activité de *C. affinis*, se situe en mars, et concerne les adultes sortant des sites d'hivernage. Les adultes ont été collectés dans les arbres et la strate herbacée. En avril-mai, très peu d'adultes ont été collectés. La première génération d'imagos de l'année apparaît en semaine 24, fin du printemps ; l'activité de vol se poursuit en juillet et août. Une large proportion d'adultes (plus de 60 %) a été collectée dans la basse végétation (plantes herbacées et cultivées). A partir de la semaine 40, fin septembre-début octobre, la plupart des spécimens ont été collectés dans les arbres ou les arbustes.

Les premiers spécimens de *C. lucasina* ont été collectés plus tard que ceux de *C. affinis*, seulement à partir de la mi-juin, et principalement dans la végétation herbacée. Par la suite, les périodes d'activité de *C. lucasina* et de *C. affinis* sont les mêmes dans les parcelles cultivées. Une première période de vol a été observée en juin-juillet et une deuxième, plus importante, en août. Fin octobre, les spécimens ont été principalement collectés dans les arbres et les arbustes.

◆ Relation entre le pollen ingéré et la localisation des *Chrysoperla* adultes

L'analyse du contenu du jabot a permis de connaître les sources d'alimentation des espèces étudiées. Au printemps, de mars à mai, les plantes butinées étaient principalement des espèces arborescentes qui sont les principales plantes en fleurs durant cette période (*Corylus avellana*,

Prunus sp., *Malus sp.* etc.) et à partir de juin, les plantes butinées sont principalement celles de la strate basse, les plantes herbacées et cultivées (Villenave *et al.*, 2005).

En automne

En automne, sur les 42 individus disséqués (38 *C. affinis* et 4 *C. lucasina*), 41 ont consommé du miellat (tableau 1). Dans le miellat, les grains de pollen trouvés sont principalement ceux des Pinaceae, noisetiers, noyers, châtaigniers.

En hiver (Janvier)

Sur les 53 individus disséqués, tous des *C. affinis*, seule espèce récoltée dans les boîtes d'hivernage, 21 ont leur jabot remplis de grains de pollen, les autres ont leur jabot soit vide soit avec quelques polysaccharides (2 individus). Aucune trace de miellat n'a été observée dans le jabot (tableau 1). Les grains de pollen consommés sont ceux des plantes fleurissant en hiver telles que *Chrysanthemum sp.*, *Erica sp.*, *Geranium sp.*, *Geum urbanum L.*, *Hedera helix L.*, *Mercurialis annua L.*, *Rubus fruticosus L.*

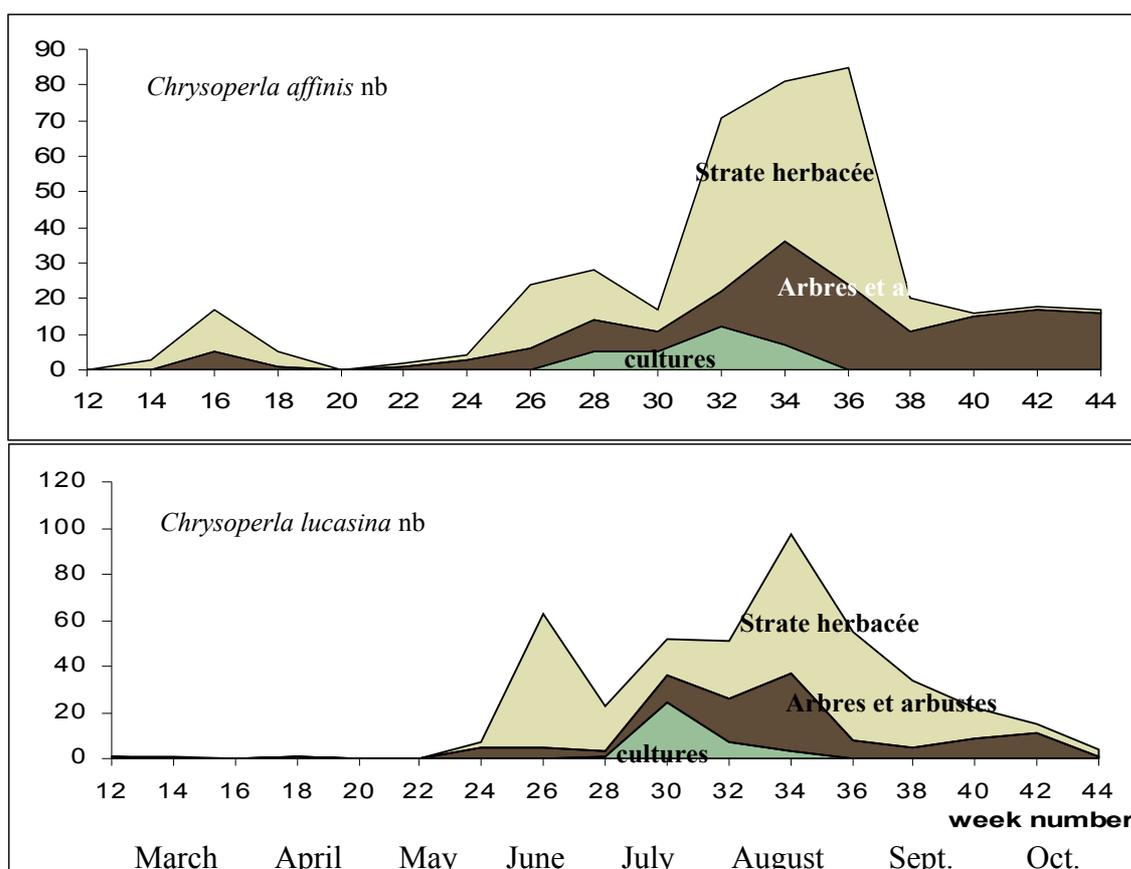
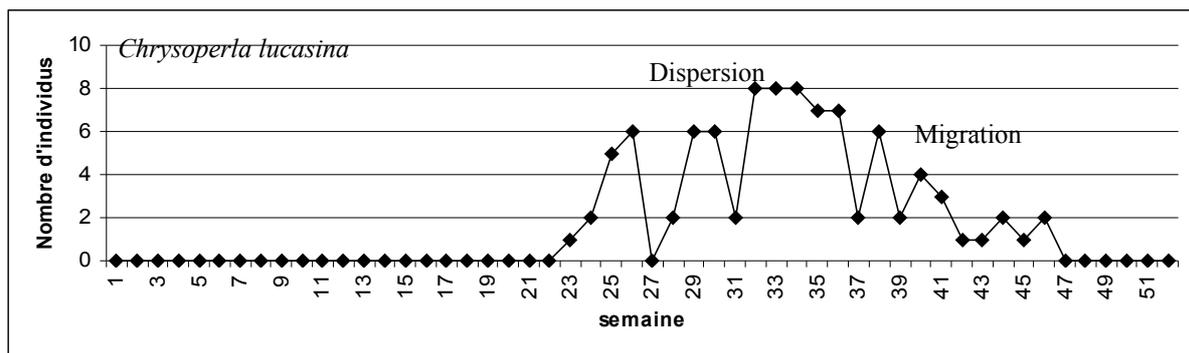
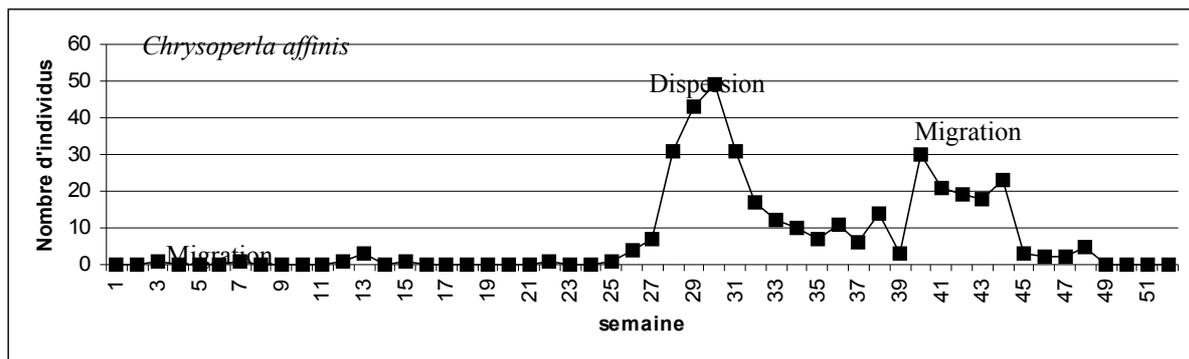


Fig 1. *Chrysoperla affinis* et *Chrysoperla lucasina* collectés dans la végétation environnante (strate herbacée, arborescences et arbustives) et dans les cultures de choux de mars à octobre 2003 et 2004.

Collection dates (season, week number)	<i>Chrysoperla</i> species	No specimens examined for gut analysis	No (%) specimens with pollen grains from flowers	No (%) specimens with honeydew
Autumn	38 <i>affinis</i>	5	0 (0)	5 (100)
	<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)
	40 <i>affinis</i>	7	0 (0)	7 (100)
	<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)
	42 <i>affinis</i>	10	1 (10)	10 (90)
	<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)
	44 <i>affinis</i>	16	0 (0)	16 (100)
	<i>lucasina</i>	1	0 (0)	1 (100)
Winter 2004	3 <i>affinis</i>	23	15 (65)	0 (0)
Winter 2005	3 <i>affinis</i>	30	6 (20)	0 (0)
Total		85	22	42

Tableau 1. Nombre et pourcentage d'adultes de *Chrysoperla affinis* et *C. lucasina* collectés dans les quatre sites agricoles étudiés dans l'Ouest de la France de mars à octobre 2004 et examinés pour analyses du contenu du tube digestif.



Jan. Feb. March April May June July August Sept. Oct. Nov. Dec.

Fig. 2. Vols de migration et de dispersion de *Chrysoperla affinis* et *C. lucasina* collectés par piège à suction de janvier 2001 à décembre 2004.

3.2. Analyse des individus en migration et en dispersion

- Périodes de piégeage

Les 469 individus collectés par piège à suction du 1^{er} janvier 2001 au 31 décembre 2004, appartiennent principalement à l'espèce *C. affinis* (80 %). Ils représentent les individus en migration et en dispersion (fig. 2). Leurs sexe-ratios sont équilibrés (tableau 2).

Des vols de migration de la sortie des sites d'hivernage, de janvier à mars, sont observés seulement chez *C. affinis*, par contre nous observons chez les deux espèces jumelles les migrations vers les sites d'hivernage en octobre et novembre. Nous observons également des vols de dispersion de juin à septembre, chez les deux espèces.

- Alimentation

De juin à novembre, plus de la moitié (54 %) des femelles en dispersion se nourrissent de miellat ou de pollen. Les grains de pollens consommés proviennent des plantes herbacées, Chenopodiaceae et Brassicaceae, et de plantes cultivées comme le maïs (*Zea mays* L.).

A partir du 21 août, quelques spécimens (11) ont été identifiés comme des adultes en diapause reproductive. Durant la migration hivernale, en octobre-novembre, nous avons observé quelques spécimens (5) avec des jabots pleins de miellat et de grains de pollen de *Tilia* sp. (tilleul) et *Mercurialis* sp. en grande quantité.

- Statut sexuel

Le tableau 3 présente les résultats des analyses de la maturation sexuelle et du contenu du tube digestif des femelles collectées par le piège à suction.

De juin au 10 août, seules 4 des femelles étaient vierges (6 %). Chez les femelles fécondées, 71 % étaient prêtes à pondre (stade 3). Les ovocytes immatures ne sont pas liés à l'absence de fécondation.

Après le 10 août, la proportion de femelles vierges augmente (9 vierges sur 14 collectées).

Species	Female	Male	Undetermined sex	Total
<i>Chrysoperla affinis</i>	164	159	54	377
<i>Chrysoperla carnea</i>	16	14	0	30
<i>Chrysoperla lucasina</i>	41	44	7	92

Tableau 2. Sexe-ratio des *Chrysoperla* spp. Collectés par piège à suction de janvier 2001 à décembre 2004.

Date	Species	Reproductive maturation stage	Spermatheque	Diverticulum content	Observations
24/06	<i>C. affinis</i>	1	1	few pollen grains	
29/06	<i>C. lucasina</i>	3	1	0	
30/06	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
11/07	<i>C. affinis</i>	3	1	few pollen grains	
12/07	<i>C. affinis</i>	1	1	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	2	?	pollen grains (Chenopodiaceae)	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	honeydew	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	pollen grains (Chenopodiaceae)	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	2	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	3	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	2	?	few pollen grains	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	few pollen grains	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	few pollen grains (Brassicaceae)	
14/07	<i>C. affinis</i>	2	?	few pollen grains (Chenopodiaceae, Asteraceae)	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	few pollen grains	
14/07	<i>C. affinis</i>	2	?	few pollen grains	
14/07	<i>C. affinis</i>	2	?	few pollen grains	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	0	
14/07	<i>C. affinis</i>	1	?	few pollen grains	
21/07	<i>C. affinis</i>	3	?	pollen grains (maize)	
21/07	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
21/07	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
21/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
21/07	<i>C. affinis</i>	2	1	few pollen grains	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	few pollen grains	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
22/07	<i>C. affinis</i>	1	0		
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
22/07	<i>C. affinis</i>	2	1	pollen grains (maize)	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
22/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
25/07	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
29/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
29/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
29/07	<i>C. affinis</i>	3	1	honeydew	
29/07	<i>C. affinis</i>	3	1	pollen grains (maize)	
29/07	<i>C. affinis</i>	3	0	pollen grains (Asteraceae)	
30/07	<i>C. affinis</i>	1	1	few pollen grains	

01/08	<i>C. affinis</i>	3	1	0	
06/08	<i>C. affinis</i>	1	1	honeydew	lipids
09/08	<i>C. affinis</i>	1	1	0	lipids
09/08	<i>C. affinis</i>	2	0	few pollen grains	
07/08	<i>C. affinis</i>	1	1	0	
10/08	<i>C. affinis</i>	1	0	0	
21/08	<i>C. affinis</i>	1	1	few pollen grains	lipids
21/08	<i>C. affinis</i>	1	1	0	lipids
21/08	<i>C. affinis</i>	1	1	few pollen grains	lipids
28/08	<i>C. affinis</i>	1	1	0	
09/09	<i>C. affinis</i>	1	0	0	
10/09	<i>C. affinis</i>	1	0	0	lipids
10/09	<i>C. affinis</i>	1	0	0	lipids
20/09	<i>C. lucasina</i>	1	0	0	lipids
28/09	<i>C. affinis</i>	1	0	0	
28/09	<i>C. affinis</i>	1	0	few pollen grains	
07/10	<i>C. affinis</i>	1	0	pollen grains (Tiliaceae, <i>Mercurialis</i> sp.)	
12/10	<i>C. affinis</i>	1	1	0	
23/11	<i>C. affinis</i>	1	0	few pollen grains	
23/11	<i>C. affinis</i>	1		few pollen grains	lipids
27/11	<i>C. affinis</i>	1	0	0	
27/11	<i>C. affinis</i>	1		few pollen grains	

Tableau 3. Stades de maturation sexuelle (1: ovocytes non mature, 2: stade intermédiaire et 3: oeufs matures, femelles prêtes à pondre), spermathèque pleine (1) or vide (0), et contenu du jabot des femelles collectées par piège à succion de juin à novembre 2004.

?: aucune information car les spermathèques n'ont pas été analysées.

3.3. Les conditions météorologiques des vols de dispersion

Les 469 spécimens ont été collectés par le piège à succion avec une vitesse du vent comprise entre 1 et 6 m/sec (fig. 3). Le lien entre la vitesse du vent sur le nombre d'individus collectés est significative ($F_{\text{obs}} = 9.84 \gg F_{\text{theo}} = 1.89$, $p = 0.05$). Par contre l'influence de la direction du vent n'est pas significative ($F_{\text{obs}} = 1.45$, $F_{\text{theo}} = 1.43$, $p = 0.05$, $N_{\text{obs}} = 496$). Aucun vol n'a été observé au-dessus de 26 mm de précipitations.

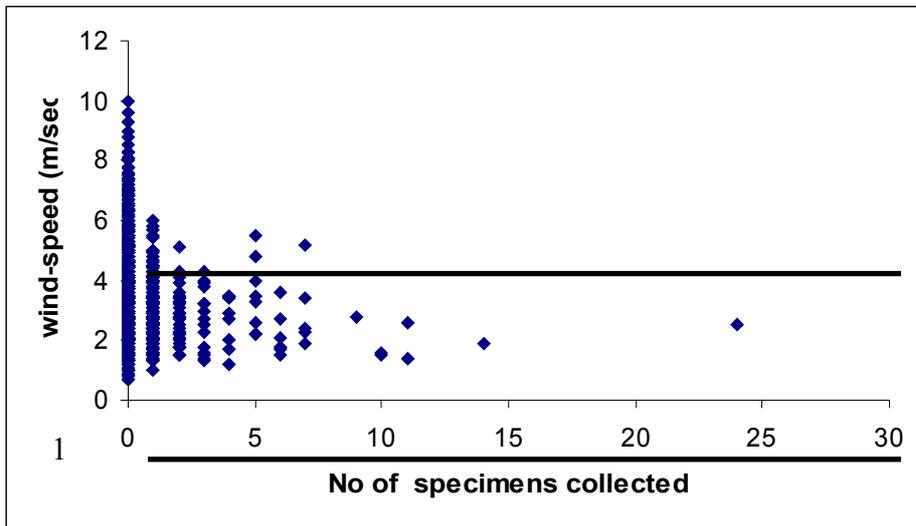


Fig. 3. Adultes de *Chrysoperla* spp. collectés par piège à suction de janvier 2001 à décembre 2004 selon la vitesse du vent (données Météo France).

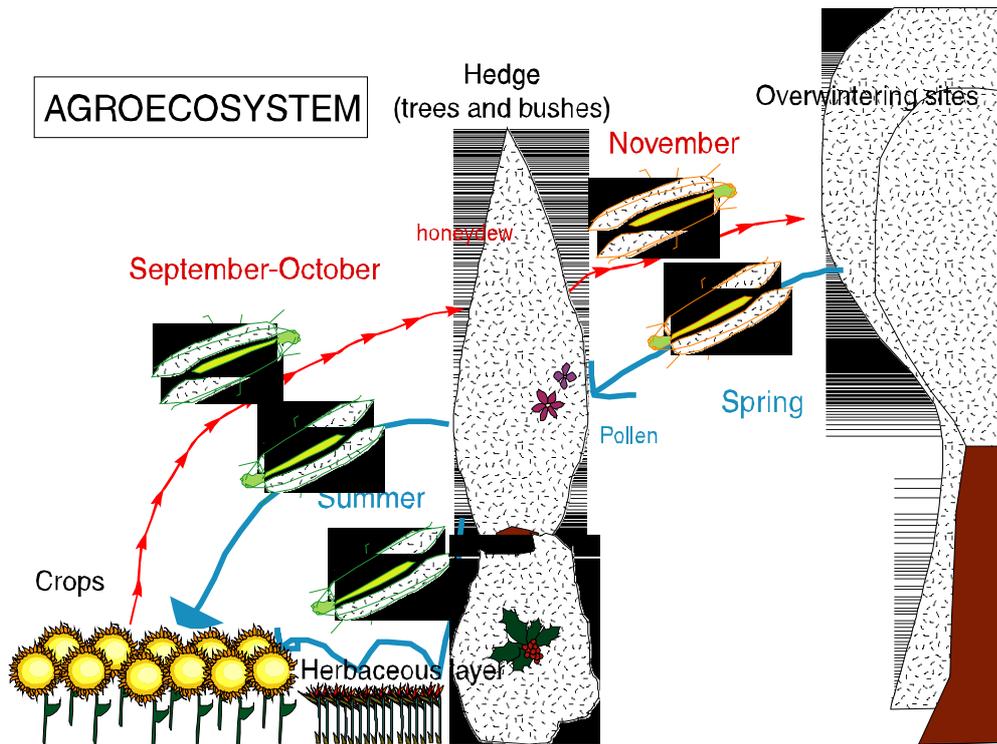


Fig. 4. Vols de migration vers et depuis les sites d'hivernage et déplacements des adultes de *Chrysoperla affinis* et *C. lucasina* dans les agroécosystèmes de l'Ouest de la France.

4. Discussion

Un scénario possible des déplacements des adultes des espèces jumelles, *C. affinis* et *C. lucasina*, peut être élaboré à partir des différents résultats (fig. 4).

4.1 Vols de migration vers et depuis les sites d'hivernage

Tôt en automne, les adultes se concentrent dans les arbres et les arbustes et consomment le miellat couvrant les feuilles, apportant les éléments nécessaires pour la constitution des lipides observés chez les adultes diapausants (Lemesle *et al.*, 1998). En effet, chez les chrysopes, des symbiontes permettent de digérer le miellat et de constituer ainsi des réserves lipidiques pour affronter l'hiver (Hagen *et al.*, 1972). Les grains de pollens retrouvés sur les feuilles couvertes de miellat ont une importante capacité de dispersion (Hyde & Adams, 1958), ils proviennent d'arbres tels que le noyer ou le noisetier, arbres présents sur les sites étudiés.

Au milieu de l'automne, les adultes en diapause reproductive, de couleur orange chez *C. affinis* ou verte chez *C. lucasina* (Canard, 2005), partent à la recherche de sites d'hivernage (Gepp, 1967), que peuvent être, par exemple, pour *C. affinis*, les habitations (greniers, fenêtres...), les cavités naturelles ou des boîtes d'hivernage mises à leur disposition (Caldumbide *et al.*, 2001), et pour *C. lucasina*, les plantes à feuilles persistantes telles que les houx ou les lauriers (Thierry *et al.*, 1994; Canard, 2005).

En hiver, pendant la diapause, il n'y a pas de symbiontes dans le jabot (Hagen *et al.*, 1972), les chrysopes ne peuvent pas digérer le miellat. Dans notre étude, nous n'observons pas de miellat dans les jabots, en revanche, des grains de pollen sont observés, provenant de plantes pouvant fleurir en hiver telles que *Mercurialis* sp.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer la présence de grains de pollen dans les jabots en hiver. Soit (i) la digestion est très lente, les aliments consommés avant la migration et l'entrée dans les sites d'hivernage ne sont pas encore digérés, cependant en automne les *Chrysoperla* ont principalement consommé du miellat. Soit (ii) il y a consommation possible en hiver et donc des déplacements pour s'alimenter. Cette dernière

hypothèse semble la plus plausible car van Impe *et al.* (2002) ont observé des sorties hors des boîtes d'hivernage.

Ces déplacements peuvent correspondre à une alimentation continue pendant l'hiver (Canard & Principi, 1984). La consommation peut également être limitée aux journées les moins froides d'hiver (Sheldon & MacLeod, 1971), et pour Duelli (1986a) quand les températures sont supérieures à 10°C. L'étude de Canard & Principi (1984) a été réalisée dans le sud-ouest de la France, région méridionale où l'hiver est doux, et où l'espèce dominante *C. lucasina* n'entre pas toujours en diapause et ne cesse pas son activité. En effet, *C. lucasina* et *C. affinis* cessent réellement leur activité de vol en hiver seulement si les températures sont inférieures à 10 °C (Duelli, 1986a). Nos résultats ne montrent pas cependant de relation entre les températures supérieures à 10°C et la présence de pollen dans le jabot. Nous avons observé en 2004, trois fois plus de *C. affinis*, issus des boîtes, ayant consommé du pollen qu'en 2005. Aucune différence significative n'est observée entre les températures de décembre-janvier de 2004 et 2005 (pour les deux années, T°C moyenne > 10 °C = 8 jours, T°C minimales > 10 °C = 7 jours et T°C maximales > 10 °C = 23 jours, données Météo France). Il est possible que des périodes très brèves de températures élevées permettent des activités de vol pour la recherche de nourriture. En effet, les *Chrysoperla* spp. hivernantes présentent une diapause reproductive (Tauber *et al.*, 1986), c'est à dire une cessation ou une suspension de la reproduction. Nos résultats ont montré que les individus entrés en diapause reproductive à partir du 21 août effectuent bien des déplacements pour la recherche de nourriture jusqu'en octobre au moins. En hiver, leur activité de vol peut ainsi être ralentie mais leur activité pas complètement inhibée, les adultes peuvent bouger et se nourrir en hiver.

A la fin de l'hiver (février-mars), les adultes sortent des sites d'hivernage et volent vers les sites de nourriture. La génération diapausante se nourrit de pollen et de nectar de plantes fleurissant pendant cette période telles que *Corylus avellana* L., *Malus* spp., *Prunus* spp., *Pyrus communis* L. et donc éventuellement dans les haies entourant les cultures. A la fin du printemps et en été, les générations suivantes descendent vers la basse végétation au crépuscule pour se reproduire, pondre et se nourrir de pollen des plantes basses en fleur dont les plantes cultivées. Durant cette période, les arbres leur servent aussi de sites de repos.

D'après nos résultats sur les périodes d'activité des adultes de *Chrysoperla lucasina*, il semble qu'ils apparaissent dans les agroécosystèmes seulement à partir de juin. Le nombre d'adultes est très faible au printemps, à la sortie des sites d'hivernage, par rapport au nombre d'individus collectés en automne. Il est cependant possible qu'un faible nombre d'individus se déplacent et ne soient pas repérés par nos méthodes de capture. La mortalité de *C. lucasina* peut être importante en hiver, où les températures peuvent être très basses dans le Nord-Ouest de la France par rapport à celles des régions méridionales.

4.2 Vols de dispersion

Les études sur les vols de dispersion ont surtout été réalisées sur les femelles (Duelli, 1984a, 1984b). Notre analyse du contenu du jabot des individus collectés par piège à succion portaient sur l'ensemble des individus ; elle a montré que les mâles se nourrissaient très peu, probablement parce que leurs besoins énergétiques sont limités à la recherche d'une femelle pour l'accouplement (Villenave *et al.*, 2005).

Les résultats du piège à succion ont montré que les femelles adultes ont des vols de migration pendant leur période reproductive. D'après nos résultats les femelles en vol de dispersion se nourrissent de pollen. Or, les femelles reproductrices actives de *C. plorabunda* ne resteraient pas plus de un ou deux jours dans les parcelles cultivées, même s'il y a une abondance de nourriture. Elles auraient ainsi des vols de dispersion obligatoire (Duelli, 1984a).

Le vent joue un rôle important dans les déplacements. Cependant, les vols ne sont pas seulement actifs, mais peuvent être facilités par le vent. Chez *C. plorabunda*, la vitesse moyenne d'un vol actif d'un adulte venant d'émerger est de 0.51 m/sec la première nuit et de 0.74 - 0.79 m/sec la seconde nuit), en revanche la vitesse moyenne estimée d'une femelle volant avec du vent est comprise entre 4.2 et 7.3 m/sec (Duelli, 1984b), situant donc nos observations sur *C. affinis* et *C. lucasina*, comme des vols avec du vent, les adultes ayant été collectés avec des vitesses de vent comprises entre 1 et 6 m/sec.

Malgré l'observation des vols de migration et de dispersion, il est difficile de corroborer l'hypothèse de vols obligatoires même en présence de nourriture, d'après nos résultats à partir de l'analyse du contenu du jabot des individus collectés dans les agroécosystèmes, car seulement 7.6 % des adultes de chrysopes ont des grains de pollen « exotiques » c'est à dire

qui proviennent de plantes non répertoriées sur les sites (Villenave *et al.*, *in press*). Ces plantes sont par exemple *Brassica napus* L., plantes cultivées situées à 500-m minimum ou *Taxus baccata* L. situé à 100-m des sites étudiés.

Les adultes semblent se nourrir près de sites de repos, que sont les feuilles des arbres ou des arbustes, mais il est difficile d'affirmer de façon sûre que les grains de pollen consommés proviennent seulement des plantes présentes dans les sites étudiés parce que la plupart des plantes sont communes de la vallée de la Loire. Par contre, les pollens de plantes comme les choux, poireaux, carottes ou luzernes qui étaient présentes sur les sites étudiés mais qui sont cultivées par parcelles éloignées (de l'ordre de 5 km) pour éviter des échanges de pollen (cultures en multiplication de semence), sont retrouvés en proportion importante dans les jabots (36 %). De même, du pollen de plantes non communes, telle que *Aristolochia clematitis* L. répertoriée sur un des sites, a été consommé par des chrysopes collectées sur ce site. De plus, des grains de pollen de plantes communes de la région, mais non répertoriées sur les sites étudiés, telles que *Quercus* sp. ou des plantes cultivées (vigne, maïs...), n'ont pas été observés dans les jabots des adultes collectés. Alors que par exemple, le pollen de maïs peut être consommé par les chrysopes puisqu'il en a été retrouvé dans le jabot de certains spécimens collectés par le piège à suction. Il est donc probable que les chrysopes restent sur les sites.

Si les déplacements sur de longues distances apparaissent comme une forme adaptative obligatoire pour échapper aux fluctuations saisonnières et à l'épuisement des ressources chez *C. plorabunda* vivant dans le désert de Mojave (région en *open field* au sud de la Californie), où la nourriture (plantes en fleur) est rare près de leurs sites de ponte (plantes cultivées), que se passe-t-il quand les agroécosystèmes apportent des habitats, des sites de repos, des sites d'alimentation, des refuges, pour les *Chrysoperla* ? En effet, les connections entre les métapopulations ne peuvent-elles pas également se faire sur de faibles distances, entre les sites « sources » que peuvent être la végétation environnante et les sites « puits » que peuvent être les parcelles de culture annuelles, et ainsi permettre aux chrysopes de coloniser ces nouveaux habitats ? Ainsi la dispersion sur grande distance est-elle réellement obligatoire ? Les adultes en dispersion peuvent prendre, en effet, des risques considérables (climat, prédation...) et doivent requérir beaucoup d'énergie (Rankin & Burchsted, 1992), ils peuvent

ainsi être vulnérables à de nouveaux facteurs de mortalité. Alors que les individus ne se dispersant pas peuvent se protéger, en sélectionnant leurs habitats, des températures extrêmes, des vents violents, de l'humidité importante et des prédateurs (chauves-souris) (Miller & Olesen, 1979). Nos résultats indiquent que dans le cas des agroécosystèmes à végétation diversifiée, les espèces jumelles du complexe *carnea*, *C. affinis* et *C. lucasina*, adoptent une stratégie de déplacements de faible distance.

5. Conclusion

Au cours de leur cycle de vie, *Chrysoperla affinis* et *C. lucasina* ont des déplacements nyctéméraux et saisonniers entre divers habitats en tant qu'espèces multihabitats. La structure du paysage et de la végétation sont des éléments clés de la survie d'une population. Selon la théorie de la métapopulation, des déplacements sont réalisés entre les sites « sources » que peuvent être les arbres, les arbustes, les plantes herbacées et les sites « puits » que sont les plantes cultivées. Les vols de dispersion sur de longues distances n'apparaissent donc pas obligatoires et peuvent être réalisées sur de faible distance dans des agroécosystèmes qui apportent des sources de nourriture essentielles, des sites et des microhabitats pour la reproduction, la ponte, la nymphose et l'hivernage.

Ainsi, dans le but de maintenir les populations de *C. affinis* et de *C. lucasina* dans les agroécosystèmes, nous suggérons d'apporter une source continue de pollen et de miellat sur l'année pour les chrysopes adultes grâce à l'installation d'une végétation environnante. Cette végétation peut inclure des plantes fleurissant à différentes périodes d'activité des *Chrysoperla* spp. De plus, la végétation environnante peut apporter protection contre les conditions climatiques défavorables et peuvent servir de sites d'hivernage, comme par exemple le houx pour *C. lucasina* (Thierry *et al.*, 1994).

Conclusion générale

A ce jour, peu d'études ont porté sur les exigences bio-écologiques des Névroptères liées aux contraintes environnementales. Au début de ce travail, une question majeure était posée : quelles sont les conditions environnementales permettant à ces insectes d'effectuer leur cycle de vie ? Pour y répondre, il a fallu connaître les espèces présentes, leur abondance et leur distribution, étudier leurs périodes de vol et d'activité, leur type d'habitat (sites d'hivernage, de repos, d'alimentation et de reproduction), leurs déplacements nyctéméraux et saisonniers, et leurs conditions optimales de développement et de reproduction.

I./ Synthèse générale

I.1./ Les Névroptères dominants dans les agroécosystèmes étudiés

Nous avons observé 17 espèces de Névroptères aux stades adultes et larvaires, dont 11 de la famille des Chrysopidae et 6 de la famille des Hemerobiidae.

Chez les Chrysopes, les espèces les plus abondantes sont celles du complexe *Chrysoperla carnea* : *C. lucasina*, *C. affinis* et *C. carnea sensu stricto*. Les *Dichochrysa* spp. et les *Chrysopa* spp. sont un peu moins représentées.

Chez les Hémérobés, *Micromus angulatus* et *M. variegatus* sont les espèces les plus représentées.

Nos résultats, en accord avec la littérature, montrent que certaines espèces ne sont récoltées aux stades larvaires et adultes, que dans une seule strate :

- strate haute (arbustive et arborescente) : *C. carnea*, *Hemerobius humulinus*, *Sympherobius pygmaeus* et *Wesmaelius nervosus*,
- strate basse (plantes herbacées et cultivées) : *M. angulatus*, *M. variegatus* et *Psectra diptera*.

D'autres sont récoltées dans les strates hautes et basses : *C. affinis*, *C. lucasina*, *Dichochrysa flavifrons*, *D. inornata* et *D. prasina*.

Les espèces potentiellement intéressantes pour la protection des cultures basses, maraîchères ou en multiplication de semences, présentes dans la strate basse comme *M. angulatus*, *M. variegatus* et *P. diptera*, prédateurs aux stades larvaires et adultes, et *C. affinis* et *C. lucasina*, prédateurs aux stades larvaires, sont parmi les plus abondantes dans nos inventaires et ont constitué les modèles de notre travail.

I.2./ Les zones refuges : sites d'alimentation et d'habitat

I.2.1./ Hémérobès

Nos résultats montrent que *Micromus angulatus* et *M. variegatus* vivent essentiellement dans la végétation basse, sur des parcelles laissées en jachère ou dans la strate herbacée dense non entretenue. Les jachères étaient principalement composées de Dicotylédones (*Chenopodium* sp., *Lamium purpurea*, *Plantago lanceolata* L., *Polygonum persicaria* L., *Senecio* sp., *Trifolium repens* L.) et de quelques espèces de Gramineae. Cependant, *M. variegatus* se trouve plus souvent dans la strate herbacée composée essentiellement d'orties, *Urtica dioica*, et *M. angulatus* de Fabaceae telles que luzerne, trèfles.

Dans les cultures, peu de spécimens ont été collectés, excepté dans les cultures de luzerne. Il se pourrait que ce soient des espèces préférant les cultures à végétation dense. En hiver, des adultes diapausants ont été collectés dans la strate herbacée morte ou séchée entre les tunnels.

L'utilisation de l'aspirateur D-vac est particulièrement adapté à la collecte des hémérobès, ainsi nous avons récolté sept exemplaires de *Psectra diptera*, espèce supposée rare, dans la végétation basse. Celle-ci était composée essentiellement de *Rubus fruticosus* située entre les tunnels, les ronces semblent donc importantes en tant qu'habitat possible de cette espèce, prédatrice de pucerons.

I.2.2./ Chrysopes

L'un de nos principaux résultats porte sur le rôle de la végétation pour l'habitat et l'alimentation des **Chrysopes adultes**. L'analyse du contenu du tube digestif de *Chrysoperla* spp., glycopalynophage* au stade adulte, par l'identification des grains de pollens consommés et l'observation d'autres constituants tels que le miellat ou le nectar, s'est révélée un outil puissant pour connaître les plantes butinées et le comportement alimentaire des adultes selon les saisons. Toutefois l'analyse du contenu du tube digestif ne garantit pas que les plantes butinées sont exclusivement celles présentes dans l'agroécosystème étudié. Les espèces de plantes consommées au printemps (de mars à mai) sont principalement celles de la strate arborescente ou arbustive, et en été (de juin à août) celles de la strate basse (plantes herbacées et cultivées) (tableau 1). Notre étude a montré que *C. affinis* et *C. lucasina* semblaient plutôt être des espèces opportunistes pour l'alimentation. Elles consomment des grains de pollen provenant de peu d'espèces végétales à la fois. Nous n'avons pas confirmé l'hypothèse de l'existence de plantes attractives chez ces espèces, par contre les espèces végétales qui ne sont pas consommées peuvent être répulsives (*Gerbera* sp.) ou non disponibles en raison de leur phénologie, par la fermeture des corolles au crépuscule, i.e. pendant la période d'activité des Névroptères (*Convolvulus* spp., *Malva* spp., *Veronica* spp.).

En automne, la plupart des *Chrysoperla* adultes consomment du miellat, fèces des pucerons présents sur les feuilles des plantes, d'arbres ou d'arbustes « tardifs », ayant encore leurs feuilles tard en automne, tels que les noisetiers, *Coryllus avellana* ou noyers, *Juglans regia*. En hiver, les Chrysopes collectées dans les boîtes d'hivernage sont essentiellement des *C. affinis*. D'après nos résultats, les adultes diapausants sortiraient des sites d'hivernage pour se nourrir de grains de pollen de plantes fleurissant en hiver telles *Mercurialis perennis* L., *Geranium* sp., *Erica* sp., Asteraceae (*Senecio* sp., *Leontodum* sp.), *Lotus corniculatus* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.), *Coryllus avelana* L. etc.

C. carnea s.s., vit seulement dans la strate arborescente, aux stades larvaires et adultes.

Les espèces du genre *Dichochrysa* et *Chrysopa* ont été collectées dans les arbres et la végétation basse. *D. flavifrons* a été collecté sur les cultures de choux.

Grâce aux résultats et à la littérature, il est possible de déduire les habitats des espèces au **stade larvaire**, stade le plus intéressant en lutte biologique. Ainsi, les larves des espèces exclusivement collectées dans la canopée au stade adulte, vivent également dans la strate haute. Par contre, les larves de certaines espèces des genres *Chrysoperla*, *Dichochrysa* et *Chrysopa* pouvant être collectées dans la strate haute comme la strate basse, sont présentes dans la végétation basse, dont les cultures, à partir de la deuxième génération, dès juin.

D'après la littérature, les *Dichochrysa* spp. et les *Chrysopa* spp. peuvent être intéressants en tant qu'auxiliaires, puisque par exemple, *D. flavifrons* est commun sur cultures en Roumanie (Kis *et al.*, 1970), *Chrysopa perla* est le plus important ennemi naturel de *B. brassicae* sur cultures de choux en Russie (ter-Simonjan *et al.*, 1982), *Chrysopa formosa* est commun sur cultures en Hongrie (Szentkirályi, 2001), *Chrysopa phyllochroma* est commun sur cultures de betterave et pomme de terre dans le nord de la France (Trouvé *et al.*, 2002).

Nous avons mis en évidence des différences d'activité de vol entre les espèces, grâce aux inventaires réalisés de mars à octobre.

Chez les Chrysopidae, les espèces du complexe *Chrysoperla carnea*, multivoltines*, ont une longue activité de vol associée à des vols de migration et de dispersion.

Les Hemerobiidae ont une saison d'activité de vol courte (*P. diptera*) ou longue (*M. variegatus* et *M. angulatus*). Ces espèces étant cependant multivoltines*.

Ainsi les périodes d'activité de vol étant différentes pour les Chrysopidae et les Heerobiidae, il est possible d'avoir des Névroptères pratiquement toute l'année sur les cultures ou dans les agroécosystèmes.

I.3./ Liens entre la structure paysagère et la bio-écologie des Névroptères

Grâce à l'analyse de la structure paysagère à l'échelle, de l'exploitation et à celle de 2 km de rayon, nous avons pu montrer que la structure du peuplement des Névroptères, en termes de diversité et d'abondance, est influencée par celle du paysage à l'échelle de l'exploitation.

Les exploitations comportant de la végétation environnante (haies et plantes herbacées) présentaient un nombre d'espèces et d'individus supérieur à ceux des exploitations en « open-field ». Les haies et les zones enherbées peuvent servir de « zone réservoir » dans le sens de van Helden & Decante (2002). Elles apportent la nourriture essentielle (pollen, nectar, miellat et proies potentielles), elles constituent des refuges, et des sites de reproduction pour les Névroptères.

L'étude sur la dynamique des populations de *C. affinis* et *C. lucasina*, espèces dominantes de l'Ouest de la France, grâce notamment aux collectes dans les diverses strates et à l'analyse du contenu du tube digestif, a permis de conceptualiser leurs déplacements et d'aborder l'analyse des connectivités dont dépendent leurs capacités de dispersion entre ces habitats au sein des agroécosystèmes.

I.4./ Les périodes d'activité et de déplacements des *Chrysoperla* spp.

Nous avons pu apporter des précisions sur les types d'activité de vol complexes des deux espèces jumelles du complexe *carnea*, *C. affinis* et *C. lucasina*, dans les agroécosystèmes de l'Ouest de la France étudiés : vols de migration vers et depuis les sites d'hivernage et des vols de dispersion.

II./ Discussion générale

L'analyse paysagère des agroécosystèmes étudiés a été une étape essentielle pour mettre en évidence l'intérêt de la végétation environnante pour les Chrysopidae et les Hémérobiidae, cependant elle ne nous permet pas de préciser les critères de sélection et les ressources limitantes des Névroptères.

Pour étudier l'équilibre entre l'extinction et la recolonisation des *patches* qui influencent fortement les stratégies de conservation des chrysopes communes dans les agroécosystèmes, l'étude de leurs déplacements entre les sites sources (végétation environnante) et les sites puits (cultures) était nécessaire, ceci dans un objectif de conceptualisation de la conservation des ennemis naturels dans les agroécosystèmes. Les Chrysopidae étant des insectes volants, il était difficile de suivre leurs déplacements. Ainsi, la plupart des études sur les déplacements de populations d'insectes et des mouvements de métapopulation ont été réalisées sur les insectes rampants comme les Carabidae (Charrier *et al.*, 1997). L'utilisation du contenu alimentaire (pollen) en tant que marqueur s'est imposée après l'étude de la bibliographie sur les déplacements des insectes volants. Cette méthode est utilisée le plus souvent chez les insectes palynophages comme par exemple les Lépidoptères. Si cette méthode a été utilisée pour suivre les déplacements de Noctuidae sur une même espèce de plante cultivée dans tout les Etats-Unis (Lingren *et al.*, 1993), Wratten *et al.* (2003) l'a utilisée pour connaître le type d'alimentation et les déplacements des Syrphidae au sein des agroécosystèmes. Nous avons utilisé cette méthode pour la première fois chez les Chrysopidae, et comme chez les Syrphidae, nos résultats ont permis de connaître les espèces végétales butinées et les déplacements entre la végétation environnante et les cultures (choux porte-graine), tout en montrant des différences de comportement (alimentaire, choix des habitats) des deux espèces jumelles du complexe *Chrysoperla carnea* (*C. affinis* et *C. lucasina*). Il a été observé une différence dans le comportement alimentaire des espèces jumelles : *C. lucasina* consomme plus particulièrement les pollens des plantes de la strate basse dont les plantes cultivées tandis que *C. affinis* ceux des plantes arborescentes et arbustives (Villenave *et al.*, 2005). *C. lucasina* est principalement localisé dans la basse végétation. Ces résultats sont en accord

avec les études réalisées sur l'écologie de *C. lucasina* (Henry *et al.*, 1996; Paulian, 2001; Villenave *et al.*, 2005) dans lesquelles il était montré qu'elle était plus fréquente et plus abondante dans les parcelles cultivées et dans la strate herbacée que dans la canopée.

Nos résultats nous ont permis de préciser le paysage caractéristique des deux espèces pour la Lutte Biologique par Conservation selon différents critères :

- *La surface d'habitat disponible.* La taille des parcelles ne doit pas être trop importante, avec une végétation environnante proche pour constituer une mosaïque de *patches* d'habitats, à l'échelle d'une exploitation de 3 ha. Les Chrysopes préfèrent les vols à faible distance, l'amplitude des mouvements étant limitée, ce qui limite les risques de mortalité, notamment de prédation par les chauve-souris.
- *La qualité de l'habitat, analysée à travers l'étude de l'alimentation.* Les critères de sélection alimentaire ont été identifiés : les *Chrysoperla* s'avèrent opportunistes pour l'alimentation mais la présence de plantes variées offrant des fleurs toute l'année dans les agroécosystèmes sont importantes pour leur maintien. Mais alors que pour Jervis *et al.* (2004), le nectar, le pollen et le miellat d'Homoptères sont des ressources alimentaires alternatives pour les Chrysopidae, nos résultats ont montré que les ressources végétales apparaissent **limitantes** en tant que supports directs (pollen, nectar) et indirects (miellat). Les *Chrysoperla* ont besoin de nectar et de pollen pour se reproduire et de miellat pour hiverner.
- *La connectivité ou les capacités de dispersion.* Si la notion de connectivité est importante pour les insectes rampants, comme les Carabidae qui utilisent les haies en tant que corridor (« habitat » de connection entre les divers habitats de l'insecte), on va parler de capacités de dispersion pour les insectes volants, et notamment les Chrysopes. Les capacités de dispersion peuvent être importants (Duelli 1980, 1984a, b, 1986a, b) mais nos résultats ont révélé que les déplacements sur grandes distances peuvent ne pas être obligatoires. Ainsi il peut y avoir des mouvements d'immigration des métapopulations de *C. affinis* et *C. lucasina* entre les sites sources et puits, facilités par leur faible éloignement.

III./ Propositions de gestion et d'aménagement du paysage agricole

Notre travail nous conduit à proposer l'utilisation des chrysopes et des hémérobes en associant la lutte biologique par conservation et des lâchers inondatifs ponctuels dans le temps, pour la protection des agroécosystèmes.

Au vu de la synthèse bibliographique (chapître I), la gestion et l'aménagement du paysage pour attirer et maintenir les ennemis naturels dans une perspective de lutte biologique par conservation, s'inscrit dans un domaine de recherche en développement récent.

L'étude de l'écologie des Névroptères par celle de leurs habitats, leur comportement alimentaire, leur dynamique de population, leurs conditions optimales de développement et de reproduction, confirme l'importance de la présence des haies et des bandes enherbées pouvant présenter des floraisons toute l'année au sein des agroécosystèmes, pour attirer et maintenir les Chrysopes et les Hémérobes (fig. 1).

Les *Chrysoperla* spp., opportunistes pour leur alimentation, butinent presque toutes les fleurs toute l'année. Les haies composées de plantes fleurissant au printemps telles que les Rosaceae (pruniers, pommiers, cerisiers...) fournissent ainsi de la nourriture pour les adultes de *Chrysoperla* sp. sortant des sites d'hivernage. Les espèces végétales arborescentes et arbustives (noyers, noisetiers) sont essentielles pour les adultes entrant en diapause reproductive à la fin de l'été, qui ont besoin de miellat pour constituer leurs réserves lipidiques. Des plantes herbacées pouvant fleurir principalement de juin à septembre permettront de nourrir les adultes de *Chrysoperla* spp. L'aménagement floristique peut être complété par l'installation de boîtes d'hivernage dans les sites agricoles pour conserver les Chrysopes, principalement *C. affinis*.

Les bandes enherbées près des cultures peuvent servir d'habitat toute l'année pour les Hémérobes, *M. angulatus*, *M. variegatus* et *P. diptera*, prédateurs polyphages intéressants en lutte biologique. Ce sont des espèces qui volent bas et se déplacent très peu : de la bande enherbée aux cultures à végétation dense. Elles peuvent rester dans les exploitations ayant au préalable des refuges pour l'hiver (plantes herbacées sèches et denses, et le bois mort). Il

serait intéressant de disposer de plantes dont les périodes de floraison se succèdent dès mars et jusqu'en octobre, car elles sont sources de pollen, nectar et miellat, compléments alimentaires indispensables pour le développement et la reproduction. Des lâchers de *M. angulatus* peuvent être réalisés pour renforcer le peuplement de Névroptères dès le mois de mars.

Des lâchers ponctuels d'espèces commercialisées apportent alors un complément à la lutte biologique par conservation, notre travail a contribué à la mise au point d'élevages de masse de *M. angulatus*.

On peut ainsi obtenir une protection des cultures de choux et autres cultures basses, de mars à octobre :

- les adultes de *M. variegatus* et *M. angulatus* prédateurs, apparaissent dès le mois de mars dans la végétation basse,
- les adultes et les larves de ces deux espèces d'Hemerobiidae, peuvent être présents jusqu'au mois d'octobre,
- la première génération larvaire de *C. affinis* et *C. lucasina* peut être présente sur les cultures à partir de mai, mais avec une présence prédominante de larves à partir de juin-juillet (fig. 2).

L'activité des chrysopes et des hémérobés, dans un objectif de protection des cultures de choux, coïncident avec les périodes d'activité des pucerons dont deux vagues de pullulation peuvent être préoccupantes. Les périodes d'activité de *M. angulatus*, présent tôt en mars, et de *M. variegatus*, présent tôt en avril, dans les plantes herbacées bordant les cultures, correspondent à la première vague d'abondance de pucerons apparaissant en mai. De même, les périodes reproductrices des femelles de *Chrysoperla* spp., de la première génération de l'année, coïncident avec la première vague de pucerons, les œufs de ces chrysopes étant déposés sur les plantes cultivées à partir de juin. Les larves prédatrices renforcent ainsi la protection des cultures de juin à août. Ensuite, la seconde vague d'abondance de pucerons qui a lieu début septembre-fin octobre, coïncide avec la présence des adultes de *M. angulatus* et *M. variegatus*.

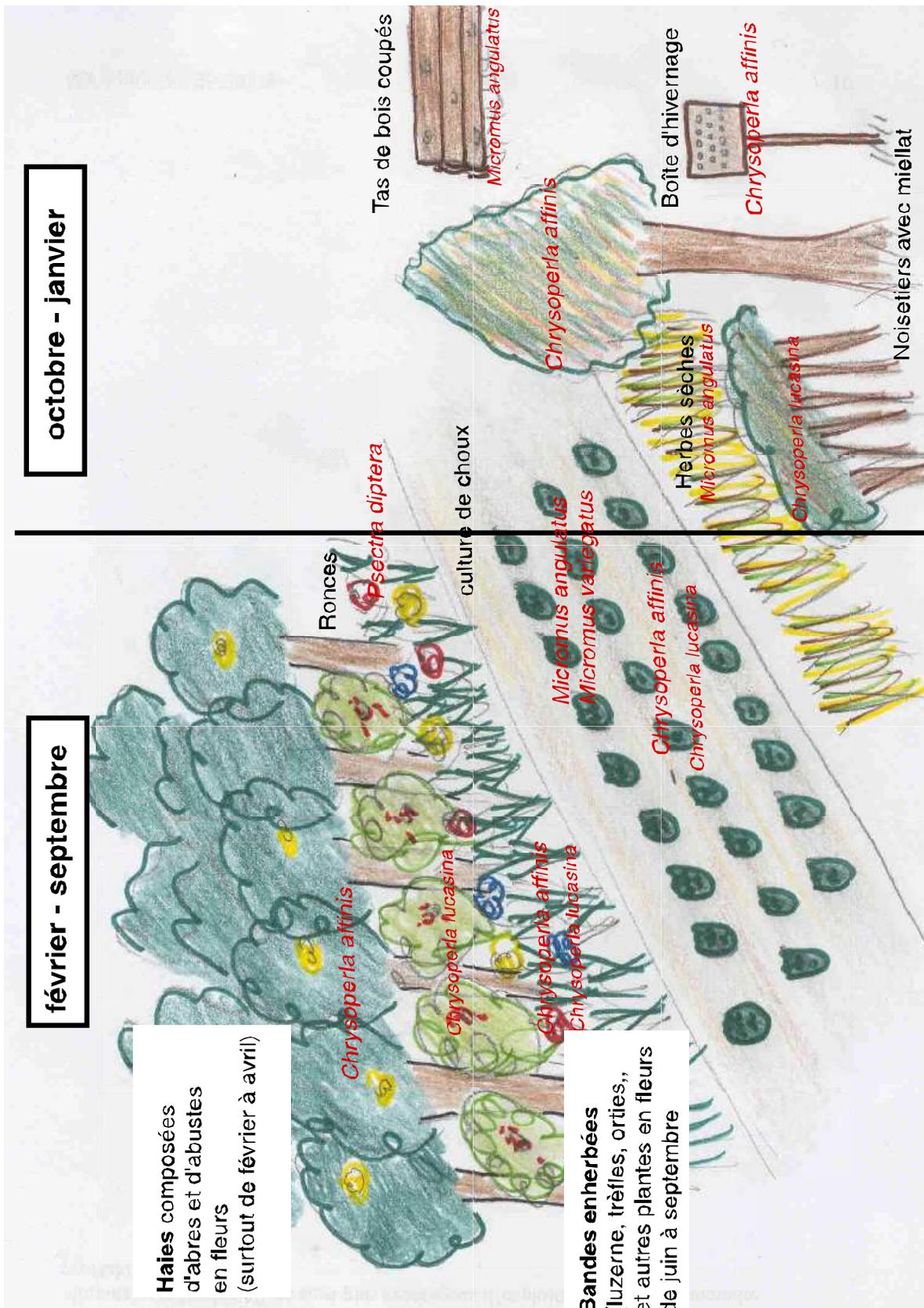


Fig. 1. Propositions d'aménagement du paysage pour attirer et maintenir les espèces de Névroptères, *C. affinis*, *C. lucasina*, *M. angulatus*, *M. variegatus* et *P. diptera*, potentiellement intéressantes pour la protection des cultures de choux.

HIVERNAGE



Herbes sèches ou tas de bois



Micromus angulatus

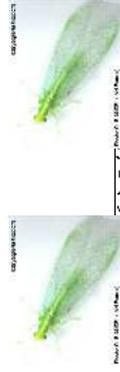


Figure 2. Périodes d'activité selon les stades des cinq espèces principales dans cinq agroécosystèmes de l'Ouest de la France, dans les strates arborescentes ou herbacées, ou dans les cultures : *Micromus angulatus*, *M. variegatus*, *Chrysoperla affinis*, *C. lucasina* et *C. carnea*.

IV./ Critiques et perspectives

L'objectif de notre travail était d'étudier la bio-écologie des Névroptères (type d'habitats et d'alimentation) pour favoriser leur maintien dans les agroécosystèmes dans une démarche de protection biologique des choux. Les inventaires des Névroptères étaient alors nécessaires pour connaître les espèces présentes et celles qui paraissaient les plus intéressantes en cultures basses. Ces travaux fastidieux (les inventaires étaient réalisés dans diverses strates, deux fois par jour, de mars à octobre et suivis par l'identification d'un grand nombre de spécimens collectés et de l'analyse de leur contenu stomacal) nous ont imposé de nous limiter à **l'étude d'un faible nombre de sites**. Ce compromis limite notamment la portée de l'interprétation de l'impact des itinéraires techniques.

Cependant, ces travaux nous ont permis de mieux connaître les exigences écologiques des Névroptères étudiés, leurs périodes d'activité, leurs comportements alimentaires, leurs sites de reproduction, leurs habitats et leurs refuges.

Si **les outils utilisés pour la collecte** des Névroptères, tels que le filet à main dans les strates arborescentes et arbustives et l'aspirateur à essence dans la strate basse, apparaissent adaptés, l'utilisation de la tente Malaise est à réserver à d'autres approches. Cet outil ne donne qu'une indication de la présence des espèces les plus abondantes : par exemple, aucun Hémérobe n'a été collecté. Par contre, pour inventorier l'entomofaune générale, la tente Malaise est un bon outil même si elle collecte essentiellement les insectes volants, et principalement les Diptères et les Hyménoptères.

L'aspirateur à essence s'est révélé être un bon outil pour collecter les Hémérobites et les autres insectes se laissant tomber au moindre choc par phénomène de thanatose. Il a ainsi pu permettre de collecter une espèce dite rare, *Psectra diptera*. Il est également performant pour collecter les chrysopes.

A la suite de ce travail, il apparaît nécessaire d'**approfondir l'étude paysagère** pour connaître le type de structures qui favoriserait au mieux la conservation des Névroptères.

Un inventaire des Névroptères peut être réalisé avec comme objectif de suivre l'activité des espèces les plus intéressantes : *Chrysoperla affinis*, *C. lucasina*, *Micromus angulatus*, *M. variegatus* et *Psectra diptera*. Il faudra ensuite analyser de façon précise leurs déplacements entre les zones refuges ou réservoirs (haies, bandes enherbées) et les cultures pour évaluer les bonnes distances entre les sites de repos, les sites de reproduction et les sites de nourriture. Ainsi, plusieurs sites (environ une vingtaine) pourraient être étudiés pour pouvoir analyser statistiquement l'influence de la structure paysagère sur la présence des espèces ciblées. Approfondir l'impact de la composition floristique à l'échelle de l'exploitation apparaît également nécessaire.

L'étude paysagère devrait se poursuivre à plus petite échelle (échelle cantonale ou sur une base d'une vingtaine de kilomètres de rayon) pour observer les grands déplacements des *Chrysoperla* spp., i.e. les vols de migration et de dispersion, afin d'évaluer la proportion d'individus qui se dispersent ou migrent en fonction de la structure paysagère, ainsi que les distances de ces vols. Pour ces suivis, un *radio-tracking*, capture-marquage-recapture, apparaît indispensable, même s'il semble difficile à première vue de le réaliser, car une très faible proportion d'individus peuvent être recapturés. Par contre, les résultats permettront peut-être de connaître d'autres zones réservoirs de Chrysopidae, telles que les sites d'hivernage (forêts, villes...), et ensuite d'étudier les connectivités entre ces possibles zones réservoirs situées à de grandes distances des exploitations et les agroécosystèmes.

Les **objectifs agronomiques pourraient également être élargis**, en étudiant l'impact des Névroptères sur les autres ravageurs de Brassicaceae (Teigne des crucifères...) et sur d'autres productions grâce aux compétences du Laboratoire de Protection Biologique Intégrée de l'INH et de l'UMR BiO3P INRA/ENSAR/Université de Rennes.

A partir de ces travaux, l'étude sur l'impact des aménagements proposés sur les ravageurs et les autres auxiliaires pourrait être réalisée selon le modèle d'autres études, entre autre celles de l'impact du paysage sur les populations de ravageurs, les cicadelles et les tordeuses de la grappe, dans les vignobles bordelais et saumurois, et la dynamique de ces ravageurs entre l'environnement proche et la vigne (van Helden & Decante, 2002; van Helden et al., 2005).

Enfin, il serait intéressant grâce à tous ces travaux, de **réaliser des modèles pour prédire la dynamique de population** des divers organismes, ravageurs et auxiliaires, en interaction entre eux et avec le paysage dans les agroécosystèmes. Un modèle de distribution spatiale des populations, qui est souvent basé sur des données de mouvement obtenues au niveau individuel pourrait ainsi être élaboré. S'il est complexe d'étudier les interactions globales entre les différents organismes vivants et les distributions fragmentées des habitats dans l'espace, la géométrie fractale peut permettre d'apporter des éléments de réponse car elle inclut dans ses modèles l'implication de divers éléments tels que la densité, la radiance, les mouvements, les mosaïques qui varient selon l'échelle étudiée (Milne, 1991). Ces travaux pourraient être réalisés avec l'aide de l'UMR_MA 105 INH/Université d'Angers "Paysages et Biodiversité".

Liste des tableaux et figures

Introduction

Fig. 1. Présence et dommages par les pucerons <i>Myzus persicae</i> et <i>Brevicoryne brassicae</i> en relation avec les dates de floraison et de récolte des cultures de choux porte-graines.....	24
Fig. 2. Différents types de pratiques ou d'aménagement pour augmenter la diversité et l'efficacité des ennemis naturels (d'après Gurr <i>et al.</i> , 2004).....	24
Fig. 3. Approches de stratégies de lutte biologique en relation avec les autres méthodes praticable en protection biologique intégrée (d'après Eilenberg <i>et al.</i> , 2001).....	25

Chap. I - Etat des connaissances

Fig. 1. Les éléments de base d'une structure paysagère (Burel & Baudry, 1999).....	31
Fig. 2 - Partie antérieure d'un adulte de <i>Chrysoperla affinis</i>	46
Fig. 3 - Adulte de <i>Chrysopa perla</i>	46
Fig. 4 - Larve de <i>Chrysoperla affinis</i>	46
Fig. 5 - Ponte de Chrysopidae.....	46
Fig.6. Aile antérieure d'un Hemerobiidae (Aspöck <i>et al.</i> , 1980).....	48
Fig. 7. Abdomen postérieur d'un Hemerobiidae (Aspöck <i>et al.</i> , 1980).....	49
Tableau 1. Les espèces du genre <i>Micromus</i> utilisées en lutte biologique dans le monde.....	50
.....	50
Fig. 8. Aile antérieure de <i>Micromus angulatus</i> . Rs : secteur radial. (Aspöck <i>et al.</i> , 1980).....	53
Fig. 9. Adulte de <i>Micromus angulatus</i>	53
Fig. 10. Larve de <i>Micromus angulatus</i> consommant des pucerons.....	53
Fig. 11. Cycle de vie de <i>Micromus angulatus</i> (d'après Séméria <i>et al.</i> , 1988).....	54
Fig. 12. Chant de cours du mâle C.c.2, <i>Chrysoperla carnea</i> s. Thierry. Enregistrement réalisé par Henry (2005) sur des individus issus de l'élevage de l'INH, envoyés par Villenave.....	60
.....	60
Fig. 13. Chant de cours du mâle C.c.4, <i>Chrysoperla affinis</i> . Enregistrement réalisé par Henry (2005) sur des individus issus de l'élevage de IFTECH (Angers), envoyés par Villenave.....	60

Fig. 14. Chant de cours du mâle C.c.1, <i>Chrysoperla lucasina</i> . Enregistrement réalisé par Henry (2005) sur des individus issus de l'élevage de IFTECH (Angers), envoyés par Villenave.....	60
Fig. 15. Clé d'identification par critères morphologiques des trois espèces du complexe <i>Chrysoperla carnea</i> de l'Ouest de la France, <i>C. affinis</i> (ex- <i>kolthoffi</i>), <i>C. lucasina</i> et <i>C. carnea</i> s. s., d'après Canard et Thierry (Çaldumbide <i>et al.</i> , 2001).....	61
Fig. 16. Récapitulatif des changements de nomenclature des espèces du complexe <i>Chrysoperla carnea</i> de 1980 à 2003 (Canard & Thierry, sous presse).....	63

Chap. II – Matériels et méthodes généraux

Tableau 1. Caractéristiques des sites choisis pour l'inventaire des Chrysopidae et Hemerobiidae.....	69
Fig. 1. Localisation des sites agricoles, Ambillou-Château (PBI-1), Noyant-la-Plaine (CONV-2) Saint-Sigismond (PBI-2), Neuvy-en-Mauges (CONV-1) et Beaufort-en-Vallée (BIO) en Maine-et-Loire.....	69
Fig. 2. Schéma d'ensemble de l'exploitation PBI-1, Ambillou-Château.....	70
Fig. 3. Schéma d'ensemble de l'exploitation PBI-2, Saint-Sigismond.....	70
Fig. 4. Schéma d'ensemble de l'exploitation BIO, Beaufort-en-Vallée.....	70
Fig. 5. Schéma d'ensemble de l'exploitation CONV-1, Neuvy-en-Mauges.....	71
Fig. 6. Schéma d'ensemble de l'exploitation CONV-2, Noyant-la-Plaine.....	71
Fig. 7. Filet fauchoir.....	75
Fig. 8. Parapluie japonais.	75
Fig. 9. Tente Malaise.	75
Fig. 10. D-vac ou aspirateur à essence.	75
Fig. 11. Boîte d'hivernage.	75
Fig. 12. Schéma de la structure du tube digestif des Chrysopidae et en médaillon photo d'un adulte.	80
Fig. 13. Grains de pollen de chou, vuex 40.....	80
Fig. 14. Grains de pollen de tournesol, vue x 400.....	80

Fig. 15. Miellat consommé par une <i>Chrysoperla</i> adulte.....	80
Fig. 16. Piège à suction du réseau Agraphid.....	81

Chap. III – Etat des lieux des agroécosystèmes : diversité de l’entomofaune

Entomofauna diversity in crop environment in relation to cultural methods

Table 1. Characteristics of the sites studied in west of France for the evaluation of entomofauna diversity in 2003 and 2004.....	86
Table 2. Chemical pesticides used in the studied agroecosystems from March to October 2003.....	86
Table 3. Number of insect collected by malaise trap from June to October 2003 in four cabbage fields, classed by order and family, identified by type (phytophagous, pollinators, parasitoids, predators and others).	90
Fig. 1. Proportion of insect number of different insect types classed according to their role in crop protection. Collect from May to October 2003 in 1, 2, 3 and 4 sites.....	93
Fig. 2. Natural enemies collected on the four sites from May to October 2003 by malaise trap.....	93
Fig. 3. Factorial correspondence analysis with a projection on axe 1 and axe 2, between the four studied sites, and the insects collected from May to October 2003. The insects are identified by the the four first letters of the family. The contributor natural enemies are surrounded with a black circle.....	94
Fig. 4. Factorial correspondence analysis with a projection on axe 2 and axe 3, between the four studied sites, and the insects collectd from May to October 2003. The insects are identified by the the four first letters of the family. The contributor natural enemies are surrounded with a black circle.	95
Fig. 5. Number of insects specimens collected by Malaise traps according to weeks, from May to October 2003 in the four studied sites. X-axis is the number of collected insects and y-axis is the week number.	96

Neuroptera (Chrysopidae and Hemerobiidae) assemblages in agricultural landscape of western France

Table 1. Stratification of Chrysopidae and Hemerobiidae collected from March to October 2003 and 2004 in agroecosystems of western France.....	102
Table 2. Quantitative data of Chrysopidae and Hemerobiidae collected in Beaufort en Vallée (Bea), Neuvy en Mauges (Neu) and Ambillou-Château (Amb) from March to October 2003...	110
Table 3. Quantitative data of Chrysopidae and Hemerobiidae collected in Beaufort en Vallée (Bea), Neuvy en Mauges (Neu), Noyant la Plaine (Noy) and Ambillou-Château (Amb) from March to October 2004.	110
Fig. 1. Flight activity of adults of <i>Chrysoperla affinis</i> , <i>Ch. lucasina</i> , <i>Dichochrysa flavifrons</i> , <i>Micromus angulatus</i> , <i>M. variegatus</i> and <i>Psectra diptera</i> from March to October in cabbage crop environment in Northwestern France.	112
Table 4. Calculated values of indices in 2003: Margalef's specific richness, Shannon-Weaver's specific diversity, Hurlbert's equitability on four studied sites, Neuvy en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb) and Beaufort-en-Vallée (Bea). SD (in parenthesis) and CT1-CT2 [in square brackets]	113
Table 5. Calculated values of indices in 2004: Margalef's specific richness, Shannon-Weaver's specific diversity, Hurlbert's equitability on four studied sites, Neuvy en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb), Beaufort-en-Vallée (Bea) and Noyant-la-Plaine (Noy). SD (in parenthesis) and CT1-CT2 [in square brackets].	113
Fig. 2. Repartition of lacewing species according to the studied sites, Neuvy en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb) and Beaufort-en-Vallée (Bea), in 2003 and 2004 (from data of tables 2 and 3).	113
Fig. 3. Land use in the four studied agroecosystems in western France, Neuvy en Mauges (Neu), Ambillou-Château (Amb), Beaufort-en-Vallée (Bea) and Noyant-la-Plaine (Noy)... 116	
Fig. 4. Landscapes around the 4 studied sites (2 km rayon), traced from 1: 15,000 air photographs. The studied agroecosystem is located in the centre of the circle.....	117
Table 6. Land use (% in bold) and linear of hedges in the four agricultural landscapes in Northwestern France.	118

Chap. IV – Ecologie comportementale de deux espèces jumelles du complexe *Chrysoperla carnea* (Stephens)

The pollens consumed by common green lacewings *Chrysoperla* spp. (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France

- Fig. 1. Structures of gut of an adult chrysopid. Abbreviations : oe = oesophagus ; cr = crop (diverticulum) ; mg = midgut. (Canard *et al.*, 1990).....131
- Fig. 2. Comparison of the mean of the log number of pollen grains observed in 32 *Chrysoperla* spp. adults diverticulum contents (50 % empty). Adults collected in the arborescent (mean of log number = 2.70, SD = 1.82) and herbaceous (mean of log number = 1.60, SD = 1.19) strata, from March to May 2004 in field environments in western France...
.....133
- Fig. 3. Comparison between the diverticulum contents of 125 *Chrysoperla* adults (32 % empty) collected in the arborescent stratum (mean of log number = 1.20, SD = 1.13) during the day and in the herbaceous stratum (mean log number = 0.59, SD = 0.60) during the twilight, from June to August 2004 in field environments in western France.133
- Table 1. Plant species consumed by *Chrysoperla* spp. from March to August 2004 in western France: black squares indicate the periods in which pollen grains of a particular plant species were found in the diverticula of adult lacewings.134
- Fig. 4. Comparison between the mean number of pollen grains present in the diverticula of male (SD = 0.72) and female (SD = 1.23) of 157 *Chrysoperla* (77 males, 80 females) collected from March to August 2004 in field environments in western France.....135

Table 2. Comparison of diverticulum contents (pollen) of 114 adults of *Chrysoperla carnea* sensu Henry and 43 adults of *Ch. lucasina*: plant families and species observed; proportion (%) of adults consuming the family plant. Plant families ranked by alphabetic order.....137

Pollen choice by the *Chrysoperla* species (Neuroptera: Chrysopidae) occurring in the crop environment in western France

Table 1. Characters of field crops and surrounding located in the Loire Valley in western France where the work was carried out, from March to October 2004.....146

Table 2. Number and percentage of *Chrysoperla carnea* and *Ch. lucasina* adults collected from March to October 2004 and examined for diverticulum analysis in four agroecosystems of western France.149

Table 3. Percentage of plant families whose pollen grains were consumed by the common green lacewings in four agroecosystems in western France: comparison with occurring ones...
.....152

Fig. 1. Pollen grains consumed by the common green lacewings in four agroecosystems in western France from March to October 2004: comparison between the blossoming time periods of the plants (black and white straight lines) and the pollen actually consumed (dotted lines).152

Table 4. Z test for each plant family consumed by *Chrysoperla* according to seasons in agroecosystems in western France from March to October 2004. Family underlining indicates foraging of plants at random ($-1.96 < Z < 1.96$).
.154

Table 5. List of plant families occurring in four agroecosystems in western France never consumed by the common green lacewings from March to August 2004, flowering dates and phenological traits.155

L'activité de vol des espèces jumelles du complexe *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae) dans les agroécosystèmes de l'Ouest de la France

Fig 1. <i>Chrysoperla affinis</i> et <i>Chrysoperla lucasina</i> collectés dans la végétation environnante (strate herbacée, arborescentes et arbustives) et dans les cultures de choux de mars à octobre 2003 et 2004.....	164
Tableau 1. Nombre et pourcentage d'adultes de <i>Chrysoperla affinis</i> et <i>C. lucasina</i> collectés dans les quatre sites agricoles étudiés dans l'Ouest de la France de mars à octobre 2004 et examinés pour analyses du contenu du tube digestif.....	165
Fig. 2. Vols de migration et de dispersion de <i>Chrysoperla affinis</i> et <i>C. lucasina</i> collectés par piège à succion de janvier 2001 à décembre 2004.....	165
Tableau 2. Sexe-ratio des <i>Chrysoperla</i> spp. Collectés par piège à succion de janvier 2001 à décembre 2004.....	166
Tableau 3. Stades de maturation sexuelle (1: ovocytes non mature, 2: stade intermédiaire et 3: oeufs matures, femelles prêtes à pondre), spermathèque pleine (1) or vide (0), et contenu du jabot des femelles collectées par piège à succion de juin à novembre 2004.....	167
Fig. 3. Adultes de <i>Chrysoperla</i> spp. collectés par piège à succion de janvier 2001 à décembre 2004 selon la vitesse du vent (données Météo France).....	169
Fig. 4. Vols de migration depuis et vers les sites d'hivernage et déplacements des adultes de <i>Chrysoperla affinis</i> et <i>C. lucasina</i> dans les agroécosystèmes de l'Ouest de la France.....	169

Conclusion générale

Fig. 1. Propositions d'aménagement du paysage pour attirer et maintenir les espèces de Névroptères, <i>C. affinis</i> , <i>C. lucasina</i> , <i>M. angulatus</i> , <i>M. variegatus</i> et <i>P. diptera</i> , potentiellement intéressantes pour la protection des cultures de choux.....	184
Figure 2. Périodes d'activité selon les stades des cinq espèces principales dans cinq agroécosystèmes de l'Ouest de la France, dans les strates arborescentes ou herbacées, ou dans les cultures : <i>Micromus angulatus</i> , <i>M. variegatus</i> , <i>Chrysoperla affinis</i> , <i>C. lucasina</i> et <i>C. carnea</i>	185

Références bibliographiques

- ABABSIA A., 2002 : Etude de *Micromus angulatus* en vue d'une utilisation en protection biologique intégrée. Mémoire de DESS. 41p.
- AEBISCHER N.J., 1991 : Twenty years of monitoring invertebrates and weeds in cereal fields of Sussex. Pp: 305-331 in L.G. Firbank, N. Carter, J.F. Darbyshire & G.R. Potts (Eds.), *The Ecology of Temperate Cereal Fields*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 241p.
- ALTIERI M.A., 1994 : *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. Haworth Press, New York. 185p.
- ALTIERI M.A. & LETOURNEAU D.K., 1982 : Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection 1* : 405-430.
- ALTIERI M.A. & SCHMIDT M.H., 1984 : Abundance patterns and foraging activity of ant communities in abandoned, organic and commercial apple orchards in northern California. *Agriculture, Ecosystèmes & Environnement 11* : 341-352.
- ANDOW, D.A., 1991 : Vegetational diversity and athropod population response. *Annual Review of Entomology 36* : 561-586.
- ANDOW D.A. & RITSCH S.J., 1985 : Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator *Coleomegilla maculata* and its food. *Journal of Applied Ecology 22* : 357-372.
- ASPÖCK U., 1992 : Crucial points in the phylogeny of the Neuroptera (Insecta). Pp.63-73 in *Neuropterology, Proceeding of the 4th International Symposium on Neuropterology*. M. Canard, U. Aspöck, M.W. Mansell (Eds.), Sacco, Toulouse.
- ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HÖLZEL H., 1980 : *Die Neuropteren Europas. Eine Zusammenfassende Darstellung des Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Plannipennia) Europas*. 2 vol. Goecke & Evers, Krefeld, Germany. Trad. R. Cloupeau.
- ASPÖCK H. & HÖLZEL H. 1996 : The Neuropteroidea of North Africa, Mediterranean Asia and of Europe: a comparative review (Insecta). Pp. 31-86 in *Pure and Applied Research in*

- Neuropterology*, M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell (Eds.). Sacco, Toulouse, France. 341 pp.
- ASPÖCK H., HÖLZEL H. & ASPÖCK U., 2001 : Kommentierter Katalog der Neuropterida (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. *Denisia 2* : 1-606.
- AUPINEL P., GENISSEL A., TASÉI J.-N., PONCET J. & GOMOND S. 2001: Collection of spring pollens by *Bombus terrestris* queens. Assessment of attractiveness and nutritive value of pollen diets. *Acta Horticulturae (ISHS) 561* : 101-105.
- AZHAR I., 1984 : Some aspects of natural and cultural control in the mangament of selected cocoa pests. MAPPS-MARDI seminar on integrated pest management, janv. 16-17, Kuala Lumpur, Malaysia.
- BALIDDAWA C.W., 1985: Plant species and crop pest control. An analytical review. *Insect Science and its Application 6 (4)* : 479-487.
- BANKS C. J., 1952 : An analysis of captures of Hemerobiidae and Chrysopidae in suction traps at Rothamsted, July, 1949. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* 27 : 45-53.
- BARBAULT R., 1992 : *Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution*. Masson. Paris. 274p.
- BARBOSA P., 1998: Agroecosystems and conservation biological. Pp 39-54 in P. Barbosa (Ed.), *Conservation Biological Control*. New York. Academic Press. 396p.
- BARBOSA P. & WRATTEN S.D., 1998 : Influence of Plants on Invertebrate Predators: Implications to Conservation Biological Control. Pp. 83-100 in *Conservation Biological Control*, P. Barbosa (Ed.), New York. Academic Press. 396p.
- BARDAT J., 1994 : L'espèce : histoire d'une notion fondamentale. *Courrier de l'Environnement de l'INRA 21*.
- BAUDRY J., BUREL F., AVIRON S., MARTIN M., QUIN A., PAIN G., THENAIL C., 2003 : Temporal variability of connectivity in agricultural landscape: do farming activities help? *Landscape Ecology 18* : 303-314.
- BEISEL J.N, THOMAS S., USSEGLIO-POLATERA P., MORETEAU J.-C., 1997 : Assessing changes in community structure by dominance indices: a comparative analysis. *Journal of Freshwater Ecology 11* : 291-299.

- BENTON T.G., VICKERY J.A. & WILSON J.D., 2003 : Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TREE* 18 : 182-188.
- BOND A. B., 1980 : Optimal foraging in a uniform habitat: the search mechanism of the green lacewing. *Animal Behaviour* 28 : 10-19.
- BONNEMAISON L. & MISSONNIER J., 1955 : Recherches sur le déterminisme des formes estivales ou hivernales et de la diapause chez le psylle du poirier (*Psylla pyri* L.). Pp. 457-528, Annales des Epiphytes, INRA, Paris 4.
- BONNIER G. & DE LAYENS G., 1986 : *Flore complète portative de la France, de la Suisse et de la Belgique*. Belin. 426 pp.
- BOOIJ C.J.H. & NOORLANDER J., 1988 : Effects of pesticide use and farm management on carabids in arable crops. Pp. 119-126 in *Field Methods for Study of Environmental Effects of Pesticides*, M.P. Greaves, P.W. Greig-Smith & B.D. Smith (Eds), BCPC Monography, 40.
- BOOIJ C.J.H. & NOORLANDER J., 1992 : Farming systems and insect predators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 40 : 125-135.
- BOSH VAN DEN R. & TELFORD A.D., 1964 : Environmental modification and biological control. Pp. 459-488 in *Biological Control of Insect Pests and Weeds*, P. DeBach (Ed.), Reinhold, New York.
- BOUCHARD D., TOURNEUR J.C. & PARADIS R.O., 1982 : Le complexe entomophage limitant les populations d'*Aphis pomi* de Geer (Homoptera : Aphididae) dans le sud-ouest du Québec. Données préliminaires. *Annales de la Société Entomologique du Québec* 27 : 80-93.
- BOZSIK A., 1992 : Natural adult food of some important *Chrysopa* species (Plannipennia: Chrysopidae). *Acta Phytopatologica et Entomologica Hungarica* 27 (1-4) : 141-146.
- BOZSIK A., 1994 : Impact of vegetational diversity on structure parameters of chrysopid assemblages. *Redia* 77 : 69-77.
- BROOKS S. J. 1994 : A taxonomic review of the common green lacewing genus *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). Bulletin of the Natural History Museum, Entomology 63 : 137-210.
- BROSSARD D., HUTIN C & OTTENS N., 2002 : Mémento Fruits et Légumes. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes (Ctifl), Paris. 461p

- BUGG R.L. & ELLIS. R.T., 1990 : Insects associated with cover crops in Massachusetts. *Biological Agriculture & Horticulture* 7 : 47-48.
- BUREL F., 1996 : Hedgerows and their role in agricultural landscapes. *Plant Sciences* 15 : 169-190.
- BUREL F., BAUDRY J., BUTET A., CLERGEAU P., DELETTRE Y., LE CŒUR D., DUBS F., MORVAN N., PAILLAT G., PETIT S., THENAIL C., BRUNEL E. & LEFEUVRE J.C., 1998 : Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologia* 191 : 1-26.
- BUREL F. & BAUDRY J., 1999 : *Ecologie du paysage*. Paris. TEC & DOC. 359p.
- BUTLER G. D. & JR. RITCHIE P. L. JR. 1970 : Development of *Chrysopa carnea* at constant and fluctuating temperatures. *Journal of Economic Entomology* 63 : 1028-1030.
- ÇALDUMBIDE C., FAESSEL L., TRAVERS M. & RAT-MORRIS E., 2001 : Les chrysopes communes, auxiliaires polyvalents. D'abord qui sont-elles ? Et peut-on les protéger en hiver. *Phytoma* 540 : 14-19.
- CAMBELL A., FRAZER B.D., GILBERT N., GUTTIEREZ A.P. & MACKAUER M., 1974 : Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* 11 : 431-438.
- CANARD M., 1997 : Can lacewings feed on pests in the winter? (Neur: Chrysopidae and Hemerobiidae). *Entomophaga* 42 : 113-117.
- CANARD M., 2001 : Natural Food and Feeding habits of lacewings. Pp. 116-129 in *Lacewings in the Crop Environment*, P. Mc Ewen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.). University Press, Cambridge. UK.
- CANARD M., 2005 : Seasonal adaptations of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae). *Aphidophaga 9 Proceedings. European Journal of Entomology* 102 (3) : 317-324.
- CANARD M. & PRINCIPI M.M., 1984 : Development of Chrysopidae. Pp. 57-75 in *Biology of Chrysopidae*, M. Canard, Y. Séméria & T. R. New (Eds.) Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 294 pp.
- CANARD M., KOKUBU H. & DUELLI P., 1990 : Tracheal trunks supplying air to the foregut and feeding habits in adults of European green lacewing species (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp 277-286 in *Advances in Neuropterology*. M.W Mansell & H. Aspöck (Eds.). Pretoria. 298 pp.

- CANARD M. & GRIMAL A., 1993 : Multiple action of photoperiod on diapause in the green lacewing *Mallada picteti* (McLachlan) (Neuroptera: Chrysopidae). *Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi" dell'Università di Bologna* 47 : 233-245.
- CANARD M. & VOLKOVICH T. A., 2001 : Outlines of lacewing development. Pp. 130-153 in *Lacewings in the crop environment*. P.K McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- CANARD M., THIERRY D. & CLOUPEAU R., 2002 : Les chrysopes vertes communes comme prédateurs dans les cultures: mais quelles chrysopes? Pp. 572-578 in *Annales Communications Orales, 2ème Conférence Internationale sur les moyens alternatifs de lutte contre les organismes nuisibles aux végétaux* (held 4-7 March 2002, Lille, France).
- CANARD M. & THIERRY D., sous presse : A taxonomic revision within the *Chrysoperla carnea* complex in Europe (Neuroptera: Chrysopidae). Proceedings of the IX International Symposium on Neuropterology (20-23 June 2005, Ferrara, Italy).
- CARVALHO C. F., CANARD M. & ALAUZET C., 1998 : Influence of temperature on the reactivation of diapausing adults of *Chrysoperla mediterranea* (Hölzel) (Neuroptera, Chrysopidae).. *Acta Zool. Fennica* 209 : 79-82.
- CIVIDANES FJ & SOUZA AP, 2003 : Exigencias térmicas e tabelas de vida de fertilidade de *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) em laboratório. *Neotropical Entomology* 32 : 413-419.
- CLOUPEAU R. & THIERRY D., 1989 : Inventaire des Névroptères (Neuroptera) de Touraine (Indre-et-Loire, France).- *Neuroptera International* 5 : 219-229.
- COLAS G., 1988 : *Guide de l'Entomologiste*. Boubée. Paris. 331p.
- COLLEY M.R. & LUNA J.M. 2000 : Relative attractiveness of potential beneficial insectary plants to aphidophagous hoverflies (Diptera : Syrphidae). *Environmental Entomology* 29 (5): 1054-1059.
- CORBETT A., 1998 : The importance of movement in the response of natural enemies to habitat manipulation. Pp. 25-48 in *Enhancing Biological Control*, C.H. Pickett & R.L. Bugg (Eds.), University of California Press, Berkeley.
- CORTESERO A.M., STAPEL J.O. & LEWIS W.J., 2000 : Understanding and manipulating plants attributes to enhance biological control. *Biological Control* 17 : 35-49.

- COWGILL S.E., WRATTEN S.D. & SOTHERTON N.W., 1993 : The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae) on farmland. *Annual Applied Biology* 122 : 223-231.
- CRUZ DE BOELPAEPE M.O., FORRA M.R. & FERNANDES J.E., 1992 : Aphid pests of vegetable crops and aphidophagous insects caught in a suction traps in the Algarve, Portugal. *Bulletin SROP* 15(4) : 16-27.
- DAJOZ R., 2000 : *Précis d'écologie*. Paris. Dunod. 600p.
- DARWIN CH., 1873 : *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Reinwald. Paris. 612p.
- DEVILLERS C. & CHALINE J., 1989 : *La Théorie de l'évolution*. Dunod. Paris. 310p.
- DOUTT R.J. & NAKATA. J., 1973 : The Rubus leafhopper and its egg parasitoid: an endemic biotic system useful in grape pest management. *Environnemental Entomology* 3 : 381-386.
- DUELLI P., 1980a : Adaptive dispersal and appetitive flight in the green lacewing *Chrysopa carnea*. *Ecological Entomology* 5 : 213-220.
- DUELLI P., 1980b : Preovipository migration flight in the green lacewing *Chrysopa carnea*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7 : 239-246.
- DUELLI P., 1984a : Dispersal and oviposition strategies in *Chrysoperla carnea*. Pp. 133-145 in *Progress in World's Neuropterology*, J. Gepp, H. Aspöck & H.Hölzel (Eds.). Proceedings of the 1st International Symposium on Neuropterology (22-26 September 1980, Graz, Austria). Privately printed, Graz, Austria. 265 pp.
- DUELLI P., 1984b : Flight, dispersal, migration. Pp. 110-116 in *Biology of Chrysopidae*, M. Canard, Y. Séméria & T. R. New (Eds.), Dr. W. Junk Publishers: The Hague. 294 pp.
- DUELLI P., 1986a : Diapause induction in *Chrysoperla carnea*: what photoperiodical parameters are actually measured? Pp. 239-244 in *Ecology of Aphidophaga*, I Hodek (Ed.) Academia, Prague and Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 562 pp.
- DUELLI P., 1986b : Flight activity patterns in lacewings (Planipennia. Chrysopidae). Pp. 165-170 in *Recent Research in Neuropterology*. J. Gepp, H.Aspöck & H.Hölzel. (Eds.). Graz. Austria. 176 pp.
- DUELLI P., 1999 : Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen (Neuroptera: Chrysopidae). *Stapfia* 60 : 35-48.

- DUELLI, P., 2001: Lacewings in field crops. Pp 158-171 in *Lacewing in the Crop Environment*. P. Mc Ewen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.). University Press, Cambridge. UK. 546p.
- DUELLI, P., HENRY, C.S., BROOKS, S.J., JOHNSON, J.B., 1997 : The *Chrysoperla carnea* complex. *Syst. Phylog.* 31 : 10-12.
- DUELLI P., OBRIST M.K. & SCHMATZ D.R., 1999 : Biodiversity evaluation in agricultural landscapes : above-ground insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74 : 33-64.
- DUELLI P., OBRIST M.K. & FLÜCKIGER P.F., 2002 : Forest edges are biodiversity hotspots -- also for Neuroptera. In *Neuropterology 2000. Proceedings of the Seventh International Symposium on Neuropterology*, G. Sziráki (Ed.), (6-9 August 2000, Budapest, Hungary). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48 (2) : 75-87.
- DUNN J.A. 1954 : *Micromus variegatus* Fabricius (Neuroptera) as a predator of the Pea Aphid. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*29 : 76-80.
- EHLER L.E., 1998 : Conservation biological control: Past, present and future. Pp 1-8 in: *Conservation Biological Control*, P. Barbosa (Ed.). New York. Academic Press. 396p.
- EILENBERG J., HAJEK A. & LOMER C., 2001 : Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46 : 387-400.
- EMDEN H.F. VAN, 1965 : The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *Scientifical Horticulture* 17: 121-136.
- FAHRIG L. & MERRIAM G., 1985 : Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66 : 1762-1768.
- FARINA A., 1998 : *Principle and Methods in Landscape Ecology*. London. Chapman & Hall. 235p.
- FERRON P., 1999 : Protection intégrée des cultures : évolution du concept et de son application. *Cahiers Agricultures* 8 : 389-396.
- FORMAN R.T. & BAUDRY J., 1984 : Hedgerows and hedgerows networks in landscape ecology. *Environmental management* 8 : 495-510.
- FORMAN R.T. & GODRON M., 1986 : *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons, New York. 619p.

- FRASER F.C., 1945 : *Psectra diptera* (Burm.) (Neur., Hemerobiidae) in Scotland. *Entomology Monthly Magazine* 81 : 11.
- FRASER F.C., 1946 : Some further notes on *Psectra diptera* (Burm.) (Neur., Hemerobiidae). *Entomology Monthly Magazine* 82 : 310-312.
- FRASER F.C., 1947 : A new Scottish locality for *Psectra diptera* (Burm.) (Neur., Hemerobiidae). *Entomology Monthly Magazine* 84 : 24.
- FRASER F.C., 1959 : Mecoptera, Megaloptera and Neuroptera.- *Handbooks for the identification of British insects* 1(12-13) : 1-40.
- FRAZER B.D., 1988 : Predators. Pp 217-230 in *Aphids : their Biology, Natural enemies and Control*. A.K. Minks & Harrewijn (Eds). Amsterdam. 335p.
- FRONTIER S. & PICHOD-VIALE, 1998 : *Ecosystèmes : Structure, Fonctionnement, Evolution*. Dunod, 2^e édition, Paris. 447p.
- FRY G., 1995 : Landscape ecology and insect movement in arable ecosystems. Pp. 177-202 in *Ecology and integrated farming systems*. D.M. Glen, M.P. Greaves & H.M. Anderson (Eds.), John Wiley, Sons. Chichester,.
- GARA R.I., GEISZLER D.R. & LITTKE W.R., 1984 : Primary attraction of the mountain pine beetle to lodge pole pine in Oregon. *Annals of the Entomological Society of America* 77(4) : 333-334.
- GARCIA-SALAZAR C. & LANDIS D.A., 1997 : Marking *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera : Trichogrammatidae) with a fluorescent marker dust and its effect on survival and flight behavior. *Journal of Economic Entomology* 90 : 1546-1550.
- GEPP J., 1967 : Zur überwinterrung von *Chrysopa carnea* Stephens (Planipennia, Chrysopidae). *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main* 77 : 113-114.
- GILBERT F.S., 1981 : Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology* 6 : 245-262.
- GILBERT F.S., 1986 : *Hoverflies, Naturalists' Handbooks No. 5*. Cambridge University Press, Cambridge.

- GILBERT F.S. & M.A. JERVIS, 1998 : Functional, evolutionary and ecological aspects of feeding-related mouthpart specializations in parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society* 63 : 495-535.
- GILPIN M.E. & HANSKI I., 1991 : Metapopulation dynamics. Academic Press, London. 336 pp.
- GREENACRE M., 1984 : *Theory and Applications of Correspondence Analysis*, Academic Press. 364p.
- GRIMAL A. & CANARD M., 1996 : Preliminary observations on the effect of photoperiod on the life cycle of the green lacewing *Hypochrysa elegans* (Burmeister) (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae: Nothochrysinæ). Pp. 119-127 in *Pure and Applied Research in Neuropterology*, M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell (Eds.), Sacco, Toulouse, France.
- GRUPPE A., 1997 : Beitrag zur Kenntnis der Planipennia (Mecoptera, Megaloptera, Neuroptera) Oberbayerns. *Galathea* 3 : 7-10.
- GRUPPE A. & SCHUBERT H., 2001 : The spatial distribution and plant specificity of Neuropterida in different forest sites in southern Germany. *Beiträge zur Entomologie* 51: 517-527.
- GURR G.M., WRATTEN S.D. & BARBOSA P., 2000 : Success in conservation biological control. Pp. 105-132 in *Biological Control: Measures of Success*, G.M. Gurr & S.D. Wratten (Eds.), Kluwer, Dordrecht.
- GURR G.M., SCARRATT S.L., WRATTEN S.D., BERNDT L. & IRVIN, N., 2004 : Ecological engineering, habitat manipulation and pest management. Pp 1-12 in *Ecological engineering for pest management : Advances in habitat manipulation for arthropods*, G.M. Gurr, S.D. Wratten & M.A. Altieri, Comstock Publishing Associates, New York. 232p.
- HAGEN K. S., 1976 : Role of nutrition in insect management. Pp 221-61 in *Proceedings Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management*, Feb. 28 - March 1, 1984. Gainesville, FL.
- HAGEN K.S. & TASSAN R.L. 1972 : Exploring nutritional roles of extracellular symbiotes on the reproduction of honeydew feeding adult chrysopids and tephritids. Pp. 323-351 in *Insect and mite nutrition*, J. G. Rodriguez (Ed.), North Holland Publ., Amsterdam.
- HAGLER J.R. & JACKSON C.G., 1998 : An immunomarking technique for labeling minute parasitoids. *Environmental Entomology* 27 : 1010-1016.

- HAGLER J.R. & JACKSON C.G., 2001 : Methods for marking insects: current techniques and future prospects. *Annual Review of Entomology* 46 : 511-543.
- HANSKI I. & GILPIN M.E., 1991 : Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Pp. 3-16 in *Metapopulation Dynamics*, M.E. Gilpin & I. Hanski (Eds.), Academic Press, London, UK.
- HANSKI I., MOILANES A. & GYLLENBERG M., 1996 : Minimum viable metapopulation. *Size. Amer. Nat.* 147 : 525-541.
- HANSKI I. & GILPIN M.E., 1997 : *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics & Evolution*. Academic Press, London, Great Britain. 512 pp.
- HANSKI I. & GAGGIOTTI O.E., 2004 : Metapopulation biology: past, present, and future, Pp. 3-22 in *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*, I. Hanski et O.E. Gaggiotti (Eds.), Academic Press, San Diego, USA. 696 p.
- HELDEN VAN M. & DECANTE D., 2002 : Les zones écologiques réservoirs (ZER) : un moyen pour gérer les ravageurs ? 6^e Conférence Internationale sur les ravageurs en Agriculture AFPP Montpellier : 53-61.
- HELDEN VAN M., ROLAND A., MEYRIGNAC J.B., RODRIGUEZ SAN MARTIN M. & DVALLES JIMENEZ M.D., 2005 : Lutte biologique par conservation en vignoble, rôle des haies et des zones enherbées. Conférence SIVAL. Centre Régional de Ressources en Agriculture Biologique des Pays de la Loire : 3-10.
- HENRY C. S., 1984 : The sexual behavior of green lacewings. Pp. 101-110 in *Biology of Chrysopidae*, M. Canard, Y. Séméria & T.R. New (Eds.). W. Junk Publishers, The Hague. 294 pp.
- HENRY C. S., 1979 : Acoustical communication during courtship and mating in the green lacewing *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Annals of the Entomological Society of America* 72 : 68-79.
- HENRY C. S., 1991 : The status of the P2-song morph, a North American green lacewing of the *Chrysoperla carnea* species group (Neuroptera, Chrysopidae). *Canadian Journal of Zoology* 69 : 1805-1813.

- HENRY C. S., BROOKS S. J., JOHNSON J. B. & DUELLI, P., 1996 : *Chrysoperla lucasina* (Lacroix): a distinct species of green lacewing. confirmed by acoustical analysis (Neuroptera: Chrysopidae). *Systematic Entomology* 21 : 205-218.
- HENRY C. S., WELLS M.L.M. & SIMON, C.M., 1999 : Convergent evolution of courtship songs among cryptic species of the *carnea*-group of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysoperla). *Evolution* 53 : 1165-1179.
- HENRY C. S., BROOKS S. J., THIERRY D., DUELLI P. & JOHNSON J. B., 2001 : The common green lacewing (*Chrysoperla carnea* s. lat.) and the sibling species problem. Pp. 29-42 in *Lacewings in the Crop Environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge. 546 pp.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & JOHNSON, J.B., 2002 : Discovering the true *Chrysoperla carnea* (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. *Annals of the Entomological Society of America* 95 :172-191.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & JOHNSON J.B., 2003 : A lacewing with the wanderlust: the European song species 'Maltese', *Chrysoperla agilis*, sp.n.; of the *carnea* group of *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). *Systematic Entomology* 28 : 131-147.
- HOCKING H., 1967 : The influence of food on longevity and oviposition in *Rhyssa persuasoria* (L.) (Hymenoptera : Ichneumonidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 6 : 83-88.
- HODEK I., 1971 : *Biology of Coccinellidae*. Dr W Junk Publishers, The Hague, and Academia, Prague. 260 pp.
- HODEK I., 1993 : Habitat and food specificity in aphidophagous predators. *Biological Control Science and Technology* 3 : 91-100.
- HOLLAND J. & FAHRIG L., 2000 : Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78 : 115-122.
- HOLLIER J.A., 1996 : Lacewings in grassland D-Vac samples.- *Neuro News* 18 : 3-5.
- HOLLIER J.A. & BELSHAW R.D., 1992 : Changes in Neuroptera assemblages in an old field succession in southern Britain. *Entomologist* 111 : 187-194.

- HOLLIER J.A. & BELSHAW R.D., 1993 : Stratification and phenology of a woodland Neuroptera assemblage. *Entomologist 112* : 169-175.
- HOLLIER J.A., SMITH P.H.D. & MORTIMER S., 1997 : Habitat use and wing form in *Psectra diptera* (Neuroptera: Hemerobiidae).- *Entomologist 116* : 28-30.
- HOLLOWAY B.A., 1976 : Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology 3* : 339-350.
- HONEK A. & KOCOUREK F., 1988 : Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia 76* : 455-460.
- HUFFAKER C.B., VAN DE VRIE M. & MCMURTRY J.A., 1970 : II. Tetrachnid populations and their possible control by predators: an evaluation. *Hilgardia 40* : 392-458.
- HULLÉ M., 1996 : Agraphid, un réseau de surveillance des populations de pucerons. in *Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion des milieux naturels français*. R. Maurin (Ed.), INRA, Paris, 150p.
- HULLÉ M., TURPEAU-AIT IGHIL E., ROBERT Y. & MONNET Y., 1999 : *Les pucerons des plantes maraîchères, cycles biologiques et activités de vol*. ACTA et Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) éditions, Paris, 351p.
- HUSSEIN M.Y., 1984 : Nutritional Requirements for Reproduction of *Micromus tasmaniae* Walker (Neuroptera : Hemerobiidae). Ph.D. Thesis submitted to the University of Adelaide, South Australia. Review of Pertanika 7 (2) : 115-117.
- HYDE H.A. & ADAMS K.F., 1958 : An atlas of airborne pollen grains. Macmillan & Co Ltd. London. 112p.
- VAN IMPE G., MIGON M., BRIBOSIA E. & LEBRUN PH., 2002 : Impact d'une haie et de bandes fleuries sur les auxiliaires des vergers de pommiers. *Journées Techniques Nationales Fruits et Légumes Biologiques*. December 2002. Morlaix. 72-78.
- IPERTI G., 1986 : Ecologie des coccinelles aphidophages: les migrations. Pp.107-120 in *Impactes de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures*, J. Missonnier & L. Ryszowski (Eds.), Editions de l'INRA, Paris.

- ISLAM S.S. & CHAPMAN, R.B., 2001 : Effect of temperature on predation by tasmanian lacewing larvae. *New Zealand Plant Protection* 54 : 244-247.
www.hortnet.co.nz/publications/nzpps.
- JERVIS M.A., 1998 : Functional & evolutionary aspects of mouthpart structure in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 63 : 461-493.
- JERVIS M.A., LEE J.C. & HEIMPEL G.E., 2004 : Use of behavioural and life-history studies to understand the effects of habitat manipulation. Pp. 65-100 in *Ecological Engineering for Pest Management*, G.M. Gurr, S.D. Wratten & M.A. Altieri (Eds.), Cornell University Press, Ithaca, New York.
- JOHNSON C.G.A., 1960 : A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. *Nature* 186 : 348-350.
- KAITAZOV A. & KHARIZANOV A., 1976 : The possibilities for using Chrysopidae. *Rastitelna Zashitita* 24(11) : 22-25.
- KILLINGTON F.J., 1936 : A monograph of the British Neuroptera, I. Ray Society, London, Britain. 269p.
- KILLINGTON F.J., 1946 : On *Psectra diptera* (Burm.) (Neur., Hemerobiidae), including an account of its life-history. *Entomology Monthly Magazine* 82 : 161-176.
- KIMMINS D.E., 1964 : The British species of the genus *Athripsodes*, with comments on the species described by Stephens (Trichoptera: Leptoceridae). *Entomologist's Gazette* 15 : 153-180.
- KIRBY P. & WELCH R.C., 1990 : Notes on the habits and habitats of *Psectra diptera*. *Neuro News* 7 : 4-10.
- KIS B., NAGLER C. & MÂNDRU C., 1970 : Fauna Republicii Socialiste România. Neuroptera (Plannipennia). Academia Republicii Socialiste România, Bucharest, Rumania. *Insecta* 8 (6), 343 pp.
- KLAUSNITZER B., 1983 : *Psectra diptera* im Bezirk Potsdam (Planipennia, Hemerobiidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 27 : 38.
- KLIMASZEWSKI J., KEVAN D.K.McE., 1988 : The brown lacewing flies of Canada and Alaska (Neuroptera: Hemerobiidae). Part III. The genus *Micromus* Rambur. *Giornale Italiano di Entomologia* 19 : 31-76.

- KLOEN H. & ALTIERI M., 1990 : Effect of mustard (*Brassica hirta*) as a non-crop plant on competition and insect pests in broccoli. *Crop Protection* 9 : 90-96.
- LACROIX J.L., 1912 : Contribution a l'étude des Névroptères de France (Deuxième [II] liste.). *Feuille des Jeunes Naturalistes* 42.
- LAFFRANQUE J.-P., 1973 : Biologie du prédateur aphidiphage *Boriomyia subnebulosa* (Stephens) (Neuroptera: Hemerobiidae) et influence de l'alimentation sur son potentiel de multiplication. Thèse, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France. 94 pp.
- LAFFRANQUE J.-P. & CANARD M., 1975 : Biologie du prédateur aphidiphage *Boriomyia subnebulosa* (Stephens) (Neuroptera, Hemerobiidae): Études au laboratoire et dans les conditions hivernales du Sud-Ouest de la France. *Annales de Zoologie, Écologie Animale* 7 : 331-343.
- LANDIS D.A., WRATTEN S.D. & GURR G.M., 2000 : Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45 : 175-201.
- LAVANDERO B.I., WRATTEN S.D., HAGLER J. & TYLIANAKIS J., 2004 : Marking and tracking techniques for insect predators and parasitoids in ecological engineering. Pp. 117-131 in *Ecological Engineering for Pest Management – Advances in habitat manipulation for arthropods*. G.M. Gurr, S.D. Wratten & M.A. Altieri (Eds), Cornell University Press. Collingwood.
- LAWTON J.H. & BROWN V.K., 1993 : Redundancy in ecosystems. Pp 255-270 in *Biodiversity and Ecosystem Function*, E.D. Schulze & H.A. Mooney (Eds.), Springer-Verlag, New-York, USA.
- LE GUYADER H., 2002 : Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Courrier de l'Environnement de l'INRA* 46 : 51-64.
- LEMESLE A., THIERRY D., FOUSSARD F. & CANARD M., 1998 : Preliminary study on lipids in *Chrysoperla kolthoffi* (Navás) during diapause (Neuroptera, Chrysopidae). *Acta Zoologica Fennica* 209 : 141-144.
- VAN LENTEREN J.C, 2001 : Harvesting safely from biodiversity: Natural enemies as sustainable and environmentally friendly solution for pest management. *Entomology: Proceedings, Entomological Society of America* : 15-30.

- LERAUT P., 1991 : *Psectra diptera* (Burmeister) dans l'Aisne (Neur., Hemerobiidae). *Entomologica Gallica* 2 : 100.
- LETOURNEAU D.K., 1998 : Conservation biology : lessons for conserving natural enemies. Pp 9-38 in *Conservation Biological Control*. P. Barbosa (Ed.), New York. Academic Press. 396p.
- LÉVÊQUE C., 1997 : *La Biodiversité*. Coll. Que sais-je ?, Presse Universitaire de France, Paris. 124p.
- LEVINS R., 1969 : Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bulletin of Entomology Society of America* 15 : 237-240.
- LINGREN P.D., BRYANT V.M. JR, RAULSTON J.R., PENDLETON M., WESTBROOK J. & JONES G.D., 1993 : Adult feeding host range and migratory activities of corn earworm cabbage looper and celery looper (Lepidoptera : Noctuidae) moths as evidenced by attached pollen. *Journal Economic Entomology* 86 (5) : 1429-1439.
- VAN DER MAAREL E., 1979 : Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39 (2) : 97-114.
- MAJERUS M.E.N., 1994 : *Ladybirds*. Harper Collins, London, 367p.
- MALET J.C., NOYER C., MAISONNEUVE J.C. & CANARD M., 1994 : *Chrysoperla lucasina* (Lacroix) (Neur., Chrysopidae), prédateur potentiel du complexe méditerranéen des *Chrysoperla* Steinmann: premier essai de lutte biologique contre *Aphis gossypii* Glover (Hom., Aphididae) sur melon en France méridionale. *Zeitschrift für Angewandte Entomol.* [=Journal of Applied Entomology] 118 : 429-436.
- MACARTHUR R.H. & WILSON E.O., 1967 : *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, N.J.
- McEWEN P.K., 1998 : Overwintering chambers for the common green lacewing (*Chrysoperla carnea*): Influence of chemical attractant, Material and Size. *Journal of Neuropterology* 1 : 17-21.
- McEWEN P.K., NEW T.R. & WHITTINGTON A.E., 2001 : *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, 546 p.

- McEWEN P.K. & SENGONCA C., 2001 : Artificial overwintering chambers for *Chrysoperla carnea* and their application in pest control. Pp. 487-491 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge,.
- McLACHLAN R., 1879 : *Psectra diptera*, Burm., at Strasbourg. *Entomology Monthly Magazine* 16 : 95.
- MACLEOD E.G., 1960 : Sexual differences in the proportions of two-winged and four-winged individuals of *Psectra diptera* (Burmeister), together with five new records (Neuroptera: Hemerobiidae). *Entomological News* 71 : 231-236.
- MACLEOD A., 1999 : Attraction and retention of *Episyrphus balteatus* DeGeer (Diptera: Syrphidae) at an arable field margin with rich and poor flora resource. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 73 : 237-244.
- MAELZER D.A., 1977 : The biology and main causes of changes in number of rose aphid, *Macrosiphum rosae* (L.) on cultivated roses in South Australia. *Australian Journal of Zoology* 25, 269-284.
- MAISONNEUVE J.C., 2001 : Biological control with *Chrysoperla lucasina* against *Aphis fabae* on artichoke in Brittany (France). Pp. 513-517 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- MAYR E., 1942 : *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York. 330p.
- MJÖBERG E., 1909 : Über *Psectra diptera* Burmeister. *Arkiv Zoology* 6 (5) : 1-15.
- MIERMONT Y., 1973 : Etude au laboratoire d'un prédateur aphidiphage *Eumicromus angulatus* Stephens (Neuroptera, Hemerobiidae). Thèse doctorat. Université Paul Sabatier de Toulouse. 103p.
- MIERMONT Y. & CANARD M., 1975 : Biologie du prédateur aphidiphage *Eumicromus angulatus* [Neur. : Hemerobiidae] : Etudes au laboratoire et observations dans le sud-ouest de la France. *Entomophaga* 20 (2) : 179-191.

- MILLER L. A. & OLESEN J., 1979 : Avoidance behavior in green lacewings. I. Behavior of free flying green lacewings to hunting bats and ultrasound. *Journal of Comparative Physiology* 131 : 113-120.
- MILNE W.M. & BISHOP A.L., 1987 : The role of predators and parasites in the natural regulation of lucerne aphids in eastern Australia. *Journal of Applied Entomology* 24 : 893-905.
- MILNE B.T., 1991 : Lessons from applying fractal models to landscape patterns. Pp.199-235 in *Quantitative Methods in Landscape Ecology: The Analysis and Interpretation of Landscape Heterogeneity*. M.G. Turner & R.H. Gradner (Eds.), Springer-Verlag, New York, Vol. 9.
- MONSERRAT V.J., 1990 : A systematic checklist of the Hemerobiidae of the world (Insecta: Neuroptera). Pp. 215-262 in *Advances in Neuropterology*. M.W. Mansell & H. Aspöck, (Eds.). South African Department of Agricultural Development, Pretoria. 298 pp.
- MONSERRAT V.J., 1993 : New data on some species of the genus *Micromus* Rambur, 1842, (Insecta: Neuroptera: Hemerobiidae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria, Genoa* 89 : 477-516.
- MONSERRAT V.J. & MARÍN F., 1994 : Plant substrate specificity of Iberian Chrysopidae (Insecta: Neuroptera). *Acta Oecologica: International Journal of Ecology* 1 : 119-131.
- MONSERRAT V.J. & MARÍN, F., 1996 : Plant substrate specificity of Iberian Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). *Journal of Natural History* 30 : 775-787.
- MONSERRAT V.J. & MARÍN F. 2001 : Comparative plant substrate specificity of Iberian Hemerobiidae, Coniopterygidae and Chrysopidae. Pp. 424-434 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- NAKAHARA W., 1960 : Systematic studies on the Hemerobiidae (Neuroptera). *Mushi* 34 : 1-69.
- NAEEM S. & LI S., 1997 : Biodiversity enhances ecosystem reability. *Nature* 390 : 507-509.
- NENTWIG W., 1988 : Augmentation of beneficial arthropods by strip management: succession of predacious arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predacious arthropods in a meadow. *Oecologia* 76 : 597-606.

- NENTWIG W. FRANK T. & LETHMAYER C., 1998 : Sown weed strips : artificial ecological compensation areas as an important tool in conservation biological control, Pp. 133-153 in *Conservation Biological Control*. P. Barbosa (Ed.) Academic Press. San Diego. 396 p.
- NEUENSCHWANDER P., 1975 : Influence of temperature on the immature stages of *Hemerobius pacificus*. *Environmental Entomology* 4 : 215-220.
- NEUENSCHWANDER P., 1976 : Biology of the adult *Hemerobius pacificus*. *Environmental Entomology* 5 : 96-100.
- NEW T.R., 1966a : *Psectra diptera* Burm (Neuroptera Hemerobiidae) in Lincolnshire. *Trans Lincolnshire National Union* 16 : 173.
- NEW T.R., 1966b : Some notes on the biology of *Psectra diptera* (Burm.) (Neuroptera, Hemerobiidae). *Entomologist's Gazette* 17 : 79-82.
- NEW T.R., 1968 : Dispersal of larvae of some British Neuroptera. *Entomologist's Gazette* 19 : 230-232.
- NEW T.R., 1975a : The biology of Chrysopidae and Hemerobiidae (Neuroptera), with reference to their usage as biocontrol agents: a review, *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 127 : 115-140.
- NEW T.R., 1975b : Lacewings (Neuroptera) as biological control agents. *Victorian Entomology* 5 : 102-103.
- NEW T.R., 1984 : Chrysopidae: ecology on field crops. Pp. 160-167 in *Biology of Chrysopidae*, M. Canard, Y. Séméria & T.R. New (Eds.), Dr. W. Junk Publishers: The Hague.
- NEW T.R., 1988 : Neuroptera. Pp. 249-258 in *Aphids, their biology, Natural enemies and control*, vol. B, A.K. Minks & P. Harrewijnd (Eds.), Elsevier, Amsterdam.
- NEW T.R., 1999 : Neuroptera and biological control (Neuropterida). *Stapfia* 60 : 147-166.
- NEW T.R., 2001a : Introduction to the Neuroptera : what are they and how do they operate? Pp 3-5. in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- NEW T.R., 2001b : Introduction to the systematics and distribution of Coniopterygidae, Hemerobiidae, and Chrysopidae used in pest management. Pp6-28 in *Lacewings in the*

- crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- NGUYEN R. & BENNETT F.D., 1994 : [Biological control of miscellaneous pests:] Tea scale. Pp. 123-128 in *Pest management in the subtropics: biological control*, D. Rosen, F.D. Bennett & J.L. Capinera (Eds.). a Florida perspective. Intercept Limited, Andover, UK.
- NICHOLLS C.I., PARRELLA M. & ALTIERI M.A., 2001 : The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape Ecology* 16 : 133-146.
- NICHOLLS C. & ALTIERI M., 2002 : Biodiversidad y diseño agroecológico : un estudio de caso de manejo de plagas en vinedos. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecologica* 65 : 50-64.
- NICHOLLS C. & ALTIERI M., 2004 : Agroecological bases of ecological engineering for pest management. Pp 33-54 in *Ecological engineering for pest management : Advances in habitat manipulation for arthropods*. G.M. Gurr, S.D. Wratten & M.A. Altieri (Eds.), Comstock Publishing Associates, New York. 232p.
- NICOLI G., GALAZZI D., MOSTI M. & BURGIO G., 1991 : Embryonic and larval development of *Chrysoperla carnea* (Steph.) (Neur., Chrysopidae) at different temperature regimes. *Bulletin OILB/SROP* 14(5) : 43-49.
- NOSS R.F., 1991 : Landscape connectivity: different functions at different scales. Pp.27-29 in *Landscape linkages and biodiversity*. W.E. Hudson (Ed). Defender of wildlife, Washington.
- NOVOTNY V., 1994 : Relation between temporal persistence of host plants and wing length in leafhoppers (Auchenorrhyncha: Hemiptera). *Ecological Entomology* 19 : 168-176.
- OSWALD J.D., 1993 : Revision and cladistic analysis of the world genera of the family Hemerobiidae (Insecta : Neuroptera). *Journal of the New York Entomological Society* 101 : 143-299.
- OSWALD J.D., 1994a : A new phylogenetically based subfamily of brown lacewings from Chile (Neuroptera : Hemerobiidae). *Entomologica scandinavica* 25 : 295-302.
- OSWALD J.D., 1994b : A new genus and species of brown lacewings from Venezuela (Neuroptera : Hemerobiidae) with comments on the evolution of the hemerobiid forewing radial vein. *Systematic Entomology* 18 : 363-370.

- PAIN G., 2001 : Effets de la fragmentation des milieux sur la structure spatiale et la dynamique des populations naturelles. Thèse de l'ENSA, Rennes. 153p.
- PAULIAN M., 1992 : Eco-éthologie des pontes de chrysopes sur maïs en Roumanie (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp. 303-310 in *Current Research in Neuropterology*. M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell (Eds.), Sacco, Toulouse, France,.
- PAULIAN M., THIERRY D., DEUTSCH B. & CANARD M., 2003 : Quantifying biodiversity in ecosystems by green lacewing assemblages. II. An example for evidencing chronological changes in agroecosystems (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) [abstract]. Pp. 248-249 in *Proceedings, 3rd International Plant Protection Symposium at Debrecen University (15-16 October 2003, Debrecen, Hungary)*. G.J. Kövics (Ed.), Debrecen University, Debrecen,.
- PAULIAN M., 2001 : The green lacewings of Romania, their ecological patterns and occurrence in some agricultural crops. Pp. 498-512 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- PENNY N.D., ADAMS P.A. & STANGE, L.A., 1997 : Species catalog of the Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera of America north of Mexico. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 50 : 39-114.
- PICKETT S.T.A. & WHITE P., 1985 : Patch dynamics: a synthesis. Pp. 371-384 in *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. S.T.A. Pickett & P. White (Eds.), Academic Press, New York.
- PICKETT C.H. & BUGG R.L., 1998 : *Enhancing Biological Control : Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests*. University of California Press, Berkeley, CA. 422p.
- PLANT C.W., 1994 : Provisional atlas of the lacewings and allied insects (Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera and Mecoptera) of Britain and Ireland. *Biological Records Centre*.
- PLANT C.W., 1997 : A key to the adults of British lacewings and their allies (Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera and Mecoptera). *Field Studies* 9 : 179-269.

- PONTI L., RICCI C. & TORRICELLI R., 2003 : The ecological role of hedges on population dynamics of *Anagrus* spp. (Hymenoptera: Mymaridae) in vineyards of Central Italy. *Landscape Management for Functional Biodiversity, IOBC wprs Bulletin* 26 : 117-122.
- POPOV A., 1992 : Zoogeographical analysis of Neuropteroidea (Insecta) of the Balkan Peninsula. Pp. 319-330 in *Current Research in Neuropterology*, M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell, Sacco, Toulouse.
- POPPER K., 1954 : *Misère de l'historicisme*. Plon. Paris. 196p.
- POTEMKINA V.I., 1987 : [Influence of some ecological factors on *Micromus angulatus* Stephens (Neuroptera: Hemerobiidae). *Bulletin of All-Union Scientific Research Institute for Plant Protection* 68 : 55-59] (in Russian).
- POTEMKINA V.I., 1990 : [Instructions, rearing and application of *Micromus angulatus* Stephens in the aphid control in greenhouses. All-Union Scientific Research Institute for Plant Protection, Leningrad] (in Russian).
- POTEMKINA V.I. & KOVALENKO T.K., 1989 : The effects of the *Fungus verticillium lecanii* Zimm on the aphidophage *Micromus angulatus* Stephens. Pp 81-83 in *Zashchita ratenii na Dal'nem Vostoke*. V.G. Reifman & K.P. D'Yakonov (Eds.) Dal'nevostochnoes otdelenie ANSSSR. Vladivostok..
- PRINCIPI M.M. & CANARD M. 1984: Feeding habits. Pp. 76-92 in *Biology of Chrysopidae*. M. Canard, Y. Séméria & T.R. New (Eds.) Junk. The Hague..
- RAFFA K.F., PHILLIPS T.W. & SALOM S.M., 1993 : Strategies and mechanisms of host colonization by bark beetles. Pp 103-128 in *Beetle Pathogen Interactions in Conifer Forests*. T.D. Schowalter & G.M. Filip (Eds.). Academic Press, London San Diego.
- RAINEY R.C., 1976 : *Insect Flight*. Blackwell Scientific, Oxford. 287 pp.
- RANKIN M.A. & BURCHSTED J.C.A., 1992 : The cost of migration in insects. *Annual Review of Entomology* 37 : 533-559.
- RAWORTH D.A., 1984 : Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphididae) at Vancouver, British Columbia. II. Development, fecundity, and longevity. *The Canadian Entomologist* 116 : 871-878.

- REBOULET J.N., THICOÏPÉ J.P & TROTTIN-CAUDAL Y., 2001 : *Effets non intentionnels des produits phytosanitaires autorisés sur les cultures légumières*. Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes. 75p.
- RICCI C. & PONTI L., 2005 : Seasonal food of *Ceratomegilla notata* (Coleoptera: Coccinellidae) in mountain environments of Northern Italian Alps. *Aphidophaga* 9 Proceedings. *European Journal of Entomology* 102 (3) : 547-562.
- RISCH S.J., ANDOW D. & ALTIERI M.A, 1983 : Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environmental Entomology* 12 : 625-629.
- ROFF D.A., 1990 : The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs* 60 : 389-421.
- RÖHRICHT W. & TRÖGER E.J., 1998 : Rote Liste der Netzflügler (Neuropteroidea). *Schrift Landsch Naturschutz* 55 : 231-234.
- RONCE O. & KIRKPATRICK M., 2001 : When sources become sinks: migrational meltdown in heterogeneous habitats.- *Evolution* 55 : 1520-1531.
- ROOT R.B., 1973 : Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassicae oleraceae*). *Ecological Monographs* 43 : 95-124.
- ROUSSET A., 1960 : Contribution à la faune de France des Névroptères. *Travaux du Laboratoire de Zoologie et de la Station Aquicole Grimaldi de la Faculté des Sciences de Dijon* 35 : 23-33.
- ROUSSET A., 1984 : Reproductive physiology and fecundity. Pp. 116-129 in *Biology of Chrysopidae*, M. Canard, Y. Séméria & T.R. New (Eds.), Dr. W. Junk Publishers: The Hague. 294 pp.
- SAMSON P.R. & BLOOD P.R.B., 1979 : Biology and temperature relationships of *Chrysopa* sp., *Micromus tasmaniae* and *Nabis capsiformis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 25 : 253-259.
- SHAW M.J.P., 1970 : Effects of population density on alienicolae of *Aphis fabae* Scop. *Annual of Applied Biology* 65 : 191-212.
- SCHERRER B., 1984: *Biostatistiques*. Gaëtan Morin ed. Québec. 850p.

- SCHMIDT M.H., THIES C. & TSCHARNTKE T., 2004 : Landscape context of arthropod biological control. Pp 55-63 in *Ecological engineering for pest management : Advances in habitat manipulation for arthropods*. G.M. Gurr, S.D. Wratten & M.A. Altieri (Eds.), Comstock Publishing Associates, New York. 232p.
- SCHMITZ O., 1992 : Beitrag zur Netzflüglerfauna (Insecta: Neuropteroidea) von Köln und Umgebung.- *Decheniana Beihefte 31* : 165-180.
- SCHOWALTER T.D., 1985 : Adaptations of insects to disturbance. Pp. 235-252 in *the Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds). Academic Press. Orlando. FL..
- SCHOWALTER T.D., 2000: *Insect Ecology, An Ecosystem Approach*. Academic Press. San Diego. USA. 483 p.
- SENGONCA C. & FRINGS B., 1989 : Enhancement of the green lacewing *Chrysoperla carnea* (Stephens), by providing artificial facilities for hibernation. *Türkiye Entomoloji Dergisi 13* : 245-250.
- SENIOR L.J. & McEWEN P.K., 2001 : The use of lacewings in biological control. Pp 296-302 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- SHANNON C.E. & WEAVER W., 1963 : *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, Ill, 117p.
- SHELDON J.K. & MACLEOD E.G., 1971 : Studies on the biology of the Chrysopidae. I. the feeding behaviour of the adult of *Chrysopa carnea* (Neuroptera). *Psyche 78* : 107-121.
- SIMBERLOFF D., 1986 : Island biogeographic theory and integrated pest management. Pp. 19-35 in *Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice*, M. Kogan (Ed.), John Wiley and Sons. New York.
- SIMBERLOFF D. & DAYAN T., 1991 : The guild concept and structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and systematics 22* : 115-143.
- SIMONJAN L.G. TER, BUSHTSHIK T.N. & VOSKRESENSKAJA V.N., 1982 : Biological control of pests in vegetable plantings. *Acta Entomologica Fennica 40* : 33-35.

- SOTHERTON N.W., 1985 : The distribution and abundance of predatory Coleoptera overwintering in field boundaries. *Annals of Applied Biology* 106 : 17-21.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1962 : Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Reviews* 37 : 171-214.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1978 : *Ecological Methods*. Chapman and Hall, Londres. 524p.
- SOUZA B., CIOCIOLA A.I. & MATIOLI J.C., 1989 : Biologia comparada de *Nusalala uruguayana* (Navás, 1923) (Neuroptera: Hemerobiidae) alimentada com diferentes especies de afideos. I: Fase de larva. *Anais da Escola Superior de Agricultura "Luis Queiroz"*. 46
- SOUZA B., 1988 : *Aspectos morfológicos e biológicos de Nusalala uruguayana* (Navás, 1923) (Neuroptera: Hemerobiidae) em condições de laboratório. Dissertation. Escola superior de Agricultura de Lavras, 195 pp.
- SOUZA B., CIOCIOLA A.I. & MATIOLI J.C., 1989 : Biologia comparada de *Nusalala uruguayana* (Navás, 1923) (Neuroptera: Hemerobiidae) alimentada com diferentes especies de afideos. II: Fases de pre-pupa, pupa e adulta. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 18(Supp) : 43-51.
- STELZL M., 1991 : Untersuchungen zu Nahrungsspektren mitteleuropäischer Neuropteren-Imagines (Neuropteroidea, Insecta) mit einer Diskussion über deren Nützlichkeit als Opponenten von Pflanzenschädlingen. *Journal of Applied Entomology* 111 : 469-477.
- STELZL M. & HASSAN S. A., 1992 : Über die Zucht von *Micromus angulatus* Steph. (Neuropteroidea, Hemerobiidae), einer neuen Nützlingsart zur Bekämpfung von weichhäutigen Schadarthropoden in Gewächshäusern. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie [=Journal Applied Entomology]* 114 : 32-37.
- STELZL M. & DEVETAK D., 1999 : Neuroptera in agricultural ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 : 305-321.
- STEPHENS J.F., 1836 : Illustrations of British entomology; or, a synopsis of indigenous insects: containing their generic and specific distinctions; with an account of their metamorphoses, times of appearance, localities, food, economy Mandibulata. Baldwin and Cradock, London.
- SUNDBY R.A. 1966 : A comparative study of the efficiency of three predatory insects *Coccinella septempunctata* L. [Coleoptera, Coccinellidae], *Chrysopa carnea* St.

- [Neuroptera, Chrysopidae] and *Syrphus ribesii* L. [Diptera, Syrphidae] at two different temperatures. *Entomophaga* 11 : 395-404.
- ŠVEČIK J., 1997 : New and interesting records of Neuroptera and Raphidioptera from Moravia and the Czech part of Silesia.- *Klapalekiana* 33 : 75-82.
- SYRETT P. & PENMAN D.R., 1981 : Developmental threshold temperatures for the brown lacewing, *Micromus tasmaniae* (Neuroptera : Hemerobiidae). *New Zealand Journal of Zoology* 8 : 281-283.
- SZABÓ S. & SZENTKIRÁLYI F., 1981 : Communities of Chrysopidae and Hemerobiidae (Neuroptera) in some apple-orchards. *Acta Phytopathologica, Academiae Scientiarum Hungaricae* 16 : 157-169.
- SZENTKIRÁLYI F., 1986 : Niche segregation between chrysopid and hemerobiid subguilds. in HODEK, I. (ed.). *Ecology of Aphidophaga* 2 : 297-302.
- SZENTKIRÁLYI F., 1989 : Aphidophagous chrysopid and hemerobiid (Neuropteroidea) subguilds in different maize fields: Influence of vegetational diversity on subguild structure. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 24 : 207-211.
- SZENTKIRÁLYI F., 1991 : Reproductive numerical response of chrysopids and hemerobiids (Neuropteroidea) to aphids on the common thistle, *Carduus acanthoides* L. Pp 273-280 in *Behaviour and impact of Aphidophaga*. L. Polgár, R.J. Chambers, A.F.G. Dixon & I. Hodek (Eds). Academic. Publishing, The Hague.
- SZENTKIRÁLYI F., 1992 : Brown lacewing (Neuropteroidea, Hemerobiidae) assemblages in Hungarian apple orchards.- *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27 : 601-604.
- SZENTKIRÁLYI F., 1997 : Seasonal flight patterns of some common brown lacewing species (Neuroptera, Hemerobiidae) in Hungarian agricultural regions. *Biologia* 52 : 291-302.
- SZENTKIRÁLYI F., 2001a: Ecology and habitat relationships. Pp 82-115 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.
- SZENTKIRÁLYI F., 2001b : Lacewings in fruit and nut crops. Pp. 172-238 in *Lacewings in the crop environment*. P.K. McEwen, T.R. New & A.E. Whittington (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 546 pp.

- TAUBER C.A. & TAUBER M.J., 1973: Diversification and secondary intergradation of two *Chrysopa carnea* strains (Neuroptera: Chrysopidae). *Canadian Entomologist* 105 : 1153-1167.
- TAUBER M.J., TAUBER C.A. & MASAKI S., 1986 : *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, New York. 411 pp.
- TAYLOR P.D., 1997 : Putting the pieces together : fine-scale movements and large-scale distribution of a forest damselfly in agricultural landscapes. XXth International Congress of Entomology, Firenze, Italy : 449.
- TAYLOR P.D., FAHRIG L., HENEIN K. & MERRIAM H.G., 1993 : Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68 : 571-573.
- THEUNISSEN J. & DEN OUDEN H., 1980: Effects of intercropping with *Spergula arvensis* on pests of brussels sprouts. *Entomologia Experimentalis Applicata* 27: 260-268.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M. 1992: La chrysope commune *Chrysoperla carnea* (Stephens) sensu lato dans le centre de la France: mise en évidence d'un complexe d'espèces (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp. 379-392 in *Current Research in Neuropterology*. M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell (Eds.). Sacco. Toulouse. France. 414 pp.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M., 1994: Variation in the overwintering ecophysiological traits in the common green lacewing west Palearctic complex (Neuroptera, Chrysopidae). *Acta Oecologica: International Journal of Ecology* 15 : 593-606.
- THIERRY D., CLOUPEAU R. & JARRY M., 1996 : Distribution of the sibling species of the common green lacewing *Chrysoperla carnea* (Stephens) in Europe (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). Pp. 233-240 in *Pure and Applied Research in Neuropterology*, M. Canard, H. Aspöck & M.W. Mansell (Eds.), Sacco. Toulouse. France,
- THIERRY D., RIBODEAU M., FOUSSARD F. & JARRY M., 1997 : Allozyme polymorphism in a natural population of *Chrysoperla carnea* sensu lato (Neuroptera: Chrysopidae): a contribution to the status of the constitutive taxons in western Europe. *European Journal of Entomology* 94 : 311-316.

- THIERRY D., CLOUPEAU R., JARRY M. & CANARD M., 1998: Discrimination of the West-Palaeartic *Chrysoperla* Steinmann species of the *carnea* Stephens group by means of claw morphology (Neuroptera. Chrysopidae). *Acta Zoologica Fennica* 209 : 255-262.
- THIERRY D., RAT-MORRIS E. & ÇALDUMBIDE C., 2002 : Selective attractivity of artificial overwintering chambers for the common green lacewing species of the *Chrysoperla carnea* (Stephens) complex in western Europe (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48 : 351-357.
- THIERRY D., DEUTSCH B., PAULIAN M., VILLENAVE J. & CANARD M. 2003: Quantifying biodiversity in ecosystems by green lacewing assemblages. I. A valuable method to do (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) [abstract]. Pp. 246-247 in G.J. Kövics. (Ed.). Proceedings. 3rd International Plant Protection Symposium at Debrecen University (15-16 October 2003. Debrecen. Hungary). Debrecen University. Debrecen.
- THIERRY D., DEUTSCH B., PAULIAN M., VILLENAVE J. & CANARD M., 2005 : Quantifying biodiversity in ecosystems by green lacewing assemblages. I. A valuable method to do (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). *Agronomie* 25 (4) : 473-479.
- THIES C. & TSCHARNTKE T. 1999 : Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285 : 893-895.
- THOMAS M.B., 1990 : The role of man made grassy habitats in enhancing carabid populations in arable land. Pp. 77-86 in *The role of ground beetles*, N. Stork. (Ed.), Intercept.
- THOMAS M., WRATTEN S.D. & SOTHERTON N.W., 1992 : Creation of “island” habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *Journal of Applied Entomology* 29 : 524-531.
- TJEDER B., 1961 : The lacewing of South Africa. 4 : the family Hemerobiidae. *Zoological Records Insecta*. 98 : 296-408.
- TOWNES H., 1958 : Some biological characteristics of the Ichneumonidae (Hymenoptera) in relation to biological control. *Journal of Economic Entomology* 51 : 650-652.
- TOWNES H., 1962 : Design for a Malaise trap. *Proceedings Entomology Society of Washington* 64 (4) : 253-262.
- TOWNES H., 1972: A light-weight Malaise trap. *Entomological News* 83 : 239-247.

- TRÖGER E.J., 2004 : Der Fliegentaghaft *Psectra diptera* (Burmeister 1839) in Deutschland und seine Geschichte (Neuroptera, Hemerobiidae).- *Denisia 13* : 185-192.
- TROUVÉ C., THIERRY D. & CANARD M., 2002 : Preliminary survey of the lacewings (Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae) in agroecosystems in northern France, with phenological notes. In Neuropterology 2000. G. Sziráki (Ed.). *Acta Zoologica Acadamiae Scientiarum Hungaricae 48* : 359-369.
- TTSCHARNTKE T. & BRANDL R., 2004 : Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology 49* : 405-430.
- TVERDYUKOV A.P., NIKONV, P.V. & YUSHCHENKO N.P., 1993 : Boverin. *Zashchita Rastenii Moskva 12* : 43.
- VENTURA M.A., GARCIA V. & CANARD M., 2000 : Antibiosis effect caused by the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin variety anisopliae Tulloch. to a "common green lacewing" *Chrysoperla kolthoffi* (Navás) (Neuroptera: Chrysopidae). *Journal of Neuropterology 3* : 33-41.
- VOLKOVICH T.A., 1998 : Environmental control of seasonal cycles in green lacewings (Neuroptera, Chrysopidae) from the forest-steppe zone of Russia. *Acta Zoologica Fennica 209* : 263-275.
- WÄCKERS F.L., BJORNSEN A. & DORN S., 1996 : A comparison of flowering herbs with respect to their nectar accessibility for the parasitoid *Pimpla turionellae*. *Experimentalis and Applicata Entomology 7* : 177-182.
- WELLINGTON W.G., 1980 : Dispersal and population change. Pp. 11-24 in *Dispersal of forest insects: evaluation, theory and management*, A.A. Berryman & L. Safranyik, Washington State Univ. Cooperative Extension Service, Pullman, WA.
- WHITE A.J., WRATTEN S.D., BERRY N.A. & WEIGMANN U., 1995 : Habitat manipulation to enhance biological control of brassica pests by hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Journal Economical Entomology 88* : 1171-1176.
- WIENS, J.A., 1997 : Wildlife in pathchy environments: metapopulation, mosaics, and management. Pp. 53-84 in *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*, I. Hanski & M.E. Gilpin, Academic Press, San Diego, CA.
- WILLIAMS C.B., 1958 : *Insect migration*. Collins, London. 235 pp.

- WILSON E.O., 1985 : *Compte-rendu du premier forum américain sur la diversité biologique*. National Research Council: Board on Science and Technology in International Development.
- WISE K.A.J., 1996 : Records concerning biological control of insects pests by Neuropteroidea (Insecta) in New Zealand. *Records of the Auckland Institute in Museum* 32 :101-117.
- WITHERS P., 1992 : A further occurrence of *Psectra diptera* (Burmeister) (Insecta, Neuroptera) in Ireland. *Irish Natural Journal* 24 (2) : 79.
- WRATTEN S.D., WHITE A.J., BOWIE M.H., BERRY N.A. & WEIGMANN U., 1995 : Phenology and ecology of hoverflies (Diptera : Syrphidae) in New Zealand. *Environmental Entomology* 24 : 595-600.
- WRATTEN S.D., BOWIE M.H., HICKMAN J.M., EVANS A.M., SEDCOLE J.R. & TYLIANAKIS J.M., 2003: Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia* 134 : 605-611.
- YARKULOV F.Y., 1986 : The biological method in greenhouses in the Maritime Territory. *Zashchita Rasteniy, Moskva* 12 : 20-21.
- YEBOAH GYAN K. & WOODDELL S.R.J., 1987 : Analysis of insect pollen loads and pollination efficiency of some common insect visitors of four species of woody Rosaceae. *Functional Ecology* 1: 269-274.
- ZASLAVSKI V.A., 1988 : *Insect development: photoperiodic and temperature control*. Springer-Verlag, Berlin, N.Y. 187 pp.
- ZELENY J., 1962 : *A contribution to the knowledge of the order Neuroptera in Czechoslovakia.- Čas Čs Spol Ent* 59 : 59-67.
- ZELENY J., 1963 : Hemerobiidae (Neuroptera) from Czechoslovakia. *Casopis Ceskoslovenské Spolecnosti Entomologické [=Acta Societatis Entomologicae Cechoslovakiae]* 60 : 55-67.
- ZELENY J., 1965: Lace-wings (Neuroptera) in cultural steppe and the population dynamics in the species *Chrysopa carnea* Steph. and *Chrysopa phyllochroma* Wesm. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 62 : 177-194.
- ZELENY J., 1984 : Flight activity of Czechoslovak Hemerobiidae and Chrysopidae: investigation by light trap. Pp. 173-178 in *Progress in World's Neuropterology*, J. Gepp, H.

Aspöck & H. Hölzel, Proceedings of the first international symposium on Neuropterology
(22-26 September 1980, Graz, Austria): Thalerhof. Austria.

Sommaire

<i>Avant-propos</i>	7
<i>Glossaire</i>	12
<i>Introduction générale</i>	17
Chapitre I : Etat des connaissances	32
I.1/ Relations entre l'écologie du paysage et la dynamique des populations	33
I.1.1/ L'écologie du paysage : définition	33
I.1.2/ Les agroécosystèmes.....	35
I.1.3/ Processus écologiques au sein des agroécosystèmes.....	37
I.1.3.1/ Le rôle du paysage sur la diversité en Arthropodes.....	38
I.1.3.2/ Stratégies des insectes dans les agroécosystèmes.....	41
I.1.3.2.1/ Les insectes multihabitats.....	41
I.1.3.2.2/ Déplacements et dispersion.....	42
I.2/ Techniques écologiques pour la gestion des insectes nuisibles	47
I.2.1/ La protection intégrée.....	47
I.2.2/ La lutte biologique par conservation (CBC : Conservation Biological Control).....	49
I.3/ Les Névroptères	51
I.3.1/ Position systématique et caractéristiques générales	51
1.3.1.1/ Définition, description.....	52
1.3.1.2/ Biologie.....	53
1.3.1.3/ Importance en lutte biologique.....	55
I.3.2/ Les Hémérobes (Neuroptera : Hemerobiidae).....	55
I.3.2.1/ Présentation - morphologie.....	55
I.3.2.1.1/ Répartition géographique et caractéristiques générales.....	57
I.3.2.1.2/ Bio-écologie.....	58
I.3.2.1.3/ Importance en lutte biologique : des prédateurs polyphages.....	59
Les techniques de prédation.....	59
La diversité des proies.....	59
Utilisation en lutte biologique dans le monde.....	60
I.3.2.2/ <i>Micromus angulatus</i> (Stephens, 1836).....	60

I.3.2.2.1/ Répartition géographique.....	60
I.3.2.2.2/ Caractéristiques générales - morphologie.....	61
I.3.2.2.3/ Biologie.....	62
I.3.2.2.4/ Ecologie : habitat et alimentation.....	64
I.3.3/ Les Chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae).....	64
I.3.3.1/ Les Chrysoperla du complexe carnea (Stephens, 1836).....	65
I.3.3.1.1/ Présentation générale.....	65
I.3.3.1.2/ Le complexe d'espèces.....	65
I.3.3.1.2.1/ Définition d'espèces jumelles (d'après Bardat, 1994 ; Le Guyader, 2002).....	65
I.3.3.1.2.2/ Les espèces jumelles du groupe Chrysoperla carnea.....	68
I.3.3.1.2.3/ Problème de taxonomie pour le complexe carnea.....	68
I.3.3.1.3/ Ecologie et mouvements de population.....	74
Chapitre II : Matériels et méthodes généraux.....	78
I./ Les sites étudiés.....	79
I-2/ Analyse de la structure paysagère.....	84
I-3/ Inventaire floristique.....	85
II./ Evaluation de la diversité biologique.....	85
II-1/ Collectes d'insectes.....	85
II-1-1/ Outils de collecte.....	85
II-1-2/ Méthodes de collecte.....	88
II-2/ Indices de biodiversité des Névroptères.....	89
III./ Etudes des déplacements des Chrysoperla spp.....	90
III-1./ Analyse du contenu du tube digestif.....	91
III-2./ Suivi des vols de migration et de dispersion des Chrysoperla spp.....	93
Chapitre III : Etat des lieux des agroécosystèmes : diversité de l'entomofaune.....	95
Entomofauna diversity in crop environment in relation to cultural methods.....	97
Introduction.....	100
Materials and methods.....	101
Results and discussion.....	104
Conclusion.....	116
Neuroptera (Chrysopidae and Hemerobiidae) assemblages in agricultural landscape of western France.....	121
Introduction.....	124

Material and methods.....	126
Results and discussion.....	130
Conclusion.....	140
 Chapitre IV : Ecologie comportementale de deux espèces jumelles du complexe	
Chrysoperla carnea (Stephens).....	151
 The pollens consumed by common green lacewings Chrysoperla spp. (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France.....	
155	
Introduction.....	157
Material and methods.....	158
Results and discussion.....	160
 Pollen choice by the Chrysoperla species (Neuroptera: Chrysopidae) occurring in the crop environment in western France.....	
174	
Introduction.....	176
Material and methods.....	177
Results.....	180
Discussion and conclusion.....	188
 L'activité de vol des espèces jumelles du complexe Chrysoperla carnea (Stephens) (Neuroptera : Chrysopidae) dans les agroécosystèmes de cultures de choux de l'Ouest de la France	
197	
1.Introduction.....	198
2.Matériels et méthodes.....	198
3.Resultats.....	199
3.1. Analyse des inventaires en fonction du temps et des strates végétales.....	199
3.2. Analyse des individus en migration et en dispersion.....	204
3.3. Les conditions météorologiques des vols de dispersion.....	207
4.Discussion.....	209
4.1 Vols de migration vers et depuis les sites d'hivernage.....	209
4.2 Vols de dispersion.....	211
5.Conclusion.....	213
 Conclusion générale	215
 I./ Synthèse générale.....	215
I.1./ Les Névroptères dominants dans les agroécosystèmes étudiés.....	215
I.2./ Les zones refuges : sites d'alimentation et d'habitat.....	216

I.2.1./ Hémérobès.....	216
I.2.2./ Chrysopes.....	217
I.3./ Liens entre la structure paysagère et la bio-écologie des Névroptères.....	219
I.4./ Les périodes d'activité et de déplacements des Chrysoperla spp.....	220
II./ Discussion générale.....	221
III./ Propositions de gestion et d'aménagement du paysage agricole.....	224
IV./ Critiques et perspectives.....	230
<i>Liste des tableaux et figures.....</i>	<i>233</i>
<i>Références bibliographiques.....</i>	<i>242</i>
<i>Sommaire.....</i>	<i>276</i>
<i>Annexes.....</i>	<i>280</i>

Annexes
