



HAL
open science

Dynamique spatiale et dégâts de carpocapse dans la basse vallée de la Durance

Benoît Ricci

► **To cite this version:**

Benoît Ricci. Dynamique spatiale et dégâts de carpocapse dans la basse vallée de la Durance. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2009. Français. NNT : 2009AVIG0619 . tel-00453639

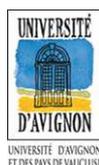
HAL Id: tel-00453639

<https://theses.hal.science/tel-00453639>

Submitted on 5 Feb 2010

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.



Ecole doctorale SIBAGHE
Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie,
Géosciences, Hydrosociences, Environnement

Thèse de Doctorat

Dynamique spatiale et dégâts de carpocapse dans la basse vallée de la Durance

Présentée par **Benoît RICCI**

Spécialité : **Sciences Agronomiques**

INRA Avignon
Unité Plantes et Systèmes de culture Horticoles

Thèse dirigée par
Claire LAVIGNE et Pierre FRANCK
(INRA Avignon)

Soutenance : le 4 septembre 2009

Jury :

Jane LECOMTE
Thierry TATONI
Thierry DUTOIT
Eric MALEZIEUX
Manuel PLANTEGENEST
Claire LAVIGNE
Pierre FRANCK

Professeur, Université Paris-Sud
Professeur, Université Paul Cézanne, Marseille
Professeur, Université d'Avignon
Directeur de recherche, CIRAD, Montpellier
Maître de conférence, AgrocampusOuest, Rennes
Chargée de recherche, INRA, Avignon
Chargé de recherche, INRA, Avignon

Rapporteur
Rapporteur
Examinateur
Examinateur
Examinateur
Directrice
Co-directeur

Remerciements

Je tiens à remercier en tout premier lieu Claire Lavigne et Pierre Franck qui ont encadré ma thèse. Vous avez su, durant toute cette période, être toujours disponibles tout en me laissant beaucoup d'autonomie. Claire, tes compétences et ton ouverture d'esprit m'ont beaucoup apporté et les discussions paysagesques étaient toujours un plaisir. Pierre, merci pour tout ce que tu m'as appris sur la dynamique des pop, tu m'as aussi permis d'avoir un regard nouveau sur la génétique. Pouvoir travailler avec vous deux est vraiment chance.

Je remercie Olivier Martin et Rachid Senoussi avec qui j'ai partagé une partie conséquente du travail effectué dans cette thèse. Vos compétences en stats et modélisation ont grandement contribué à ce travail. Echanger entre deux disciplines est parfois difficile, ce fut cette fois très enrichissant.

Je remercie Jean-Charles Bouvier, Jean-François Toubon et Benoît Sauphanor qui ont grandement participé à ce travail. Jean-Charles, tes connaissances en écologie, ton implication et ta passion ornitho m'ont enthousiasmé. Jean-François, merci pour tout ce que tu m'as appris sur la gestion des ravageurs en verger et ta perception fine des relations entre acteurs de la profession agricole. Benoît, merci pour tes avis pertinents, ton expérience et tes connaissances si riches.

Merci aussi à Daniel Plénet pour les discussions agro et les bons moments sur le terrain, à Etienne Klein pour les discussions stats et dispersion toujours très lumineuses et les relectures attentives. Merci à Daniel Casado et Lino Monteiro avec qui, dans des domaines différents, j'ai collaboré plus ponctuellement. Les périodes que vous avez passées dans le labo m'ont laissé de très bons souvenirs.

La complémentarité des compétences et des savoirs de chacun a vraiment rendu ces trois années particulièrement enrichissantes pour moi, à tout point de vue. Cette thèse est réellement le fruit d'un travail en équipe que j'ai beaucoup apprécié à chacune des étapes.

Un merci très large pour tous ceux, nombreux, qui ont participé au terrain et au tri à l'insectarium, sans qui ce travail n'aurait pas été possible. Un merci aussi à Fred, pour les dépannages informatiques toujours rapides et efficaces.

Je remercie Michel Génard et Laurent Gomez de m'avoir accueillis dans l'unité PSH ainsi que Françoise Lescourret pour le dynamisme de son animation de l'équipe EPI.

Je remercie la région PACA et les départements de l'Inra SPE et EA qui ont financé ma thèse. Je remercie aussi la station expérimentale La Pugère d'avoir été partenaire de ma thèse et plus particulièrement Hélène Coupard et Vincent Ricaud qui ont participé à mes comités de thèse.

Merci à Thomas Boivin, Pascal Campagne, Jean-Noël Candau, Thomas Guillemaud pour les conseils avisés qu'ils ont su me donner durant mes comités de thèse. Nos discussions m'ont aidé à prendre du recul et à faire des choix importants.

Je remercie Jane Lecomte et Thierry Taton d'avoir accepté d'être rapporteurs de ma thèse, ainsi que les autres membres du jury : Thierry Dutoit, Eric Malézieux et Manuel Plantegenest.

Je remercie aussi Thierry Dutoit pour m'avoir permis de donner des cours de SIG dans la formation qu'il dirige à l'IUT, une première expérience que j'ai beaucoup appréciée.

Je salue tous ceux avec qui j'ai partagé de très bons moments durant cette période. Plus particulièrement, merci Carole pour ta bonne humeur et ton énergie communicative ; Safaa, ton humour et ta sympathie m'ont marqué ; José, merci pour ton amitié et ta disponibilité ; Hazem, merci pour les bons moments partagés. Je salue aussi Julia, Andrea, Lionel, Bader, Carole D, Capucine, Myriam, Isabelle G, Daniel C, Camille, Benoît C., Bohdan, Isabelle M, Amanda, Lucille et Mouhamadou. Merci à mes amis antibois, notamment pour la parenthèse new-yorkaise qui m'a ressourcé dans cette troisième année ; merci aussi à Lilie, ma co-thèse toujours là, pour les échappées montpelliéraines.

Un grand merci enfin à mes parents pour leur soutien et leurs encouragements, et à Farzaneh pour sa présence si essentielle.

Sommaire

Introduction	9
1. Les enjeux de la protection intégrée des cultures contre les ravageurs	9
1.1. Une nécessaire remise en cause des pratiques de lutte	9
1.2. Les solutions apportées par la protection intégrée	10
1.3. Vers une gestion des ravageurs à l'échelle du paysage	12
2. Les types de représentations de la dynamique spatiale des organismes dans un paysage	13
2.1. Cadre général	13
2.1.1. <i>Cadres théoriques pour l'étude de la dynamique spatiale d'un organisme</i>	13
2.1.2. <i>Définir le paysage</i>	14
2.1.3. <i>Mise en relation avec les effectifs : une fois définis les paramètres du paysage à considérer, comment calculer les bons indices de paysage et à quelle(s) échelle(s) ?</i>	19
2.1.4. <i>Vers la compréhension des mécanismes de la dynamique</i>	22
2.2. Le cas des ravageurs des cultures	23
2.2.1. <i>Littérature concernant le paysage et les ravageurs</i>	23
2.2.2. <i>Transposition du cadre théorique au cas des ravageurs</i>	24
3. Le cas du carpocapse : enjeux agronomiques et environnementaux particuliers, modèle biologique	25
3.1. Biologie du ravageur	25
3.2. Les difficultés de contrôle du carpocapse	26
3.3. Les méthodes de lutte utilisées contre le carpocapse en basse vallée de la Durance	27
3.4. Préalables à l'étude de la dynamique spatiale de ce ravageur et de ses dégâts	28
3.4.1. <i>Comment mesurer les effectifs de population de carpocapse ?</i>	28
3.4.2. <i>Comment estimer la dispersion du carpocapse et quel est l'état des connaissances concernant ce processus ?</i>	29
3.4.3. <i>Quels modèles existent déjà concernant la dynamique du carpocapse ?</i>	32
4. Démarche utilisée et plan de la thèse	33
Matériel	37
1. Présentation de la zone d'étude	37
2. Cartographie de la zone d'étude	39
3. Echantillons de vergers	40
4. Caractérisation des pratiques agricoles dans les vergers cibles.	43
5. Description des haies situées en bordure des vergers cibles	45
6. Les données d'observation biologiques	46
6.1. Les données de captures d'adultes par piège attractif	46
6.2. Les données de dégâts sur fruits	47
6.3. Les données de capture de larves diapausantes par bandes pièges	48
7. Remarques importantes	49

Chapitre 1	51
Effet du paysage sur les densités de ravageur	51
1. Introduction	54
2. Methods	56
2.1. Study area and landscape mapping	56
2.2. Choice of focus orchards	56
2.3. Landscape variables	57
2.4. Codling moth sampling	58
2.5. Statistical analyses	59
2.5.1. <i>Correlations between landscape descriptors</i>	59
2.5.2. <i>Correlations between landscape variables and the number of codling moths</i>	59
2.5.3. <i>Effects of local and landscape variables on the number of codling moths</i>	59
3. Results	60
3.1. Descriptive statistics of the study area	60
3.2. Number of codling moths	62
3.3. Correlations between spatial distribution of orchards and the number of codling moths	63
3.3.1. <i>Density of orchards</i>	63
3.3.2. <i>Connectivity</i>	63
3.3.3. <i>Densities of the three orchard categories</i>	63
3.4. Correlations between characteristics of hedgerows and the number of codling moths	65
3.4.1. <i>Hedgerow length</i>	65
3.4.2. <i>Hedgerow orientation</i>	65
3.5. Explaining the number of codling moths with local and landscape variables	66
4. Discussion	68
Conclusion du chapitre 1	76
Chapitre 2	79
D'une approche corrélative à la compréhension des mécanismes de dispersion	79
1. Introduction	82
2. Model structure	83
2.1. Landscape composition	83
2.2. Population growth	84
2.3. Dispersal model	84
3. Simulation and analyses methods	85
3.1. Simulation cases	85
3.2. Calculation of surrounding habitat proportion	86
3.3. Correlations between habitat proportion and the number of individuals	86
3.4. Statistical analyses	87
4. Results	87
4.1. Correlations between population sizes and the surrounding amount of H habitat	88
4.2. Farthest significant distance (D_s)	90
4.3. Distance of the maximal correlation (D_m)	90
5. Discussion	90

Chapitre 3	97
Effets de composantes paysagères sur l'hétérogénéité spatiale des effectifs à l'échelle du verger	97
1. Introduction	97
2. Méthodologie pour l'analyse de la répartition spatiale intra verger des effectifs de carpocapse	99
2.1. Description succincte de la méthode SADIE	99
2.2. Analyses préliminaires de la répartition spatiale intra verger des larves de carpocapse à l'aide de la méthode SADIE	100
2.3. Présentation de la méthode DMBS	101
2.3.1. <i>Interpolation</i>	101
2.3.2. <i>Statistique utilisée pour comparer deux cartes de densité</i>	102
2.3.3. <i>Test de l'hypothèse d'homogénéité par permutation des données d'effectifs</i>	102
2.3.4. <i>Utilisation de la méthode DMBS pour comparer deux répartitions spatiales d'effectifs</i>	102
2.4. Comparaison des méthodes DBMS et SADIE sur des cas théoriques simples simulés	103
2.4.1. <i>Méthodes</i>	103
2.4.2. <i>Résultats</i>	104
2.4.3. <i>Conclusion</i>	106
3. Recherche d'agrégation dans la répartition des effectifs de larves diapausantes au sein des vergers de la zone d'étude	108
3.1. Méthode et données utilisées	108
3.2. Résultats	109
3.3. Bilan	114
4. Effet des bordures de verger et des caractéristiques des haies sur les densités locales de carpocapse	115
4.1. Données d'effectifs et variables paysagères locales	115
4.2. Méthodes statistiques	116
4.2.1. <i>Recherche d'un effet bordure simple</i>	116
4.2.2. <i>Méthode d'analyse de l'effet des haies</i>	116
4.3. Résultats	117
4.3.1. <i>Effet de la position en bordure ou au centre sur l'effectif de larves diapausantes</i>	117
4.3.2. <i>Effets des haies entourant le verger sur la densité locales de larves diapausantes</i>	118
5. Discussion	119
5.1. Bilan de l'analyse de répartition spatiale des effectifs	119
5.2. Conclusions concernant les déterminants paysagers des hétérogénéités spatiales	120
Chapitre 4	123
Modélisation des dégâts de carpocapse en fonction de la dynamique temporelle établie par piégeage des adultes	123
1. Introduction	123
2. Présentation des données de piégeage et de dégât, corrélations	127
2.1. Dynamique de capture des adultes	127

2.2.	Intensité des dégâts dans les vergers	128
2.3.	Nombre de traitements insecticides effectués durant la période du premier vol	129
2.4.	Analyse préliminaire des corrélations entre effectifs d'adultes capturés et intensité des dégâts	130
3.	Modélisation des dégâts	133
3.1.	Principe de modélisation	133
3.2.	Résultats	134
3.3.	Discussion	136
4.	Analyse des effets aléatoires	137
4.1.	Méthodes	137
4.2.	Résultats	138
4.3.	Interpretation	139
5.	Conclusions et perspectives	140
Conclusion générale		143
1.	Bilan sur la dynamique spatiale du carpocapse	143
2.	Paysage et gestion intégrée des risques liés aux ravageurs de manière générale : quelles potentialités ?	145
2.1.	Quelles sont les perspectives de réduction des populations de ravageurs par des modifications du paysage ?	145
2.2.	Peut-on espérer réduire les risques liés aux ravageurs en augmentant la régulation par des aménagements paysagers ?	145
3.	Contribution de ce travail à la recherche de solutions en production intégrée contre le carpocapse	148
Perspectives		151
1.	Approfondir la compréhension du processus de dispersion dans un paysage hétérogène : mise en regard de données génétiques et de la structure du paysage	151
2.	Concevoir des scénarios paysagers	153
Références		154
Annexe 1		163
	A spatial analysis of count data based on comparison of density maps	163
Annexe 2		183
	Distribution intra-verger des larves de carpocapse.	183
Annexe 3		187
	A survival generalized linear mixed model approach with time varying covariates to model codling moth damage as a function of adult monitoring and crop protection	187
Annexe 4		208
	Genetic inference of the dynamic of the codling moth females at a local scale	208

Introduction

1. Les enjeux de la protection intégrée des cultures contre les ravageurs

1.1. Une nécessaire remise en cause des pratiques de lutte

Le développement de stratégies de production qui minimisent le recours aux pesticides est un enjeu majeur pour l'agriculture du XXI^e siècle. La prise de conscience des risques sanitaires que ce soit pour l'applicateur directement exposé aux produits ou pour les consommateurs via la présence potentielle de résidus dans les produits alimentaires (Lee et al. 2004) a conduit les pouvoirs publics à réagir en renforçant les contraintes législatives liées à la commercialisation et la l'utilisation des insecticides (par exemple au niveau européen par la révision en cours de la directive 91/914). Par ailleurs, l'engouement pour les produits issus de l'agriculture biologique (Agence Bio 2008) traduit notamment une attente de plus en plus marquée des consommateurs pour des produits issus d'une agriculture plus respectueuse de l'environnement. De fait, les insecticides ont un impact négatif important sur l'environnement, par exemple sur la qualité de l'eau des rivières (Aubertot et al. 2005) ou sur la biodiversité (MacLaughlin 1995). L'utilisation massive d'insecticides pour lutter contre les ravageurs n'est donc pas compatible avec les objectifs actuels de durabilité de la production agricole.

Une des difficultés principales à laquelle est confrontée la lutte basée uniquement sur les insecticides est l'apparition de résistance dans les populations de ravageurs. L'alternance de molécules différentes dans une approche raisonnée de l'utilisation des insecticides n'a souvent eu qu'un effet retardant sur l'apparition des résistances, et nombre de produits ont été retirés du marché pour cause d'inefficacité. L'existence de mécanismes de résistance croisée fait que certains nouveaux produits (par exemple le thiacloprid et le spinosad pour la lutte contre le carpocapse) sont confrontés à des résistances avant même leur mise sur le marché (Reyes et al. 2007). Le renforcement des procédures d'homologation rend de plus en plus coûteuse la mise sur le marché de nouveaux produits phytosanitaires. Ce qui conduit paradoxalement à une sur-utilisation des produits existants encore efficaces. De nombreuses filières de productions sont ainsi dans une impasse, et certaines sont d'ores et déjà dépourvues de solutions de lutte contre certains ravageurs.

1.2. Les solutions apportées par la protection intégrée

Il devient donc indispensable de concevoir des systèmes de production ayant recours à des méthodes alternatives de lutte contre les ravageurs et surtout à une approche intégrée de la protection des cultures. Depuis les années 70-80, les efforts ont surtout porté sur un raisonnement de la lutte avec notamment l'utilisation de prévisions de risques. Par exemple, des modèles phénologiques, basés sur les données climatiques, visent à ajuster les périodes d'interventions par rapport à la dynamique temporelle des ravageurs (modèle SRPV-INRA donnant le niveau de risque lié au carpocapse par exemple). L'idée est de ne déclencher les traitements que lorsque le risque dépasse un seuil de tolérance pré-établi qui correspond au moment où le manque à gagner associé aux pertes de récolte potentielles est supérieur au coût du traitement. Ces approches ont certes permis de limiter le coût des interventions, de réduire les impacts sur l'environnement et retarder l'expansion des résistances mais reposent toujours sur une lutte centrée sur l'utilisation des insecticides.

La protection intégrée (IPM, Integrated Pest Management), formalisée aux Etats-Unis dès 1979 (Ehler et Bottrell 2000), a encouragé une diversification des méthodes de lutte : lutte biologique, utilisation de variétés résistantes, choix de pratiques culturales défavorables aux ravageurs. L'OILB (Organisation Internationale de Lutte Biologique) définit l'IPM comme « un système de production mettant en œuvre un ensemble de techniques culturales satisfaisant des exigences à la fois écologiques, économiques et toxicologiques, en vue d'obtenir une récolte qualitativement optimale » (OILB 2002). Néanmoins, la mise en œuvre

de l'IPM est restée toute relative puisque seul 4 à 8 % du territoire agricole des Etats-Unis s'inscrit dans ce type de pratiques, échec qui pourrait être attribué à l'absence de prise en compte de l'agro-écosystème dans son ensemble (Lucas 2007). Il semble nécessaire de dépasser la réflexion portant uniquement sur la lutte pour viser plutôt la protection des cultures par une réelle intégration du fonctionnement écologique de cet agro-écosystème.

Dans cette optique, l'objectif n'est plus tant la réduction curative des populations de ravageurs dépassant le seuil de nuisibilité que le recours à toutes les solutions envisageables permettant de contenir le cycle de développement des bioagresseurs, l'utilisation des insecticides n'intervenant alors qu'en dernier recours (Lucas 2007). Il est pour cela nécessaire, dans une approche multispécifique, de disposer de connaissances écologiques sur les relations entre les cultures et les phytophages, les phytophages et leurs ennemis naturels (espèces auxiliaires prédatrices ou parasitoïdes). Par exemple, il est nécessaire de savoir choisir des solutions défavorables à un ravageur qui ne soient en revanche pas trop défavorables ni aux auxiliaires directs de ce ravageur, ni aux phytophages des plantes adventices (Vincent et Coderre 1992). Ce type d'approche est nécessairement complexe et implique d'aborder le problème sous plusieurs angles, certaines études se focalisant de façon plus poussée sur un ravageur clé comme dans le cas de cette thèse. La réflexion doit néanmoins être menée en ayant à l'esprit le rôle essentiel des mécanismes d'interaction multispécifique agissant au sein d'un écosystème.

La prise en compte de la complexité écologique de l'agro-écosystème implique donc de replacer la parcelle cultivée dans son environnement, incluant les inter-champs, les haies, l'ensemble des communautés qui y vivent et interagissent directement ou indirectement avec les bioagresseurs. Se pose bien sûr la question de l'étendue spatiale à considérer. En fait, de manière générale, les solutions de protection intégrée peuvent s'élaborer à des échelles diverses (Meynard et al. 2003) : l'échelle de la parcelle (choix d'une variété résistante par exemple), l'échelle du groupe de parcelles (contrôle des transferts de populations entre parcelles voisines) et l'échelle de la région (coordination des méthodes de protection). Néanmoins, on peut faire l'hypothèse que la connaissance de la dynamique spatiale des ravageurs permet de cibler l'étendue spatiale la plus pertinente. Lorsque les ravageurs se dispersent de manière importante c'est-à-dire par exemple entre différentes parcelles ou même entre différentes régions, il peut être nécessaire de recourir à un niveau d'intégration supérieur à l'agro-écosystème : le paysage.

1.3. Vers une gestion des ravageurs à l'échelle du paysage

Les paysages agricoles sont constitués, entre autres, de l'agencement des différentes cultures, des éléments naturels hors cultures (haies, forêt,...) et des éléments anthropiques. De nombreuses disciplines s'intéressent au paysage et parmi elles l'écologie du paysage. S'il est difficile de donner une définition unifiée du paysage, c'est qu'en pratique les éléments pris en compte pour décrire le paysage dépendent de l'intérêt qu'on lui porte. Dans le cadre de la protection des cultures, on s'intéressera notamment aux habitats des espèces concernées et aux structures du paysage qui ont un rôle dans leur dispersion. Il s'agira également d'identifier les leviers potentiels pour protéger les cultures. Quels sont les éléments de paysage défavorables aux bioagresseurs et favorables à leurs ennemis naturels ? Quelle organisation spatiotemporelle des cultures (assolement, rotation pour les cultures annuelles) permet de réduire les inoculum et/ou de limiter la dispersion des ravageurs ? Quelle gestion spatiotemporelle des interventions culturales permet d'intervenir au moment le plus approprié, là où c'est le plus approprié ? Ce sont notamment les réponses à ces questions que doit apporter l'étude de dynamique spatiale des bioagresseurs à l'échelle du paysage.

Néanmoins, mettre en place des stratégies de gestion à de larges échelles implique une coordination des exploitants au sein d'un bassin de production par exemple. Il peut donc être intéressant que la recherche en écologie du paysage appliquée à la protection des cultures soit menée en synergie avec les actions locales de développement agricole. L'implication des professionnels du monde agricole à la démarche de recherche à l'échelle du paysage devrait permettre, à terme, de concevoir de manière concertée des scénarios techniques et paysagers innovants. Au cours de cette thèse, nous avons établi des échanges suivis avec les producteurs et des responsables du conseil agricole au sein d'un bassin de production de fruits, dans la basse vallée de la Durance.

Nous nous placerons pour ce travail à l'interface entre les sciences de l'écologie et de l'agronomie, dans le cadre intégratif de la protection des cultures qui vient d'être présenté lequel vise à élaborer des systèmes de cultures prenant en compte la complexité et les équilibres écologiques des agro-écosystèmes. Nous chercherons plus précisément pour cela à comprendre, à l'échelle du paysage, la dynamique spatiale d'un ravageur clé.

2. Les types de représentations de la dynamique spatiale des organismes dans un paysage

2.1. Cadre général

2.1.1. Cadres théoriques pour l'étude de la dynamique spatiale d'un organisme

De nombreux champs de l'écologie comme par exemple la biologie de la conservation ou l'étude des invasions biologiques s'intéressent à décrire et à expliquer la répartition spatiale des effectifs de populations d'une espèce donnée. L'enjeu scientifique est de comprendre les processus dynamiques qui génèrent ces répartitions spatiales observables sur le terrain. Les cadres théoriques développés dans ces disciplines sont également utilisés en agronomie, notamment pour comprendre les dynamiques de populations de bioagresseurs.

Une approche courante est d'avoir recours à une modélisation, c'est-à-dire une représentation théorique simplifiée de la dynamique des populations. Selon les objectifs et les intérêts de chacune des disciplines, de nombreux cadres de modélisation ont été proposés, avec des représentations variées de l'espace. La théorie des métapopulations considère la probabilité d'extinction et de colonisation dans des sites d'habitats favorables afin de décrire la présence ou l'absence de l'espèce dans chaque site. L'espace peut alors être modélisé très simplement, par exemple uniquement par le pourcentage de sites favorables et la surface des sites (e.g. Urban et Keitt 2001), le paysage étant ainsi ramené à des variables globales décrivant quelques unes de ses caractéristiques (paysage implicite). A l'opposé, des modèles individus centrés décrivent le déplacement des individus par des règles décrivant le comportement des individus (modèles dit « multi-agents »), règles qui dépendent des propriétés des éléments rencontrés à chaque étape (habitat, barrière, corridor,...). Ce type de modèle inclut nécessairement une description détaillée de l'espace et des éléments du paysage, souvent sous forme de grille – appelée raster lorsque cette description est faite par SIG (e.g. Herben et al. 2006). Bien des intermédiaires existent évidemment, et il est notamment possible d'avoir recours à une modélisation de type métapopulation dans laquelle la structure et la composition du paysage sont spatialement explicitées (e.g. Moilanen et Hanski 1998). Une revue récente présente d'ailleurs en détail les différentes méthodes permettant d'incorporer le processus de dispersion dans des modèles spatialisés de dynamique des populations (Jongejans et al. 2008).

Cette représentation théorique peut être mise à l'épreuve en simulant informatiquement l'évolution des populations sous les hypothèses formulées dans le modèle, puis en comparant avec des observations de terrain (Schröder et Seppelt 2006). Ces approches de modélisation permettent donc de tester des hypothèses concernant les processus de dynamique spatiale des organismes.

Le type de représentation du paysage, le choix des processus et des paramètres de la dynamique à considérer dépendent bien sûr des questions auxquelles on s'intéresse mais aussi des connaissances déjà acquises concernant les déterminants de la dynamique de l'espèce. Cependant, il est parfois difficile de mesurer directement les paramètres de la dynamique spatiale – comme par exemple la distance moyenne de dispersion – et d'évaluer le rôle du paysage dans cette dynamique. C'est le cas des organismes de taille trop petite pour supporter un suivi individuel (par « radio tracking ») ou qui nécessitent un piégeage attractif pouvant engendrer un biais dans l'estimation de la dispersion par marquage re-capture par exemple. Dans tous les cas, il est parfois intéressant de prospecter à des échelles supérieures à l'étendue d'analyse permise par ces expérimentations. C'est pourquoi, on est souvent amené à rechercher, dans un premier temps, de façon exploratoire, quelles relations lient effectifs locaux et caractéristiques du paysage environnant, avec pour objectif d'inférer les processus sous-jacents.

2.1.2. Définir le paysage

Parmi les éléments qui composent un paysage, les zones d'habitat – c'est-à-dire les endroits où l'espèce considérée peut trouver des ressources et se reproduire – sont bien sûr essentiels à considérer. La définition de l'habitat de l'espèce est particulièrement importante et doit se baser sur la connaissance des besoins de l'espèce. Dennis et al. (2003) préconisent ainsi une approche fonctionnelle de l'habitat, celui-ci étant souvent associé trop rapidement à un type de végétation ou à un biotope. Ces auteurs proposent une définition de l'habitat basée sur les ressources nécessaires à l'espèce, aux différents stades de son développement et insistent sur la nécessité de prendre en compte les variations spatio-temporelles de l'habitat.

On peut décrire l'organisation spatiale de l'habitat par sa quantité qui est la surface totale de l'habitat, ou sa proportion dans l'étendue géographique du paysage. Sa répartition spatiale peut ensuite être précisée par une cartographie, qui définit en quelque sorte les zones favorables et les zones défavorables à l'espèce. Cette répartition spatiale est reliée à plusieurs

paramètres du paysage, non indépendants entre eux, comme la taille des sites d'habitat (ou « patch »), la fragmentation, la connectivité (ou son inverse, le degré d'isolement). Beaucoup d'études écologiques expérimentales et théoriques se sont penchées sur le rôle de ces paramètres du paysage dans le fonctionnement des populations. Il a ainsi été montré l'influence de la quantité d'habitat et de son organisation spatiale sur la dynamique des espèces (Tyson et al. 2007). Cependant, il est parfois difficile de synthétiser les résultats sur l'effet de ces paramètres de paysage, notamment en raison des différences dans les méthodes utilisées pour les mesurer, souvent liées aussi à des définitions imprécises de ces grandeurs et à leurs interactions. Fahrig (2003) a proposé une revue sur les effets de la fragmentation du paysage sur la biodiversité en essayant de bien dissocier les études qui ont effectivement pris en compte la fragmentation du paysage de celles, nombreuses, qui ont assimilé la fragmentation à une simple réduction de la quantité d'habitat. Cet auteur définit la fragmentation comme l'association nécessaire de quatre processus : 1) une réduction de la quantité d'habitat, 2) une augmentation du nombre de sites, 3) une diminution de la taille moyenne des sites et 4) une augmentation de l'isolation des sites (distance au plus proche voisin). Avec ces définitions, il ressort qu'une diminution d'habitat se traduit de façon assez générale par une forte diminution de la biodiversité, alors que le rôle de la fragmentation est moindre, son effet étant alternativement positif ou négatif sur la biodiversité. Par un modèle de dynamique spatiale des populations, ce même auteur avait également montré un effet prépondérant de la quantité d'habitat par rapport à la fragmentation sur la persistance des espèces (Fahrig 2001). Plus récemment, Haynes et al. (2007) ont utilisé une approche expérimentale visant à découpler les effets de la quantité d'habitat et les effets de fragmentation. Ils ont montré que les densités du criquet *Malanoplus femurrubrum* (DeGeer) dépendaient en fait d'une interaction entre ces deux paramètres, l'effet de fragmentation étant moindre que celui de la quantité d'habitat et n'apparaissant que lorsque la quantité d'habitat est suffisamment importante.

La taille d'un site d'habitat favorable est aussi un paramètre fréquemment relié au fonctionnement des populations, une taille minimale étant souvent nécessaire au développement et au maintien d'une espèce dans un site (e.g. Diaz et al. 2000). En terme de dynamique spatiale, un site de grande taille est susceptible d'attirer un plus grand nombre d'individus migrants. Entre deux sites de tailles différentes il peut donc y avoir une probabilité de dispersion asymétrique, c'est-à-dire qui dépend du sens de déplacement (Gustafson et al. 1996). Mais cet effet de la taille du site n'est pas général. Par exemple,

Encadré 1. Définitions

- ◆ **Site** : le terme site (ou « patch » en anglais) désigne un emplacement géographique délimité qu'on considèrera homogène vis-à-vis de certaines de ces caractéristiques (par exemple la disponibilité de ressources pour une espèce donnée).
- ◆ **Habitat** : défini pour une espèce donnée, c'est l'ensemble des conditions physiques et des ressources nécessaires au développement de cette espèce aux différents stades de son cycle de développement. (Adapté de Dennis et al. 2003, référence dans laquelle on trouvera une liste des différentes acceptions du terme d'habitat).
- ◆ **Population** : ensemble des individus d'une même espèce qui occupent un territoire commun (c'est-à-dire un site donné) et qui sont capables de se reproduire entre eux.
- ◆ **Métapopulation** : assemblage de populations locales occupant des sites distincts spatialement (Moilanen et Hanski 1998).
- ◆ **Paysage** : niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème (Burel et Baudry 1999). Les éléments à prendre en compte dans sa définition dépendent du ou des organismes considérés et de ce qu'on souhaite étudier. Dans l'étude de la dynamique spatiale d'une espèce, la définition du paysage est une question en elle-même puisqu'il s'agit de savoir quels sont les éléments du paysage qui ont une influence et quels sont les indices de paysage pertinents pour décrire cette dynamique.
- ◆ **Corridor** : bande d'habitat connectée à des sites de même habitat et dont on fait l'hypothèse qu'elle facilite le déplacement des organismes (Rosenberg et al. 1997).

Skórka et al. (2009) ont ainsi observé que le temps passé par le goéland pontique (*Larus cachinnans*, Pallas) dans un site de pêche était indépendant de la taille de ce site, ce qui est contraire à ce que prédit la théorie de l'approvisionnement optimal (« Optimal foraging theory »).

Outre la quantité d'habitat et sa répartition spatiale, il peut aussi être intéressant de décrire la variation de qualité de l'habitat entre les sites (Dennis et al. 2003). Pour une espèce, un habitat peut être plus ou moins approprié en fonction de la disponibilité des ressources, mais aussi des événements de perturbation qui peuvent engendrer la mortalité simultanée d'un grand nombre d'individus (Moilanen et Hanski 1998). La qualité de l'habitat conditionne ainsi le taux de croissance net des populations locales et peut aussi être reliée à la capacité d'accueil de cet habitat (e.g. Henderson et al. 2009). En plus de ces effets locaux, la variation spatiale de la qualité de l'habitat (c'est-à-dire la répartition de sites d'habitat de différentes qualités dans le paysage), est susceptible d'être un déterminant de la dynamique des populations à échelle du paysage (e.g. Jauker et al. 2009).

Comme on l'a vu, la description du paysage dans le but d'étudier la dynamique d'une espèce est très liée à la compréhension du processus de migration des individus entre sites. La notion de connectivité entend justement faire le lien entre l'organisation spatiale de l'habitat

et la probabilité de dispersion, bien que la définition précise de cette notion soit parfois soumise à controverse (Encadré 2). Qu'elle soit appréhendée pour l'ensemble du paysage ou au niveau d'un site donné, la connectivité peut être vue comme une mesure de l'intensité du processus de dispersion qui dépend de la répartition spatiale des sites d'habitat favorable et des éléments du paysage localisés entre les sites. L'ensemble des éléments extérieurs aux sites d'habitat favorable est souvent regroupé sous le terme très général de « matrice paysagère ». Si elle peut être ignorée dans certains cas (pour des espèces très spécialistes et lorsqu'elle est très homogène), cette matrice joue aussi souvent un rôle dans la dynamique spatiale des organismes. Haynes et al. (2007) ont ainsi montré que la qualité de la matrice influençait aussi les densités du criquet *M. femurrubrum* dans les sites d'habitat favorable, en lien avec la présence de ressources complémentaires. D'autre part, les structures paysagères de la matrice sont susceptibles de faciliter ou de réduire le déplacement des organismes entre deux sites (Ricketts 2001). La connectivité d'un site va alors dépendre bien sûr de la distance qui le sépare d'autres sites dans lesquels l'espèce est présente mais aussi du niveau de résistance de la matrice conditionnant l'intensité des mouvements. Il est courant de distinguer les corridors, qui facilitent les déplacements, et les barrières, qui les réduisent. En particulier, dans le cadre de programmes de conservation, les corridors constitués par des haies ou des bandes enherbées ont été proposés pour augmenter la connectivité entre des populations et favoriser ainsi leur persistance au sein de paysages fragmentés (e.g. Bennett 1999). Néanmoins, nombreux sont les cas où il n'a pas été possible de montrer que les corridors présumés jouaient effectivement un rôle de facilitation de la dispersion (Davies et Pullin 2007). En fait le rôle des corridors pourrait être conditionné par la qualité des autres éléments de la matrice. Une revue récente de la littérature (Öckinger et Smith 2008) a ainsi fait ressortir que les corridors étaient d'autant plus efficaces qu'ils reliaient des sites d'habitat entourés par des barrières physiques aux déplacements, comme des forêts denses dans le cas d'espèces de milieu ouvert. Les frontières entre types de surface peuvent également influencer les déplacements des organismes. Par exemple, dans leur étude sur le comportement du goéland pontique (*Larus cachinnans*), Skórka et al. (2009) ont observé que les individus situés dans des zones de forêts et rencontrant une limite avec une zone agricole franchissaient cette limite, alors qu'ils faisaient demi tour dans la situation inverse. La frontière entre ces deux types d'occupation du sol avait donc une perméabilité asymétrique. Plus généralement, la probabilité pour un individu de se déplacer d'un site d'habitat favorable à un autre site d'habitat favorable est susceptible de dépendre des caractéristiques des zones de non habitat qui séparent ces deux sites. Afin d'obtenir une mesure de cette probabilité, on peut utiliser la

notion de distance écologique (ou distance fonctionnelle). La distance écologique entre deux points quelconques va dépendre de la rugosité (ou de la résistance) de chacune des surfaces (prairies, bois,...) situées entre ces deux points.

Il est nécessaire d'insister sur le fait que la description que l'on fait du paysage est très dépendante du ou des organismes que l'on souhaite étudier. Jauker et al. (2009) ont par exemple montré des réponses opposées des abeilles sauvages et des syrphes vis-à-vis du paysage. Notamment, l'abondance des abeilles dans les parcelles cultivées était d'autant plus faible que la distance à des zones semi naturelles était grande, alors que l'abondance des syrphes était indépendante de cette distance. Même au sein de groupes taxonomiques relativement proches, la perception du paysage par les organismes peut donc être très différente d'une espèce à l'autre. Cette diversité des perceptions par les organismes doit être gardée à l'esprit lorsqu'on étudie la dynamique spatiale des espèces avec des perspectives d'aménagement du paysage que ce soit pour la conservation de la biodiversité ou la maîtrise des ravageurs.

Encadré 2. La notion de connectivité

En **écologie du paysage**, la connectivité est une propriété du paysage dans son ensemble. La connectivité du paysage traduit les interactions entre les caractéristiques des espèces et la structure du paysage. Elle se définit comme le degré avec lequel le paysage facilite ou limite les déplacements entre sites d'habitats favorables, pour une espèce donnée. Elle ne dépend donc pas uniquement du paysage, mais aussi des caractéristiques écologiques et comportementales des espèces. Selon Tischendorf et Fahrig (2001) la mesure de la connectivité doit être basée sur les déplacements des individus à travers le paysage.

Dans le domaine de la **dynamique des métapopulations**, la connectivité est un attribut d'un site d'habitat et non une caractéristique de l'ensemble du paysage. Le paramètre utilisé est le plus souvent l'isolement, qui n'est rien d'autre que l'inverse de la connectivité du site considéré. La connectivité ainsi définie est envisagée en relation avec la probabilité que ce site soit colonisé. Moilanen et Hanski (2001) appellent à une formalisation mathématique du concept de connectivité. Ceci nécessite d'avoir recours à des connaissances ou des hypothèses fortes concernant les mécanismes qui conduisent la dynamique des populations.

Ainsi, dans ces deux cas, la connectivité est reliée au processus de dispersion des organismes à travers le paysage, mais la manière de décrire ce processus est souvent différente. L'utilisation de ce concept nécessite donc de bien définir auparavant ce dont on parle, si on considère la connectivité comme une caractéristique du site d'habitat ou du paysage dans son entier, et quels paramètres sont utilisés pour décrire le processus de dispersion (par exemple est-ce qu'on considère le taux d'immigration ou la probabilité de colonisation de sites libres).

2.1.3. Mise en relation avec les effectifs : une fois définis les paramètres du paysage à considérer, comment calculer les bons indices de paysage et à quelle(s) échelle(s) ?

Lorsque les éléments à considérer dans le paysage ont été identifiés, il s'agit de comprendre le rôle que joue ce paysage dans la dynamique de l'espèce. Une approche classique en écologie du paysage est d'étudier, en première approche, les relations entre la répartition spatiale des effectifs et certaines caractéristiques du paysage, ou « variables de paysage » (e.g. Thies et al. 2003, Carrière et al. 2004). Par exemple, on peut notamment faire l'hypothèse que l'effectif local des populations dépend fortement de la quantité d'habitat favorable dans le paysage. Pour tester cette hypothèse, une solution est d'étudier la relation entre des effectifs mesurés sur plusieurs points d'échantillonnage et la proportion de surface de cet habitat favorable dans des cercles centrés sur ces points d'échantillonnages (ou buffers). Bien évidemment, même si le calcul d'une variable est motivé par une hypothèse sur les processus écologiques, le fait d'obtenir un résultat corrélatif ne permet pas d'en déduire que l'hypothèse est vérifiée. Cette approche permet cependant d'identifier quels sont les éléments du paysage qui sont effectivement liés à la dynamique de l'espèce considérée et de modifier ou de corriger la représentation du paysage qui a été faite a priori. Il est ensuite nécessaire d'avoir recours à des expérimentations de terrain ou à de la modélisation pour formuler et tester plus précisément des hypothèses concernant les mécanismes de dynamique.

La question de l'échelle est une question cruciale lorsqu'on s'intéresse à des processus comme la dispersion des ravageurs (Moilanen et Nieminen 2002). Pour autant, le terme échelle peut désigner des choses très différentes (Encadré 3). La notion d'« échelle du paysage » a déjà été présentée dans les paragraphes précédents et fait référence ici au fait que les mécanismes étudiés dépassent très largement l'étendue spatiale de la parcelle agricole. Nous parlerons parfois aussi de l'« échelle de la zone d'étude » qui fait référence à l'étendue spatiale considérée pour effectuer l'échantillonnage sur plusieurs parcelles, cette étendue étant parfaitement définie par des coordonnées géographiques décrivant ses limites. Un élément central dans l'étude de la dynamique spatiale d'un organisme est la recherche de l'« échelle de la dispersion », c'est-à-dire des distances parcourues par les individus. La description précise de cette échelle de dispersion est en fait donnée par la distribution des distances parcourues, ou loi de dispersion. Comme cela a été dit auparavant, l'étude d'organismes de petite taille rend difficile le suivi individuel, et il est donc rare de pouvoir mesurer ou reconstruire précisément, à partir d'observations directes, la loi de dispersion pour de tels

organismes. Souvent, l'analyse portera plutôt sur des caractéristiques de cette loi, comme la distance maximale, la distance moyenne ou la distance médiane de dispersion.

L'approche par corrélations entre effectifs et variables de paysage peut permettre d'explorer cette question de l'échelle. Il est notamment possible d'utiliser plusieurs buffers de taille croissante (i.e. des cercles concentriques) autour des points d'échantillonnage. Ces buffers, qui englobent le paysage à des distances de plus en plus grandes par rapport aux points où se fait la mesure d'effectifs de population, définissent ainsi plusieurs « échelles d'analyse ». Les distances pour lesquelles la corrélation entre les effectifs et une variable donnée de paysage est significative sont souvent appelées « distances d'effet » et informent sur l'« échelle de réponse » de l'espèce à cette variable de paysage. On pourra notamment identifier la distance jusqu'à laquelle la corrélation est significative et la distance pour laquelle la corrélation est maximale (e.g. Carrière et al. 2004). Il est cependant difficile de savoir dans quelle mesure ces distances d'effet renseignent sur l'échelle des mécanismes et notamment la loi de dispersion des organismes. Si des hypothèses sur les distances de dispersion sont souvent formulées à partir de ces approches corrélatives, le lien entre distance d'effets et distance de dispersion a été peu exploré de manière théorique. Par une approche de

Encadré 3. Autour de la notion d'échelle (d'après Dungan 2002) :

Le terme **échelle** peut avoir différentes significations et il mérite donc d'être clairement explicité lorsqu'il peut y avoir ambiguïté. Ce terme est en fait utilisé comme synonyme des termes suivants qui ne sont pas équivalents :

Etendue : longueur, surface ou volume total considéré.

Grain : pas de consensus sur la signification du grain, nécessité de bien préciser ce dont il s'agit lorsqu'on l'emploie (ex : surface moyenne locale des parcelles cultivées).

Résolution : taille du plus petit élément échantillonné ou grain du plan d'échantillonnage. Notion qui traduit une capacité de perception, mais non spécifiquement spatiale : par exemple la résolution spectrale d'une image aérienne ou satellite est la capacité du capteur utilisé à distinguer deux longueurs d'onde proches et donc à voir comme différents deux objets ayant des réponses spectrales proches.

Intervalle : espacement entre deux entités (distance entre bords ou distance entre centroïdes).

Rapport cartographique : rapport entre la distance entre deux points sur une carte et la distance entre ces deux mêmes points sur le terrain (ex : 1 : 100 000, 1cm sur la carte représente 1km sur le terrain). Attention au contresens qui peut être associé : une grande 'échelle' au sens cartographique signifie que la représentation est plus précise et donc qu'on représente une zone réelle plus petite sur une carte de même taille.

modélisation, nous chercherons à savoir si la distance de corrélations maximale entre les effectifs et la quantité d'habitat ou la dernière distance pour laquelle cette corrélation est significative sont de bons indicateurs des distances de dispersion (cf. **chapitre 2**).

Pour rechercher de manière exploratoire quels sont les éléments du paysage qui influencent la dynamique d'une espèce et quelles sont les échelles de réponses, il est nécessaire de calculer plusieurs variables de paysages et pour différentes tailles de buffer. Le nombre de variables explicatives à mettre en regard des effectifs est donc souvent important. D'autre part, certaines variables sont souvent corrélées entre elles (inter corrélation). Par exemple, les variables qui décrivent l'occupation du sol sont très dépendantes : une zone de très forte densité en forêt ne peut pas être en même temps une zone de très forte densité en verger. De même, si dans un paysage les haies sont essentiellement en bordure de parcelles agricoles, la longueur du réseau de haies sera positivement corrélée à la surface agricole. Enfin, parce que deux buffers concentriques explorent nécessairement une zone commune, une variable calculée à une certaine taille de buffer n'est pas indépendante de cette même variable calculée à une autre taille de buffer.

Des méthodes existent pour tenir compte de ces dépendances entre variables explicatives. Il est notamment possible de calculer des corrélations partielles entre effectifs de population et variables de paysage pour prendre en compte l'inclusion des buffers les uns dans les autres (Carrière et al. 2004). Il s'agit de calculer la corrélation entre les effectifs et une variable à une distance donnée, en utilisant cette même variable mais calculée à la distance précédente comme variable de contrôle. Cette méthode sera présentée en détail au **chapitre 1** (cf. page 74). Cependant, il s'agit toujours d'une approche variable par variable qui ne permet pas vraiment de hiérarchiser les facteurs du paysage selon leur influence. Afin de sélectionner les variables qui ont le plus d'effet sur la dynamique de l'espèce, une méthode consiste à utiliser des modèles linéaires, incluant chacun des variables les moins corrélées possibles entre elles, puis de sélectionner le ou les meilleurs modèles, en utilisant des critères de qualité comme l'indice d'information d'Akaike (AIC, Kass et Raftery 1995). Par exemple, réaliser des modèles distance par distance permet de ne pas inclure dans un même modèle la même variable calculée à différente distance. Il est possible de mener cette procédure de sélection de modèles en plusieurs étapes, comme dans les procédures de type « step AIC », mais en interdisant d'inclure dans un même modèle des variables trop corrélées entre elles.

2.1.4. *Vers la compréhension des mécanismes de la dynamique*

Dans le paragraphe précédent, nous avons détaillé le moyen de mettre en relation des variables de paysage avec des effectifs de population, afin d'être renseigné sur les éléments du paysage qui influencent la dynamique de l'espèce et sur la portée de cette influence. Nous avons également indiqué que, si ces approches corrélatives reposent sur des hypothèses concernant le rôle du paysage dans la dynamique, il est cependant difficile d'en déduire directement les mécanismes qui construisent les structures de corrélations. De même, le lien entre distances d'effet et distances caractéristiques de la loi de dispersion des organismes est délicat à établir.

Afin de faire le lien entre les structures de corrélations observées et les mécanismes de la dynamique spatiale, deux solutions principales sont envisageables. La première est l'expérimentation qui peut permettre d'explorer les conséquences d'une modification du paysage sur la répartition spatiale des effectifs. Néanmoins, ce type d'expérimentation est nécessairement contraint par l'ampleur du dispositif à mettre en place si l'on souhaite s'intéresser à des processus qui agissent sur plusieurs kilomètres carrés. De plus, il est nécessaire que l'expérimentation soit menée sur plusieurs années pour dépasser le temps de réponse des organismes à la modification du milieu ainsi que les périodes de transitions entre l'état initial et un nouvel état d'équilibre (ou de quasi-équilibre). Pour contourner ces contraintes, il est possible de comparer deux paysages déjà existants et qui diffèrent vis-à-vis des paramètres que l'on souhaite étudier (par exemple un paysage agricole céréalier sans haies et un autres similaire mais avec des haies). Toutefois, dans ce type d'approche, un grand nombre de paramètres non contrôlés varient simultanément, notamment des paramètres régionaux ou climatiques.

La seconde solution est de recourir à la modélisation. De nombreuses études se sont fondées sur des modèles de dynamique des populations pour étudier les relations entre les caractéristiques du paysage et les processus écologiques. Par exemple, Wiegand et al. (1999) se sont intéressés directement au lien entre des indices de paysage calculés dans des buffers de taille croissante et des paramètres de dynamique spatiale. A l'aide d'un modèle individu centré applicable à l'ours brun (*Ursus arctos*), ils ont notamment montré que la composition et la structure du paysage influencent significativement l'occupation des territoires de reproduction par les femelles et la distance moyenne de dispersion. Dans une autre approche

par modélisation, Fahrig (2001) a étudié les effets relatifs du taux de reproduction, du taux de dispersion, de la quantité d'habitat, de la répartition spatiale de l'habitat et de la qualité de la matrice sur la probabilité d'extinction des populations. Il est apparu que la quantité minimale d'habitat permettant d'assurer la persistance des populations dépend en fait fortement du taux de reproduction et du taux de dispersion de l'espèce considérée. Notamment, plus le taux d'émigration est important, plus la quantité d'habitat nécessaire à la survie des populations dans le paysage est grande. Ceci peut paraître contre intuitif, mais résulte en fait de la mortalité qui intervient durant le processus de dispersion lorsque les individus traversent des zones défavorables (non-habitat, matrice). De plus, l'effet de la quantité d'habitat est apparu être bien plus fort que celui de la fragmentation de l'habitat.

Cependant, il n'existe pas à notre connaissance d'étude théorique sur les moyens d'inférer des processus écologiques à partir des relations entre indices de paysage et effectifs de populations. Dans le **chapitre 2**, à l'aide d'un modèle de dynamique spatiale dans un paysage simplifié, nous chercherons à comprendre comment les paramètres de description du paysage et les paramètres écologiques associés au processus de dispersion structurent les corrélations entre variables de paysage et effectifs de populations.

2.2. Le cas des ravageurs des cultures

2.2.1. *Littérature concernant le paysage et les ravageurs*

Peu d'études se sont intéressées aux effets du paysage sur la dynamique des bioagresseurs. Bianchi et al. 2006 ont publié une revue traitant des effets du paysage sur les ravageurs ou les auxiliaires, l'objectif étant de tester l'hypothèse selon laquelle les paysages complexes abritent une plus grande diversité d'auxiliaires, avec un impact positif sur la régulation des bioagresseurs. Un paysage a été considéré d'autant plus complexe que la proportion de zones non cultivées est grande, que les parcelles sont de petite taille et que les surfaces sont fortement morcelées. Pour tester cette hypothèse, les auteurs ont recensé tous les articles qui comparent des densités d'auxiliaires ou de bioagresseurs dans des parcelles qui ne diffèrent que par leur contexte paysager. Parmi tous ces articles, on trouve notamment des cultures céréalières, du colza et des cultures légumières mais aucune étude ne concerne les vergers. Sur 24 études concernées, il apparaît que la densité d'auxiliaires ou le taux de parasitisme des bioagresseurs augmentent avec la complexité du paysage dans 74% des cas, diminuent dans 5% des cas et sont inchangés dans 21% des cas. Par ailleurs, 10 études recensées traitent des

effets de la complexité du paysage sur la densité de bioagresseurs ou sur leurs dégâts. Dans 45% des cas, la densité de bioagresseurs ou les dégâts diminuent avec la complexité du paysage, ils augmentent dans 15% des cas et dans 40% des cas, aucun effet de la complexité du paysage n'a pu être mis en évidence.

Deux conclusions peuvent être tirées de cette analyse: 1) il existe des potentialités de réduction des dommages sur les cultures par une gestion pertinente du niveau de complexité paysagère ; 2) les interactions sont complexes et sont donc susceptibles de conduire à une absence d'effet voire dans certains cas à des effets contraires à ceux attendus. C'est pourquoi il est indispensable de comprendre les mécanismes qui sous-tendent ces relations entre, d'une part, le paysage et, d'autre part, à la fois la dynamique des populations de bioagresseurs, la dynamique des populations d'auxiliaires et le processus même de régulation.

2.2.2. Transposition du cadre théorique au cas des ravageurs

A partir du cadre théorique général présenté dans la partie 2.1, il est possible de définir une démarche de travail pour l'étude de la dynamique spatiale d'un ravageur. Comme on l'a vu, une étape importante consiste à identifier les éléments qu'il faut considérer dans le paysage, qui dépendent bien sûr de l'espèce du ravageur. De manière générale, les paysages agricoles forment des mosaïques de cultures dont chaque tesselle peut être vue comme un habitat potentiel pour les espèces de ravageurs. Pour une espèce donnée, selon son niveau de spécialisation, on peut considérer cette mosaïque comme constituée de sites d'habitat de plus ou moins bonne qualité, agencés au sein d'une matrice. Cette matrice est elle-même composée de non-habitat et d'autres structures paysagères sur lesquelles on pourra faire des hypothèses concernant leur rôle de barrière ou de corridor.

Certaines particularités doivent être considérées lorsque l'on traite d'écologie dans les agro-écosystèmes. Pour l'étude des ravageurs, il faut notamment prendre en compte les applications répétées d'insecticides visant à réduire les effectifs de populations. Ces perturbations récurrentes qui agissent au niveau local sont susceptibles d'avoir des conséquences également sur la dynamique spatiale dans le paysage. On peut en effet considérer qu'une parcelle de culture hôte du ravageur dans laquelle les traitements sont nombreux constitue un habitat de qualité moindre qu'une parcelle de la même culture dans laquelle le nombre de traitements serait plus faible. De plus, selon l'intensité ou le type des

méthodes de lutte utilisées, les effets locaux sont susceptibles de masquer les effets d'autres facteurs et notamment le rôle du paysage dans la dynamique des populations. L'impact des pratiques agricoles doit donc faire partie intégrante du système à considérer pour étudier les relations entre paysages et dynamique de bioagresseurs.

La présente étude porte sur un ravageur majeur des vergers de pommiers et poiriers, le carpocapse des pommes. La partie qui suit apportera les éléments de connaissance concernant la biologie de ce ravageur qui sont nécessaires pour étudier sa dynamique. Nous détaillerons les enjeux liés à la réduction des dégâts qu'il engendre et les méthodes de luttés actuellement utilisées. Nous traiterons également certaines questions préalables à l'étude de sa dynamique spatiale à savoir quels sont les moyens de mesurer les effectifs de ce ravageur, quelles sont les méthodes d'évaluation de sa dispersion et les connaissances existantes sur ce processus et, enfin, quels sont les modèles déjà développés pour décrire sa dynamique.

3. Le cas du carpocapse : enjeux agronomiques et environnementaux particuliers, modèle biologique

3.1. Biologie du ravageur

Le carpocapse (*Cydia pomonella* L.) est un Lépidoptère de la famille des Tortricidés dont l'adulte mesure environ 18 mm d'envergure. C'est un papillon qui se déplace essentiellement à la tombée du jour. Les adultes qui n'ingèrent que des aliments liquides n'ont aucun impact direct sur les cultures. Ce sont les larves qui causent des dégâts majeurs en consommant exclusivement les fruits. Les espèces hôtes sont principalement le pommier, le poirier, le cognassier et le noyer, et secondairement l'abricotier (Audemard 1991).

Le carpocapse passe l'hiver sous forme d'une larve diapausante installée dans des anfractuosités de l'écorce du tronc, ou dans le sol au pied des arbres. Dans le sud de la France, cette larve se nymphose à partir de début avril et donne lieu à l'émergence d'un adulte. Cet adulte vit une quinzaine de jours, période durant laquelle il se reproduit. C'est à ce stade que le carpocapse peut potentiellement se déplacer au sein d'un verger, ou entre vergers. Les femelles pondent une cinquantaine d'oeufs isolés les uns des autres, sur des feuilles, des rameaux ou directement sur les fruits s'ils sont présents. L'incubation des oeufs dure de 1 à 3 semaines selon la température. A l'éclosion, les larves cheminent vers les fruits et cherchent un point de pénétration durant une phase nommée « stade baladeur » qui dure 2 à 5 jours.

C'est la seule période durant laquelle la larve est directement exposée aux insecticides, le reste de la vie larvaire se déroulant à l'intérieur du fruit. Les larves creusent une galerie en spirale d'abord juste sous la surface du fruit, puis en direction de la zone des pépins. Cette vie larvaire dure de 20 à 30 jours avec 5 stades successifs; ensuite, la larve quitte le fruit et cherche un abri pour tisser son cocon. En fonction des conditions climatiques, elle pourra alors soit se nymphoser directement, conduisant à une nouvelle génération dans la même saison, soit entrer en diapause au dernier stade pour passer l'hiver.

Dans le sud de la France, on observe de 2 à 3 générations annuelles. Depuis quelques années, on observe de plus en plus de larves de troisième génération ce qui serait lié d'une part au réchauffement climatique qui allonge la durée des conditions favorables à l'émergence des adultes et d'autre part à la plantation de nouvelles variétés de pommes récoltées plus tardivement ce qui prolonge la présence de fruits dans les vergers (Granny Smith, Pink Lady - Aubertot et al. 2005).

3.2. Les difficultés de contrôle du carpocapse

Le carpocapse est présent dans toutes les régions de culture de pommiers du monde (Riedl 1983). C'est le ravageur qui occasionne le plus grand nombre de traitements insecticides dans les vergers d'Europe et d'Amérique du Nord. Les fortes fréquences de traitements ont conduit à l'apparition de résistances à de nombreux insecticides appartenant à des groupes chimiques variés (Reyes et al. 2007). Ces résistances rendent difficile son contrôle par les insecticides, notamment en Europe depuis les années 90.

Les dégâts qu'engendre ce ravageur causent souvent une perte sèche de récolte pour les producteurs. En effet, lorsque les fruits sont attaqués par une larve au début de leur phase de croissance, le dégât aboutit souvent à la chute du fruit. Dans le cas où le fruit ne tombe pas, il est dans tous les cas non commercialisable, et les fruits endommagés, même superficiellement, sont systématiquement retirés du marché des fruits à croquer. Leur valorisation pour la fabrication de jus est parfois possible mais le prix de vente pour le producteur est alors réduit de 60 à 70 % (chiffres donnés pour la région PACA, Picard 2007)

La basse vallée de la Durance est le lieu d'une importante production fruitière et les vergers sont prédominants dans le paysage. Cette zone géographique possède environ 12% du

verger français de pommiers et 27% du verger de poiriers (Agreste PACA, n°12 octobre 2004). Les producteurs sont confrontés depuis quelques années à des problèmes de valorisation de leur production liés à la baisse des prix sur le marché mondial ainsi qu'à l'augmentation du coût de la main d'œuvre qui représente 60 % des charges d'exploitation. Dans ce contexte, il est souvent difficile de faire face à d'importantes pertes de rendements et la problématique de la réduction des dégâts de carpocapse est donc associée à des enjeux économiques importants pour la région.

3.3. Les méthodes de lutte utilisées contre le carpocapse en basse vallée de la Durance

Plusieurs stratégies de lutte contre le carpocapse sont actuellement utilisées dans les vergers de pommiers et de poiriers de la basse vallée de la Durance. La lutte chimique par insecticides est utilisée massivement en agriculture conventionnelle (c'est-à-dire non biologique), avec jusqu'à 18 à 20 traitements réalisés au cours de la saison de production, uniquement pour la lutte contre le carpocapse (Boutin 2001, Picard 2007). Il existe également deux méthodes de lutte biologiques utilisées en agriculture biologique comme en agriculture conventionnelle : l'épandage du virus de la granulose et la confusion sexuelle. Le virus de la granulose est un agent pathogène qui atteint spécifiquement les larves de carpocapse. Cependant, compte tenu du temps d'incubation du virus, son effet n'est pas immédiat : les larves traitées restent, pendant un certain temps, susceptibles d'engendrer des dégâts sur les fruits. Son utilisation vise plus à réduire globalement la population du ravageur sur le moyen terme qu'à supprimer à court terme l'impact d'une génération donnée. La confusion sexuelle consiste quant à elle à placer dans la parcelle des diffuseurs d'un analogue synthétique de phéromone sexuelle. Cette phéromone, la codlémone, est naturellement produite par les femelles afin d'attirer les mâles. En diffusant en grande quantité cette substance dans les vergers, on désoriente les mâles ce qui réduit la probabilité de rencontre des partenaires et diminue le taux de reproduction et donc l'effectif de larves issues d'un nombre donné d'adultes.

Le recours à la confusion sexuelle est une technique relativement coûteuse (environ 330€ par ha contre environ 300€ par ha pour l'application de 5 insecticides chimiques (Sauphanor et Dirwimmer 2009). Elle permet de réduire le nombre de traitements (de 12 à 8 en moyenne en verger conventionnel), mais elle n'est efficace que lorsque la population de carpocapse

n'est pas trop importante (Cardé et Minks 1995). La lutte intégralement basée sur les insecticides chimiques n'est pas une stratégie durable et, comme cela a déjà été précisé, il existe de nombreuses résistances. De plus, il est apparu dans cette région une résistance au virus de la granulose qui se propage rapidement y compris vers les populations des vergers en agriculture conventionnelle comme l'ont montré des analyses de résistances menées sur des populations de plusieurs vergers proches (Sauphanor, communication personnelle).

Des précisions concernant les pratiques effectivement mises en œuvre dans les vergers suivis pour cette étude seront données dans la partie **Matériel** qui suit cette introduction.

3.4. Préalables à l'étude de la dynamique spatiale de ce ravageur et de ses dégâts

3.4.1. Comment mesurer les effectifs de population de carpocapse ?

Pour évaluer les effectifs de population de carpocapse, une méthode couramment utilisée depuis longtemps est le piégeage attractif des mâles par utilisation d'un analogue synthétique d'une phéromone sexuelle femelle, la codlémone (Riedl et Croft 1974, Riedl et al. 1976). Néanmoins, le piégeage par phéromone fait intervenir des mécanismes complexes qu'il s'agisse de la diffusion de la substance attractive dans l'atmosphère ou bien du comportement des individus percevant le stimulus (voir notamment l'approche physique de modélisation du piégeage développée par Bisignanesi et Borgas 2007). Il est notamment difficile d'avoir une idée précise du rayon d'action du piège et le lien entre le nombre d'adultes capturés dans un piège et la taille réelle de la population de carpocapse dans le verger ou l'intensité des dégâts a souvent été discuté. Malgré les inconvénients évoqués, le piégeage attractif des adultes reste, par sa facilité de mise en œuvre, la méthode la plus appropriée pour effectuer un suivi temporel des populations de carpocapse simultanément sur un grand nombre de vergers. Au cours de cette thèse, nous avons effectué des suivis de populations de carpocapse à l'aide de pièges attractifs mixtes phéromone-kairomone. Nous proposerons au **chapitre 4** une approche de modélisation statistique visant à mieux comprendre les facteurs qui influencent la relation entre les dégâts et le suivi des populations, que les vergers soient ou non sous confusion sexuelle.

Par ailleurs, en complément des suivis par piégeage des adultes, nous utiliserons des mesures d'effectifs par échantillonnage de larves diapausantes, à l'aide de bandes pièges.

Contrairement aux pièges attractifs, cette méthode a pour avantage de garantir que les individus collectés proviennent bien du verger sur lequel a été effectué le prélèvement. En disposant un grand nombre de bandes pièges par verger, cette méthode nous a également permis d'analyser la répartition spatiale intra-parcellaire des larves de carpocases.

Ces deux méthodes auxquelles nous avons eu recours pour estimer l'effectif des populations de carpocapse seront plus explicitement présentées dans la partie **Matériel**.

3.4.2. Comment estimer la dispersion du carpocapse et quel est l'état des connaissances concernant ce processus ?

Des études antérieures se sont intéressées aux déplacements du carpocapse et fournissent des renseignements sur le comportement de vol de cet insecte et sur les distances parcourues. Ainsi, de nombreuses approches expérimentales ont montré que les mâles volent contre le vent en réponse à un signal de phéromone émis par une femelle (Cardé 1984). Par ailleurs, il a été mis en évidence la capacité des mâles à détecter des composés volatiles de plantes (pommes et poire) même si le rôle de ces substances dans le déterminisme du comportement de vol n'est pas encore éclairci (Ansebo et al. 2004).

Des expériences de marquage re-capture ont également permis de mieux comprendre le comportement de dispersion. Ainsi, Mani et Wildbolz (1977) ont effectué des lâchers de carpocapses marqués au sein d'un verger isolé. Ils ont obtenu un certain nombre de re-captures sur des groupes d'arbres, hôtes ou non, et en lisière de forêt. Les auteurs suggèrent pour interprétation que les carpocapses seraient attirés par les silhouettes d'arbres. De manière similaire, Judd et al. (2004) ont observé, suite à des lâchers de carpocapse au sein d'un bloc de vergers contigus, que quelques individus mâles étaient régulièrement re-capturés dans des pièges placés sur des arbres isolés, au milieu de zones ouvertes, à 2 ou 3 km du point de lâcher. De même, Trematerra et al. (2004) ont lâché des individus marqués dans quatre vergers de tailles très différentes (de 0.6ha à 8.5ha) insérés dans un paysage contenant des bois et des grandes cultures. Dans tous les cas la plupart des re-captures ont eu lieu au sein du verger où était fait le lâcher, sauf dans le cas du plus petit verger pour lequel de forts effectifs de captures ont été obtenus sur des groupes isolés de pommiers, poiriers ou noyers et quelques individus ont été re-capturés dans des zones de forêt et de céréales.

Ces études de marquage re-capture ont de plus montré que la majorité des individus étaient re-capturés sur de faibles distances. Mani et Wildbolz (1977) qui ont synthétisé les résultats d'expériences antérieures indiquent que dans toutes les études menées dans les années 1930-40, les distances de dispersion observées étaient toujours faibles avec par exemple 90% de re-capture dans les 750m et quelques individus re-capturés à plus de 800m. De même, pour les études effectuées au cours des années 70, la plupart des re-captures étaient observées dans les 400m, avec toutefois quelques évènements de dispersion plus lointains, jusqu'à 9km. Ces auteurs ont eux-mêmes obtenu 90% de re-captures sur des distances inférieures au kilomètre avec cependant une re-capture à 11km.

Ainsi, il semblerait que le carpocapse possède la capacité de se déplacer sur de longues distances et cela expliquerait pourquoi chaque nouveau verger planté en Europe est très rapidement colonisé par le carpocapse, même lorsqu'il s'agit d'une zone très éloignée d'autres vergers hôtes (Dorn et al. 1999). Sauphanor et al. (1996) ont identifié des individus résistants au diflubenzuron dans un verger abandonné depuis 10 ans et isolé de plus d'un kilomètre d'autres vergers présentant des individus résistants à ce produit, ce qui suggère des migrations d'individus depuis les zones traitées intensivement. Des mesures de capacité de vol effectuées en laboratoire à l'aide de dispositifs nommés « moulins-à-vent » ont d'ailleurs confirmé que certains individus pouvaient parcourir des distances de plusieurs kilomètres, que ce soit chez les mâles ou chez les femelles (Schumacher et al. 1997). Il y a en fait une forte variabilité inter individuelle des capacités de vol, variabilité dont le déterminisme génétique a été mis en évidence (Keil et al. 2001). Cette variation génétique dans les capacités de déplacement du carpocapse peut paraître surprenante chez une espèce dont les hôtes sont des plantes pérennes, et pour laquelle la sélection devrait donc favoriser la sédentarité. Néanmoins, la qualité des habitats est susceptible de varier fortement dans le temps notamment à cause de l'alternance de la production de fruits. La capacité de certains individus à parcourir de grandes distances permettrait alors aux populations d'échapper à des conditions temporairement défavorables (Keil et al. 2001). Il a de plus été montré un compromis entre cette aptitude à la dispersion et la fitness, les individus les plus mobiles ayant des performances reproductives réduites (Gu et al. 2006). Outre les déplacements liés au vol des adultes, on ne peut exclure qu'une partie de la dispersion soit associée au transport de fruits contenant des larves ou de caisses en bois utilisées à la récolte pouvant fournir des abris aux larves diapausantes (Higbee et al. 2001).

Les analyses de génétique des populations informent indirectement sur le processus de dispersion. En effet, la structure génétique entre populations résulte entre autres des flux de gènes entre ces populations. Or plusieurs études ont mis en évidence une faible différenciation génétique entre populations sur de larges étendues géographiques, que ce soit entre des populations de différents pays (Pashley 1983 ; Franck et al. 2007) ou entre populations de différentes régions de France (Bues et al. 1995). Ces résultats concordent avec les observations d'événements de dispersion à longue distance. A une échelle plus réduite, des analyses de parenté entre des larves échantillonnées sur huit vergers d'un domaine expérimental de 90ha ont permis d'inférer les déplacements des femelles fécondées. La distance moyenne de dispersion était de 35 m, la plus grande distance de 700 m et seulement 4% des déplacements ont eu lieu entre des vergers différents (Franck et al. en préparation, article en **annexe 4**, page 208).

En bilan, ces différentes études semblent montrer que le déplacement du carpocapse serait en partie guidé par des capacités de détection de l'hôte, de manière visuelle – par la recherche de silhouettes d'arbres – et de manière olfactive. Il semblerait par ailleurs qu'une partie des déplacements se feraient passivement dans le sens du vent, les déplacements actifs se faisant contre le vent en réponse à un signal olfactif – phéromone ou composés volatiles de plantes – afin de rejoindre la source de ce signal. D'autre part, les distances de dispersion du carpocapse sont généralement faibles, de l'ordre de quelques centaines de mètres même si certains individus parcourent des distances beaucoup plus grandes, jusqu'à une dizaine de kilomètres. Le carpocapse semble notamment capable de se déplacer sur de plus longues distances à travers une zone ouverte pour rejoindre un arbre d'espèce hôte. Ces événements de migration sur de longues distances pourraient expliquer la faible structuration génétique observée à l'échelle de la France, indiquant de nombreux échanges entre populations éloignées.

L'ensemble de ces résultats montre donc l'importance de la prise en compte des déplacements à longue distance et du paysage. Comme cela a été évoqué plus haut (partie 2.1), la dispersion effective d'un organisme résulte de l'interaction entre ses capacités biologiques et les caractéristiques du paysage dans lequel il évolue. Pour cette thèse, nous nous appliquerons à prendre en compte la composition du paysage en habitats (les vergers de pommiers poiriers), la qualité de ces habitats (en lien avec les pratiques phytosanitaires dans ces vergers), leur répartition spatiale et les autres éléments du paysage pouvant influencer la

dispersion du carpocapse, et notamment le réseau de haies. A partir des méthodes présentées dans la partie 2.1., nous proposerons d'étudier les mécanismes de dispersion par une approche conjointe d'écologie du paysage (**chapitre 1**) et de modélisation de dynamique spatiale (**chapitre 2**).

3.4.3. Quels modèles existent déjà concernant la dynamique du carpocapse ?

La dynamique temporelle du carpocapse a été modélisée afin de pouvoir prédire les pics de larves qui suivent les pics d'éclosion et correspondent à des périodes de fort risque de dégâts (Roubal et Rouzet 2003). Boivin et al. (2005) ont également développé un modèle phénologique qui décrit l'évolution d'une population d'individus au cours d'un cycle annuel, en fonction de la température, et permet d'estimer à chaque temps la proportion d'individus dans les différents stades de développement (adulte, œuf, stade pré-imaginal et larve diapausante, pour chaque génération). Ce modèle a notamment été utilisé pour modéliser les différences de phénologie entre individus résistants et sensibles. S'ils décrivent de façon détaillée la dynamique locale d'une population, ces modèles phénologiques ne prennent pas en compte les aspects spatiaux que nous souhaitons étudier.

Une autre approche, spatiale cette fois, a été développée par Tyson et al. (2007) afin de modéliser la dispersion des carpocapses mâles stériles et plus particulièrement leurs mouvements aux travers des bordures de vergers. L'enjeu était de pouvoir prendre en compte les effets spatiaux pour appuyer le développement de méthodes de lâchers de mâles stériles plus efficaces (SIT, Sterile Insect Technique). Les auteurs se sont donc attachés à prévoir le déplacement des individus lâchés sur le court terme plutôt qu'à modéliser la dynamique spatiale de populations de carpocapse. Le modèle a été construit à partir de résultats d'expérimentations de lâchers de mâles stériles et formalisé sous la forme d'un modèle de type réaction-diffusion. Il prend en compte, sur de courtes distances, le comportement de vol des individus mâles impliqués dans la recherche d'un partenaire femelle (vol contre le vent), la détection visuelle et olfactive de la ressource (d'un verger hôte en l'occurrence) et considère que le comportement de vol est aléatoire ou passif dans le sens du vent en l'absence de stimulus particulier. Le paysage est modélisé dans un espace à une dimension, l'intérêt étant de se concentrer principalement sur le passage d'un type surface à un autre (d'un verger de pommier à une zone ouverte par exemple).

Ce modèle prend bien en compte l'effet de la structure du paysage sur la dispersion du carpocapse, mais de façon très locale seulement et il ne représente pas une réelle dynamique spatiale de populations d'insectes dans un paysage en deux dimensions, à une échelle pouvant correspondre par exemple à l'étendue d'un bassin de production contenant un très grand nombre de parcelles. Compte tenu des objectifs de cette thèse, nous chercherons à préciser les aspects spatiaux de la dynamique des populations, en relation avec les caractéristiques du paysage. Nous proposerons au **chapitre 2** une approche de modélisation spatiale, non spécifique au carpocapse, permettant de comprendre de manière générale comment les paramètres de dispersion déterminent les relations entre structure et composition du paysage d'une part et répartition spatiale des effectifs d'autre part.

4. Démarche utilisée et plan de la thèse

La dynamique des populations de carpocapse peut être décomposée en deux grandes catégories de processus : d'une part, ceux qui interviennent au niveau local, et, d'autre part, ceux qui déterminent la dispersion (Figure 1). Afin d'étudier la dynamique spatiale et les dégâts du carpocapse, nous nous sommes concentrés sur quatre problématiques principales qui sont présentées en quatre chapitres, chacun contribuant à améliorer la compréhension des processus appartenant à l'une ou l'autre de ces deux catégories.

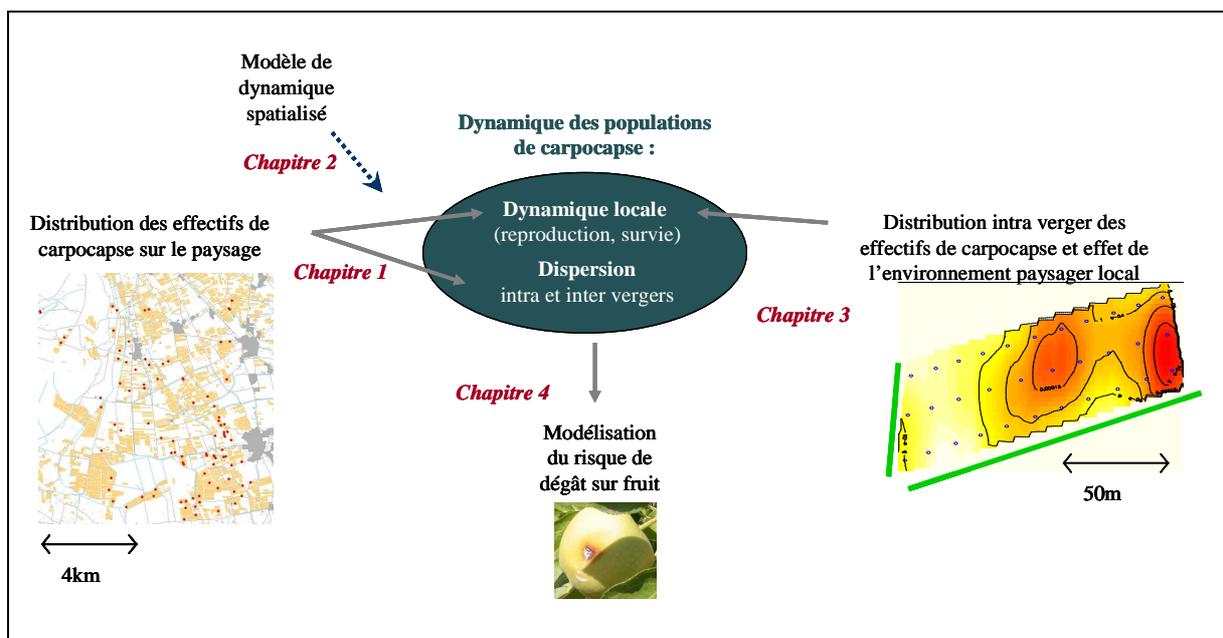


Figure 1. Représentation schématique de la démarche mise en œuvre pour étudier la dynamique des populations de carpocapse.

Nous avons utilisé dans un premier temps une approche exploratoire à l'échelle d'un bassin de production en nous demandant :

- *Quels sont les éléments du paysage à considérer pour l'étude de la dynamique spatiale de l'espèce ?*
- *Quelle est la part des effets du paysage dans la détermination de la répartition spatiale des effectifs, par rapport à des facteurs locaux (intra-site) ?*

Nous nous sommes intéressés pour cela aux corrélations entre effectifs locaux de populations et indices de paysages. Ceci est l'objet du **chapitre 1**, principalement constitué d'un article publié dans la revue « Landscape Ecology ».

Dans un second temps, nous avons eu recours à une approche de modélisation théorique pour approfondir la compréhension des mécanismes de la dynamique spatiale. Nous avons cherché à répondre aux questions suivantes :

- *Comment les éléments du paysage influencent-ils les processus intervenant dans la dynamique spatiale de l'espèce et notamment sa dispersion ?*
- *Peut-on inférer les processus de la dynamique et notamment les paramètres de la dispersion à partir des corrélations observées sur le terrain entre indices de paysage et effectifs de population ?*

Ces questions sont abordées dans le **chapitre 2** qui est présenté sous forme d'un article, soumis dans la revue « Landscape Ecology ».

Au **chapitre 3** est présentée une analyse que nous avons menée à l'échelle de la parcelle pour appréhender d'autres processus comme l'effet local des haies sur les densités de carpocapse. Une première partie présente une méthodologie spécifiquement développée pour identifier la présence d'agrégation dans une parcelle. L'article correspondant à cette partie, soumis dans Ecology, est donné en **annexe 1** (page 163). Une seconde partie expose les résultats obtenus à l'aide de cette méthode que nous avons utilisée pour répondre à la question :

- *Y a-t-il une agrégation des larves de carpocapse dans les vergers ?*

Enfin, une troisième partie présente les analyses que nous avons effectuées à l'aide de modèles statistiques afin de rechercher :

- *Quels facteurs paysagers peuvent expliquer cette structuration spatiale intra-parcellaire dans les vergers où elle a été identifiée ?*

Dans le **chapitre 4**, nous proposons une modélisation des dégâts sur fruit, variable d'intérêt pour les producteurs, en fonction du suivi temporel de la dynamique du ravageur. Plus précisément, nous nous sommes posés la question suivante :

- *Quels sont les facteurs qui influencent la relation entre les dégâts sur fruits et les effectifs de carpocapse adulte mesurés par piégeage attractif ?*

L'article correspondant à ce chapitre a été soumis à la revue « Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics » ; il est présenté en **annexe 3** (page 187).

La partie suivante intitulée **Matériel** précède ces quatre chapitres et décrit la zone d'étude, les échantillons et les données utilisées dans l'ensemble de cette thèse.

Matériel

1. Présentation de la zone d'étude

Une zone d'étude (Figure 2) a été définie dans le nord des Bouches-du-Rhône, entre la Durance au Nord et à l'Est et les Alpilles au Sud (coordonnées géographiques en WGS84 : de 43°46'27"N à 43°51'23"N et de 4°51'12"E à 4°57'34"E). Elle couvre en partie les communes de Saint-Rémy-de-Provence, Eyragues, Noves, Verquières, Cabannes, St Andiol et Mollégès, et s'étend sur environ 70 km². La majeure partie de la zone est constituée par une plaine située entre 40 et 60 m d'altitude. Au nord-est, un étroit plateau s'élève avec une pente assez forte jusqu'à 95 m puis redescend à environ 40 m, aux alentours d'Eyragues.

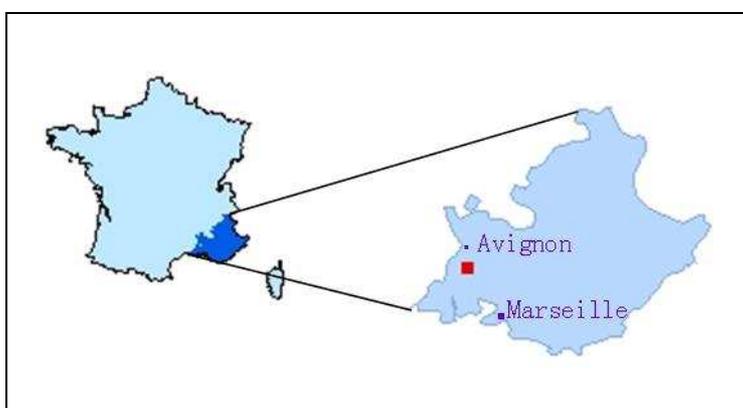


Figure 2. Localisation géographique de la zone d'étude (en rouge).

L'activité agricole est prédominante avec principalement des vergers, mais aussi du maraîchage, de la vigne, de l'olivier et des cultures céréalières. Parmi les vergers, on trouve

essentiellement des pommiers et des poiriers (87% des vergers pour ces deux espèces), également des abricotiers (7%), des pêchers (1,2%), des cerisiers (1,3%) mais aussi quelques vergers de cognassiers, de noyers, de figuiers, de pruniers... (les chiffres indiqués correspondent aux proportions de surface observées d'après la photo aérienne datant de 2004 et calculées à partir de la base de données géographiques que nous avons constituée et présentée dans le paragraphe suivant). Le paysage est fortement marqué par un dense réseau de haies brise-vents, essentiellement mono-spécifiques, de cyprès ou de peupliers. Le réseau hydrologique est également très développé. Il est constitué de nombreux canaux, ou "roubines", traditionnellement destinées à l'irrigation gravitaire des parcelles cultivées. Ce type d'irrigation qui consiste à inonder périodiquement les parcelles est encore utilisé aujourd'hui dans les vergers, mais il est souvent associé ou combiné à d'autres types d'irrigation comme l'aspersion ou les systèmes "goutte-à-goutte".

Une particularité de cette zone d'étude est la présence du mistral, vent fréquent et fort qui parcourt la vallée du Rhône du Nord au Sud. Les nombreuses haies ont été érigées afin de protéger les cultures de ce vent. Néanmoins, cette protection n'est pas uniforme sur l'ensemble de la zone, et la structure du réseau est donc susceptible de créer des hétérogénéités dans l'intensité du vent entre verger et au sein même des vergers. Par ailleurs, le nombre annuel de jours de mistral peut varier fortement. Au cours des périodes d'observation (entre le 1^{er} avril et le 30 septembre) des trois années d'observations, le nombre de jours où le vent maximal journalier était supérieur à 10m/s était de 73 en 2006, 55 en 2007 et 58 en 2008. Le vent a donc été plus fréquent en 2006, ce qui ressort aussi nettement lorsqu'on compare entre années les vitesses moyennes par décade au cours de cette période (Figure 3).

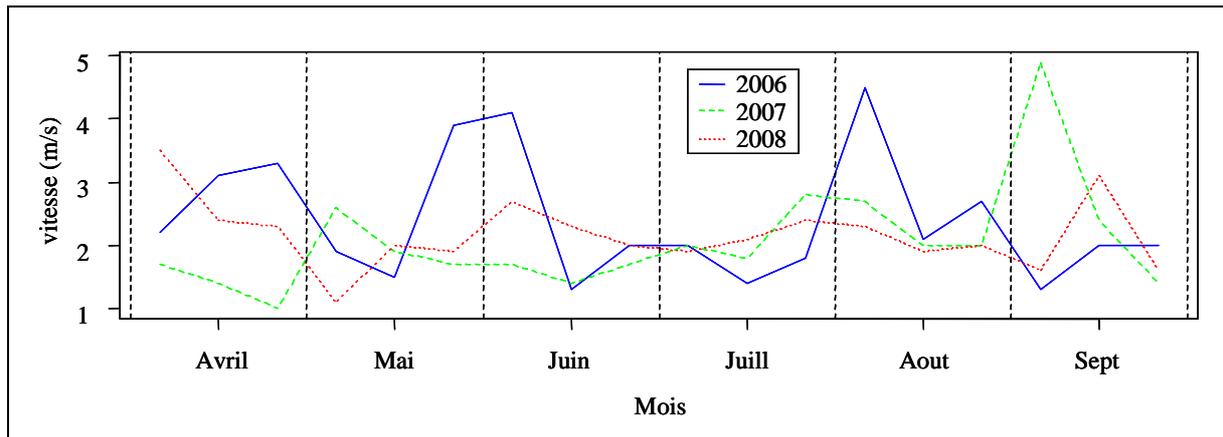


Figure 3. Moyenne décadaire de la vitesse du vent au cours des périodes de végétation des trois années de suivi.

2. Cartographie de la zone d'étude

Afin d'avoir une description paysagère de la zone et de pouvoir prendre en compte le contexte paysager des vergers, nous avons créé une base de données géographique exploitée avec Access (Version 2002, Microsoft®) et Arcview (Version 9.1, ESRI®). Cette base de données a été constituée principalement à partir de la photo aérienne de l'IGN prise en 2004 (BdOrtho® – taille de pixel : 0,5m).

Les éléments paysagers représentés dans cette base de données sont tout d'abord les parcelles agricoles et de manière exhaustive les vergers. Le type de vergers a été identifié visuellement sur la photo et de nombreux passages sur le terrain ont permis de confirmer ou de corriger cette identification. Concernant les vergers de pommiers et de poiriers, nous avons également repéré les vergers abandonnés. Les autres éléments de la base de données sont les haies, les habitations et les zones urbaines, les routes et le réseau hydrologique. Un aperçu de ces données est montré sur la Figure 4.

Les espèces hôtes du carpocapse présentes sur notre zone sont le pommier, le poirier, le cognassier et le noyer. Nous avons cartographié 3157 vergers de pommiers ou poiriers et 19 vergers de cognassiers. De nombreux noyers isolés ont été repérés sur le terrain et cartographiés (de manière non exhaustive toutefois) mais nous n'avons trouvé aucun verger planté en noyer. Parmi les vergers de pommiers ou poiriers, 215 sont des vergers abandonnés. La surface moyenne des vergers de pommiers ou poiriers est de 0,59 ha ($\pm 0,47$ ha).

D'autre part, 11490 haies ont été numérisées. La longueur moyenne de ces haies est de 102m (± 80 m) et l'angle moyen des haies par rapport à la direction Nord-Sud (direction du vent dominant) est de 56° ($\pm 29,2^\circ$).

Une analyse de la répartition spatiale des densités des différents types de vergers et des caractéristiques du réseau de haies sera donnée au **Chapitre 2**.

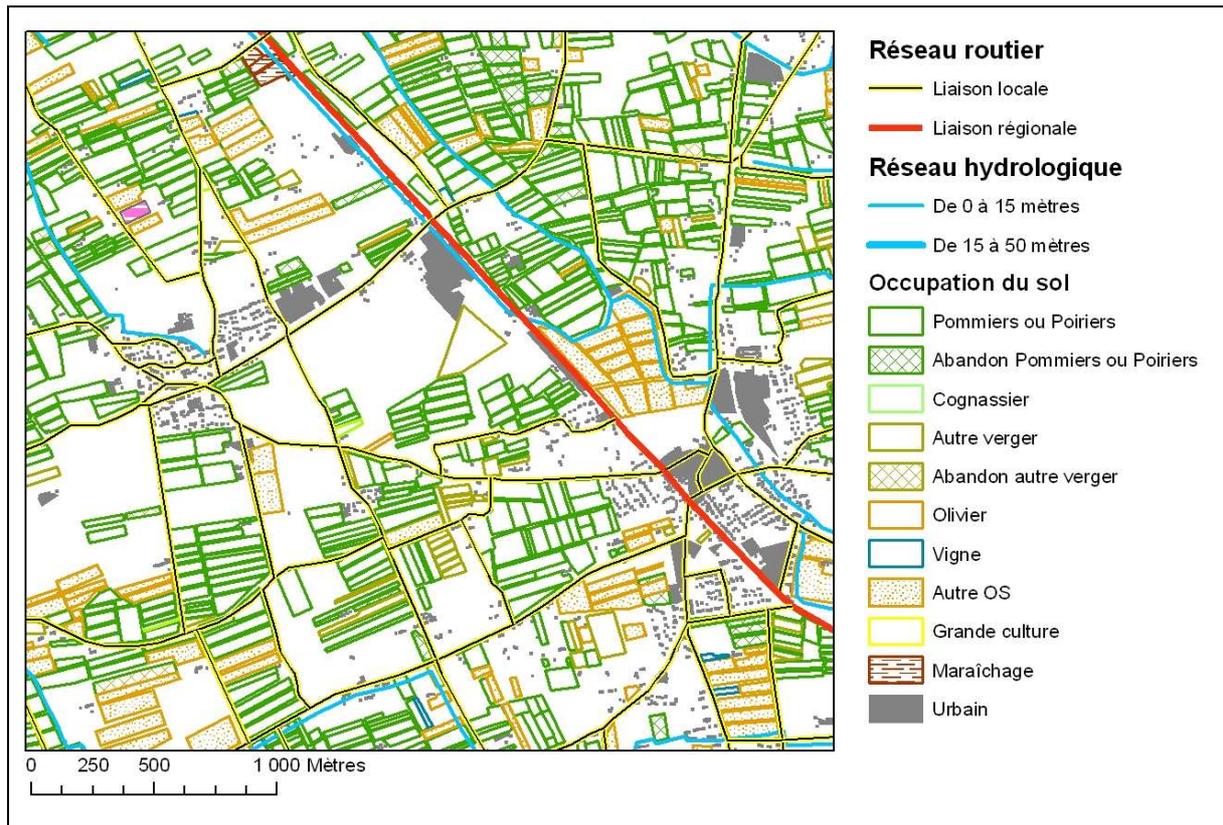


Figure 4. Extrait de la cartographie de la zone d'étude effectuée sous Arcview

3. Echantillons de vergers

En 2006, un premier échantillon de vergers de pommiers et poiriers (nommés vergers cibles dans la suite) a été choisi par tirage aléatoire de leurs coordonnées cartographiques. Cette méthode d'échantillonnage permet de s'assurer que l'ensemble de la gamme des distances entre vergers deux à deux est correctement représenté. Dans cet échantillon aléatoire, aucun verger ne s'est trouvé être en agriculture biologique (verger AB) ce qui est dû au faible nombre de vergers AB dans la zone d'étude (2,4 %). Afin de pouvoir prendre en compte les pratiques propres à l'agriculture biologique dans l'étude de la dynamique du carpocapse, 10 vergers AB ont été ajoutés conduisant à un échantillon de 52 vergers

(Echantillon n°1), dont 36 de pommiers et 16 de poiriers. Parmi cet échantillon, un verger de pommier et un verger de poiriers sont des vergers abandonnés, la date d'abandon remontant à environ 2003.

Fin 2006, l'échantillon a été augmenté de 29 vergers, 18 plantés en pommiers (dont 1 verger AB) et 11 plantés en poiriers (dont 1 verger AB également). Pour choisir les nouveaux vergers, nous nous sommes assurés que toutes les classes de distance soient toujours bien représentées entre les 81 vergers cibles (Echantillon n°2).

En 2007, nous avons effectué les observations sur les mêmes vergers à deux exceptions près. Sur un des vergers de l'échantillon de 2006, l'exploitant a disposé des filets destinés à lutter contre le carpocapse, méthode alors en phase d'évaluation. Ce filet est ajusté autour de chaque rangée d'arbres au plus près de la canopée, depuis le haut des arbres jusqu'au bas des troncs. Afin de ne pas introduire de biais dans nos résultats en lien avec l'utilisation de cette technique sur un seul des vergers, nous avons remplacé ce verger par un verger voisin du même type appartenant au même exploitant. Une autre substitution d'un verger par un verger proche de même type a également été réalisée pour des raisons pratiques. L'échantillon de 81 vergers de 2007 (Echantillon n°3) présente donc les mêmes caractéristiques que celui de fin 2006.

En 2008, le choix des vergers a entre autre été motivé par le besoin de récolter du matériel biologique (en l'occurrence des larve de carpocapses) pour d'autres travaux menés dans l'équipe, l'ampleur du travail de terrain à l'échelle de la zone impliquant une certaine mutualisation du dispositif. Afin d'effectuer les observations et les prélèvements dans des vergers ayant plutôt de forts effectifs de captures et compte tenu des résultats des années précédentes (voir **Chapitre 1**), nous avons choisi de concentrer nos observations uniquement sur les vergers pommiers et d'augmenter l'effectif de 12 vergers AB. De plus, 18 vergers de pommiers non en agricultures biologiques et qui avaient des effectifs très faibles de carpocapse les deux années précédentes ont été retirés. Ainsi constitué, l'échantillon de vergers de 2008 (Echantillon n°4) contient 48 vergers de pommiers dont 19 vergers AB et 1 verger abandonné. Pour cet échantillon, nous n'avons pas cherché à respecter une bonne représentativité des classes de distance, ce qui devenait difficile compte tenu de l'agrégation des vergers AB dans la zone. Ceci n'est cependant pas dommageable pour les résultats car cet

échantillon de verger n'a été destiné qu'aux analyses intra-verger, non dépendantes de la répartition spatiale des vergers cibles dans la zone (**Chapitre 3**).

Au total 96 vergers différents ont été concernés au moins une fois par nos observations. La Figure 5 montre la position de l'ensemble de ces vergers dans la zone. La surface moyenne des vergers cibles est de 0.79 ha (± 0.54 ha). Un récapitulatif des caractéristiques des différents échantillons de vergers est donné dans le Tableau 1. Ce tableau indique aussi le nombre de vergers dans lesquels la confusion sexuelle contre le carpocapse est utilisée, pratique qui peut varier d'une année sur l'autre pour un verger donné.

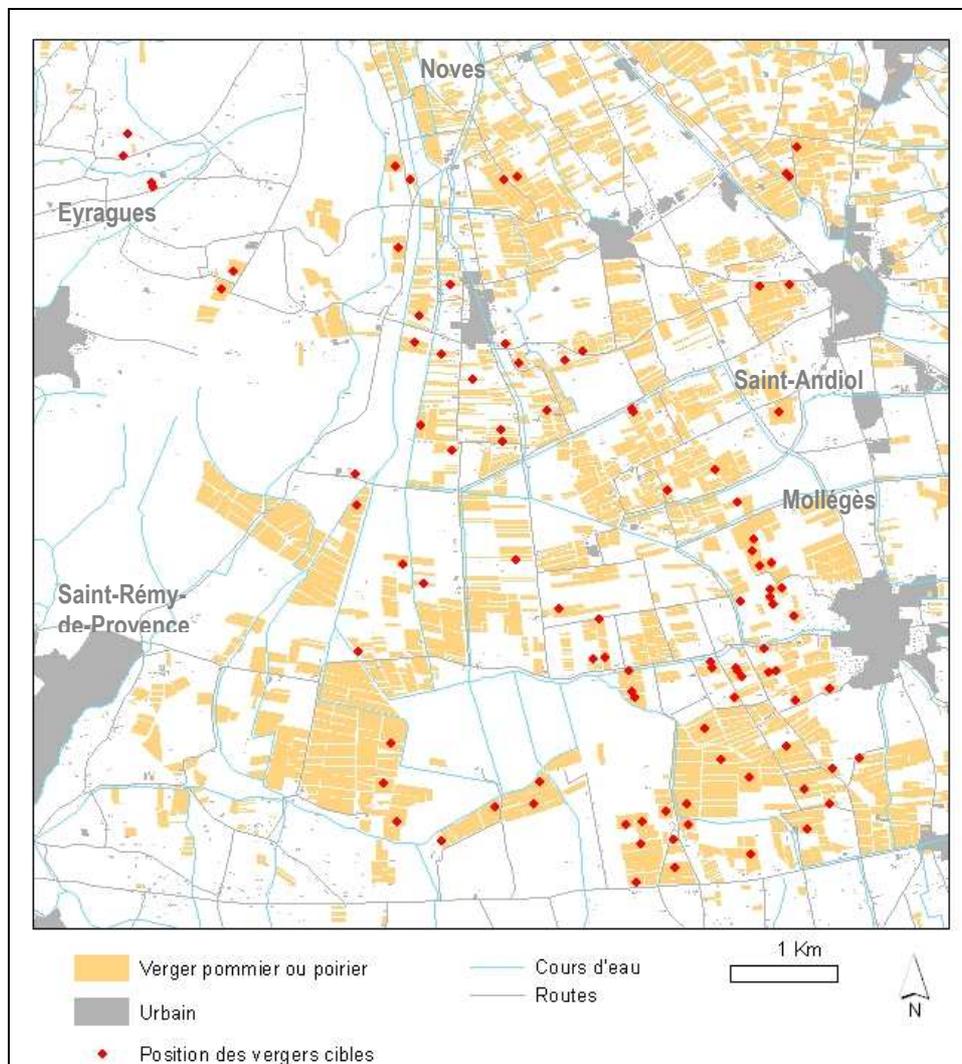


Figure 5. Localisation de l'ensemble des vergers cibles dans la zone d'étude

Pour les analyses présentées par la suite, il a parfois été nécessaire de retirer quelques vergers pour des raisons diverses. L'effectif de vergers inclus dans les analyses est donc

quelquefois légèrement inférieur à l'effectif de vergers sur lesquels ont porté les observations et qui est présenté ici. Dans chaque chapitre, les modifications de l'échantillonnage et les raisons du retrait de certains vergers seront précisées.

Remarque : dans toute la suite, les vergers qui ne sont pas en agriculture biologique seront dénommés par opposition « vergers conventionnels ».

Tableau 1. Caractéristiques des vergers échantillonnés à différentes périodes au cours des trois années de suivi

Espèce	Type	Confusion	Ech. n°1 (2006)	Ech. n°2 (2006)	Ech. n°3 (2007)	Ech. n°4 (2008)
Pommier	Conv.	Non	22	32	33	19
		Oui	7	14	13	10
	AB	Non	1	2	2	2
		Oui	5	5	5	17
	Abandon	-	1	1	1	1
Poirier	Conv.	Non	9	15	13	0
		Oui	2	6	8	0
	AB	Non	2	3	3	0
		Oui	2	2	2	0
	Abandon	-	1	1	1	0
Total			52	81	81	48

Les exploitants agricoles concernés par ces choix de vergers ont été contactés, puis associés à notre démarche qui impliquait que nous réalisions des observations sur leurs parcelles, notamment pour le suivi des populations de carpocapse. Nous leur avons systématiquement transmis les données d'effectifs de ravageurs collectées sur leurs parcelles ainsi que les principaux résultats de nos analyses. Au total, nos observations ont porté sur des parcelles conduites par 30 exploitants agricoles.

4. Caractérisation des pratiques agricoles dans les vergers cibles.

Chaque année, des enquêtes ont été conduites dans les exploitations agricoles afin d'identifier les pratiques mises en œuvres dans les vergers cibles et de collecter des informations sur les calendriers de traitements. Ces enquêtes, que je n'ai pas conduites personnellement, ont été menées chaque hiver et concernent à chaque fois les pratiques de la saison précédente. Par ailleurs, leur analyse s'insère dans un travail extérieur au cadre de cette

thèse et visant à comprendre en détail les pratiques mise en œuvre dans les vergers de la zone d'étude. L'encadré 4 résume les conclusions d'une partie de ce travail.

Au cours de ces enquêtes, nous avons également cherché à étendre la connaissance des pratiques dans la zone aux autres vergers de pommiers et poiriers (et pas seulement aux vergers cibles). Les exploitants nous ont ainsi aidé à produire progressivement une cartographie des vergers AB et des zones de confusion sexuelle (Figure 6). Ces cartographies sont cependant incomplètes, c'est-à-dire qu'il reste encore de nombreux vergers pour lesquels les exploitants n'ont pas pu nous fournir d'information. Néanmoins, concernant la cartographie des vergers AB, nous savons, par des contacts avec les structures locales de développement agricole, que nous avons identifié l'ensemble des vergers de pommiers ou poiriers en agriculture biologique (soit 76 vergers représentant 2,16 % de la surface totale de vergers de pommiers et poiriers). Par défaut, nous pouvons donc attribuer le statut de vergers conventionnels à l'ensemble des vergers pour lesquels nous n'avons pas eu d'information directe (soit au total 3081 vergers conventionnels de pommiers ou poiriers). Concernant la confusion sexuelle, nous avons recensé 334 vergers de pommiers ou poiriers en confusion sexuelle et 519 vergers sans confusion (et par conséquent 2304 vergers sans information sur ce point).

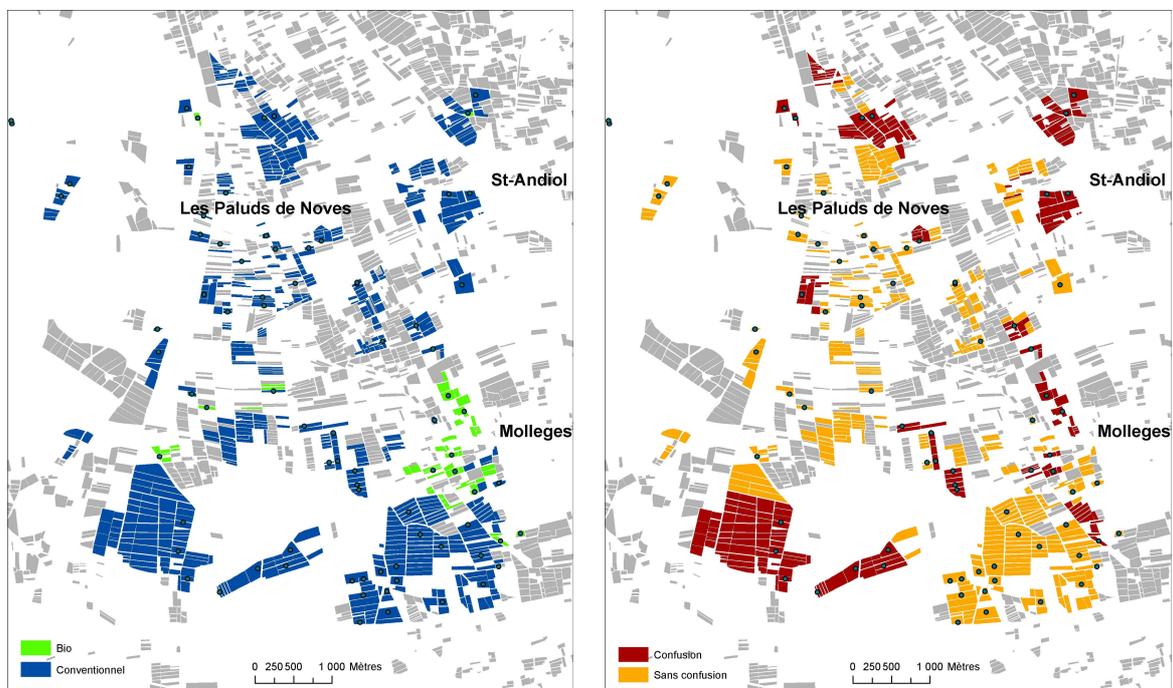


Figure 6. Cartographie des vergers de pommiers et poiriers AB ou conventionnels (à gauche) et utilisant ou non la confusion sexuelle (à droite). Les vergers symbolisés en gris sont ceux pour lesquels nous n'avons pas d'information directe concernant ces caractéristiques.

Encadré 4. Les stratégies de protection contre le carpocapse : trois modes de conduite (d'après Picard 2007)

Les calendriers des traitements effectués contre le carpocapse en 2006 dans les vergers cibles de la zone ont été analysés et comparés aux préconisations de traitements fournis par l'INRA et le SRPV à partir d'un modèle phénologique du carpocapse. Ce modèle permet d'effectuer un positionnement temporel des périodes à haut risque et des périodes à bas risque.

Il est apparu que la classification courante séparant les vergers AB, les vergers conventionnels en confusion et les vergers conventionnels sans confusion correspondait bien à trois modes de conduite distincts.

Pour les vergers AB, le nombre de traitements n'était pas influencé par le fait qu'ils soient ou non en confusion. C'est dans cette modalité que le nombre de traitements était le plus élevé avec une fréquence moyenne de traitement de 5,9 jours en période de faible risque et de 9,4 en période de fort risque. Les pratiques n'étaient donc pas ajustées sur les préconisations.

Dans le cas des vergers conventionnels, l'utilisation de la confusion sexuelle était associée à une réduction du nombre de traitements avec une moyenne de 6,0 traitements contre 10,5 dans les vergers conventionnels sans confusion. L'ajustement temporel des traitements est ici correctement raisonné sur la première et deuxième génération avec une fréquence de traitements larvicides de 28 jours en période de faible risque contre 15 jours en période de fort risque. Néanmoins, on note un relâchement des traitements à la fin de la saison, pourtant période à haut risque de la troisième génération.

Pour les vergers conventionnels hors confusion, les fréquences de traitements correspondent assez bien aux préconisations durant la première génération mais pas durant la seconde et troisième génération avec notamment un relâchement des traitements en fin de saison.

Ces écarts entre préconisations et pratiques pourraient être dus au caractère mono-parasitaire du modèle de prévision (78% des traitements insecticides étant ciblés contre le carpocapse), à l'existence de fortes contraintes (notamment liées à la planification de l'irrigation) ou à un manque de connaissance des processus de décision.

5. Description des haies situées en bordure des vergers cibles

Nous avons effectué une description de la structure et de la composition floristique des haies situées le long du périmètre des vergers cibles. Cent quatre-vingt haies ont ainsi été décrites. Les paramètres de structures mesurés sont la longueur (mesurée à l'aide du SIG sur la couche vecteur représentant les haies), la largeur (mesurée sur le terrain), la hauteur (obtenue par visée laser), et la porosité (estimée visuellement et notée en classe, de 0 à 5). La composition en espèces végétales arbustives et arborescentes a été relevée en 5 points de la haie, répartis régulièrement sur toute sa longueur. A partir de cette mesure, il est possible de calculer un indice de richesse spécifique de chaque haie (nombre total d'espèces relevées le long de la haie) et un indice de diversité qui tient compte de l'abondance de chacune des espèces estimée ici par le nombre de fois que chaque espèce est apparue sur les 5 points de relevés (l'abondance varie donc de 0 à 5). L'indice de diversité utilisé est l'indice de Shannon. Le Tableau 2 indique la liste des espèces observées ainsi que leur abondance relative sur l'ensemble des relevés.

Tableau 2. Abondance relative des espèces arbustives et arborescentes sur l'ensemble des haies situées en bordure des vergers cibles.

Nom commun	Nom scientifique	Abondance relative	Nom commun	Nom scientifique	Abondance relative
Lierre	<i>Hedera helix</i>	17,11 %	Prunellier mirobollant	<i>Prunus cerasifera</i>	0,42 %
Ronce à feuilles d'Orme	<i>Rubus ulmifolius</i>	10,72 %	Chêne sessile	<i>Quercus petraea</i>	0,38 %
Cyprès de Provence	<i>Cupressus sempervirens</i>	8,52 %	Figuier	<i>Ficus carica</i>	0,38 %
Phragmite	<i>Phragmites</i> sp.	7,98 %	Laurier amande	<i>Prunus laurocerasus</i>	0,34 %
Cyprès de Leyland	<i>Cupressocyparis leylandi</i>	6,50 %	Chêne vert	<i>Quercus ilex</i>	0,30 %
Peuplier noir d'Italie	<i>Populus nigra italica</i>	5,86 %	Chèvrefeuille	<i>Lonicera xylosteum</i>	0,27 %
Cornouiller sanguin	<i>Cornus sanguinea</i>	5,21 %	Noisetier commun	<i>Corylus avellana</i>	0,27 %
Aubépine monogyne	<i>Crataegus monogyna</i>	4,03 %	Chêne pédonculé	<i>Quercus pedunculata</i>	0,23 %
Garance voyageuse	<i>Rubia perigrina</i>	4,03 %	Eglantier	<i>Rosa canina</i>	0,23 %
Clématite des haies	<i>Clematis vitalba</i>	3,65 %	Vigne	<i>Vitis vinifera</i>	0,23 %
Orme à grande feuilles	<i>Ulmus minor</i>	3,04 %	Bambou	non identifié	0,19 %
Canne de Provence	<i>Arundo donax</i>	2,24 %	Erable	<i>Acer campestre</i>	0,19 %
Thuya	<i>Thuya occidentalis</i>	1,86 %	Meurisier	<i>Prunus avium</i> sauvage	0,19 %
Cyprès bleu	<i>Cupressus arizonica</i>	1,52 %	Saule cendré	<i>Salix cinerea</i>	0,19 %
Prunus	<i>Prunus</i> sp. (autres)	1,52 %	Robinier faux-acacia	<i>Robinia pseudo-acacia</i>	0,15 %
Prunellier	<i>Prunus spinosa</i>	1,37 %	Cognassier	<i>Cydonia oblonga</i>	0,15 %
Frêne du midi	<i>Fraxinus augustifolia</i>	1,10 %	Laurier tin	<i>Viburnum tinus</i>	0,15 %
Bryonne	<i>Vitis alba</i>	0,95 %	Fusain d'Europe	<i>Euonymus europaeus</i>	0,11 %
Peuplier blanc	<i>Populus alba</i>	0,95 %	Garance des teinturiers	<i>Rubia peregrina</i>	0,11 %
Clématite flammette	<i>Clematis flammula</i>	0,87 %	Houblon	<i>Humulus lupulus</i>	0,11 %
Noyer	<i>Juglans regia</i>	0,84 %	Saule blanc	<i>Salix alba</i> var <i>vitellina</i>	0,11 %
Sureau noir	<i>Sambucus nigra</i>	0,80 %	Charme houblon	<i>Ostrya carpinifolia</i>	0,08 %
Orme champêtre	<i>Ulmus campestris</i>	0,76 %	Abricotier	<i>Prunus armeniaca</i>	0,04 %
Peuplier tremble	<i>Populus trmula</i>	0,76 %	Genêt d'Espagne	<i>Spartium junceum</i>	0,04 %
Platane	<i>Platanus vulgaris</i>	0,65 %	Micocoulier	<i>Celtis australis</i>	0,04 %
Chêne pubescent	<i>Quercus pubescens</i>	0,57 %	Pêcher	<i>Prunus persica</i>	0,04 %
Laurier sauce	<i>Laurus nobilis</i>	0,53 %	Poirier	<i>Malus communis</i>	0,04 %
Cerisier	<i>Prunus avium</i> cultivé	0,49 %	Saule pourpre	<i>Salix purpurea</i>	0,04 %
Troène commun	<i>Ligustrum vulgare</i>	0,46 %	Tamaris	<i>Tamaris</i> sp.	0,04 %

6. Les données d'observation biologiques

6.1. Les données de captures d'adultes par piège attractif

En 2006 et 2007, dans chacun des vergers de l'Echantillon n°1 (52 vergers, cf. page 43), nous avons installé un piège (TRECE® Phérocon® IIB Trap), surface engluée sur laquelle on dépose une capsule attractive (Figure 7). Nous avons utilisée des capsules TRECE® CM/DA Combo comprenant deux substances : la codlémone, (1mg, (E,E)-8,10-dodecadien-1-ol), phéromone sexuelle attirant les mâles et un ester de poires (1mg, (E,Z)-2,4-decadienoate), attractif alimentaire des femelles et des mâles.

En 2006, nous avons effectué un suivi sur l'ensemble de la période de vol du carpocapse et les pièges ont été relevés toutes les semaines du 19 avril 2006 au 11 octobre 2006 (soit 25 relevés). En 2007, nous avons concentré nos observations sur le premier vol en relevant les pièges du 11 avril 2007 au 20 juin 2007 (11 relevés). Ces données ont été utilisées pour les analyses présentées au **Chapitre 4**.



Figure 7. Piégeage attractif de carpocapses adultes.

6.2. Les données de dégâts sur fruits

En 2006 et 2007, nous avons effectué des observations de dégâts de première génération (Figure 8), c'est-à-dire des dégâts dus aux larves issues des adultes ayant émergé au printemps. Ces observations ont porté sur les vergers de l'Echantillon n°1 (52 vergers, cf. page 43). Sur chacun d'eux, la proportion de dégâts a été estimée en observant 1000 fruits (20 fruits sur 50 arbres). Chacune des deux années, cette mesure a été faite une fois par verger dans la semaine suivant le 21 juin 2006 et celle suivant le 20 juin 2007. Ces périodes correspondent à la fin du premier vol du carpocapse et permettent donc de mesurer les dégâts dus aux larves de la première génération. L'exploitation de ces données sera présentée au **Chapitre 4**.



Figure 8. Dégât de carpocapse sur pomme.

6.3. Les données de capture de larves diapausantes par bandes pièges

En 2006 (81 vergers, Echantillon n°1), 2007 (81 vergers, Echantillon n°2) et 2008 (48 vergers, Echantillon n°3), nous avons capturé des larves diapausantes de carpocapse à l'aide de bandes pièges. Il s'agit de bandes cartonnées disposées au pied des arbres (Figure 9) et dans lesquelles les larves diapausantes s'installent préférentiellement à l'automne lorsqu'elles descendent le long du tronc. Les pièges ont été installés chaque année autour du 14 juillet et relevés entre fin octobre et début novembre.

En 2006 et 2007, nous avons choisi de garder le nombre de pièges constant par vergers en utilisant toujours 30 pièges et en plaçant 1/3 d'entre eux sur les rangs de bordure. Ce protocole est celui qui est recommandé par l'ACTA (1974) pour le suivi des populations de carpocapse en protection intégrée. Selon ce guide de suivi, la disposition d'un tiers des bandes en bordure doit permettre de tenir compte du fait que les producteurs observent souvent des dégâts plus importants en bordure de verger. Les données de ces deux années seront exploitées au **Chapitre 1** en se focalisant sur les variations d'effectifs entre vergers à l'échelle de la zone d'étude. Nous utiliserons pour cela le nombre moyen de larves sur les 30 bandes comme méthode d'agrégation permettant d'obtenir une valeur d'effectif par verger.

Chacune des années, la position géographique de chaque bande piège au sein des vergers a été relevée afin de pouvoir cartographier la répartition spatiale des effectifs à l'intérieur des vergers. Cette échelle d'analyse sera utilisée au Chapitre 3 sur les effectifs mesurés les trois années.

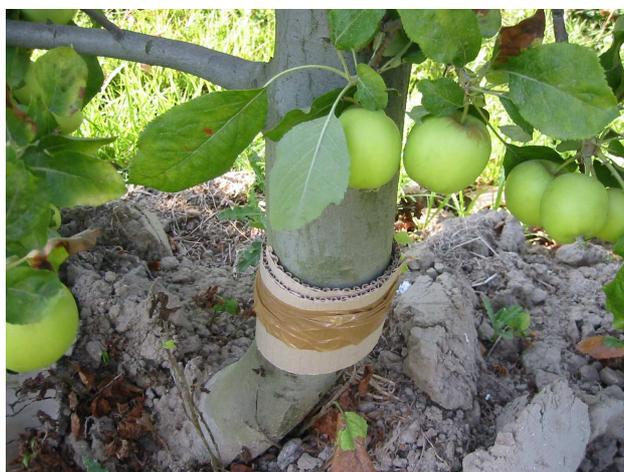


Figure 9. Bande piège disposée au pied d'un pommier.

7. Remarques importantes

L'ensemble de ces données a été récolté collectivement avec la contribution des membres de l'équipe EPI, et je tiens à remercier tous ceux qui y ont participé. Ce travail de terrain de grande ampleur sur trois années n'aurait pas pu se faire sans leur collaboration. Je tiens également à remercier les exploitants qui ont accepté de prendre part au projet de recherche dans lequel s'inscrit cette thèse et chez qui nous avons effectué ces observations. Je remercie enfin la firme TRECE qui nous a gracieusement fourni les pièges et les capsules pour le suivi des populations d'adultes.

Chapitre 1

Effet du paysage sur les densités de ravageur

Dans l'introduction générale, un cadre de réflexion a été proposé pour traiter de la dynamique spatiale d'un ravageur à l'échelle du paysage. Une étape essentielle est l'identification des éléments du paysage qu'il faut considérer, et ce pour aboutir à une définition du paysage qui soit pertinente par rapport à l'espèce considérée.

Ce premier chapitre propose de manière exploratoire de rechercher les éléments du paysage qui influencent les densités locales de carpocapse et qui sont donc des déterminants potentiels de sa dynamique spatiale. Nous chercherons également à quantifier la part du rôle du paysage dans la détermination de la répartition spatiale des effectifs, par rapport à des facteurs locaux caractéristiques du verger.

Pour répondre à ces questions, nous nous proposons d'utiliser une méthodologie classique en écologie du paysage mais peu utilisée jusqu'à présent pour les ravageurs. Dans une première étape, nous avons réalisé une cartographie du paysage en tenant compte des connaissances sur les besoins de l'espèce et son comportement pour choisir les éléments du paysage à représenter. Notamment, le carpocapse est un spécialiste des vergers de pommiers ou poiriers qui constituent donc son habitat. Néanmoins, on peut supposer que cet habitat peut être plus ou moins favorable selon le type de lutte mise en œuvre dans les vergers pour réduire les populations du ravageur. De plus, les adultes sont capables d'effectuer des

déplacements entre vergers et les nombreuses haies présentes dans la zone d'étude sont susceptibles de jouer le rôle de barrière. D'autre part, comme tous les insectes, le développement du carpocapse est très dépendant du microclimat, lequel peut être modifié par les haies brise-vent, la zone étant par ailleurs homogène d'un point de vue climatique.

Dans une seconde étape, nous avons calculé des indices de paysages décrivant le contexte paysagers des vergers cibles. Ces indices permettent de quantifier les surfaces d'habitat en distinguant différents types d'habitat et de décrire la structure du réseau de haies. Le calcul des indices a été effectué en considérant des buffers de taille croissante autour des points d'observation des effectifs de carpocapse, c'est-à-dire autour des vergers cible.

Enfin, nous avons recherché les liens entre les indices de paysage et les effectifs de larves diapausante de carpocapse dans les vergers. Le protocole de collecte des larves diapausantes par bandes pièges est détaillé dans la partie **Matériel** (page 48)

Pour cette analyse, nous avons utilisé les effectifs de larves diapausantes prélevées en 2006 sur l'Echantillon de vergers N°2 et 2007 sur l'Echantillon N°3 (Cf partie **Matériel** page 43). Comme cela a déjà été indiqué, dans chacun des échantillons, un des vergers n'était pas présent dans l'échantillon de l'autre année ; ils ont été retirés de l'analyse afin que l'échantillon soit le même pour les deux années. Nous avons également retirés les deux vergers abandonnés dont les caractéristiques étaient trop différentes des autres vergers pour que leurs effectifs de carpocapse soient associés à ceux de l'ensemble des vergers. Enfin, deux autres vergers (vergers AB) ont été retirés car ils présentaient des effectifs très supérieurs aux autres vergers et pour lesquels nous savons par ailleurs que ces fortes populations sont associées à la présence de résistance au virus de la granulose. Au final, les analyses présentées dans ce **chapitre 1** portent donc pour les deux années 2006 et 2007 sur un même échantillon de 76 vergers.

Cette étude a été développée et présentée dans une publication acceptée dans la revue *Landscape Ecology* (Ricci et al. 2009). La suite de ce chapitre reprend l'intégralité de cette publication.

The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France

Benoît Ricci¹, Pierre Franck¹, Jean-François Toubon¹, Jean-Charles Bouvier¹, Benoît Sauphanor¹, Claire Lavigne¹

¹ INRA, UR 1115, Plantes et Systèmes de culture Horticoles, F-84000 Avignon

Landscape Ecology (2009) 24: 337-349

DOI 10.1007/s10980-008-9308-6

Abstract

Managing the spatial distribution of crop and non-crop habitats over landscapes could be used as a means to reduce insect pest densities. In this study, we investigated whether or not landscape characteristics affected the number of codling moths in commercial orchards. To do this, we collected overwintering larvae in 2006 and 2007 in 76 orchards over a 70-km² area in southeastern France. We analysed variations in the number of larvae using correlation tests and linear models. As independent variables, we took both characteristics of focus orchards (pear vs. apple, organic vs. conventional orchards) and of their surrounding landscape (orchard density and hedgerow network attributes) into account in buffers with widths varying from 50 m to 500 m. Although the codling moth is specialised on orchards, the number of codling moths was lower in orchards within a high orchard density area. There was some indication that this effect was mostly due to the density of conventional orchards and thus to the intensity of insecticide treatments. Conversely, we found no particular effect of abandoned or organic orchards. In 2006, the number of codling moths was also significantly lower in a focus orchard when the hedgerow network acted as a protection against the prevailing wind. Finally, major effects of landscape variables on the number of codling moths were observed for distances of less than 150 m from the focus orchards, suggesting that codling moth management should be organised over areas of about 16 ha.

Keywords: codling moth, correlation, *Cydia pomonella*, GIS, habitat, hedgerow, orchard, pest management, Tortricidae, windbreak.

1. Introduction

Alternatives are needed to the chemical control of agricultural pests. Although it generally makes it possible to maintain low levels of crop damage, chemical control has direct or indirect detrimental effects for human health (Lee et al. 2004) or biodiversity conservation (McLaughlin 1995; Letourneau and Goldstein 2001). Repeated use of insecticides frequently leads to the development of resistance in pests (McKenzie and Batterham 1998). The design of innovative environmentally-friendly crop protection strategies requires us to consider factors that affect pest population dynamics throughout their cycle, even if their effects are partial. One such factor is the landscape context of the crop, *i.e.*, the composition and the configuration of the surrounding agricultural ecosystem, which could be managed to create an impact on the population dynamics of long-distance dispersing pests. The impact of landscape structure on population dynamics is well documented for many species (e.g., Wiegand 1999, for animal species in general, and Schmidt et al. 2005; Holzschuh et al. 2007, for non-pest insect species). However, studies are rare and results are not consistent when insect pest species are considered (Bianchi et al. 2006). One possible reason for this lack of observed effect is the direct impact of insecticides on pest dynamics, making it difficult to assess the effects of other factors on agricultural landscapes.

Insect species involved in active displacements at the landscape scale perceive agricultural areas as mosaics of more or less connected habitats of different qualities (Dennis et al. 2003). The spatial distributions of habitat quality and of the perturbation regimes strongly influence population dynamics (Hiebeler and Morin 2007). Good quality habitats provide favourable conditions that lead to a higher fecundity rate or a reduced mortality rate and, therefore, to population growth. Conversely, isolated populations normally decline in a poor habitat, but may persist thanks to migration from good habitats. For insects that specialise on crops, obvious landscape variables to be taken into account are crop distribution and pest management strategies over the landscape, although information is rarely provided about the latter (Valantin-Morison et al. 2007; Zaller et al. 2008). Furthermore, non-cultivated habitats are often considered as possible pest enemy pools (Elliott et al. 1998; Tschardtke et al. 2007).

Landscape structure impacts on pest population dynamics are generally investigated through empirical correlative approaches due to the difficulty of manipulating large landscapes. The main drawback of these correlative approaches is the difficulty of linking

correlation levels to population dynamic processes such as local population growth or migration behaviour (Wiegand 1999). In some cases, however, correlations could be putatively interpreted in terms of mechanisms. For example, conventional cotton fields were shown to act as sources of pink bollworm for *Bt*-cotton fields located up to 2.25 km away (Carriere et al. 2004). Similarly, it was hypothesized that non-crop areas in the landscape harboured enemies of pollen beetles, an insect pest of oilseed rape (Thies et al. 2003).

Codling moth, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae), is a major insect pest in temperate regions, specialised on several domesticated host plants with a strong preference for apple and pear orchards (Shel'Deshova 1967). In early spring, adults produced from overwintering larvae emerge and reproduce. Free neonate larvae penetrate into fruits, causing damage. At the end of their development, the larvae leave the fruit and, depending on temperature and photoperiod conditions, either pupate to produce adults or enter into diapause. In southern France, codling moths complete two or three generations per year. Insecticide treatments are aimed at killing eggs or larvae before they reach the fruits and have less impact on adults (Reuveny and Cohen 2007). Because of the numerous treatments applied in orchards, codling moth has developed resistance to several chemical insecticides (Reyes et al. 2007). In addition, mark-release experiments indicate that the majority of codling moth individuals disperse within 150 m (Keil et al. 2001), although a few can fly up to 10 km (Mani and Wildbolz 1977). This is consistent with measurements of flight ability in flight mills (Schumacher et al. 1997) and with a low genetic structure among codling moth populations (e.g., Franck et al. 2007). As a consequence, pest management strategies should be implemented over areas larger than single orchards (Calkins and Faust 2003).

Local populations of codling moth are likely to respond to conditions within orchards and to the spatial distribution of orchards over landscapes because of their specialisation on orchard plants (Tischendorf 2001). Furthermore, they may be directly or indirectly affected by hedgerow networks that affect both physical and biological flows and thus play a major role in agricultural landscapes (Baudry et al. 2000). In this study, we investigate the relative impacts of local agricultural practices and landscape characteristics on the dynamics of codling moth populations. To do this, we assess the influences of (i) orchard densities, and (ii) hedgerow network design on codling moth population densities from 76 orchards in a 70-km² apple and pear production area in southeastern France.

2. Methods

2.1. Study area and landscape mapping

The study area (Figure 10) is an agricultural landscape of approximately 70 km² in southeastern France (coordinates in WGS84 system from 43°46'27"N to 43°51'23"N and from 4°51'12"E to 4°57'34"E). The main agricultural production consists of fruits, mostly apples and pears. Apple and pear orchards are subsequently referred to as pomefruit orchards. All pomefruit orchards and all hedgerows were manually digitalised with ArcView (Version 9.1, ESRI) from an aerial photograph (BD ORTHO[®], IGN, 2004 – pixel size: 0.5 m). Pomefruit orchards were classified into three categories: abandoned, organic and conventional. Fruit attacks were actually ten times higher in abandoned orchards compared to organic ones, and twice as high in organic orchards compared to conventional orchards (data not shown). These three different categories of orchards may thus have different impacts on codling moth population dynamics. On the contrary, pear and apple orchards were not differentiated because they had similar population densities as estimated from sexual trapping of adults and monitoring of fruit damage (data not shown). Abandoned orchards (269 orchards) were identified by both photo interpretation and direct field observations. Field observations also confirmed that pomefruit orchards were correctly discriminated from other orchards (apricot, peach and olive trees), with an error rate of less than 5%. The locations of all organic orchards (74 orchards) were determined through regional surveys of the farmers, and the other non-abandoned orchards (2,881) were assumed to be conventional by default.

2.2. Choice of focus orchards

A first set of 66 orchards (45 apple orchards and 21 pear orchards) was selected by a random draw of spatial coordinates in order to ensure a correct representation of all classes of pairwise distances between focus orchards. We thus also expected to obtain a sample of farmers not particularly influenced by specific technical advisers. However, no organic orchard was selected from the random draw because of the small proportion of organic orchards over the area. We then further selected ten organic orchards (five apple orchards and five pear orchards) from all of the organic farmers over the area, thus reaching a total of 76 orchards subsequently referred to as “focus orchards”. The mean orchard area in this sample was 0.85 ha (\pm sd=0.56 ha) and the mean distance to the nearest focus orchard was 295.6 m (\pm sd=147.5 m). On average, 12.9 (\pm sd=3.9) treatments with granulosis virus were applied

against codling moth during the growing season in the organic orchards. Conventional orchards received an average of 10.7 (\pm sd=4.5) insecticide applications against codling moth.

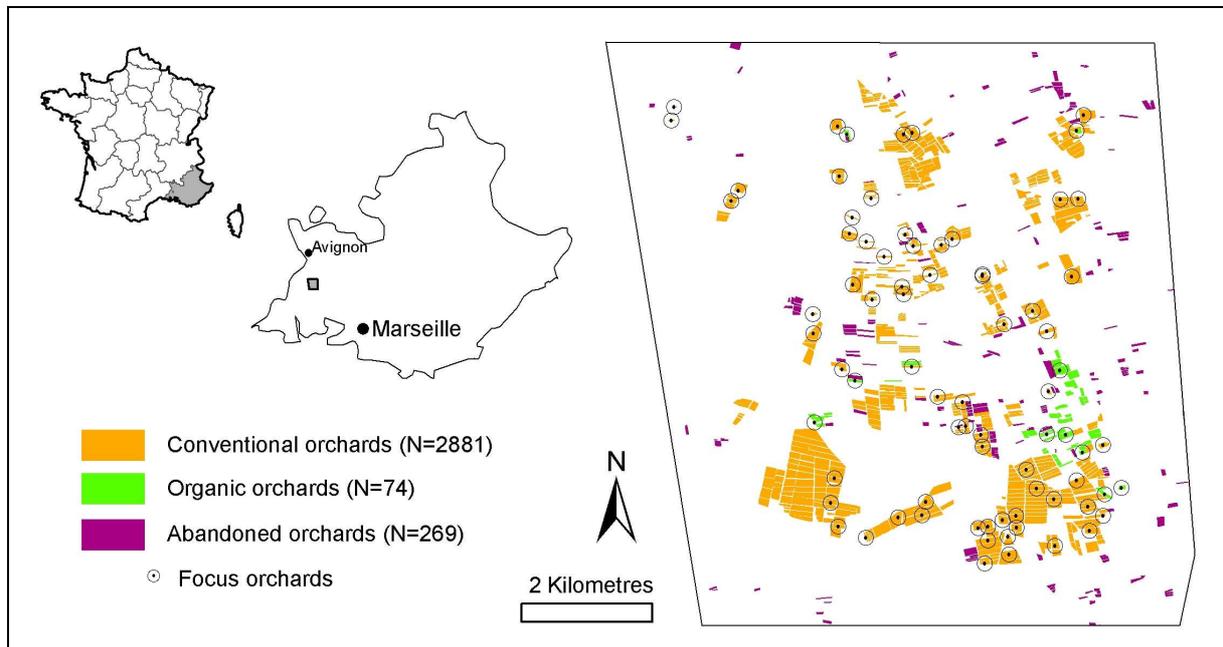


Figure 10. Map of the study area showing the positions of the 76 focus orchards. The number of each type of orchards is given in parentheses.

2.3. Landscape variables

Landscape descriptors were calculated in 50, 100, 150, 250 and 500-m wide concentric buffers around focus orchards using ArcView. The maximal distance was set at 500 m to avoid artificially large correlations due to overlapping of buffers. Six landscape descriptors were calculated in each buffer. Four of these describe the proportion of buffer areas covered by different categories of pomefruit orchards, including all pomefruit orchards, abandoned orchards, organic orchards and conventional orchards. For clarity, these variables are subsequently referred to as the “proportion” of each type of orchard.

The two other descriptors concern the hedgerow network.. The hedgerow network length index, was calculated as the ratio of hedgerow length over buffer area. A second index considered the hedgerow orientation since strong winds blow from north to south in the study area. It was calculated as:

$$\text{Hedgerow network orientation index} = \frac{\sum_i L_i \times A_i}{90 \times \sum_i L_i} \quad (\text{dimensionless})$$

where L_i is the length of hedge i , and A_i its angle in degrees from the non-oriented north-south direction. A_i assumes a value ranging from 0 (north-south orientation) to 90 (east-west orientation). Hedgerows situated on the border of focus orchards were included in the buffers. Distributions and variances of landscape descriptors are provided in supplementary material S1.

In addition, we calculated two indicators of the connectivity of focus orchards: (i) d , the distance to the nearest pear or apple orchard, and (ii) C , the area covered with orchards within easy reach of codling moths (Winfree et al. 2005). This second indicator was calculated for each focus orchard k as:

$$C_k = \sum_{j \neq k} S_j \cdot \exp(-d_{jk} / D) \quad (\text{m}^2)$$

where S_j is the area of orchard j , d_{jk} the distance between the focus orchard k and orchard j , and D is a mobility constant that corresponds to the order of magnitude of the species movement distance. There are no consensual data about the value of such a parameter for the codling moth. However, several studies (Mani and Wildbolz 1977; Schumacher et al. 1997; Tyson et al. 2007) indicate that this pest is mostly a short-distance disperser. D was thus considered to be equal to 100 m that represents the order of magnitude of the codling moth dispersal distance.

To assess correlations among descriptors, we also computed raster maps that provide information about the proportion per hectare (in a 100 x 100 m cell) of area covered by each type of orchard (pomefruit, conventional, organic or abandoned) and about hedgerow network length and orientation in each cell.

2.4. Codling moth sampling

In each focus orchard, 30 corrugated cardboard band traps (10-cm wide) were wrapped around tree trunks to collect overwintering codling moths. Ten of the 30 bands were placed on the border row of the orchard and the 20 others were evenly placed within the orchard. Bands were installed in mid-July and were collected in mid-October of 2006 and 2007. The population density of each focus orchard was quantified by averaging the number of codling moths of the 30 band traps.

2.5. Statistical analyses

2.5.1. Correlations between landscape descriptors

To address possible confusing effects due to correlations between landscape descriptors, we computed pairwise Spearman correlations between landscape variables calculated over raster maps using values in each 100 x 100 m cell. We also performed pairwise correlations between landscape variables calculated in buffers for each buffer width (correlation matrix provided in supplementary material S2).

2.5.2. Correlations between landscape variables and the number of codling moths

To investigate effects of landscape composition on the number of codling moths and the scale of influence of landscape variables, we analysed correlations between the number of codling moths in focus orchards and landscape descriptors in buffers. We computed Spearman correlations for each of the two years between the number of codling moths and landscape variables in successive buffers, providing an overview of the descriptors most highly correlated with the number of codling moths and of the evolution of the correlation with distance from the focus orchard. We also computed Spearman correlations between the number of codling moths and the two indicators of orchard connectivity. Since the number of codling moths significantly differed between pear and apple focus orchards (see results), all correlation analyses were performed for all focus orchards and separately for pear and apple focus orchards.

2.5.3. Effects of local and landscape variables on the number of codling moths

Because of the very large number of local and landscape variables that could influence codling moth populations and of their inter-correlations, we did not include all variables at once in a single model. First, we selected the local variables that significantly affected the number of codling moths (transformed as $\log(\text{number of codling moths}+1)$) without considering any landscape variables, using a linear model (proc MIXED, SAS Version 9.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Second, codling moth numbers were analysed with linear models including both the selected local variables and each landscape variable separately, to select the most relevant landscape variables and the distance at which each variable has the strongest effect. Finally, we combined the selected local and landscape variables in a last set

of nested linear models to identify the best model using the Akaike Information Criteria (AIC). Details of models are provided below.

Local variables - On the basis of fruit damage data, we suspected that organic orchards hosted larger codling moth populations. Further band traps supposedly have a reduced yield on pear compared to apple trees because of indented bark that provides natural shelters for larvae. We tested for these effects on the number of codling moths at the field scale with a linear model, including the plant species (pear vs. apple), the type of pest management (organic vs. conventional) and their interaction, using the two years as replicates. Orchard area was further included as a covariate. We selected significant local variables and their interactions.

Landscape variables - We performed one model per landscape variable and per distance. Each of these models contained the local variables selected before, one landscape variable calculated at each buffer width (50, 100, 150, 250 or 500 meters), and the interaction between this landscape variable and each local variable. Since interactions other than those with the year were never significant, they were discarded in further analyses. Combining the six variables calculated in five successive buffers, we therefore obtained 30 models. We compared all models to the model including only the selected local variables using AIC. Only variables that improved the model for at least one buffer width were kept for further analyses. For these variables, we considered that the most relevant distance corresponded to the model with the lowest AIC among all models including this variable.

Final model selection - We included (i) all selected local variables, (ii) the combination of the selected landscape variables calculated at their most relevant distance, and (iii) their interactions with the year in a single “full” model. We then selected the final best model by AIC comparison of all possible sub-models of this full model.

3. Results

3.1. Descriptive statistics of the study area

The average area of pomefruit orchards in the study area was 0.60 ha \pm sd 0.46 ha. The mean proportion of area covered by pomefruit orchards in a 100 x 100 m cell was 0.22, ranging from a very high density of 0.91 to no orchards (Figure 11a). Organic orchards were

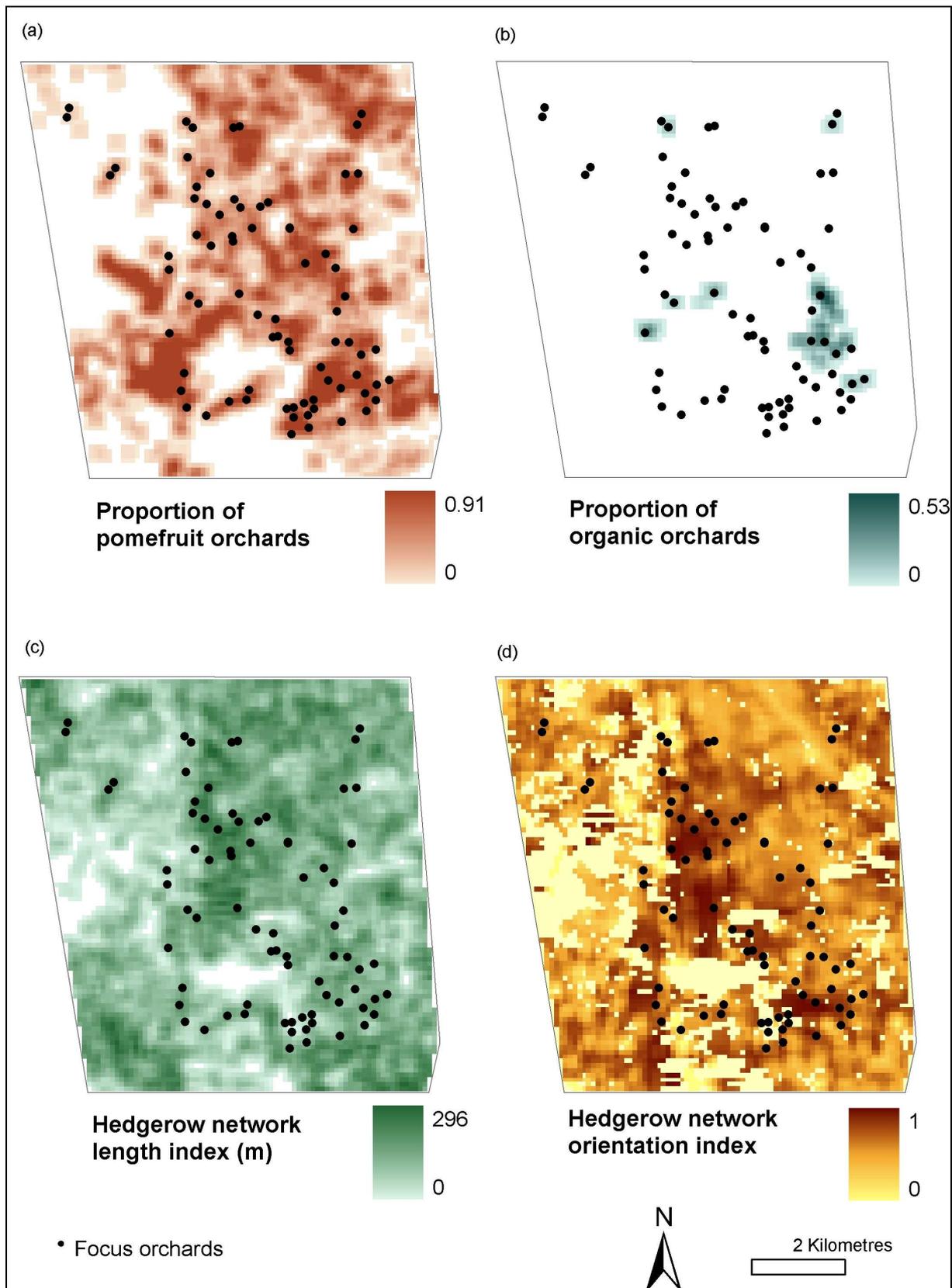


Figure 11. Maps of study area components: proportion of area covered by (a) pomefruit orchards and (b) organic orchards; (c) hedgerow network length and (d) hedgerow network orientation in 100 m x 100 m cells. Black dots represent focus orchards.

clustered together in four spots with a main group in the southeast of the study area (Figure 11b). The hedgerow network (Figure 11c) was dense in most of the study area with a mean hedgerow length of 110 m per hectare. The highest value of the hedgerow network orientation index (indicating windbreak hedgerows) was in the central part of the area (Figure 11d). The hedgerow length was positively correlated with the hedgerow network orientation index ($r=0.462$, $P<0.0001$), meaning that most hedges were planted as windbreaks (Tableau 3). The proportion of pomefruit orchards was also positively correlated to both hedgerow length ($r=0.260$, $P<0.0001$) and hedgerow orientation ($r=0.266$, $P<0.0001$), meaning that map cells with numerous orchards also had numerous hedges that were mostly east-west oriented (*i.e.*, perpendicular to the winds).

Tableau 3. Correlation coefficients between raster maps of landscape variables using values in each 100 x 100 m cell. PP: Proportion of pomefruit orchards; PA; Proportion of abandoned orchards; PC: Proportion of conventional orchards; PO: Proportion of organic orchards; HL: Hedgerow network length index; HO: Hedgerow network orientation index. Level of significance: ns: not significant; *, $p<0.05$; **, $p<0.01$; ***, $p<0.001$.

Variables	PP	PA	PC	PO	HL
PA	0.228 ***				
PC	0.949 ***	0.02 ns			
PO	0.141 ***	0.046 ***	0.004 ns		
HL	0.260 ***	0.095 ***	0.246 ***	0.051 ***	
HO	0.266 ***	0.087 ***	0.253 ***	0.037 ***	0.462 ***

3.2. Number of codling moths

The number of codling moths varied with the year and the characteristics of focus orchards. On the average, we found 1.29 codling moth larvae per band trap in 2006 and 0.73 in 2007. We caught approximately twice as many larvae per trap in organic than in conventional orchards and about ten times more in apple than in pear orchards both years (Tableau 4).

Tableau 4. Mean number of codling moth in different categories of focus orchards (mean number of overwintering larvae trapped per tree).

Type of focus orchards	Number of orchards	2006	2007
		Mean±sd.	Mean±sd
All orchards	76	1.29±2.54	0.73±1.48
Organic	10	2.39±3.66	1.02±2.12
Conventional	66	1.12±2.32	0.68±1.38
Apple	50	1.88±2.96	1.07±1.74
Pear	26	0.14±0.27	0.07±0.15

3.3. Correlations between spatial distribution of orchards and the number of codling moths

3.3.1. Density of orchards

Orchards surrounded by higher proportions of pomefruit orchards had lower codling moth populations in 2006 and 2007. Correlation patterns were similar both years, although stronger in 2006, with maximal correlations at 100 m (Figure 12a1). This pattern was maintained when considering only apple focus orchards (Figure 12a2). For pear focus orchards (Figure 12a3), correlations were weaker and the only significant correlation was for the 50 m wide buffer.

3.3.2. Connectivity

The number of codling moths was not correlated to d , the distance to the nearest orchard (2006: $r=-0.14$, $P=0.22$; 2007: $r=-0.12$, $P=0.31$). Conversely, there was a significant negative correlation (2006: $r=-0.28$, $P=0.016$; 2007: $r=-0.23$, $P=0.047$) with C , that estimates the pomefruit orchard area within reach of codling moth. Moreover, C was also highly correlated with the proportion of pomefruit orchards (r from 0.77 to 0.92, depending on buffer width; $P<0.001$ both years).

3.3.3. Densities of the three orchard categories

Proportion of conventional orchards - The number of codling moths was negatively correlated to the proportion of conventional orchards (Figure 12b1), indicating that there were less codling moths in orchards surrounded by a large area of conventional orchards. The maximal correlation was at a distance of 250 m for both years. Correlations were all significant in 2006 and higher than correlations to the proportion of pomefruit orchards (Figure 12a1). In 2007, correlations were weaker and mostly marginally significant.

Correlations were still negative and mostly significant for all but the largest buffers when the apple (Figure 12b2) and the pear (Figure 12b3) focus orchards were considered separately.

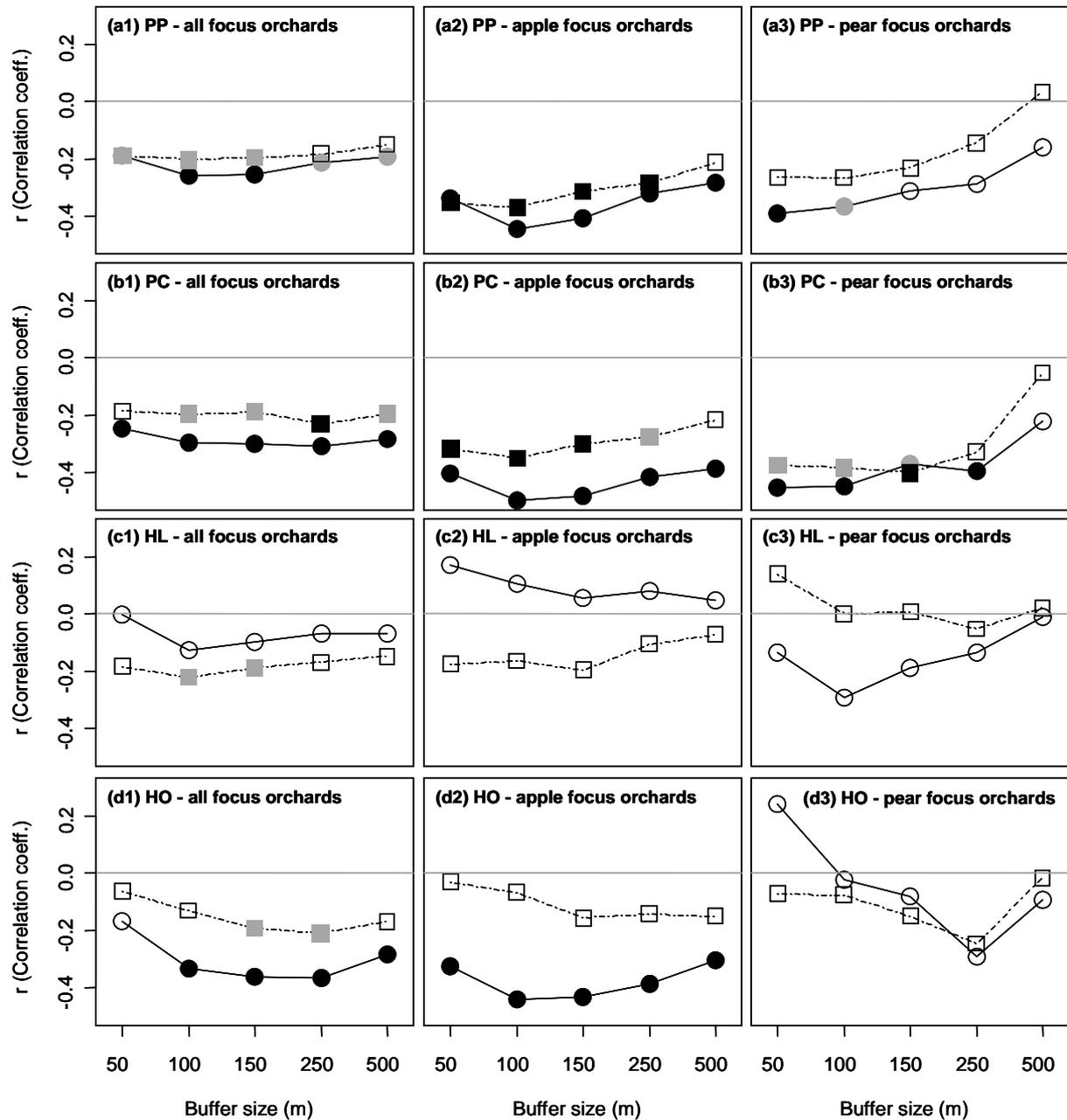


Figure 12. Correlations between the number of codling moths and landscape variables in 2006 (circles and solid lines) and 2007 (squares and dotted lines). Correlations to proportion of pomefruit orchards (PP) considering (a1) all focus orchards (N=76), (a2) apple focus orchards (N=50) and (a3) pear focus orchards (N=26); (b) correlations to proportion of conventional orchards (PC) considering (b1) all focus orchards (N=76), (b2) apple focus orchards (N=50) and (b3) pear focus orchards (N=26); (c) correlations to the hedgerow network length index (HL) considering (c1) all focus orchards (N=76), (c2) apple focus orchards (N=50) and (c3) pear focus orchards (N=26); (d) correlations to the hedgerow network orientation index (HO) considering (d1) all focus orchards (N=76), (d2) apple focus orchards (N=50) and (d3) pear focus orchards (N=26). Symbol shade indicates the level of statistical significance: black for $P < 0.05$, grey for $0.05 < P < 0.10$, and white for $P > 0.10$.

Proportion of abandoned orchards - Correlations between the number of codling moths and the proportion of abandoned orchards were positive both years but never significant (2006: r from 0.07, $P=0.56$, to 0.19, $P=0.09$; 2007: r from 0.004, $P=0.97$, to 0.11, $P=0.38$, depending on buffer width).

Proportion of organic orchards - Correlations between the number of codling moths and the proportion of organic orchards were also not significant (2006: r from -0.007, $P=0.95$, to 0.14, $P=0.23$; 2007: r from 0.02, $P=0.87$, to 0.05, $P=0.66$ depending on buffer width).

3.4. Correlations between characteristics of hedgerows and the number of codling moths

3.4.1. Hedgerow length

Correlations between the number of codling moths and the hedgerow network length index were weak and not significant considering either all orchards or pear and apple orchards separately (Figure 12c). Unexpectedly, correlations were all positive in 2006 and negative in 2007 for apple focus orchards (Figure 12c2).

3.4.2. Hedgerow orientation

The correlations between the number of codling moths and the hedgerow network orientation index were negative for all distances for both years and significant for buffers of 100 to 500 m widths in 2006 (Figure 12d1). These correlations were mainly due to the apple focus orchards (Figure 12d2). For pear focus orchards, the correlations were never significant (Figure 12d3).

To take the correlation between hedgerow network orientation index and the proportion of pomefruit orchards into account (Tableau 3), we calculated a partial correlation between the number of codling moths and hedgerow network orientation index in the 250-m wide buffer, controlling for the effect of the proportion of pomefruit orchards (see supplementary material S3). The correlation was still negative and significant in 2006 ($r=-0.33$, $P=0.003$), which indicates an independent correlation with hedgerow orientation. The correlation remained not significant in 2007 ($r=-0.17$, $P=0.15$).

3.5. Explaining the number of codling moths with local and landscape variables

The study year, the plant species and their interactions were all significant in the model including all local variables (Tableau 5). There was also a marginally significant difference between organic and conventional orchards ($P=0.052$). We therefore kept the year, the plant species, the type of orchards and the interaction between the year and the plant species in all subsequent models including landscape variables. The model including only this selected set of significant local variables (subsequently referred to as the “local model”) had an AIC equal to 234.2.

Tableau 5. Effect of local variables and interactions on the number of codling moths. For each factor effect, a reference level is set to zero (indicated in brackets).

Effect	Df	F	P	Estimate \pm Standard error
Orchard area	1	1.42	0.2380	$-1 \times 10^{-5} \pm 8.57 \times 10^{-6}$
Year (2006 or 2007)	1	4.65	0.0344	2006: 0.71 ± 0.25 (2007: 0)
Plant species (apple or pear)	1	20.28	<0.0001	pear: -0.45 ± 0.28 (apple: 0)
Type of orchard (organic or conventional)	1	3.91	0.0518	conventional: -0.16 ± 0.21 (organic: 0)
Plant species \times Year	1	4.47	0.0381	pear \times 2006: -0.78 ± 0.35 (others: 0)
Type of orchard \times Year	1	1.39	0.2415	conventional \times 2006: -0.60 ± 0.27 (others: 0)
Plant species \times Type of orchard	1	1.10	0.2971	pear \times conventional: -0.049 ± 0.30 (others: 0)
Plant species \times Type of orchard \times Year	1	3.65	0.0601	pear \times conventional \times 2006: 0.74 ± 0.39 (others: 0)

Adding one landscape variable at one distance (and the interaction between this variable and year) to the local model provided an AIC lower than 234.2 (*i.e.*, better than that of the local model) in 16 cases out of 30 (Tableau 6). Only models including the proportion of abandoned orchards were worse than the local model, regardless of the distance. Models with the lowest AIC were for a distance of 100 m for the proportion of pomefruit orchards, a distance of 150 m for the proportion of conventional orchards, a distance of 50 m for the hedgerow network length index and the proportion of organic orchards, and a distance of 150 m for the hedgerow network orientation index.

Tableau 6. AIC values of models including the selected local variables, one landscape variable at one distance and the interaction between this landscape variable and the year. PP: Proportion of pomefruit orchards; PC: Proportion of conventional orchards; PO: Proportion of organic orchards; PA: Proportion of abandoned orchards; HL: Hedgerow network length index; HO: Hedgerow network orientation index. Bold values indicate models that are better than the model including only the selected local variables (AIC lower than 234.2). Underlined values indicate the distance that result in the lowest AIC for a given landscape variable.

Distance	Local+PP	Local+PC	Local+PO	Local+PA	Local+HL	Local+HO
50 m	229.3	228.8	<u>233.0</u>	237.7	<u>230.9</u>	234.5
100 m	<u>224.6</u>	224.5	234.4	237.6	233.8	232.4
150 m	224.8	<u>224.2</u>	234.6	<u>237.2</u>	235.6	<u>230.4</u>
250 m	228.1	226.2	234.5	237.9	236.7	231.4
500 m	226.9	225.1	236.5	238.1	237.6	234.1

All possible models including (i) all selected local variables, (ii) any combination of these landscape variables at these selected buffer widths and (iii) their interactions with the year were better than the local model. Among these 152 models, 58 were better than the full model including all these variables (AIC=224.7). The best model provided an AIC of 220.1 and twelve models did not significantly differ from this model (AIC \leq 222.1, see supplementary material S4). The landscape variables retained in the best model were the proportion of pomefruit orchards at 100 m, the hedgerow network length index at 50 m and its interaction with the year, the hedgerow network orientation index at 150 m and its interaction with the year (Tableau 7). There were significantly less codling moths in orchards with a high proportion of pomefruit orchards density at 100 m ($F_{1,70}=8.96$; $P=0.0038$). The interaction between the hedgerow network length index and the year and between the hedgerow network orientation index and the year were also significant. In order to understand the meaning of these interactions, we performed the best model again for each year separately. There was a negative effect of the hedgerow network orientation index, but it was only significant in 2007. The effect of the hedgerow network length index was positive in 2006 and negative in 2007 but never significant.

Tableau 7. Best model including all selected local variables and the best combination of the selected landscape variables. For each factor effect, a reference level is set to zero (indicated in brackets). PP: Proportion of pomefruit orchards; HL: Hedgerow network length index; HO; Hedgerow network orientation index.

Effect	Df	F	P	Estimate \pm Standard error
Year (2006 or 2007)	1	1.98	0.1641	2006: 0.71 ± 0.45 (2007: 0)
Plant species (pear or apple)	1	33.59	<0.0001	pear: -0.52 ± 0.10 (apple: 0)
Type of orchard (conventional or organic)	1	2.62	0.1100	conventional: -0.23 ± 0.14 (organic: 0)
Plant species \times Year	1	1.13	0.2908	pear \times 2006: -0.14 ± 0.13 (others: 0)
PP ₀₋₁₀₀	1	8.96	0.0038	$-7.77 \times 10^{-3} \pm 2.60 \times 10^{-3}$
HL ₀₋₅₀	1	0.03	0.8592	$-0.12 \pm 7.44 \times 10^{-2}$
HO ₀₋₁₅₀	1	3.09	0.0832	-0.19 ± 0.48
HL ₀₋₅₀ \times Year	1	8.42	0.0050	HL \times 2006: $0.27 \pm 9.15 \times 10^{-2}$ (HL \times 2007: 0)
HO ₀₋₁₅₀ \times Year	1	4.80	0.0317	HO \times 2006: -1.26 ± 0.58 (HO \times 2007: 0)

4. Discussion

We found in this study that the number of codling moths depended not only on local orchard characteristics but also on characteristics of the surrounding landscape despite intense control of local populations by insecticides. This result was true for both study years although the intensity of infestation was much lower in 2007 than in 2006.

Landscape characteristics were shown to have an impact on numerous insect species populations (e.g., Wiegand 1999; Jeanneret et al. 2003; Taki et al. 2007), and particularly Lepidoptera species for which both abundance and species richness were positively correlated with habitat density (e.g., Öckinger and Smith 2006). A somewhat unexpected result is that the correlation with the proportion of orchards was negative although orchards are the habitat of the codling moth. There are two possible non-exclusive explanations for this result. Either this could be the result of a dilution effect whereby a given number of individuals is distributed at a lower density over a larger area (e.g. Veddeler et al. 2006; Zaller et al. 2008), or it could result from a metapopulation dynamics where only a few orchards hosted high codling moth populations, while most of them were unfavourable habitats due to insecticide control that maintained populations at very low densities. Interpreting the impact of the proportion of orchards on population dynamics is difficult here since the quantity of habitat and its connectivity are highly correlated, as is often the case (Haynes et al. 2007).

One possible clue is provided by the correlations of the number of codling moths with the proportion of conventional orchards that were generally better than correlations with the proportion of all pomefruit orchards (Fig. 3). This may be evidence of the impact of insecticide treatments in surrounding orchards on the codling moth populations inside focus orchards. In the study region, conventional growers have a very low tolerance level for fruit damage compared to organic growers, and conventional orchards receive an average of 10.7 insecticide treatments per growing season. It should be observed, however, that the best linear model retained the proportion of pomefruit orchards but not that of conventional orchards as the main explanatory landscape variable, possibly calling for a better description of insecticide treatments within each orchard in the landscape.

In addition, we found no evidence of a specific influence of organic or abandoned orchards on the number of codling moths. Abandoned orchards are often suspected to be good habitats for codling moths because they are not sprayed. However, we did not trap large populations during both study years in abandoned orchards (data not shown), possibly because they were not irrigated, which limited their fruit production. The quality of these habitats probably depends on the amount of time after abandonment and is undoubtedly highly heterogeneous among orchards. Backyard trees and walnut or quince trees in hedgerows may also have an influence on codling moth dynamics. They would represent very small areas compared to orchards but might be sufficient to host relatively large populations, given the fecundity of codling moth females that can lay over 50 eggs. Wooden boxes for fruit harvesting are possible additional sources. It should be noted, however, that habitation densities were not correlated with the density of codling moth larvae (data not shown). A difficulty in investigating potential effects of these types of habitats is their small size that makes them inconspicuous.

Hedgerows are important landscape features for many species (Baudry et al. 2000; Le Coeur et al. 2002). The number of codling moths decreased with the increasing presence of windbreaks offering protection from the prevalent northern wind in 2006 and, to a lesser extent, in 2007. During the codling moth flight period, the number of days with a maximal wind higher than 10 ms^{-1} was 73 in 2006 and 55 in 2007 in the study area. The lower impact of the orientation of hedgerows in 2007 compared to 2006 may be consistent with these wind speed differences between years. In the study area, windbreaks are mainly monospecific, composed either of poplar or cypress trees. Their presence modifies nearby climatic conditions, thus potentially influencing codling moth phenology (Kührt et al. 2006) and

movements within the orchard. Hedgerows may reduce the number of codling moths because they limit migration (Sciarretta and Trematerra 2006) and the diffusion of pheromones (Reardon et al. 2006). This may reduce the possibility of finding mates at low population densities and of colonising orchards again after insecticide applications. Windbreaks may also increase the efficiency of insecticide applications. Numerous experiments have shown a significant reduction of pesticide drift by natural windbreaks (Ucar and Hall 2001). In addition, hedgerows may be potential habitats for codling moths enemies such as parasitoids or predators (Landis et al. 2000). However, the present study did not provide evidence for such hedge impacts. The effect of the hedgerow network length index was not significant and of opposite direction each year. This might be partly due to insecticide treatments that also affect pest enemies (Suckling et al. 1999), or to the limited effect of natural enemies on this species.

In empirical approaches, conclusions obviously do not only depend just on biological processes (such as fecundity in good quality habitat, for example) but on the distributions of samples and of landscape characteristics as well. This study was conducted in a landscape where the proportion of pomefruit orchards is high but variable (see supplementary material S1). Since the codling moth is a specialist of these orchards, conditions were favourable for detecting a correlation between population densities and landscape characteristics (Wiegand 1999). We indeed found such a correlation. The spatial distribution of organic orchards that were few and grouped together in the area, thus creating possible confusion between local and landscape effects of organic production, may explain why we did not find any effect of their distribution on the number of codling moths. Similarly, abandoned orchards may have been too few for small effects to be detected. Unfortunately, these characteristics of the spatial distribution of organic and abandoned orchards are likely to be frequent, at least in European agricultural landscapes. Furthermore, studying landscape effects on pest populations is not easy because detection of landscape impacts on pests may be hindered by local management that largely controls population levels.

The need for management of dispersing pests over larger areas than that of the orchard is now well established (Calkins and Faust 2003). In this study, we investigated distances from 50 to 500 m in order to approximate the best scale for managing codling moth populations. Some landscape characteristics such as the proportion of pomefruit orchards had an impact on the number of codling moths for all these distances. However, both correlations and linear

models suggest that landscape variables mainly influence the number of codling moths for distances up to 150 m. This is consistent with the order of magnitude of codling moth dispersal that we had chosen beforehand for the calculation of the connectivity based on a literature review.

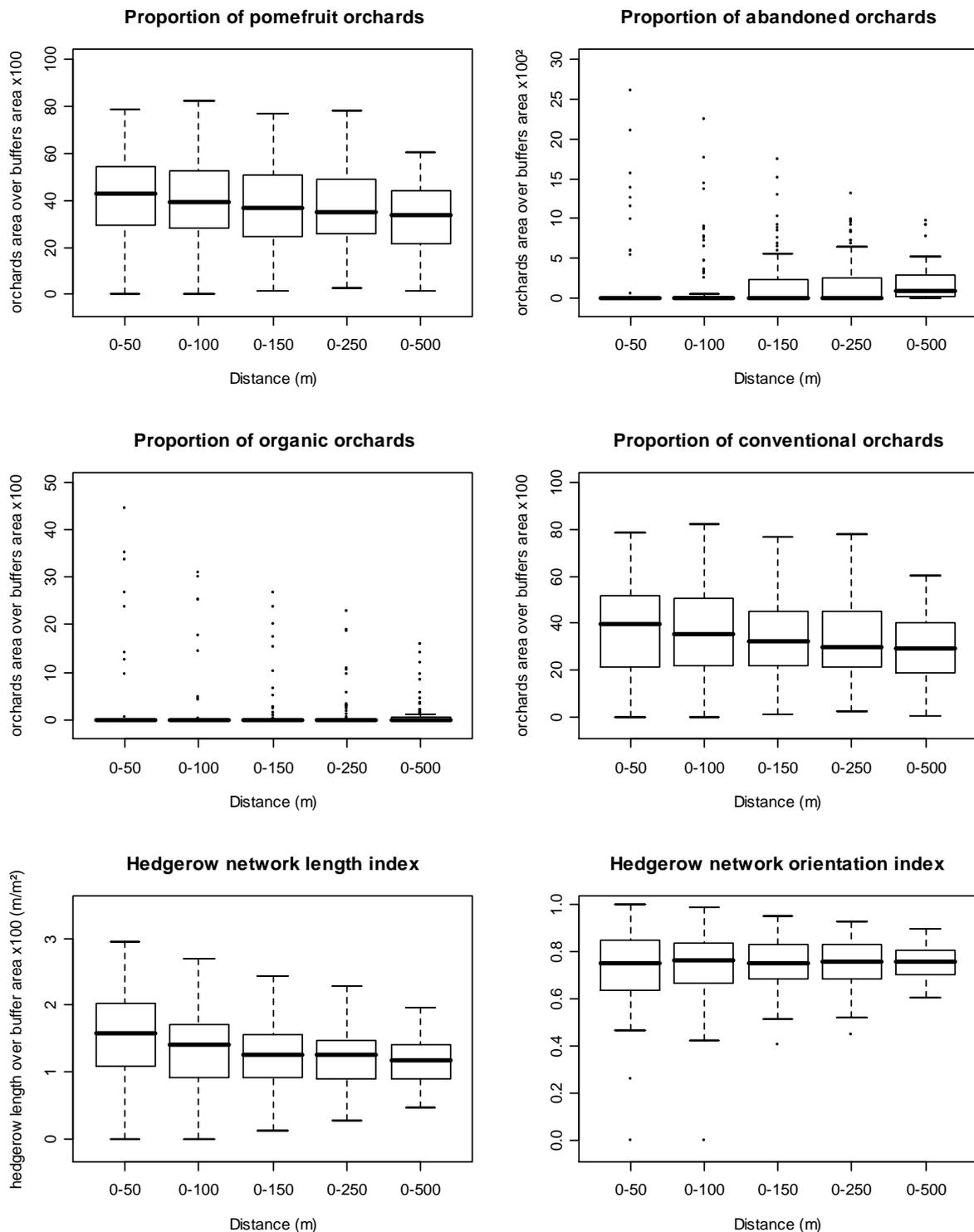
In conclusion, our findings indicate that coordination of management (*e.g.*, synchronisation of treatments) should be considered for areas of at least 16 ha (focus orchard of 1ha and a 150 m buffer). This surface area is larger than that recommended by local technical advisers who advocate a minimum area of about 4 ha for mating disruption. They confirm that managing the spatial distributions of orchards and of the hedgerow network over such areas may help fight against codling moth. However, a better understanding of the underlying mechanisms is still necessary to make recommendations within a context of reduction of pesticide use.

Acknowledgments:

This work was supported by the ECOGER programme ('Ecco des Vergers') and a doctoral grant to BR funded by INRA and the PACA region. We especially thank all the farmers and technical advisers from the study area and the "La Pugère" regional experimental station for their assistances. We thank all the members of the EPI team for their help with collecting codling moth larvae. We also thank C. Thies and an anonymous reviewer for helpful comments on an earlier version of the manuscript.

Supplementary materials

S1 Variance of landscape variables depending on buffer size



Box plots describing the variations of landscape variables calculated in five buffers. The bold line indicates the median; the box delimits the first and the third quartile. The whiskers extend to the most extreme data point which is no more than 1.5 times the length of the box away from the box.

S2 Correlation matrix

Correlation matrix between landscape variables calculated in buffers for each distance. PP: Proportion of pomefruit orchards; PC: Proportion of conventional orchards; PO: Proportion of organic orchards; PA: Proportion of abandoned orchards; HL: Hedgerow network length index; HO; Hedgerow network orientation index. Values are spearman correlation coefficient. Level of significance: ns: not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

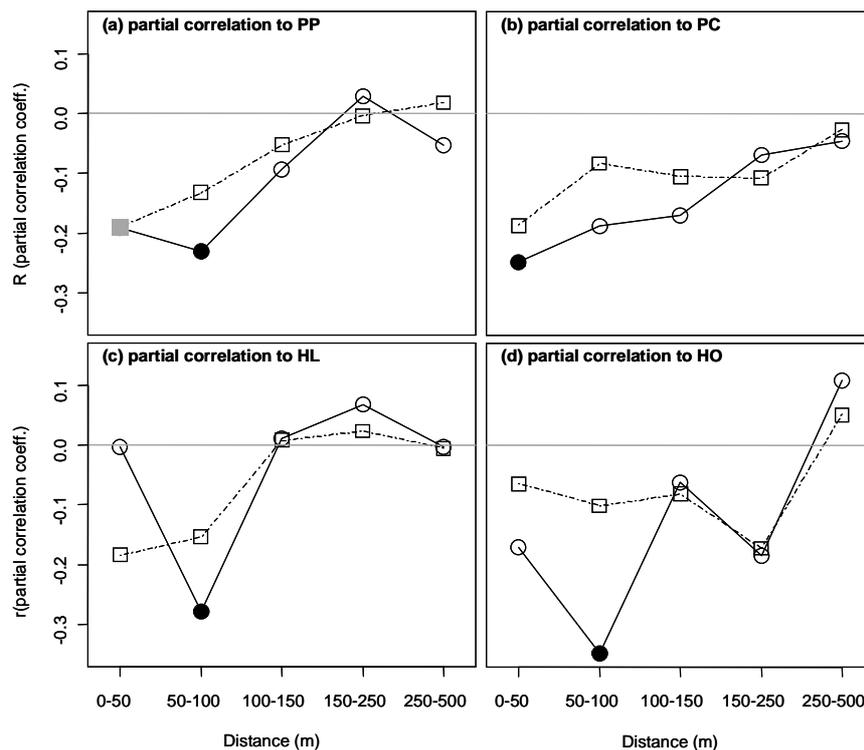
Distance	Variables	PP	PA	PC	PO	HL
0 - 50 m	PA	-0.04 ns				
	PC	0.89 ***	-0.31 **			
	PO	0.02 ns	0.13 ns	-0.4 ***		
	HL	-0.28 *	-0.09 ns	-0.28 *	0.15 ns	
	HO	0.04 ns	0.02 ns	0.04 ns	-0.02 ns	0.04 ns
0 - 100 m	PA	0.05 ns				
	PC	0.9 ***	-0.27 *			
	PO	0.04 ns	0.32 **	-0.36 **		
	HL	-0.13 ns	-0.13 ns	-0.12 ns	0.08 ns	
	HO	0.14 ns	-0.05 ns	0.17 ns	-0.1 ns	0.19 ns
0 - 150 m	PA	0.12 ns				
	PC	0.92 ***	-0.17 ns			
	PO	0.02 ns	0.28 *	-0.33 **		
	HL	-0.03 ns	-0.09 ns	-0.02 ns	0.05 ns	
	HO	0.25 *	0.04 ns	0.27 *	-0.13 ns	0.26 *
0 - 250 m	PA	0.09 ns				
	PC	0.94 ***	-0.15 ns			
	PO	0.07 ns	0.17 ns	-0.22 ns		
	HL	-0.01 ns	-0.16 ns	0.02 ns	0.02 ns	
	HO	0.34 **	0.11 ns	0.35 **	-0.16 ns	0.32 **
0 - 500 m	PA	0.06 ns				
	PC	0.96 ***	-0.14 ns			
	PO	0.16 ns	0.14 ns	-0.09 ns		
	HL	0.03 ns	-0.26 *	0.07 ns	0.02 ns	
	HO	0.4 ***	0.09 ns	0.43 ***	-0.19 ns	0.29 *

S3 Partial correlation between the number of codling moths and landscape variables

To assess more precisely the zone of influence of landscape factors, it is necessary to take into account the non-independency of landscape descriptors of two successive buffers. This non independency is due both to the inclusion of smaller buffers in larger ones and to possible spatial autocorrelation of landscape variables. In consequence, we calculated each descriptor in the five non-overlapping rings delimited by the successive buffers. Then, we calculated Spearman partial correlations between the number of codling moths and the value of the descriptor in the ring controlling for the value of the descriptor in the inner buffer. This calculation takes into account both spatial autocorrelation of the landscape variable and correlation between the number of codling moths and the landscape variable in the inner buffer. For example, the partial correlation at 250 m (i.e. with ring 150-250 m) is given by:

$$cor_{250} = \frac{cor(nbCM; D_{150-250}) - cor(nbCM; D_{0-150}) \times cor(D_{0-150}; D_{150-250})}{\left[(1 - cor(nbCM; D_{0-150})^2) \times (1 - cor(D_{0-150}; D_{150-250})^2) \right]^{1/2}}$$

with *nbCM*, the number of codling moths, $D_{150-250}$ values taken by the descriptor in the ring from 150 to 250 m from the border of the orchard and D_{0-150} values of the descriptor in the 150 m wide buffer. Partial correlation coefficient and statistical significance were calculated using SAS (proc CORR).



Partial correlations between the number of codling moths and landscape variables (N=76) in 2006 (circles and full lines) and 2007 (squares and dotted lines). (a) Correlations to the proportion of pomefruit orchards (PP); (b) correlations to the proportion of conventional orchards (PC); (c) correlations to the hedgerow network length index (HL); (d) correlations to the hedgerow network orientation index (HO). The shading of symbols shows the level of statistical significance: black for $P < 0.05$, grey for $0.05 < P < 0.10$, and white for $P > 0.10$.

S4 Summary of the most relevant models including both local and landscape variables after the model selection procedure

Models are ranked according to their AIC value. This table shows only the best models (i.e. with a difference in AIC values smaller than two, relative to the lowest AIC value (220.1)). Landscape variables: proportion of pomefruit orchards (PP); proportion of conventional orchards (PC); proportion of organic orchards (PO); hedgerow network length index (HL); hedgerow network orientation index (HO).

For each model, the blue colour indicates which variable was included. Level of significance: ns: not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

AIC	Year	Plant species	Type of orchard	Plant species x Year	PP ₀₋₁₀₀	PC ₀₋₁₅₀	PO ₀₋₅₀	HL ₀₋₅₀	HO ₀₋₁₅₀	PP ₀₋₁₀₀ x Year	PC ₀₋₁₅₀ x Year	PO ₀₋₅₀ x Year	HL ₀₋₅₀ x Year	HO ₀₋₁₅₀ x Year
220.1	ns	***	ns	ns	**			ns	ns				**	*
220.7	ns	***	ns	ns	**		ns	ns	ns			ns	**	*
221.3	ns	***	ns	ns	ns	ns		ns	ns		ns		*	ns
221.3	ns	***	ns	ns	ns	ns		ns			*		*	
221.4	ns	***	ns	ns	**			ns	ns	ns			*	ns
221.5	ns	***	ns	ns	**		ns	ns	ns	ns		ns	*	ns
221.7	ns	***	ns	ns		**		ns	ns		ns		*	ns
221.8	ns	***	ns	ns	***		ns	ns		ns		*	*	
221.8	ns	***	ns	ns	ns	ns		ns	ns		ns		**	ns
221.9	ns	***	ns	ns	ns	ns		ns	ns		*		*	
222.0	ns	***	ns	ns	ns	ns		ns	ns				*	ns
222.0	ns	***	ns	ns	ns	ns		ns		ns	ns		*	
222.1	ns	***	ns	ns	**		ns	ns	ns				**	*

Conclusion du chapitre 1

Dans cet article, nous avons donc bien identifié des effets d'indice de paysage sur les densités de carpocapse, malgré la pression insecticide localement forte. Ces résultats mettent donc en évidence l'importance de prendre en compte les processus écologiques qui agissent à l'échelle du paysage. Néanmoins, les liens entre les résultats corrélatifs présentés ici et les processus écologiques qui les gouvernent sont difficiles à expliciter avec ce type d'approche. Dans le **chapitre 2**, nous chercherons à explorer ces liens à l'aide d'une approche théorique de modélisation spatiale.

La proportion de vergers hôtes du carpocapse est apparue comme un facteur de paysage influant sur les effectifs de carpocapse. L'hypothèse que nous privilégions pour expliquer cet effet est que les populations situées dans des vergers entourés de nombreux vergers subissent une pression insecticide globalement plus forte. Cette hypothèse est notamment soutenue par le fait que les corrélations sont plus fortes lorsque seuls les vergers conventionnels sont considérés pour calculer l'indice de proportion des vergers dans l'environnement. Ce résultat dessine un paysage qui, du point de vue du carpocapse, serait composé des surfaces d'habitat correspondant aux vergers de pommiers ou de poiriers, cet habitat étant d'autant moins favorable que les méthodes de luttés utilisées sont efficaces et que la densité locale de l'habitat dans l'environnement est forte. C'est cette représentation simplifiée du paysage que nous utiliserons dans le modèle qui sera présenté au **chapitre 2**.

Un autre résultat est que les effectifs de carpocapse étaient reliés aux caractéristiques du réseau de haies, l'orientation de ces haies semblant avoir plus d'effet que leur longueur. Comme cela a été détaillé dans la partie de discussion de l'article, de nombreuses hypothèses peuvent expliquer ce résultat et il ne nous est pas possible de trancher en faveur de l'une ou l'autre à ce stade du travail. Néanmoins, nous pouvons raisonnablement considérer que l'effet de l'orientation moyenne du réseau de haie sur les effectifs est en partie associé au rôle de protection contre le vent, même si les mécanismes de cette action restent à identifier. En revanche, il n'est pas ressorti d'effet de la densité des haies dans les buffers, ce qui aurait été en faveur d'un éventuel rôle des haies dans le processus de régulation naturelle par la faune auxiliaire. Il est cependant possible que ce processus soit faible dans des vergers où les traitements insecticides sont importants. Il est aussi possible que l'échelle de la zone d'étude ne soit pas l'échelle pertinente pour mettre en évidence une éventuelle régulation biologique du

carpocapse, ou plus généralement pour explorer les processus qui régissent les effets des haies sur les populations de ce ravageur. Nous proposerons donc au **chapitre 3** d'effectuer un changement d'échelle en étudiant la répartition spatiale intraparcellaire des larves diapausantes de carpocapse et de rechercher si les caractéristiques locales des haies permettent d'expliquer cette répartition.

Chapitre 2

D'une approche corrélative à la compréhension des mécanismes de dispersion

Dans le **chapitre 1**, nous avons utilisé une approche corrélative pour étudier les effets du paysage sur les effectifs du carpocapse. Nous avons montré que les effectifs de carpocapse sont liés négativement à la proportion de vergers hôtes – c'est-à-dire à la quantité d'habitat – et que les corrélations tendent à être plus fortes lorsque seuls les vergers conventionnels sont considérés – c'est-à-dire des habitats *a priori* moins favorables car soumis à une plus forte pression insecticide. Peut-on expliquer les différences entre l'effet de la proportion en vergers AB et celui de la proportion en vergers conventionnels par un différentiel de croissance entre les populations de ces deux types d'habitats ? Que peut-on déduire concernant le processus de dispersion à partir de cette approche corrélative ? Dans ce second chapitre, nous nous proposons de rechercher, de manière générale, quels sont les facteurs qui déterminent ces corrélations.

Les corrélations entre indices de paysage et effectifs de populations sont susceptibles de traduire à la fois un effet direct de l'organisation spatiale du paysage, mais aussi un effet des paramètres de dispersion de l'organisme étudiée. Par exemple, dans une étude portant sur les effets de la connectivité du paysage sur la répartition spatiale de la diversité des insectes au sein de paysages agricoles, Dieköter et al. (2008) ont montré l'importance de l'interaction entre d'une part la composition et la structure du paysage et d'autre part les capacités de dispersion de l'espèce. Par une approche de modélisation, Fahrig (2001) a également montré

que les effectifs de populations dépendent de l'interaction entre le taux d'émigration et la quantité effective d'habitat dans le paysage lorsque la quantité d'habitat dans le paysage est grande.

En modélisant de manière générique la dynamique spatiale d'une espèce dans un paysage simplifié, nous avons cherché à savoir comment les paramètres de dispersion et la structure du paysage modifient les corrélations. Notamment, nous nous sommes demandés dans quelle mesure les structures de corrélations sont liées, d'une part, à des différences spatiales de qualité d'habitat induisant des différences spatiales de la dynamique locale des populations, et, d'autre part, aux paramètres de dispersion. Nous avons également recherché le lien entre les distances de dispersion et l'échelle de réponse des effectifs à la quantité d'habitat dans l'environnement. Plus précisément, nous avons examiné si la distance de corrélation maximale ou la distance jusqu'à laquelle la corrélation est significative sont de bons indicateurs des paramètres des lois de dispersion modélisées.

La suite du chapitre reprend l'intégralité du manuscrit d'article qui a été soumis dans *Landscape Ecology*.

Linking landscape composition and population abundance. A modelling approach to understand correlative patterns.

Benoît Ricci¹, Pierre Franck¹, Claire Lavigne¹

¹ INRA, UR 1115, Plantes et Systèmes de culture Horticoles, F-84000 Avignon

soumis dans Landscape Ecology

Abstract

Numerous studies attempt to infer knowledge on landscape impacts on a studied species by correlating population abundances to some landscape characteristics. The landscape context of the sampled patch can be characterized by a measure of the amount of habitat(s) present within a given distance (i.e. in a buffer zone). Such measure encompasses information on habitat availability and on the patch connectivity. The intensities and distance of correlations are then tentatively interpreted in terms of demographical traits or ecological preferences of the studied species. However, such interpretation can be difficult as correlations may not only depend on the species biology but also on characteristics of the landscape. Using a simple spatial population model, we investigated the effects of landscape composition (in terms of proportion of high quality habitat) and population dynamics parameters on such correlations. Correlation intensities and the largest distance with significant correlation both largely increased with increasing landscape heterogeneity, i.e. they took their highest values for intermediate proportions of high quality habitat and large differences between high and low quality sites. Contrarily, the distance where the correlation was the largest (D_m) mainly depended on the migration pattern. Consequently, D_m may be an important parameter to provide insight on dispersal characteristics of the studied species. However, we could hardly establish a quantitative link between D_m and simulated dispersal distances. These conclusions plead for a cautious characterization of landscape heterogeneity from the studied species point of view before interpreting correlative patterns between its abundance and landscape composition.

Keywords: Correlation, dispersal, habitat, landscape heterogeneity, metapopulation, migration, modelling, spatial dynamics.

1. Introduction

Understanding population spatial dynamics at the landscape scale is of great interest for diverse ecological questions such as biodiversity conservation (*e.g.* Jeanneret et al. 2003), (Ockinger and Smith 2007 on insects), control of invasive species (*e.g.* Sebert-Cuvillier et al. 2008; McKee et al. 2009) or of crop pests (*e.g.* Bianchi et al. 2006). Following metapopulation theory and some of its derivatives (Jongejans et al. 2008 for a review), population dynamics of species inhabiting complex mosaics of different habitat types may be modeled considering two components: the local demography that depends on habitat quality and the dispersal of individuals among habitats (Dunning et al. 1992). The quality of a habitat may depend on the amount of resource provided and on disturbance events which influence the mortality rate (Moilanen and Hanski 1998). Depending on habitat quality, local populations therefore experience different net growth rates and the carrying capacity may also vary (*e.g.* Henderson et al. 2009). At the landscape scale, movement among habitats depends on the dispersal process which is driven by biological displacement abilities of the species and by the biotic or abiotic determinants of the migration behaviour.

Empirical investigations of the spatial dynamics of species at a landscape scale may be roughly divided in two categories. Population dynamics studies estimate the value of some demographic or behavioural trait of a species and relate it to characteristics of the landscape, such as the proportion of favourable habitat or connectivity among habitat patches. The dispersal of a species may for example depend on the types of habitat that compose the landscape, on the proportion of each type of habitat and on their spatial arrangement (Ricketts 2001; Baguette and Van Dyck 2007; Reeve et al. 2008). Conversely, landscape ecology approaches tend to directly observe the outcome of the dynamics, generally population abundance, and relate its spatial pattern to the composition or structure of the local or surrounding landscape hoping to infer underlying processes.

The landscape context of a habitat patch is classically characterized by a measure of the amount of habitat present within a given distance (a buffer zone). Such measure encompasses information both on the amount of available habitat and on the patch connectivity. It is simple and efficient for explaining colonization events (Bender et al. 2003; Moilanen and Nieminen 2002). It is being widely used by conservation ecologists since some years (*e.g.* Vos and Chardon 1998) and is now used on pests in agrosystems with a view to manage pests at a landscape level (Schmidt et al. 2005; Decante and van Helden 2006; Zaller et al. 2008; Ricci et al. 2009). In such studies, the focus is set on the signs and the intensities of the correlations

between the outcome of the ecological process (population abundance, parasitism, migration rates...) and the composition of the buffers. Some authors also investigate the spatial extent at which correlations arise, calculating correlations for growing areas surrounding sampling patches, possibly correcting for spatial correlation when these are nested (Carriere et al. 2004). Such analyses thus inform on the distance that provides the maximal or farther significant correlation.

Although these approaches are largely based on correlations, the sign or the distances of correlation have tentatively been interpreted respectively in terms of habitat or matrix quality and migration distances/behaviour (Roschewitz et al. 2005; Moser et al. 2009; Ricci et al. 2009). Inferring processes from spatial patterns is in fact classical in ecology and a goal of landscape ecology (Wiegand et al. 1999; Schroder and Seppelt 2006; Jepsen et al. 2005; Turner 2005). Here we attempt to improve the interpretation of these correlation patterns by investigating how their intensity and spatial extent vary for different population dynamics scenario. We simulated the dynamics of a metapopulation in different heterogeneous virtual landscapes composed of two types of more or less favourable habitats. We then investigated the effects of the relative amount of unfavourable habitat, the difference of suitability between the two types of habitats, the dispersal model and the migration rate on the correlative patterns.

2. Model structure

2.1. Landscape composition

In metapopulation models, the landscape often consists of an unfavourable neutral matrix with patches of favourable habitats. Here, we intended to focus on the effect of the density of different types of habitat. In order to keep constant the overall habitat density, we chose a simple situation where the landscape was composed of 400 sites distributed on a regular 20×20 grid. Each site was at 100 distance units from each of its four nearest neighbours. For simplicity, a distance unit was considered to equal one meter in the following. The total area of the virtual landscape was therefore 4km². Each site corresponded either to high quality habitat (sites H) where the local populations had a high growth rate or a high carrying capacity or to low quality habitat (sites L) in which local population had a low growth rate or a low carrying capacity. In order to compare different landscape compositions, the proportion of sites L, pp_L , was either 10%, 25%, 50%, 75% or 90%. Each landscape was therefore

generated with a given proportion of sites L that were randomly distributed on the grid. For each proportion pp_L , five replicate random spatial distributions were used. Thus, for any set of population dynamics parameters, we performed simulations on 25 different virtual landscapes.

2.2. Population growth

Each site hosted a population composed of two individuals at the initial time and then grew logistically during 100 time steps with a growth rate r_H or r_L and a carrying capacity K_H or K_L depending on whether it was a site H or a site L. At each step, a proportion m (the migration rate) of each population migrated from its source population to others according to the defined dispersal rule. Four dispersal models were used.

2.3. Dispersal model

(i) *Stepping stone (Step)*. Individuals that migrate from a given population have an equal probability to move to each one the four nearest populations. This corresponds to a classical two dimensional stepping stone. Since, each site is at 100m from its four nearest neighbours, the average distance of migration is 100m.

(ii) *Twelve nearest neighbours (12nn)*. In this model, individuals that migrate from a given population move with equal probability to each one of the twelve nearest populations, thus corresponding to a maximal distance of 200m from the source population.

(iii) *Long distance migration (2Dt)*. This type of migration intends to simulate a process in which most individuals move to close habitats but a small fraction of them can go much father. We used a bivariate Student's dispersal curb (2Dt) to determine the probability for a dispersing individual from population p_s (source) to arrive in any other population p_t (target). This probability is given by:

$$P(p_s \rightarrow p_t) = \frac{b-1}{\pi a^2} \left(1 + \frac{d^2}{a^2} \right)^{-b}$$

where d is the distance between the source population and the target population, a is a scale parameter and b is a parameter that determines the weight of the tail of the curb. The parameter b was chosen equal to 3.5 so that the tail was heavy enough. Given this value, the parameter a was then set to 300 so that the mean distance of migration was about 200m. Based on this dispersal curb, a probability matrix of size $n_p \times n_p$ ($n_p = 400$ populations) was calculated from the $n_p \times n_p$ distance matrix and was then row-normalized in order that all

leaving individuals from any source population find a target population. At each step, individuals that migrate from a given population move to others according to this normalized probability matrix.

(iv) *Island model*. All individuals that emigrate from a population disperse randomly to other populations. $m \times N(t)$ individuals leave at time t from a population of $N(t)$ individuals and the procedure samples with replacement the $m \times N(t)$ populations that will receive these individuals.

The probability distributions associated to these four models have different average dispersal distances (d). The average dispersal distance progressively increases from the stepping stone model ($d=100$ m) to the island model ($d=1042$ m in a 200×200 m grid), with the twelve nearest neighbours ($d=147$ m) and the $2Dt$ ($d=212$ m) models displaying intermediate average distances of dispersal.

3. Simulation and analyses methods

3.1. Simulation cases

In order to study the effect of the intensity of migration on correlation patterns, we used three different values of migration rate: $m=0.05$, 0.1 or 0.2 . For each of these migration rates, we applied six different sets of local population growth parameters.

Sites H were defined as the reference with a growth rate $r_H=0.07$ and a carrying capacity $K_H=100$ for every simulation. In a first set of simulations, populations in sites L had a growth rate of either $r_L=0.01$, 0.03 or 0.05 with a carrying capacity $K_L=100$. These simulations investigated the effect of the differential growth rate r_H-r_L between the two types of populations and are called further GrE simulations (“Growth rate Effect”). In a second set of simulations, populations in sites L had a carrying capacity of either $K_L=50$ or $K_L=20$ with a growth rate $r_L=0.07$. These simulations dealt with the effect of the differential carrying capacity K_H-K_L between the two types of populations and are called further CcE simulations (“Carrying capacity Effect”). Because landscape heterogeneity depended both on the difference r_H-r_L (or K_H-K_L) and on the proportions of the two habitat types pp_L and $1-pp_L$, we calculated *Het*, the heterogeneity of each landscape as the coefficient of variation of either r or K over all sites. For a given pp_L value, *Het* increased with increasing values of r_H-r_L (or K_H-K_L). For a given value of r_L or K_L , *Het* was maximal for pp_L values of either 50% or 75% (Tableau 8). In order to have a reference configuration, we also included a case with

$r_L=r_H=0.07$ and $K_L=K_H=100$, corresponding to a homogeneous landscape where all populations had exactly the same local dynamics.

All these combinations led to 18 (3×6) different sets of population dynamics parameters for which simulations were run in the 25 landscapes and with each of the four dispersal models described above (18×25×4=1800 simulations in total).

Tableau 8. Landscape heterogeneity Het measured as the coefficient of variation of either r_L or K_L . Maximum value per population dynamic parameter are in bold.

pp_L	GrE simulations			CcE simulations	
	$r_L=0.01$	$r_L=0.03$	$r_L=0.05$	$K_L=20$	$K_L=50$
10	0.09	0.06	0.03	6.3	2.4
25	0.21	0.13	0.06	15	5.4
50	0.39	0.2	0.08	26.7	8.3
75	0.46	0.19	0.07	30	7.5
90	0.34	0.11	0.03	20.6	4.1

3.2. Calculation of surrounding habitat proportion

In each landscape, the overall proportion of habitat L was equal to the expected pp_L value (and thus to 1- pp_L for high quality habitat). However, this proportion varied locally around different sites because of the random attribution of habitat types. As the grid was filled and sites all had a similar area, we used the number of H sites in circles of radius 100, 200, 300, 400 and 500m around each site to describe its landscape context. Consequently, the maximum number of H sites included in these five circles (i.e. when all habitats in the surrounding are of type H) was respectively 4, 12, 28, 48 and 80.

3.3. Correlations between habitat proportion and the number of individuals

We calculated Spearman correlations between the number of individuals after 100 time steps in each population and the number of H sites in the five successive buffers, using only the 100 populations situated at more than 500m from the border of the grid to avoid border effects. However, because of the inclusion of small buffers in large ones, the number of sites H calculated in one buffer was not independent from the number of sites H calculated in the previous buffer. We, thus, calculated Spearman partial correlations between the number of individuals after 100 time steps and the number of H sites in each buffer controlling for both (i) spatial autocorrelation of the landscape variable and (ii) correlation between that number of individuals and the landscape variable in the inner buffer (Carrière et al., 2004). Simple and

partial correlation coefficient and statistical significance were calculated using SAS (proc CORR, SAS 9.01, SAS Institute, Cary, NC, USA).

3.4. Statistical analyses

To visually inspect correlations patterns, we plotted together the five replicated correlations obtained per set of population dynamics parameters, type of dispersal, and proportion of L habitat for each buffer width. The mean of the five values of the correlation coefficient were plotted against the corresponding buffer width.

For each simulation, we recorded the value r_{max} of the highest correlation coefficient. We also recorded the distance D_m which provided this correlation r_{max} and the largest distance D_s at which a significant correlation occurred (D_s was set at 0 when no correlation was significant). We analysed the effects of the model parameters on these three output variables r_{max} , D_m and D_s using analyses of variance (proc GLM, SAS 9.01, SAS Institute, Cary, NC, USA). The explanatory variables were thus (i) m , the migration rate, (ii) pp_L the proportion of low quality habitat, (iii) the dispersal model, and (iv) alternatively r_L , the growth rate of populations in habitat L for the 900 GrE simulations or K_L , the carrying capacity of populations in habitat L for the 600 CcE simulations

4. Results

The final number of individuals was on average lower in populations inhabiting sites L than sites H, which was expected (Figure 13). This difference increased with either the difference of growth rates ($r_H - r_L$) in GrE simulations or the difference of carrying capacity ($K_H - K_L$) in CcE simulations. Conversely, this difference decreased with increasing migration rate, meaning that migration tended to homogenize the spatial distribution of individuals. The final number of individuals also decreased with increasing proportion of habitat L (pp_L), both for populations on L and H sites. In GrE simulations, this effect of pp_L was greater when r_L decreased. There was little effect of the model of dispersal on the number of individuals except for the 2Dt dispersal model which provided higher numbers.

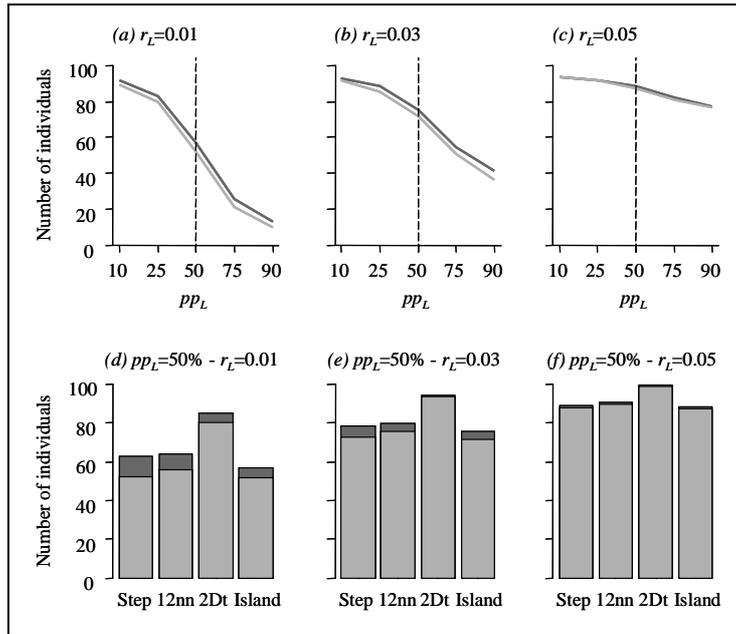


Figure 13. Final number of individuals in populations H (dark grey) and in populations L (light grey) for the GrE simulations exploring the growth rate effect with $m=0.2$. Graphics show the effect of pp_L with $r_L=0.01$ (a), 0.03 (b) or 0.05 (c) in case of an island dispersal model. Histograms compare the different dispersal models (*Island*, *Step*, *12nn* or *2Dt*) for $pp_L=50\%$ with $r_L=0.01$ (d), 0.03 (e) or 0.05 (f).

4.1. Correlations between population sizes and the surrounding amount of H habitat

In general, correlations between population sizes and the surrounding amount of H habitat were positive except for the island dispersal model where correlations were almost always close to zero and the proportion of significant correlations was about 7%, which is close to what is expected by chance.

In GrE simulations (Figure 14 for $r_L=0.01$), correlations were almost always positive. They were largest for the stepping stone dispersal model and increased with the migration rate. They were somewhat smaller for the twelve nearest neighbours model and still increased with migration rate but only in particular cases ($pp_L \leq 50\%$ and $r_L=0.01$ or 0.03). Finally, correlations were smallest for the 2Dt dispersal model: correlations were also positive but only significant for $pp_L \geq 50\%$ and $r_L=0.01$ or 0.03, i.e. for the largest landscape heterogeneities. The same pattern was observed in CcE simulations except that correlations were generally weaker and thus tended to be generally non significant with the 2Dt dispersal model (Figure supplementary material).

In GrE simulations, the maximal correlation value r_{max} of either simple or partial correlations increased with landscape heterogeneity (smallest r_L and pp_L of 50% or 75%,

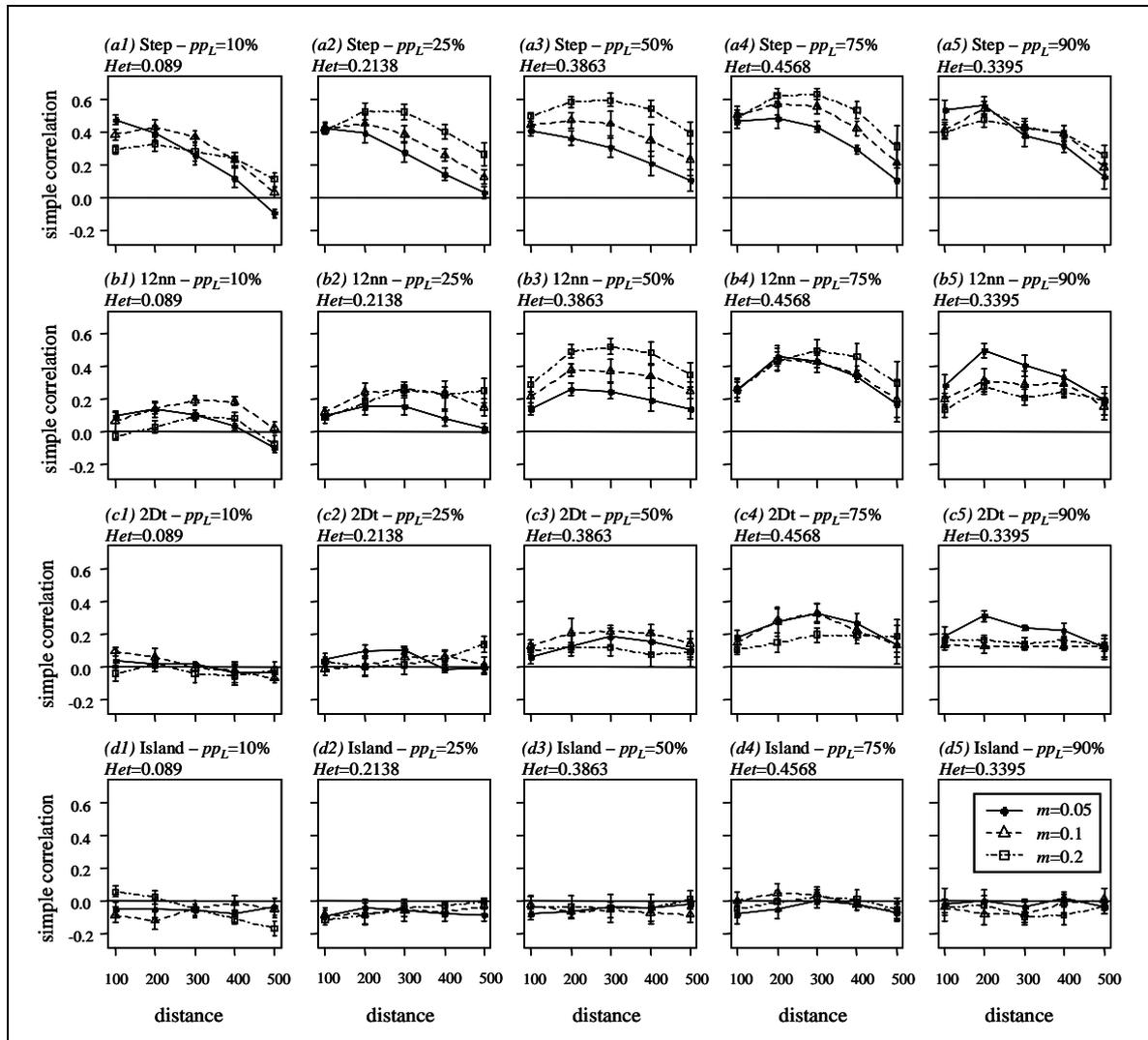


Figure 14. Simple correlations between the number of individuals and the amount of H habitat as a function of the distance (buffer width) used to calculate the amount of H habitat. All results shown in this figure are from simulations with $r_L=0.01$ (GrE simulations). The dispersal model are *Step*, (a1 to a5), *12nn* (b1 to b5), *2Dt* (c1 to c5) or *Island* (d1 to d5) with the five values of pp_L (10, 25, 50, 75 and 90%) in each case. In each graph, the three curbs represent the three migration rates: $m=0.05$ (circles and solid lines), 0.1 (triangles and dotted lines) or 0.2 (squares and scattered lines). *Het* corresponds to the landscape heterogeneity. Bars indicate the standard error of the correlation values for the five repetitions.

Tableau 9). It was also largely affected by the dispersal model and decreased from the stepping stone to the twelve nearest neighbours and the 2Dt migration models (i.e. with increasing migration distance). It was on the contrary little affected by the migration rate. In CcE simulations, the dispersal model was the main factor affecting r_{max} , which, similarly, decreased with increasing migration distance (Tableau 10).

4.2. Farthest significant distance (D_s)

The farthest significant distance D_s mainly depended on landscape heterogeneity (through r_L and pp_L) for GrE simulations (Tableau 9) and on migration for CcE simulations (Tableau 10). Simple correlations generally provided larger D_s values than partial correlations. D_s increased with increasing heterogeneity. It also tended to increase with migration rate (e.g. $D_s = 154\text{m}$, 214m and 254m for CcE simulations for $m=0.05$, 0.10 and 0.20 respectively). Conversely, its behaviour with respect to the ranking of average dispersal distances was not consistent as it decreased with increasing average dispersal distance (i.e. from the *step* type to *12nn* and the *2Dt* dispersal models). This inconsistency was still observed when simulations with $D_s=0$ (no significant correlation) were retrieved from the analyses (not shown).

4.3. Distance of the maximal correlation (D_m)

In GrE simulations, the distance of the maximal correlation D_m was mainly affected by the dispersal model and migration rate (largest F values). For both GrE and CcE simulations and for both simple and partial correlations, D_m increased with increasing average dispersal distance (e.g. for GrE simulations and simple correlations, $D_m = 224\text{m}$, 293m and 308m for the *stepp*, *12nn* and *2Dt* dispersal models respectively). D_m also increased with the migration rate (e.g. again for GrE simulations and simple correlations, $D_m = 258\text{m}$, 277m and 306m for $m=0.05$, $m=0.1$ and $m=0.2$). This last effect of the migration rate was particularly large for the stepping stone dispersal model (Figure 15).

5. Discussion

Using a simulation model, we showed that the intensity and extent of correlations between local population sizes and the surrounding amount of favourable habitat depended on local dynamics components, migration and landscape characteristics. The impact of migration and population dynamics on a species distribution has been a topic of research for some years.

Tableau 9. Anova on the maximal correlation (r_{max}), the farther significant distance (D_s) and the distance of the maximal correlation (D_m) in GrE simulations. The means \pm standard error indicate the value of correlation r_{max} and the distance (m) for D_s and D_m . Although the minimal distance considered in the model is 100 m, distances lower than 100 m sometimes appear. They are due to cases with no significant correlations for which we set the farthest significant distance at 0. ns: not significant; *, $p<0.05$; **, $p<0.01$; ***, $p<0.001$.

Var.	Parameter	Simple correlations				Partial correlations			
		DF	F	Param. value	Means+ste	DF	F	Param. value	Means+ste
r_{max}	m	2	0.04 ns	0.05	0.188 \pm 0.014	2	0.25 ns	0.05	0.153 \pm 0.014
				0.1	0.188 \pm 0.015			0.1	0.143 \pm 0.014
				0.2	0.185 \pm 0.016			0.2	0.146 \pm 0.014
	r_L	2	27.23 ***	0.01	0.229 \pm 0.016	2	15.04 ***	0.01	0.182 \pm 0.015
				0.03	0.197 \pm 0.016			0.03	0.155 \pm 0.014
				0.05	0.135 \pm 0.012			0.05	0.105 \pm 0.012
	ppL	4	37.71 ***	10	0.084 \pm 0.015	4	17.77 ***	10	0.056 \pm 0.015
				25	0.138 \pm 0.018			25	0.143 \pm 0.016
				50	0.231 \pm 0.019			50	0.187 \pm 0.017
				75	0.254 \pm 0.022			75	0.194 \pm 0.021
				90	0.230 \pm 0.019			90	0.158 \pm 0.018
	$mtyp$	3	437.22 ***	Step	0.454 \pm 0.010	3	236.02 ***	Step	0.384 \pm 0.011
				12nn	0.262 \pm 0.013			12nn	0.178 \pm 0.014
				2Dt	0.094 \pm 0.013			2Dt	0.064 \pm 0.013
				Island	-0.05			Island	-0.025
D_s	m	2	0.54 ns	0.05	206 \pm 12	2	0.14 ns	0.05	172 \pm 11
				0.1	225 \pm 12			0.1	183 \pm 11
				0.2	225 \pm 13			0.2	177 \pm 11
	r_L	2	32.86 ***	0.01	265 \pm 12	2	26.76 ***	0.01	215 \pm 11
				0.03	232 \pm 12			0.03	189 \pm 11
				0.05	159 \pm 12			0.05	127 \pm 10
	ppL	4	29.70 ***	10	121 \pm 12	4	21.80 ***	10	118 \pm 13
				25	162 \pm 14			25	133 \pm 13
				50	258 \pm 17			50	181 \pm 13
				75	283 \pm 16			75	261 \pm 16
				90	270 \pm 17			90	193 \pm 14
	$mtyp$	3	169.02 ***	Step	385 \pm 9	3	116.41 ***	Step	300 \pm 11
				12nn	268 \pm 14			12nn	211 \pm 13
				2Dt	142 \pm 14			2Dt	120 \pm 12
				Island	80 \pm 10			Island	78 \pm 10
D_m	m	2	10.42 ***	0.05	258 \pm 7	2	2.19 ns	0.05	245 \pm 8
				0.1	277 \pm 8			0.1	236 \pm 8
				0.2	306 \pm 8			0.2	255 \pm 8
	r_L	2	0.11 ns	0.01	279 \pm 7	2	2.02 ns	0.01	240 \pm 8
				0.03	282 \pm 8			0.03	238 \pm 8
				0.05	279 \pm 8			0.05	257 \pm 8
	ppL	4	0.91 ns	10	284 \pm 11	4	3.24 *	10	274 \pm 11
				25	272 \pm 10			25	249 \pm 10
				50	268 \pm 9			50	223 \pm 9
				75	291 \pm 10			75	241 \pm 10
				90	285 \pm 10			90	238 \pm 10
	$mtyp$	3	16.62 ***	Step	224 \pm 10	3	76.09 ***	Step	144 \pm 6
				12nn	293 \pm 8			12nn	261 \pm 9
				2Dt	308 \pm 6			2Dt	284 \pm 9
				Island	296 \pm 10			Island	292 \pm 9

Somewhat more recently, authors have attempted to link this spatial structure to some landscape characteristics. A number of approaches have been used, based on maps (e.g. Perry 1998) or measures of association between population and landscape characteristics (e.g. distance to nearest habitat, patch connectivity ... , Tischendorf 2001). We chose here to focus on correlations between population abundance and the amount of favourable sites in surrounding buffers as this has been recently advocated (Tischendorf 2001). Assessing the amount of habitat in buffers surrounding focal patches is indeed recognized as a potentially easy and efficient way of informing on the population dynamics of a species. Following classical ecological theories, small isolated habitat patches would host fewer individuals on average, although this may depend on the species trophic level (Holt et al. 1999). Correlations between the amount of different land covers in buffers and population abundances are thus sometimes calculated, hoping to infer which land cover could be considered as favourable habitat for the study species (Schmidt et al. 2005).

Our results confirm that this inference can generally be made as most correlations with the amount of high quality habitat were positive. However, this effect could not be detected in all situations. First, it decreased with decreasing landscape heterogeneity, measured as the coefficient of variation of habitat quality. Correlations were, in particular, higher for 50% or 75% of low quality habitat, where heterogeneity was the highest. Second, it was masked when migration occurred over long distances, i.e. for the island or the 2Dt dispersal model notably in some cases of high proportions of high quality habitat.

Both these results were expected to some extent as long distance migration breaks up spatial structures and landscape heterogeneity is necessary for correlations to arise. However, it is worth underlying that the relatively small amount of long distance dispersal modelled in the 2Dt dispersal model was sufficient to largely reduce correlations. Overall, correlation intensities were hardly affected by the migration rate in GrE simulations and to a much lesser extent than by the dispersal model in CcE simulations. This may be explained by the two well known classical effects of migration with opposite expected impacts on correlations.

Migration homogenizes population abundances among sites through the exchange of individuals as more individuals migrate on average from large populations to small populations than the opposite (e.g. Bowler and Benton 2009). This homogenisation is expected to reduce correlations as all sites tend to have similar population sizes. However, if migration is restricted to neighbours, it may generate a spatial structure in population abundances: populations close to high quality habitat would tend to have higher abundances (e.g. Ockinger and Smith 2007), thus increasing the correlations. This second effect was

Tableau 10. Anova table for the maximal correlation (r_{max}), the largest significant distance (D_s) and the distance of the maximal correlation (D_m) in CcE simulations. The means \pm standard error indicate the value of correlation r_{max} and the distance (m) for D_s and D_m . Although the minimal distance considered in the model is 100m, distances lower than 100m sometimes appear (indicated in italic). They are due to cases with no significant correlations for which we set the last significant distance at 0 the variable. ns: not significant; *, p<0.05; **, p<0.01; ***, p<0.001.

Var.	Parameter	Simple correlations				Partial correlations			
		DF	F	Param. value	Means+ste	DF	F	Param. value	Means+ste
r_{max}	m	2	12.61***	0.05	0.157 \pm 0.018	2	4.67 *	0.05	0.133 \pm 0.018
				0.1	0.199 \pm 0.018			0.1	0.161 \pm 0.019
				0.2	0.224 \pm 0.019			0.2	0.187 \pm 0.019
	K_L	1	26.06***	20	0.222 \pm 0.015	1	25.79 **	20	0.197 \pm 0.015
				50	0.165 \pm 0.014			50	0.123 \pm 0.015
				<i>10</i>	0.211 \pm 0.027			<i>10</i>	0.188 \pm 0.027
	pp_L	4	1.56 ns	25	0.186 \pm 0.026	4	2.48	25	0.184 \pm 0.023
				50	0.172 \pm 0.020			50	0.130 \pm 0.022
				75	0.205 \pm 0.022			75	0.142 \pm 0.026
				90	0.194 \pm 0.021			90	0.156 \pm 0.023
				<i>10</i>	0.194 \pm 0.021			<i>10</i>	0.156 \pm 0.023
	$mtyp$	3	504.79***	Step	0.472 \pm 0.009	3	235.34 *	Step	0.445 \pm 0.013
12nn				0.291 \pm 0.012	12nn			0.202 \pm 0.017	
2Dt				0.123 \pm 0.013	2Dt			0.075 \pm 0.016	
Island				-0.1	Island			-0.067	
D_s	m	2	15.40***	0.05	154 \pm 12	2	3.78*	0.05	168 \pm 14
				0.1	214 \pm 13			0.1	191 \pm 14
				0.2	254 \pm 14			0.2	215 \pm 14
	K_L	1	12.65***	20	232 \pm 11	1	4.30*	20	207 \pm 12
				50	182 \pm 11			50	176 \pm 11
				<i>10</i>	188 \pm 17			<i>10</i>	175 \pm 19
	pp_L	4	3.35 *	25	209 \pm 16	4	6.86***	25	189 \pm 17
				50	198 \pm 18			50	172 \pm 18
				75	252 \pm 18			75	264 \pm 19
				90	187 \pm 17			90	157 \pm 16
				<i>10</i>	187 \pm 17			<i>10</i>	157 \pm 16
	$mtyp$	3	98.68***	Step	329 \pm 10	3	59.52***	Step	288 \pm 14
12nn				270 \pm 15	12nn			238 \pm 15	
2Dt				130 \pm 15	2Dt			136 \pm 16	
Island				98 \pm 14	Island			103 \pm 14	
D_m	m	2	1.16 ns	0.05	233 \pm 10	2	0.29 ns	0.05	235 \pm 10
				0.1	242 \pm 9			0.1	240 \pm 10
				0.2	246 \pm 9			0.2	229 \pm 10
	K_L	1	1.54 ns	20	245 \pm 8	1	0.12 ns	20	232 \pm 8
				50	235 \pm 8			50	236 \pm 8
				<i>10</i>	218 \pm 11			<i>10</i>	219 \pm 13
	pp_L	4	1.71 ns	25	251 \pm 12	4	1.39 ns	25	227 \pm 12
				50	241 \pm 12			50	241 \pm 13
				75	246 \pm 12			75	251 \pm 14
				90	245 \pm 13			90	234 \pm 14
				<i>10</i>	245 \pm 13			<i>10</i>	234 \pm 14
	$mtyp$	3	65.17***	Step	137 \pm 5	3	82.23***	Step	115 \pm 5
12nn				247 \pm 8	12nn			236 \pm 10	
2Dt				285 \pm 11	2Dt			294 \pm 12	
Island				291 \pm 12	Island			292 \pm 12	

predominant for intermediate proportions of high quality sites and migration among neighbours, resulting in higher correlations for higher migration rates in these situations (Figure 14 and supplementary material).

One of our goals was also to identify some properties of correlations that could be helpful to infer population dynamics parameters of the study species. A main result is that the distance of maximal correlation D_m mainly depended on migration parameters while the largest significant distance D_s mainly depended on landscape heterogeneity. Further, D_m globally increased with the average distance of dispersal, from the stepping stone to the island dispersal models, whereas D_s did not behave consistently in that respect. However, D_m provided moderately good quantitative estimation of the distance of dispersal and was somewhat higher than the theoretical mean of the dispersal distance for the three migration models that provided the most significant correlations (i.e. excluding the island model). The value of D_m also tended to increase with the migration rate, meaning that D_m also partly includes some information about the intensity of migration (Figure 15). Using partial correlations that account for correlations among successive buffers did not provide different conclusions, but mean dispersal distances were generally reduced and closer to those used for simulation. This reduction was also observed on empirical data (e.g. by Carriere et al. 2004; Ricci et al. 2009). To conclude, our results provide some evidence that the maximal distance of correlation D_m rather than the farthest significant distance D_s may be relevant to compare dispersal distances among organisms over a landscape.

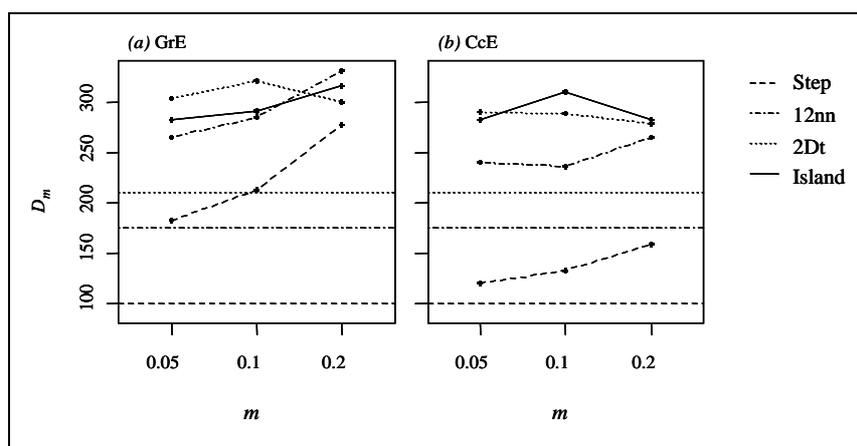


Figure 15. Mean values of D_m (partial correlation) for the three intensities of migration (m) and the four dispersal models in GrE simulations (a) and CcE simulations (b). Horizontal lines indicate the average dispersal distance used for simulations for each dispersal model except for the island model.

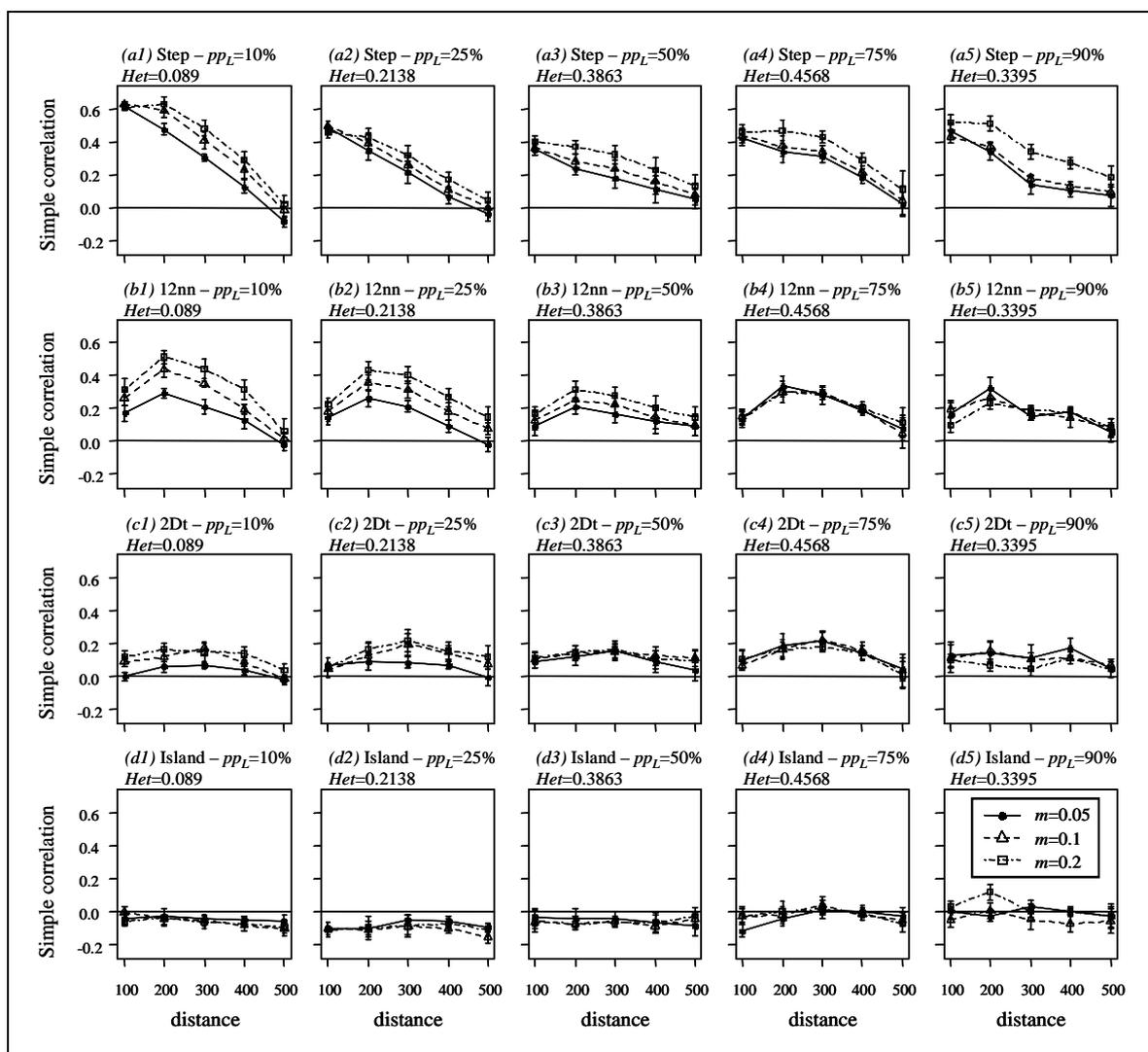
As in every simulation study, our model is based on assumptions that may have impacted the results. There are numerous ways for modelling spatial population dynamics (Jongejans et al. 2008 for a review). Here, the model corresponds to the dynamics of an annual species with growing populations during the favourable season and large death rates in winter that set populations to equally low levels at the beginning of the following year. This population dynamics mimics that of many pest arthropods. It is also having arthropods in mind that we did not model individuals but populations. Finally, we modelled the landscape as covered with two types of randomly distributed habitats that both allowed population growth. Models built to study the influence of land cover structure on populations generally either consider two land cover categories acting either as source or sink, or habitat and matrix (e.g. classical metapopulation models), or more rarely three categories, favourable habitat, unfavourable habitat and matrix (Wiegand et al. 2005). The choice of modelled land cover categories obviously has an impact on the final population abundance (Wiegand 1999). However, it is unlikely that our conclusion about the role of landscape heterogeneity, in particular its importance for the value of D_s , would be modified had we modelled a landscape made of a matrix (associated to a given mortality rate) together with the two habitat types. Indeed, the matrix quality would have been yet another component of landscape heterogeneity (Kie et al. 2002; Umetsu et al. 2008). It is also likely that correlations would have been strongest if low quality sites had been sinks. Making these choices allowed us to specifically focus on a few parameters that may influence correlations between population abundance and composition of habitats in buffers and in particular, migration patterns. Finally, we did not investigate here the effect of the spatial distribution of the two types of sites although it may also have major effects on species dynamics (Dunning et al. 1992), and, above a certain value, possibly even more than the amount of habitat on population density at the equilibrium (Hiebeler 2000).

Acknowledgments

We are very grateful to Alain Franc and Etienne Klein who provided useful advice on modelling spatial dynamics and insect dispersal. This work was supported by the ECOGER programme ('Ecco des Vergers') and a doctoral grant to BR funded by INRA and the PACA region.

Supplementary materials

Simple correlations between the number of individuals and the amount of H habitat as a function of the distance (buffer width) used to calculate the amount of H habitat. All results shown in this figure are from simulations with $K=50$ (CcE simulations). The dispersal model are *Step*, (*a1* to *a5*), *12nn* (*b1* to *b5*), *2Dt* (*c1* to *c5*) or *Island* (*d1* to *d5*) with the five values of pp_L (10, 25, 50, 75 and 90%) in each case. In each graph, the three curbs represent the three migration rates: $m=0.05$ (circles and solid lines), 0.1 (triangles and dotted lines) or 0.2 (squares and scattered lines). *Het* corresponds to the landscape heterogeneity. Bars indicate the standard error of the correlation values for the five repetitions.



Chapitre 3

Effets de composantes paysagères sur l'hétérogénéité spatiale des effectifs à l'échelle du verger

1. Introduction

Dans le **chapitre 1**, par une approche corrélative menée sur l'étendue de la zone d'étude, nous avons mis en évidence l'effet de la structure du réseau de haies sur les effectifs de carpocapse dans les vergers. Plus précisément, l'indice de description de l'orientation moyenne de ce réseau est apparu plus explicatif des effectifs du ravageur que la variable indiquant la quantité de ces haies et intégrant la longueur du réseau. Une particularité climatique de la zone d'étude est la présence fréquente du mistral, vent fort soufflant du nord vers le sud. L'orientation moyenne du réseau de haies semble donc intervenir fortement dans la protection des vergers, avec un impact sur la dynamique des populations de carpocapse, même si les mécanismes qui entrent en jeu sont difficiles à expliciter.

Il a souvent été mis en avant le rôle des haies de bordure de parcelle dans la facilitation du processus de régulation des ravageurs par la faune auxiliaire (e.g. Miliczky et Horton 2005). Les haies, qui sont des zones de végétation peu ou pas traitées, peuvent en effet servir d'habitat, de zone de ponte ou fournir des ressources complémentaires à des espèces prédatrices ou parasitoïdes de ravageurs. Concernant le carpocapse, il a été montré qu'en absence d'insecticides, les œufs de ce ravageur peuvent être parasités par de nombreuses

espèces, même si le taux de parasitisme est toujours faible dans les vergers traités (Pinto et al. 2002). L'absence d'effet de la densité de haies sur les effectifs de carpocapse dans l'étude menée à l'échelle de l'ensemble de la zone ne nous a pas permis de mettre en évidence le rôle des haies dans la régulation naturelle du carpocapse. Comme cela a été évoqué en conclusion du **chapitre 1**, il est possible que cet effet, s'il existe, soit en grande partie masqué par la forte pression insecticide présente dans les vergers. Mais il est aussi possible que l'étendue du bassin versant ne soit pas l'échelle pertinente pour appréhender ce processus.

Comme nous l'avons présenté en introduction générale, la question de la définition du paysage et de l'échelle à considérer dépend de l'organisme étudié mais aussi de la question à traiter. Nous proposons dans ce chapitre d'approfondir la question de l'effet des haies sur les populations de carpocapse en effectuant un changement d'échelle qui consiste à passer de l'étendue du bassin versant à celle du verger. Nous introduirons pour cela une description plus détaillée de la structure et de la composition de haies que nous ne l'avons fait au **chapitre 1**, en considérant notamment des caractéristiques physiques comme leur hauteur ou leur porosité, ainsi que des caractéristiques écologiques comme leur composition en espèce végétales arbustives.

Un certain nombre d'observations et de connaissances empiriques du terrain semblent indiquer que la répartition intra parcellaire des carpocapses n'est pas toujours homogène. Notamment, de nombreux producteurs ont constaté des dégâts plus importants sur les bordures de verger (Steiner 1940). Dans les études de captures re-capture, il est régulièrement observé que certains individus sont capturés hors du vergers où a été effectué le lâcher, et souvent en bordure d'un verger hôte voisin voire même en lisière de forêt (Mani et Wildbolz 1977, Judd et al. 2004, Trematerra et al. 2004 ; cf. **Introduction** page 29). Ce comportement dans le déplacement des adultes, et donc potentiellement des femelles fécondées, pourrait conduire à des pontes plus nombreuses en bordure de vergers. Cependant, peu d'études ont traité spécifiquement de la répartition spatiale intra verger de l'inoculum de carpocapse, c'est-à-dire des effectifs de larves diapausantes.

Dans ce chapitre nous aborderons les questions suivantes :

- Comment détecter de manière fiable et efficace de l'hétérogénéité dans la répartition spatiale intra verger des larves diapausantes de carpocapse ?

- Y a-t-il une agrégation spatiale de ces larves au sein des vergers cibles de la zone d'étude ?
- La répartition spatiale est-elle stable d'une année sur l'autre ?
- L'hétérogénéité intra parcellaire peut-elle s'expliquer, au moins en partie, par le contexte paysager local des vergers et notamment par les caractéristiques des haies ?

2. Méthodologie pour l'analyse de la répartition spatiale intra verger des effectifs de carpocapse

*Cette étude méthodologique, réalisée en collaboration avec l'unité Biostatistique et Processus Spatiaux, et qui a donné lieu au développement d'une nouvelle méthode, est présentée de manière plus détaillée en **annexe 1** dans l'article « A spatial analysis of count data based on comparison of density maps »*

L'analyse de répartitions spatiales d'effectifs de population est une question centrale en écologie et de nombreuses méthodes existent pour traiter de cette question. Le choix de la méthode va dépendre du type de données, et de l'hypothèse écologique que l'on souhaite tester. Dans le cas le plus fréquent, la forme de la distribution des données n'est pas connue a priori et le test d'hypothèse s'appuie sur des méthodes statistiques non paramétriques, par exemple à l'aide de permutations (Manly 1991, Mielke et Berry 2001). L'hypothèse que nous souhaitons tester ici est : y a-t-il une hétérogénéité dans la répartition spatiale intra verger des effectifs de carpocapse ?

La méthode la plus utilisée en écologie pour rechercher des hétérogénéités spatiales dans des données de comptage est la méthode SADIE (Spatial Analysis by Distance IndicEs, Perry 1998, Perry et al. 1999). Le paragraphe suivant présente une brève description de cette méthode et expose les problèmes rencontrés lors d'une analyse préliminaire de nos données avec SADIE.

2.1. Description succincte de la méthode SADIE

On s'intéresse à un jeu de données « type », constitué de mesures d'effectifs réalisés sur n_e sites d'échantillonnage dont on connaît les coordonnées cartographiques. On note $\mathbf{S} = (s_k, k=1, \dots, n_e)$ l'ensemble des sites, $\mathbf{X} = (X_k, k=1, \dots, n_e)$ le jeu de données d'effectifs et $\{(x_k, y_k), k=1, \dots, n_e\}$ les coordonnées associées.

La statistique T_S utilisée par SADIE mesure l'éloignement (statistique) de la distribution spatiale observée à une distribution spatiale uniforme. Elle est calculée comme le minimum de la somme des distances à parcourir par chaque individu pour obtenir sur chaque site un nombre identique d'individus (non nécessairement entier). On note T_{obs} la valeur $T_S(\mathbf{X})$ calculée sur le jeu de données observé \mathbf{X} .

La méthode SADIE est basée sur un test non paramétrique de l'hypothèse nulle H_0 : « \mathbf{X} est spatialement uniforme ». Pour ce test, les mesures d'effectifs sont permutées sur l'ensemble des positions des sites et la statistique $T_\tau = T_S(\mathbf{X}_\tau)$ est calculée sur le jeu de données permutées \mathbf{X}_τ . Un grand nombre n_p de permutations indépendantes est ainsi réalisé, conduisant à une distribution empirique $\{T_\tau, \tau=1, \dots, n_p\}$. Un écart supérieur et significatif de T_{obs} par rapport à cette distribution permettra de rejeter l'hypothèse H_0 et donc de conclure à une agrégation des effectifs. Nous utiliserons de manière classique la p-valeur associée au risque de première espèce pour conclure ou non à une hétérogénéité de la répartition spatiale des effectifs.

La description détaillée de SADIE a été faite par Perry (Perry 1998, Perry et al. 1999).

2.2. Analyses préliminaires de la répartition spatiale intra verger des larves de carpocapse à l'aide de la méthode SADIE

Dans un premier temps, la méthode SADIE a été appliquée aux effectifs de larves diapausantes collectées en 2006 sur certains vergers cibles de la zone d'étude (cf. page 48). En comparant les résultats fournis par SADIE aux cartes d'effectifs, nous avons rapidement constaté dans cette analyse préliminaire que la méthode SADIE était sensible aux effets de bord et à la forme des vergers. En effet, pour des vergers d'effectifs totaux proches et dont la cartographie semblait montrer une évidente agrégation des larves, la méthode SADIE donnaient des résultats assez différents selon que les larves étaient regroupées en bordure ou au centre, et selon que l'agrégat se situait à proximité du petit ou du grand côté du rectangle constitué par le verger.

Afin de pouvoir appliquer une méthode unique sur l'ensemble des vergers cibles, quelle que soit leur forme, nous avons recherché une méthode moins sensible aux effets de bord et à la forme des vergers. La méthode proposée, intitulée DMBS (Density Metric Based Statistics)

utilise une statistique basée sur une comparaison de cartes de densité. La pertinence de cette méthode a été évaluée par analyse de son comportement dans des cas théoriques simples, et comparativement à SADIE.

2.3. Présentation de la méthode DMBS

On considère toujours des mesures d'effectifs $\mathbf{X} = (X_k, k=1, \dots, n_e)$ sur n_e sites de coordonnées $\{(x_k, y_k), k=1, \dots, n_e\}$. On notera \mathbf{D} le domaine spatial considéré (dans le cas d'application présenté ici, \mathbf{D} représente le verger).

2.3.1. Interpolation

Dans une première étape, les effectifs \mathbf{X} sont interpolés sur une grille rectangulaire dont les lignes et les colonnes sont respectivement orientées est-ouest et nord-sud, et qui contient l'enveloppe géographique des n_e sites. On note δ le pas et n_G le nombre de nœuds de la grille. On définit également $\mathbf{G} = (g_l, l=1, \dots, n_G)$ l'ensemble des nœuds et $\{(x_l, y_l), l=1, \dots, n_G\}$ leurs coordonnées. La méthode d'interpolation utilisée est une interpolation sur noyau. Nous avons utilisé un noyau carré qui à tout couple de coordonnées (x_A, y_A) associe la fonction définie par :

$$\begin{cases} K(x_A, y_A) = C_1 \exp\left(-\left(\frac{1}{1-x_A^2} + \frac{1}{1-y_A^2}\right)\right) & \text{si } -1 \leq x_A, y_A \leq 1, \\ K(x_A, y_A) = 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

avec C_1 tel que : $\int_{-1}^{+1} \int_{-1}^{+1} K(x, y) dx dy = 1$

L'interpolation donne comme estimation de l'effectif en chaque point de la grille :

$$\hat{p}_h(g_l) = \frac{\sum_{k=1}^{n_e} K_h(g_l, s_k) X_k}{\sum_{k=1}^{n_e} X_k} \quad \text{où} \quad K_h(g_l, s_k) = \frac{K\left(\frac{x_l - x_k}{h}, \frac{y_l - y_k}{h}\right)}{\int_{\mathbf{D}} K\left(\frac{x_l - x_k}{h}, \frac{y_l - y_k}{h}\right) dx_k dy_k}$$

L'intégrale au dénominateur introduit une correction en bordure qui permet de tenir compte du fait que les points de la grille hors du domaine \mathbf{D} sont plus éloignés des sites d'échantillonnages $\{s_k\}$. Le paramètre h est un paramètre de fenêtrage (ou d'échelle) qui définit la distance spatiale de lissage. En variant la valeur de h pour le calcul des cartes de

densité, il est possible d'explorer à quelles échelles spatiale apparaît une éventuelle hétérogénéité de répartition des effectifs.

2.3.2. Statistique utilisée pour comparer deux cartes de densité

La statistique utilisée dans la méthode DMBS repose sur la comparaison de deux cartes de densité à l'aide de la distance d'Hellinger. Pour mesurer la distance de la répartition spatiale des effectifs à l'homogénéité, la carte de densité d'effectifs donnée par $\hat{p}_h(g_l)$ est comparée à la carte de densité des sites d'échantillonnages donnée par $\hat{q}_h(g_l)$, définie exactement comme $\hat{p}_h(g_l)$ sauf que $\forall k \in [1, n_e], X_k = 1$. La statistique utilisée pour comparée ces deux cartes est donnée par :

$$T_H(\mathbf{X}) = \frac{\delta}{\sqrt{2}} \left(\sum_{g_l \in \mathbf{G} \cap \mathbf{D}} \left(\sqrt{\hat{p}_h(g_l)} - \sqrt{\hat{q}_h(g_l)} \right)^2 \right)^{1/2} \quad \text{Equation 1}$$

2.3.3. Test de l'hypothèse d'homogénéité par permutation des données d'effectifs

Le test par permutation qui a été utilisé pour la méthode DMBS est le même que celui présentée au paragraphe 2.1. concernant la méthode SADIE.

2.3.4. Utilisation de la méthode DMBS pour comparer deux répartitions spatiales d'effectifs

Compte tenu de sa construction, la méthode DMBS peut également être utilisée pour comparer deux répartitions spatiales d'effectifs :

$$\mathbf{X}_1 = (X_k^1, k=1, \dots, n_e^1) \quad \text{et} \quad \mathbf{X}_2 = (X_k^2, k=1, \dots, n_e^2)$$

sur un même domaine D (par exemple deux années d'échantillonnages). Il n'est pas nécessaire pour cela que les sites soient les mêmes pour les deux jeux de données et on aura

dans le cas général deux ensembles de sites : $S1 = (s_k^1, k=1, \dots, n_e^1)$ et $S2 = (s_k^2, k=1, \dots, n_e^2)$.

La statistique est alors utilisée pour comparer deux cartes de densités définies respectivement par :

$$\hat{p}_h(g_l) = \frac{\sum_{k=1}^{n_e^1} K_h(g_l, s_k^1) X_k^1}{\sum_{k=1}^{n_e^1} X_k^1} \quad \text{et} \quad \hat{q}_h(g_l) = \frac{\sum_{k=1}^{n_e^2} K_h(g_l, s_k^2) X_k^2}{\sum_{k=1}^{n_e^2} X_k^2}$$

Dans ce cas, l'hypothèse H_0 à tester est « les intensités spatiales des deux répartitions ne sont pas liées ». Le test utilisé consiste à permuter les effectifs d'un des deux jeux de données sur les sites correspondants, l'autre jeu de données étant pris comme référence, et d'en déduire la distribution de la statistique sous H_0 . Le résultat est indépendant du choix de la référence, le test étant parfaitement symétrique. Un écart inférieur et significatif de T_{obs} par rapport à cette distribution permettra de rejeter l'hypothèse H_0 et donc de conclure à une similarité (ou superposabilité) entre les deux répartitions d'effectifs.

2.4. Comparaison des méthodes DBMS et SADIE sur des cas théoriques simples simulés

2.4.1. Méthodes

Plusieurs jeux de données théoriques ont été simulés dans un domaine soit carré, soit rectangulaire. Afin que ces domaines aient des surfaces proches, ils ont été représentés respectivement par une grille carrée de dimensions 200×200 et par une grille rectangulaire de dimension 284×142 . Les sites d'échantillonnages ont été répartis de manière régulière à partir du point de coordonnées (10;10) puis avec un pas de 20, ce qui correspond à $n_e=100$ sites pour le domaine carré et $n_e=98$ sites pour le domaine rectangulaire.

Sur ces sites, nous avons simulé une répartition spatiale d'une population de N individus avec $N=20$ ou $N=100$. Pour les deux formes de grilles (carrée et rectangulaire), les individus ont été répartis suivant (1) une distribution uniforme ou (2) une distribution gaussienne située au milieu du domaine (point de coordonnées (100;100) pour la grille carrée et (140;70) pour la grille rectangulaire). Enfin, dans le cas de la grille carrée seulement, nous avons également simulé une répartition suivant (3) une distribution gaussienne située sur un côté du domaine, au point de coordonnées (70;70).

Dans le cas des distributions gaussiennes, afin de faire varier le rayon d'agrégation, nous avons utilisé quatre valeurs différentes d'écart type : $\sigma=12, 25, 35$ ou 70 .

Au total, 28 distributions différentes ont donc été simulées ([2 uniformes + 4 gaussiennes grille carrée + 8 gaussiennes grille rectangulaire] \times 2 valeurs de N), avec 10 répétitions pour chacune d'entre elles, soit 280 jeux de données.

Sur chaque jeu de données, nous avons utilisé la méthode SADIE (logiciel SADIEShell 1.22) et la méthode DMBS développée sous R (R Development Core Team 2005, version 2.1.1). La méthode SADIE a été utilisée en effectuant le test de significativité

sur $n_p=5967$ randomisations (nombre maximal autorisé par le logiciel) et la p-valeur a été relevée pour chacun des 280 jeux de données. La méthode DMBS a été utilisée avec une grille d'interpolation de pas $\delta=2$ et pour quatre valeurs différentes du paramètre de fenêtrage : $h=12, 25, 50$ ou 90 . Pour chaque valeur de h , nous avons calculé la statistique T_H basée sur la distance d'Hellinger entre la carte de densités des sites d'échantillonnage et la carte de densité des individus (Equation 1). Le test de l'hypothèse d'homogénéité a été réalisé sur 10 000 permutations des données d'effectifs sur les sites d'échantillonnage. Pour chacune des 28 distributions, nous avons relevé le nombre de jeux de données (parmi les 10 jeux de données correspondant aux 10 répétitions effectuées) qui apparaissent significativement différents de l'homogénéité au seuil de 5%. Par la suite, nous considérerons que la méthode DMBS détecte effectivement de l'hétérogénéité dans la distribution spatiale des effectifs si le test est significatif au seuil de 5% pour au moins une des valeurs de h .

2.4.2. Résultats

Comme cela était attendu, ni la méthode SADIE ni la méthode DMBS n'ont donné de résultat significatif dans le cas d'une distribution uniforme, quelle que soit la forme du domaine ou la taille de la population.

Effet de la taille de la population observée sur la détection de l'hétérogénéité spatiale (Figure 16a et Figure 16d)

Dans le cas d'un domaine carré, les deux méthodes ont significativement détecté la présence d'une agrégation d'individus dans le cas d'une population de grande taille ($N=100$ individus) sauf dans le cas du plus petit agrégat ($\sigma=12$) pour lequel la méthode SADIE a échoué à chaque fois. La méthode SADIE n'est pas non plus parvenue à mettre en évidence d'agrégation pour $\sigma=25$ pour 1 répétition sur 10. La diminution de la taille de la population à $N=20$ individus s'est traduite par une moins bonne détection de l'agrégat pour les deux méthodes. Cependant, la méthode DMBS n'a échoué que pour certaines répétitions du large agrégat ($\sigma=70$); alors que SADIE n'a détecté que les agrégats de petite taille et pour seulement 1 répétition sur 10 pour $\sigma=25$ et 4 répétitions sur 10 pour $\sigma=35$.

Effet de la forme du domaine (Figure 16a et Figure 16b pour $N=100$ et Figure 16d et Figure 16e pour $N=20$)

L'effet de la forme du domaine sur la détection d'un agrégat central est faible. Il est surtout apparu, pour $N=20$ et avec un fenêtrage large ($h=90$), une meilleure détection de l'agrégation par la méthode DMBS dans le cas d'un domaine rectangulaire par rapport à un domaine carré. La probabilité de détection des agrégats de grande taille ($\sigma=70$) pour $N=20$ est légèrement plus élevée pour les deux méthodes dans le cas d'un domaine rectangulaire : l'hétérogénéité a été détectée pour 6 répétitions sur 10 avec la méthode DMBS pour $h=50$ ou $h=90$, et pour 1 répétition sur 10 avec la méthode SADIE.

Effet la position de l'agrégat dans le domaine rectangulaire (Figure 16b et Figure 16c pour $N=100$ et Figure 16e et Figure 16f pour $N=20$)

Le rapprochement de l'agrégat d'une des bordures du domaine n'a eu que peu d'effet sur la capacité de détection de l'hétérogénéité par la méthode DMBS. Cette méthode a détecté l'agrégat situé sur le côté du domaine rectangulaire pour toutes les répétitions pour au moins une valeur de h . Le seul changement est une meilleure détection par la méthode DMBS de l'agrégat de grande taille ($\sigma=70$) pour $N=20$. En revanche, la méthode SADIE a été très sensible au déplacement de l'agrégat pour $N=20$. Contrairement aux situations où l'agrégat était au centre du domaine, l'agrégat situé sur le côté a été détecté pour les 10 répétitions, sauf l'agrégat de plus petite taille ($\sigma=12$) qui n'a jamais été détecté.

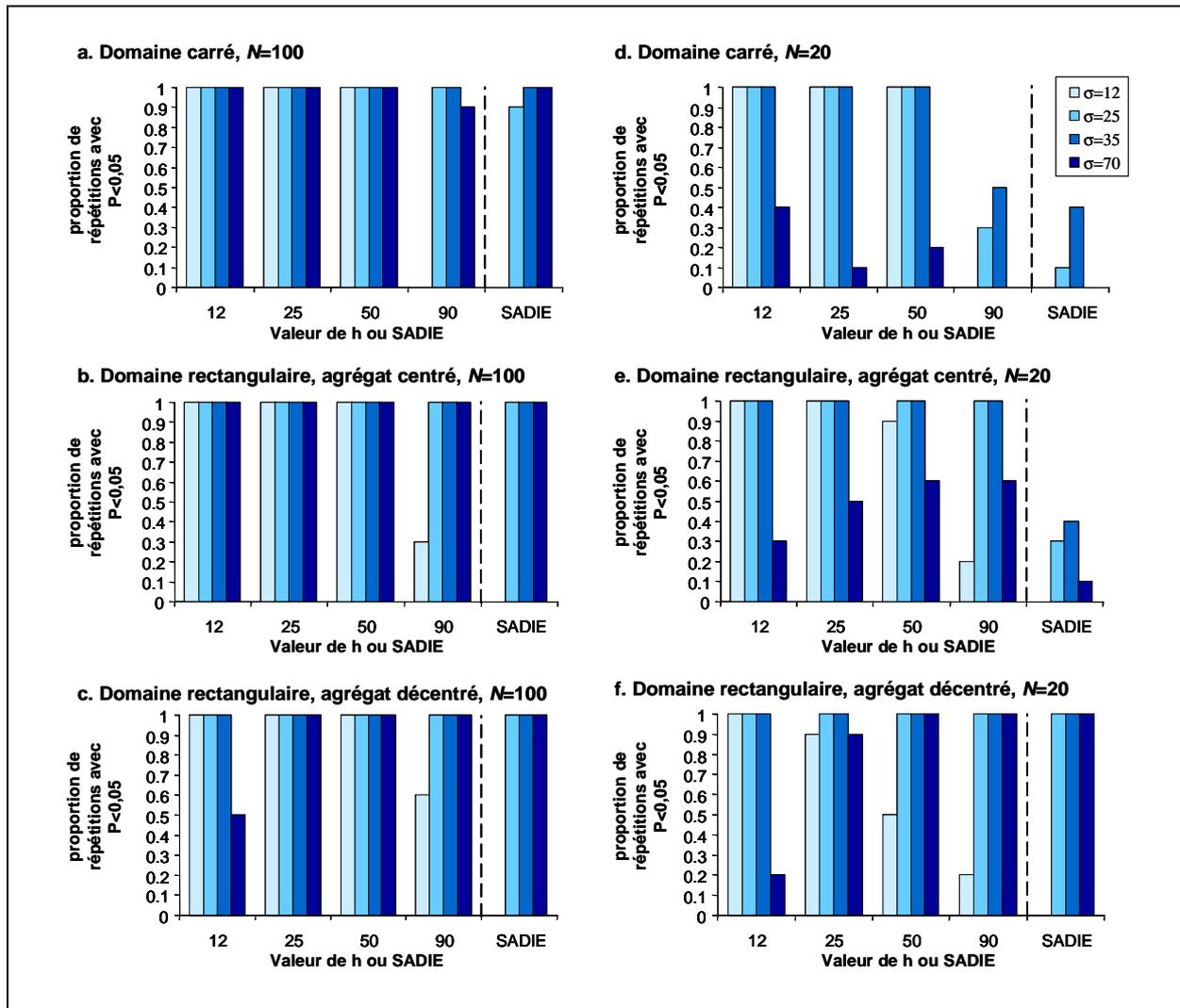


Figure 16. Probabilité de détection des agrégats : proportion de répétitions donnant une p-valeur inférieure à 5% en fonction de la taille σ de l'agrégat dans les différentes situations. L'axe des abscisses indique la taille de fenêtrage h , « SADIE » fait référence aux résultats obtenus avec la méthode SADIE.

2.4.3. Conclusion

La méthode DMBS qui a été développée est apparue aussi efficace que la méthode SADIE pour la détection d'agrégat de taille suffisante et constitué d'un grand nombre d'individus. De plus, cette méthode a permis de mieux détecter les agrégats de petite taille contenant un nombre réduit d'individus. Enfin, la méthode DMBS est apparue moins sensible que la méthode SADIE à la position de l'agrégat au sein du domaine considéré.

Ces différences peuvent être liées au fait que les statistiques utilisées pour ces deux méthodes sont de natures très différentes. Dans la méthode SADIE, la statistique mesure la plus petite distance totale que les individus doivent parcourir pour obtenir une distribution

spatiale uniforme. Deux inconvénients en résultent. Premièrement, le calcul de cette distance statistique va dépendre de la répartition des individus mais aussi de la distance de chaque individu à tous les autres points d'échantillonnage. Ainsi, dans le cas d'un agrégat situé à l'extrémité d'un domaine spatial très allongé, la statistique sera plus grande que pour le même agrégat situé au centre du même domaine. En revanche, la distribution de cette statistique sous l'hypothèse H_0 sera la même. La p-valeur sera donc plus faible dans le premier cas. Cette grande sensibilité de SADIE à la localisation des agrégats a déjà été soulignée auparavant (Xu et Madden 2005). Deuxièmement, le comportement de la statistique utilisée dans SADIE n'est pas parfaitement établi et peut être inattendu dans certaines situations. Par exemple, dans le cas d'un agrégat de fortes valeurs d'effectifs agrégées le long de la grande médiane d'un domaine rectangulaire échantillonné sur toute sa surface, la distance nécessaire pour répartir les individus de manière uniforme sera à peu près la même que dans le cas des mêmes effectifs répartis aléatoirement. Ceci explique pourquoi la méthode SADIE n'est pas parvenue à détecter les très petits agrégats positionnés au centre ($\sigma=12$ et $N=20$ dans notre cas).

A l'inverse, la capacité de la méthode DMBS à détecter des agrégats pour des populations de petite taille est liée à l'utilisation d'une densité continue par interpolation et à la statistique basée sur la distance d'Hellinger dont les propriétés sont bien connues. Contrairement à SADIE, cette méthode est basée sur un lissage local et non sur des déplacements d'individus. Malgré cela, la méthode DMBS est également légèrement sensible aux effets de bords, mais uniquement dans les cas où l'agrégat atteint le bord du domaine.

En ce qui nous concerne, la méthode DMBS semble plus pertinente que la méthode SADIE pour analyser la répartition spatiale des larves diapausantes dans les vergers cibles de la zone d'étude. En effet, les effectifs de larves sont souvent faibles (proche de une larve par site d'échantillonnage – i.e. par bande piège – en moyenne). Or la méthode DMBS est apparue plus efficace pour détecter l'hétérogénéité dans des populations de petite taille. De plus, sa moindre sensibilité à la position des agrégats dans le domaine rectangulaire la rend plus adaptée pour une utilisation sur des vergers de formes très différentes.

Pour confirmer ce choix de la méthode DMBS, nous l'avons utilisée en comparaison avec la méthode SADIE sur les effectifs de larves diapausantes collectées en 2008 sur 8 vergers cible, choisis pour représenter différentes tailles de populations. La méthode DMBS a permis de détecter une agrégation spatiale des larves dans trois vergers. Pour deux d'entre eux

seulement la méthode SADIE a également identifié une hétérogénéité spatiale, mais pas pour le troisième qui présentait le plus petit nombre de larves. Les résultats de ce test comparatif sont présentés en détail dans l'**annexe 1** (page 163).

C'est donc à l'aide de la méthode DMBS que nous avons analysé la répartition spatiale des larves diapauses collectées sur les vergers cibles durant les trois années 2006, 2007 et 2008 et effectué une comparaison inter-annuelle de ces répartitions. Le paragraphe suivant présente ces analyses.

3. Recherche d'agrégation dans la répartition des effectifs de larves diapauses au sein des vergers de la zone d'étude

3.1. Méthode et données utilisées

La méthode DMBS qui vient d'être présentée a été utilisée pour analyser la répartition spatiale des effectifs de larves diapauses collectées dans les bandes pièges au cours des trois années de suivi (cf. **Matériel**, page 48). Nous avons d'une part recherché une éventuelle agrégation spatiale de ces larves dans les vergers et d'autre part comparé les répartitions spatiales des larves entre les années deux à deux. Afin que l'analyse de la répartition spatiale ait du sens, nous avons considéré pour ces analyses uniquement les vergers présentant au moins deux pièges non vides soit 55 vergers sur les 81 de l'Echantillon n°2 en 2006, 52 vergers sur les 81 de l'Echantillon n°3 en 2007, et 41 vergers sur les 48 de l'Echantillon n°4 en 2008 (cf. **Matériel**, page 43). Les caractéristiques des ces sous échantillons de vergers sont données dans le Tableau 11. Parmi ces vergers, 48 sont communs aux sous échantillons de 2006 et 2007, 28 sont communs à ceux de 2006 et 2008 et 28 aussi à ceux de 2007 et 2008. Enfin, 27 vergers sont communs aux trois sous échantillons.

Tableau 11. Caractéristiques des vergers choisis pour l'analyse intra verger chacune des trois années

Espèce	Type	Confusion	Sous ech. 2006	Sous ech. 2007	Sous ech. 2008
Pommier	Conv.	Non	26	29	15
		Oui	11	8	7
	AB	Non	2	2	2
		Oui	5	4	16
	Abandon	-	1	1	1
	Poirier	Conv.	Non	5	2
Oui			1	1	0
AB		Non	1	2	0
		Oui	2	2	0
Abandon		-	1	1	0
Total				55	52

Pour analyser la répartition spatiale des effectifs, nous avons utilisé la méthode DMBS avec cinq valeurs différentes de fenêtrage h , ceci afin d'explorer différentes échelles potentielles d'agrégation. Pour définir des valeurs de h qui soient pertinentes en fonction de la taille du verger et de la répartition des pièges dans le verger, nous avons tout d'abord choisi la valeur minimale de fenêtrage h_{min} telle que chaque piège ait au moins un voisin dans la fenêtre et la valeur maximale de fenêtrage h_{max} telle que chaque piège ait en moyenne le quart des pièges comme voisins dans la fenêtre. Les cinq valeurs de h ont ensuite été prises à intervalle régulier dans $[h_{min}, h_{max}]$. Pour la comparaison des répartitions spatiales d'effectifs entre années, nous avons également utilisé cinq valeurs de h définies de manière semblable, en prenant pour h_{min} le maximum des deux h minimum calculés pour les deux années et pour h_{max} , la moyenne des deux h maximum calculés pour les deux années.

Pour chacune des analyses, qu'il s'agisse d'une recherche d'hétérogénéité ou d'une comparaison de deux répartitions, cinq p-valeurs ont donc été relevées correspondant aux cinq valeurs de h choisies. Comme cela a déjà été fait dans le paragraphe 2 de ce chapitre, nous considérerons qu'il y a effectivement de l'hétérogénéité dans la répartition spatiale des effectifs (respectivement une similarité de répartition les deux années), si le test est significatif au seuil de 5% pour au moins une des valeurs de h .

3.2. Résultats

Il est apparu une hétérogénéité spatiale de la répartition des effectifs de 18 vergers sur 55 analysés en 2006 (Tableau 12), de 10 vergers sur 52 en 2007 (Tableau 13), et de 13 vergers sur 41 en 2008 (Tableau 14). Dans deux tiers des cas, les cinq valeurs de fenêtrage choisies donnent une p-valeur inférieure à 5%. Dans cinq cas, seules une ou deux des cinq p-valeurs sont inférieures à 5%. Elles correspondent alors soit aux plus grandes, soit aux plus petites valeurs de h , ce qui traduit vraisemblablement la présence d'agrégats respectivement larges ou étroits.

Les tableaux de résultats (valeurs de fenêtrage et p-valeurs) concernant les analyses d'agrégation non significatives sont donnés dans l'**annexe 2** (page 183).

Tableau 12. Vergers présentant une hétérogénéité dans la répartition des effectifs de larves diapausantes collectées dans les bandes pièges en 2006. Pour chaque verger sont indiquées les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h_1 à h_5) et les cinq p-valeurs associées.

Identifiant verger	Nb, bandes pièges	Nb, bandes pièges non vides	Nb, Larves	h_1	pval1	h_2	pavl2	h_3	pval3	h_4	pval4	h_5	pval5
1	31	4	5	11	0,0055	15	0,0073	19	0,0272	23	0,0828	27	0,2471
10	30	17	38	24	0,0008	27	0,0018	31	0,0018	34	0,0016	37	0,0007
17	35	16	28	19	0,0093	24	0,0213	29	0,0449	34	0,0597	39	0,0646
31	31	15	28	31	0,0195	35	0,0109	39	0,0054	43	0,0049	48	0,0032
42	34	26	67	16	0,0062	18	0,0089	20	0,0071	22	0,0101	24	0,0137
51	29	29	1368	18	0,0040	21	0,0026	24	0,0022	26	0,0017	29	0,0016
75	31	16	54	29	0,0074	36	0,0157	43	0,0332	50	0,0675	58	0,1536
84	29	9	27	13	0,0048	14	0,0062	16	0,0155	18	0,0376	20	0,0740
102	31	4	5	8	0,0891	10	0,0494	12	0,0523	14	0,0684	16	0,0940
104	30	21	364	5	0,3385	7	0,2257	9	0,0785	11	0,0213	13	0,0100
121	30	4	5	21	0,0184	24	0,0284	27	0,0400	31	0,0893	35	0,1683
122	30	19	96	32	0,0079	38	0,0061	44	0,0080	50	0,0151	56	0,0301
129	30	9	9	11	0,2243	13	0,1250	16	0,0805	19	0,0445	21	0,0379
132	32	29	185	23	0,0001	29	0,0000	34	0,0000	39	0,0001	45	0,0000
133	38	9	11	31	0,0374	33	0,0353	35	0,0269	38	0,0242	41	0,0188
140	31	19	85	25	0,0004	29	0,0001	34	0,0000	39	0,0000	44	0,0002
146	32	2	2	16	0,0040	20	0,0057	24	0,0050	27	0,0093	31	0,0172

Tableau 13. Vergers présentant une hétérogénéité dans la répartition des effectifs de larves diapausantes collectées dans les bandes pièges en 2007. Pour chaque verger sont indiquées les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h_1 à h_5) et les cinq p-valeurs associées.

Identifiant verger	Nb, bandes pièges	Nb, bandes pièges non vides	Nb, Larves	h_1	pval ₁	h_2	pavl ₂	h_3	pval ₃	h_4	pval ₄	h_5	pval ₅
2	30	4	4	13	0,1062	17	0,0876	21	0,0347	25	0,0201	28	0,0119
10	28	15	43	27	0,0599	30	0,0552	32	0,0446	34	0,0435	37	0,0409
15	33	2	2	17	0,0374	18	0,0380	20	0,0371	22	0,0436	23	0,0430
17	33	16	47	21	0,0001	26	0,0003	30	0,0002	34	0,0000	39	0,0007
79	29	5	7	16	0,0221	19	0,0330	22	0,0603	25	0,0941	28	0,1565
84	30	11	57	13	0,0011	16	0,0058	19	0,0273	22	0,0616	24	0,0745
119	27	27	1446	21	0,0072	25	0,0052	28	0,0071	31	0,0083	34	0,0101
132	30	23	147	18	0,0260	24	0,0025	29	0,0034	34	0,0047	39	0,0124
140	29	15	59	26	0,0021	30	0,0022	34	0,0019	37	0,0011	40	0,0025
154	31	22	160	13	0,1194	16	0,0200	18	0,0083	20	0,0037	22	0,0035

Tableau 14. Vergers présentant une hétérogénéité dans la répartition des effectifs de larves diapausantes collectées dans les bandes pièges en 2008. Pour chaque verger sont indiquées les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h_1 à h_5) et les cinq p-valeurs associées.

Identifiant verger	Nb, bandes pièges	Nb, bandes pièges non vides	Nb, Larves	h_1	pval ₁	h_2	pavl ₂	h_3	pval ₃	h_4	pval ₄	h_5	pval ₅
10	29	22	77	24	0,0389	27	0,0262	31	0,0144	35	0,0092	38	0,0070
17	61	22	70	17	0,0000	23	0,0000	28	0,0000	33	0,0000	39	0,0000
26	108	87	439	12	0,0000	19	0,0000	27	0,0000	35	0,0000	42	0,0007
36	46	34	79	17	0,0008	22	0,0009	26	0,0006	30	0,0015	34	0,0011
68	36	22	52	17	0,4713	20	0,3124	23	0,1769	26	0,0903	29	0,0418
119	46	26	122	16	0,0006	20	0,0015	24	0,0014	29	0,0031	33	0,0038
122	49	13	18	26	0,0445	31	0,0339	37	0,0470	42	0,0702	48	0,0977
125	55	49	331	14	0,0055	19	0,0006	23	0,0005	27	0,0001	31	0,0002
132	61	52	332	16	0,0000	22	0,0000	28	0,0000	34	0,0000	40	0,0000
154	30	23	167	12	0,0003	15	0,0000	18	0,0002	20	0,0000	23	0,0002
167	30	30	349	17	0,0242	21	0,0157	24	0,0146	28	0,0181	32	0,0274
168	33	22	68	20	0,0110	22	0,0076	24	0,0088	27	0,0097	29	0,0112
172	30	13	26	11	0,0097	12	0,0078	13	0,0072	15	0,0056	16	0,0062

Les analyses de comparaison entre années ont montré que les répartitions spatiales de larves diapausantes étaient similaires dans 10 vergers sur 48 entre 2006 et 2007 (Tableau 15), dans 3 vergers sur 28 entre 2006 et 2008 (Tableau 16) et dans 6 vergers sur 28 entre 2007 et 2008 (Tableau 17 et Figure 18). Ces recouvrements entre années correspondent dans la plus part des cas soit à deux répartitions hétérogènes (2006-2007 : 5 cas sur 10 ; 2006-2008 : 2 cas sur 3 ; 2007 :2008 : 3 cas sur 6) soit à deux répartitions homogènes (2006-2007 : 3 cas sur 10 ; 2006-2008 : 1 cas sur 3 ; 2007 :2008 : 3 cas sur 6). Enfin, sur l'ensemble des vergers analysés, deux seulement avaient une répartition spatiale similaire pour les trois années considérées et tous deux présentaient une agrégation significative des larves chacune des années (vergers numéro 17 et 132).

A titre d'exemple, les cartes de densité d'effectifs sur le verger numéro 132 sont présentées sur la Figure 17.

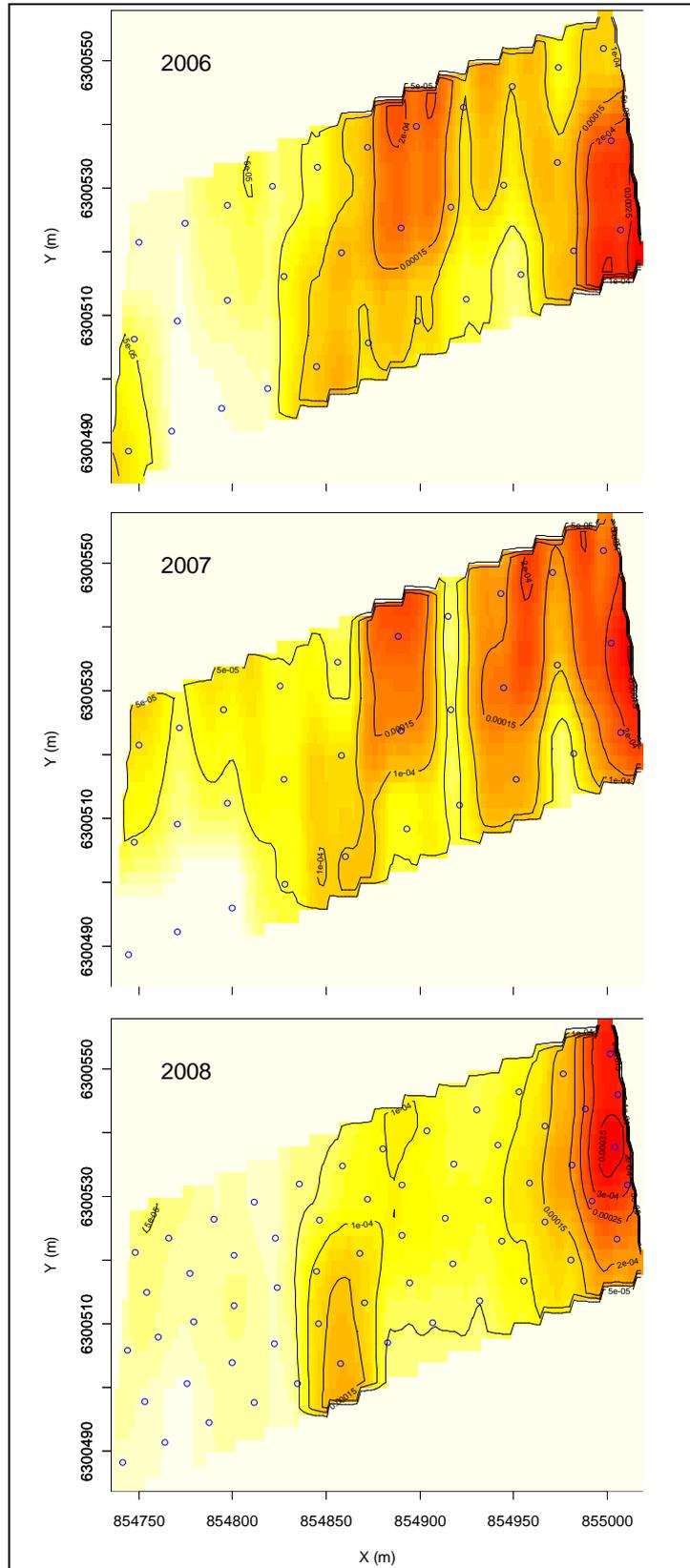


Figure 17. Carte de densités d'effectifs de larves diapausantes sur le verger numéro 132 en 2006 ($h=29$), 2007 ($h=29$) et 2008 ($h=28$). Les points bleus indiquent la position des bandes pièges.

Tableau 15. Vergers présentant une répartition spatiale des effectifs de larves diapausantes similaires en 2006 et en 2007. Pour chaque verger sont indiquées les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h_1 à h_5) et les cinq p-valeurs associées.

Identifiant verger	h_1	pval ₁	h_2	pavl ₂	h_3	pval ₃	h_4	pval ₄	h_5	pval ₅
10	27	0,0141	30	0,0197	33	0,0140	35	0,0164	37	0,0175
17	21	0,0070	26	0,0274	31	0,0742	35	0,1150	39	0,1519
31	31	0,0059	35	0,0061	39	0,0048	44	0,0023	48	0,0018
51	18	0,0710	21	0,0565	24	0,0456	27	0,0307	29	0,0260
62	24	0,2614	29	0,1933	34	0,1176	39	0,0572	44	0,0346
84	13	0,0038	15	0,0057	16	0,0091	18	0,0162	20	0,0343
125	21	0,0167	23	0,0234	26	0,0372	29	0,0491	32	0,0612
132	23	0,0108	28	0,0094	34	0,0038	39	0,0014	45	0,0008
140	26	0,0001	31	0,0001	36	0,0002	40	0,0002	44	0,0001
145	21	0,0339	25	0,0227	29	0,0160	33	0,0140	37	0,0102

Tableau 16. Vergers présentant une répartition spatiale des effectifs de larves diapausantes similaires en 2006 et en 2008. Pour chaque verger sont indiquées les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h_1 à h_5) et les cinq p-valeurs associées.

Identifiant verger	h_1	pval ₁	h_2	pavl ₂	h_3	pval ₃	h_4	pval ₄	h_5	pval ₅
17	19	0,0240	24	0,1068	29	0,3336	34	0,6109	39	0,7496
35	11	0,0219	13	0,0136	16	0,0156	18	0,0274	20	0,0377
132	23	0,0019	28	0,0026	33	0,0021	39	0,0033	45	0,0033

Tableau 17. Vergers présentant une répartition spatiale des effectifs de larves diapausantes similaires en 2007 et en 2008. Pour chaque verger sont indiquées les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h_1 à h_5) et les cinq p-valeurs associées.

Identifiant verger	h_1	pval ₁	h_2	pavl ₂	h_3	pval ₃	h_4	pval ₄	h_5	pval ₅
17	21	0,0274	26	0,0389	30	0,0388	34	0,0428	39	0,0540
104	9	0,0717	10	0,0569	12	0,0373	14	0,0328	15	0,0307
114	6	0,0228	7	0,0262	8	0,0334	10	0,1061	11	0,1888
132	18	0,0011	24	0,0004	29	0,0010	34	0,0031	39	0,0091
145	21	0,0099	24	0,0157	27	0,0266	31	0,0531	34	0,0717
154	13	0,0001	15	0,0001	17	0,0001	20	0,0001	22	0,0002

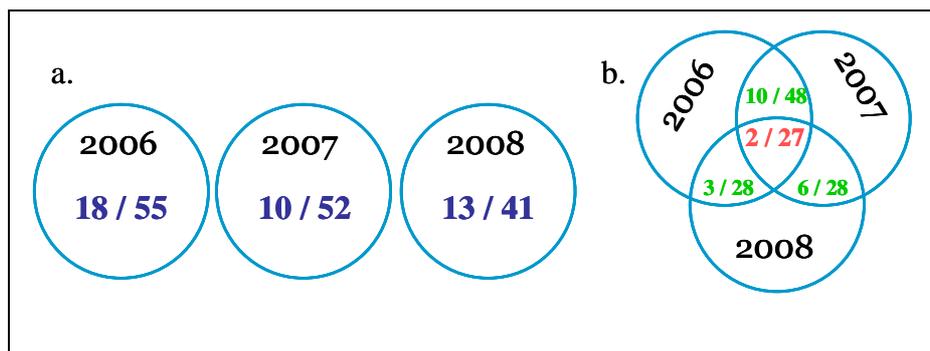


Figure 18. Schéma récapitulatif. a. Proportion des vergers dans lesquels la répartition spatiale des larves diapausantes de carpocapse est hétérogène chacune des trois années. b. Proportion des vergers ayant des distributions similaires entre plusieurs années

3.3. Bilan

Cette analyse a permis de montrer que la répartition spatiale des larves est significativement hétérogène dans 20 à 30% des vergers selon les années. Il ne s'agit donc pas du cas général. Par ailleurs, un quart seulement environ (8 vergers) de ces situations d'hétérogénéité se retrouve sur au moins deux années. Parmi ces vergers, quatre ont présenté une hétérogénéité sur deux années consécutives dont deux seulement avec une répartition spatiale similaires sur les deux années, ce qui indique, dans les deux autres cas, des déplacements d'agrégat d'une année sur l'autre. Ces déplacements se retrouvent aussi dans le cas d'un verger pour lequel une agrégation a été identifiée en 2006 et en 2008 sans qu'il y ait similarité de répartition entre ces deux années. Par ailleurs, trois vergers ont montré une hétérogénéité chacune des années ; la répartition spatiale était similaire entre les trois années pour deux d'entre eux, et seulement entre 2006 et 2007 pour le troisième. Il est également apparu que, lorsque la répartition spatiale était similaire sur différentes années, on trouvait à peu près dans la même proportion des situations d'agrégation et des situations d'homogénéité.

Il apparaît donc que dans la plupart des cas, la répartition spatiale des larves diapausantes de carpocapse est homogène au sein des vergers. Toutefois, cette répartition est variable d'une année sur l'autre, et on note dans plusieurs cas une agrégation significative des larves. Dans la perspective de rechercher des facteurs locaux limitant les populations de ce ravageur, il peut être intéressant d'essayer de comprendre pourquoi les larves diapausantes de carpocapse sont dans certains cas agrégées, et d'expliquer la variabilité (ou la stabilité) inter annuelle de cette répartition.

Dans la suite de ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur les vergers présentant une hétérogénéité, afin de rechercher si les composantes paysagères proches des vergers, et plus particulièrement les caractéristiques des haies, peuvent être des déterminants de la densité locale des larves diapausantes.

4. Effet des bordures de verger et des caractéristiques des haies sur les densités locales de carpocapse

4.1. Données d'effectifs et variables paysagères locales

Dans un premier temps, afin de rechercher un éventuel effet lié simplement à la position de la bande piège en bordure de verger, deux variables binaires ont été créées : pour chaque année, pour chacun des points d'échantillonnage (i.e. à chaque bande piège), la variable *Bordure* indique s'il est situé le long d'un rang de bordure et la variable *Extrémité* s'il est positionné à l'extrémité d'un rang. Nous avons pour cela considéré tous les vergers pour lesquels une hétérogénéité significative de la répartition spatiale des larves diapausantes a été mise en évidence, soit 18 vergers (567 bandes pièges) pour les effectifs de larves de 2006, 10 vergers (300 bandes pièges) pour 2007, et 13 vergers (614 bandes pièges) pour 2008.

Dans un deuxième temps, à chacun des points d'échantillonnage, nous avons associé les caractéristiques de la haie la plus proche parmi les haies qui entourent le verger. Les variables de description des haies ont été présentées en détail dans la partie **Matériel** page 45. Parmi ces variables, nous avons pris en compte la distance à cette haie, sa hauteur, son angle par rapport au nord, sa porosité, sa richesse et sa diversité floristique (indice de Shannon). Le Tableau 18 récapitule le descriptif de ces variables. De plus, nous avons déterminé pour chaque point d'échantillonnage s'il se trouve ou non dans une zone abritée du vent. Les zones abritées du vent ont été définies en tenant compte de la hauteur et de l'orientation des haies de bordure de verger. Compte tenu de la prédominance du mistral, vent soufflant du nord au sud, nous avons considéré que chacune de ces haies crée, vers le sud, une zone de protection s'étendant sur une distance d proportionnelle à sa hauteur H , telle que $d=8H$. Ce calcul s'appuie sur plusieurs références bibliographiques qui concernent à la fois des études expérimentales, des modèles physiques et des recommandations pratiques pour l'aménagement de haies (Guyot 1989, Ucar et al. 2001, Brandle et al. 2004, Vezina 2005). La variable binaire *Protection* a alors été construite à l'aide d'Arcview ; elle prend la valeur 1 lorsque la bande piège considérée est dans une zone abritée et la valeur 0 sinon. Afin de

s'assurer que cette variable *Protection* ait une variabilité suffisante et pour que l'analyse de son effet soit pertinente, nous n'avons conservé que les vergers pour lesquels le pourcentage de bandes pièges protégées était supérieur à 5% ou inférieur à 95%. En conséquence l'analyse des effets de l'environnement paysager proche sur les effectifs locaux de carpocapse a porté sur 14 vergers (soit 444 bandes pièges) pour les données de 2006, 7 vergers (soit 213 bandes pièges) pour les données de 2007, et 5 vergers (soit 278 bandes pièges) pour les données de 2008.

4.2. Méthodes statistiques

4.2.1. Recherche d'un effet bordure simple

Pour chacune des trois années, les effectifs de larves diapausantes collectées dans des bandes pièges situées d'une part en bordure de verger et d'autre part à l'extrémité d'un rang ont été comparés dans les deux cas à ceux des autres bandes pièges à l'aide de deux test de Student indépendants.

4.2.2. Méthode d'analyse de l'effet des haies

Afin d'analyser le rôle des haies sur la répartition spatiale intra verger des larves diapausantes de carpocapse, nous avons utilisé des modèles linéaires pour chacune des années, chaque individu statistique étant un effectif de larves collectées dans une bande piège. Nous avons utilisé une procédure de sélection de modèles par comparaison des indices d'Akaïké (AIC). Compte tenu des effets du type d'espèce hôte (pommier ou poirier) et du type de stratégie (agriculture biologique ou conventionnelle) déjà mis en évidence sur les données de 2006 et 2007 dans l'approche inter verger (cf. **chapitre 1**), un modèle local minimal (« modèle de base », au niveau du verger) a été défini avec ces deux variables : *Espèce* et *Type* (type de stratégie). Pour l'année 2008, seuls des vergers de pommiers ont été échantillonnés et le type de stratégie n'avait pas d'effet significatif sur les effectifs de larves ($F_{1,273}=1,36$; $P=0.2439$) ; nous avons donc choisi le modèle nul (Effectif = constante) comme modèle minimal. A partir de ce modèle de base, nous avons comparé les valeurs d'AIC des modèles faisant intervenir toutes les combinaisons au sein de deux groupes de variables concernant les haies de bordure (Tableau 18) : (1) d'une part les variables *Distance*, *Hauteur*, *Angle*, *Porosité*, *Richesse* et *Shannon* et (2) d'autre part les variables *Protection*, *Richesse* et *Shannon*. Cette séparation en deux groupes de variables a été nécessaire pour ne pas inclure dans les modèles des variables trop corrélées, la variable *Protection* ayant été calculée à partir

des autres caractéristiques des haies. Nous avons ensuite considéré que deux modèles étaient significativement différents lors d'un écart d'au moins deux point entre les valeurs d'AIC, le meilleur modèle étant celui qui possède le plus faible AIC (Kass et Raftery 1995). Afin de spécifier l'appartenance des bandes pièges à un verger donné, nous avons également inclus dans tous les modèles un 'effet verger' aléatoire. Ces modèles linéaires ont été réalisés sous SAS (proc MIXED, SAS Version 9.1, SAS Institute Inc., Carry, NC, USA) et une transformation logarithmique a été appliquée aux effectifs afin d'améliorer la normalité des résidus.

Tableau 18. Description des variables utilisées dans les modèles.

Niveau	Variables	Descriptif
Verger	<i>Espèce</i>	Espèce hôte (pommier ou poirier)
	<i>Type</i>	Type de stratégie de lutte : AB ou conventionnelle
	<i>Distance</i>	Distance entre la bande piège et la haie la plus proche (m)
	<i>Hauteur</i>	Hauteur de la haie la plus proche de la bande piège (m)
Bande piège	<i>Angle</i>	Angle de la haie la plus proche (angle par rapport à la direction du Nord, non orienté, en degré de 0 à 90°)
	<i>Porosité</i>	Porosité de la haie la plus proche (évaluée visuellement, note de 0 à 5)
	<i>Protection</i>	Indique si la bande piège est dans une zone protégée du vent (1, 0 sinon)
	<i>Richesse</i>	Richesse spécifique de la haie la plus proche
	<i>Shannon</i>	Indice de diversité de Shannon de la haie la plus proche

4.3. Résultats

4.3.1. Effet de la position en bordure ou au centre sur l'effectif de larves diapausantes

Il n'est apparu aucun effet de la position sur le rang bordure ou à l'extrémité des rangs sur les effectifs de larves diapausantes de carpocapse collectées dans les bandes pièges, pour aucune des trois années (Tableau 19 et Tableau 20).

Tableau 19. Test de comparaison de moyenne entre les effectifs de larves diapausantes récupérées en bordure et ceux des larves récupérées dans les autres pièges.

Effet "rang de bordure"	Nb. total bandes	Nb. bandes en bordure	Nb. moyen de larves par bande		t	ddl	p-valeur
			sur la bordure	autres			
2006	567	186	4,46	5,22	0,6494	565	0,5163
2007	300	106	4,77	7,56	1,1928	298	0,2339
2008	614	128	3,13	3,56	0,8150	612	0,4154

Tableau 20. Test de comparaison de moyenne entre les effectifs de larves diapausantes récupérées à l'extrémité des rang et ceux des larves récupérées dans les autres pièges.

Effet "Extrémité de rang"	Nb. total bandes	Nb. bandes à l'extrémité	Nb. moyen de larves par bande		t	ddl	p-valeur
			à l'extrémité	autres			
2006	567	87	3,69	5,20	0,9922	565	0,3215
2007	300	38	9,95	6,08	-1,1519	298	0,2503
2008	614	100	4,16	3,33	-1,4411	612	0,1501

4.3.2. Effets des haies entourant le verger sur la densité locales de larves diapausantes

Pour chacune des trois années, l'ajout de variables de description de la structure, de la composition, de la position ou de l'orientation des haies de bordure du verger a permis une réduction significative d'AIC par rapport aux modèles de base. De plus, la différence entre les deux meilleurs modèles était toujours significative. En 2006, le meilleur modèle a donné un AIC de 1013,5 (contre 1026,6 pour le modèle de base) et incluait les variables *Protection* et *Shannon* (Tableau 21). Pour l'année 2007, le meilleur modèle avait un AIC de 462,1 (497,4 pour le modèle de base) et contenait la variable *Hauteur* (Tableau 22). Enfin en 2008, le meilleur modèle a donné un AIC de 677,5 (687,2 dans le modèle de base) et faisait intervenir la variable *Distance* (Tableau 23). L'analyse du meilleur modèle pour chaque année montre que les effectifs locaux de larves diapausantes de carpocapse étaient significativement plus faibles en 2006 dans les zones protégées du vent par les haies et lorsque la haie la plus proche était diversifiée en espèces végétales, en 2007 quand la haie la plus proche était haute et en 2008 quand la distance à la haie la plus proche était faible.

Tableau 21. Meilleur modèle expliquant les effectifs de larves diapausantes de 2006 par des variables caractéristiques du verger et des variables caractéristiques des haies.

Variable	F	p	estimation des paramètres
<i>Espèce</i>	4,43	0,0359	Poirier : $-0,985 \pm 0,468$ (Pommier : 0)
<i>Type</i>	10,86	0,0011	Conventionnel : $-1,5494 \pm 0,470$ (AB : 0)
<i>Protection</i>	11,45	0,0008	Non protégé : $0,0299 \pm 0,0883$ (Protégé : 0)
<i>Shannon</i>	10,38	0,0014	$-0,165 \pm 0,051$

Tableau 22. Meilleur modèle expliquant les effectifs de larves diapausantes de 2007 par des variables caractéristiques du verger et des variables caractéristiques des haies.

Variable	F	p	estimation des paramètres
<i>Espèce</i>	6,44	0,0119	Poirier : $-2,050 \pm 0,808$ (Pommier : 0)
<i>Type</i>	6,48	0,0117	Conventionnel : $-2,060 \pm 0,809$ (AB : 0)
<i>Hauteur</i>	10,06	0,0018	$-0,0353 \pm 0,0111$

Tableau 23. Meilleur modèle expliquant les effectifs de larves diapausantes de 2008 par des variables caractéristiques des haies.

Variable	F	p	estimation des paramètres
<i>Distance</i>	20,04	<0,0001	$0,0152 \pm 0,00340$

5. Discussion

Dans ce chapitre, nous avons dans un premier temps présenté un travail méthodologique, nécessaire préalable à l'analyse intra verger de la répartition spatiale des effectifs de carpocapse. La méthode qui a été développée, DMBS, a été testée sur des jeux de données théoriques et comparée à une autre méthode bien connue, SADIE, qui présentait des inconvénients pour l'analyse de nos données. Les objectifs qui avait été fixés pour le développement de cette nouvelle méthode ont été atteints, à savoir une faible sensibilité de la capacité de détection des agrégats à leur position par rapport aux bordures et une bonne efficacité de détection des agrégats de faible rayon et/ou correspondant à des populations de petite taille. Dans un deuxième temps, la méthode DMBS a été utilisée pour analyser la répartition spatiale intra verger des larves diapausantes de carpocapse sur trois années de données.

5.1. Bilan de l'analyse de répartition spatiale des effectifs

Nous avons montré que dans la majorité des vergers cette répartition était homogène. Il est possible que la forte pression insecticide potentiellement identique au sein d'un même verger joue un rôle important dans l'homogénéisation des effectifs. Toutefois, sur certains vergers, il a été mis en évidence une agrégation significative des larves diapausantes,

agrégation qui peut se retrouver sur plusieurs années parfois dans les mêmes zones du verger et parfois avec déplacement des zones d'agrégation. Ces hétérogénéités de répartition spatiale ont aussi été identifiées dans certaines parcelles et certaines années concernant d'autres ravageurs, notamment la cicadelle verte (*Empoasca vitis*), ravageur de la vigne (Decante et van Helden 2008). A notre connaissance, aucune autre étude ne s'est intéressée auparavant à la répartition spatiale des larves diapausantes de carpocapse à l'intérieur des vergers. A l'échelle de l'arbre en revanche, il a été mis en évidence un comportement agrégatif de ces larves, induit par l'émission d'une phéromone (Jumean et al. 2005, Landolt et al. 2000). L'intérêt adaptatif de ce comportement serait une localisation plus efficace des sites de nymphose et une plus grande probabilité de rencontre d'un partenaire lors de la reproduction des adultes à l'émergence. L'inconvénient de cette agrégation est la localisation plus facile par les espèces de parasitoïdes qui sont capables de détecter les phéromones d'agrégation, même s'il a été montré récemment que le risque d'être parasitée n'était pas plus élevé pour une larve de carpocapse située au sein d'un groupe (Jumean et al. 2009). Compte tenu du faible rayon d'action de cette phéromone (quelques dizaines de centimètres), ces signaux ne peuvent expliquer les hétérogénéités de répartition que nous avons mises en évidence à l'échelle du verger, car nous testons l'agrégation entre arbres proches et non au sein d'un arbre.

5.2. Conclusions concernant les déterminants paysagers des hétérogénéités spatiales

Dans les vergers présentant une agrégation spatiale des larves, il n'est pas apparu d'effet de la position des bandes pièges sur un rang de bordure ou à l'extrémité d'un rang sur les effectifs piégés. En revanche, nous avons montré un rôle significatif des haies de bordure de verger sur les effectifs locaux, ce qui pourrait expliquer, au moins en partie, les hétérogénéités spatiales. Plus précisément, il est apparu, selon les années, un effet de la protection du vent par la haie, un effet de la hauteur ou de la distance à la haie la plus proche : les effectifs de carpocapse étaient moins nombreux dans les pièges protégés du vent par les haies (2006), lorsque la haie la plus proche était haute (2007), ou proche des haies (2008).

L'année 2006 a été plus venteuse que les deux autres années (cf. partie **Matériel** page 38) et il est donc cohérent que l'effet de la protection du vent par la haie soit plus important pour cette année-là. A l'échelle de la zone entière (cf. **chapitre 1**), nous avons déjà mis en évidence un effet plus important de l'orientation des haies que de leur densité, surtout pour

l'année 2006. Nous avons indiqué que ce rôle des haies brise-vent pourrait être associé à une réduction de la dérive des insecticides lors de l'application – ce qui augmenterait leur impact sur les populations de carpocapse – ou à une modification de la diffusion des phéromones sexuelles. A une échelle plus réduite, en plus de la réduction potentielle de la dérive des insecticides, on peut penser que l'effet de la protection vis-à-vis du vent sur les différences de densités locales de carpocapse au sein d'un même verger pourrait être associé à des différences de microclimat qui influencent le développement du carpocapse, mais aussi résulter de comportements de migration entre vergers.

Comme nous l'avons indiqué en introduction de ce **chapitre 3**, les haies sont des éléments du paysage susceptibles de favoriser par divers mécanismes le processus de régulation des ravageurs. Pour l'année 2006, les effectifs de carpocapses étaient significativement plus faibles lorsque la haie la plus proche était diversifiée en espèces végétales (effet négatif de la variable *Shannon*). De nombreuses études ont montré que les populations d'ennemis naturels étaient plus grandes quand les communautés végétales sont diversifiées (Bianchi et al. 2006, Zehnder et al. 2007). Dans une approche expérimentale, Lundgren et al. (2009) ont étudié l'effet de l'interaction entre la densité des proies et la diversité végétale sur les populations d'auxiliaires. Ils ont notamment montré que même lorsque la densité des proies (*Aphis glycines*, ravageur des cultures de soja) était très élevée, la taille de la population d'un prédateur généraliste (*Orius insidiosus*, hémiptère anthocoride) augmentait en réponse à une plus grande diversité végétale. Nous avons montré ici que pour l'année 2008, dans les vergers présentant une hétérogénéité, les effectifs de carpocapse étaient d'autant plus réduits qu'ils étaient proches de la haie. Ceci pourrait être expliqué par une plus forte abondance et/ou diversité des auxiliaires à proximité des haies. Il semblerait donc nécessaire de recourir à une description détaillée des haies pour étudier leur rôle dans le processus de régulation, et ne pas s'en tenir à des indices trop simplifiés, comme la densité des haies par exemple dont aucun effet sur les effectifs de carpocapse n'était apparu sur les données de 2006 et 2007 (cf. **chapitre 1**). Il s'agira dans le futur de rechercher plus directement l'influence des haies et de leur composition sur le potentiel de régulation naturelle du carpocapse, en s'intéressant par exemple aux densités intra verger des espèces prédatrices ou parasitoïdes de ce ravageur.

L'hétérogénéité spatiale de la quantité de fruits est aussi susceptible d'être un facteur de la répartition spatiale de larves diapausantes. Une zone où les arbres sont fortement chargés en fruits héberge potentiellement plus de larves. Cette variable n'a pas été prise en compte

directement dans les modèles, car elle est difficile à mesurer sur le terrain (le nombre de fruits sur un arbre varie au cours de la saison en raison de l'éclaircissage ou des chutes naturelles). Toutefois, une cause importante de cette variabilité spatiale du rendement est la réduction de l'ensoleillement par les haies sur les rangs situés en bordure de verger. En 2007, nous avons mis en évidence un effet significatif de la hauteur de la haie sur les effectifs de carpocapse. Etant donné que la variable décrivant la fonction de protection vis-à-vis du vent n'est pas significative cette année-là, on peut penser que l'effet de la hauteur de la haie la plus proche traduit plutôt une diminution de l'ensoleillement et donc de la ressource alimentaire pour le ravageur. Cet effet potentiel devra probablement être pris en considération de manière plus explicite si les études se poursuivent, d'une part en calculant un indice d'ombrage de chaque piège en fonction de la position des haies situées à proximité – de manière similaire à ce qui a été fait pour prendre en compte l'effet du vent, d'autre part en évaluant de manière simplifiée la charge en fruits des arbres sur lesquels sont posés les pièges (en utilisant des classes de charge par exemple).

Finalement, un résultat qui ressort de cette étude est que les effets de l'environnement proche sur les effectifs de carpocapse sont variables selon les années. Pourtant, les caractéristiques des haies que nous avons considérées n'ont pas changé durant les trois années considérées. Ceci indique donc que les effets mis en évidence sont conditionnels, liés à d'autres caractéristiques du milieu ou au climat qui, elles, varient d'une année sur l'autre. Ainsi, le rôle de protection de haie vis-à-vis du vent est apparu, à l'échelle du verger comme à l'échelle de la zone entière, essentiellement l'année 2006 durant laquelle le nombre de jours de vent fort était le plus important. L'effet de la distance à la haie en 2007 et, marginalement, de sa diversité végétale en 2006, suggèrent aussi l'implication des haies dans la régulation du carpocapse, cette régulation étant toutefois fortement dépendante d'autres contraintes qui varient selon les années. Des variations dans l'intensité des traitements sont notamment susceptibles de laisser s'exprimer ou non ce processus de régulation. Les modifications entre années de paramètres non pris en compte ici se traduisent, comme nous l'avons montré à l'aide de la méthode DMBS, par des patterns spatiaux qui évoluent au cours du temps et notamment à des déplacements des zones d'agrégation. Il sera par la suite nécessaire de prendre en compte au mieux ces interactions entre les caractéristiques des haies et d'autres conditions de milieu afin d'approfondir les mécanismes sous-jacents aux effets observés des haies sur les effectifs de carpocapse. Ceci pourrait passer, par exemple, par une caractérisation de la variabilité spatiale des conditions micro-climatiques dans les parcelles.

Chapitre 4

Modélisation des dégâts de carpocapse en fonction de la dynamique temporelle établie par piégeage des adultes

1. Introduction

La possibilité d'estimer le risque de dégât dus au carpocapse au cours de la saison à partir de données temporelles de piégeage et d'autres caractéristiques des vergers facilement mesurables serait un atout dans la conception de systèmes de protection intégrée en vergers. Nous avons donc cherché, d'une part à relier données de piégeage de carpocapse et dégâts sur fruits, et d'autre part, à déterminer certains facteurs qui pourraient influencer cette relation.

Une méthode couramment utilisée pour évaluer les effectifs de population de carpocapse est le piégeage attractif des mâles par utilisation d'un analogue synthétique d'une phéromone sexuelle femelle, la codlémone (Riedl et Croft 1974, Riedl et al. 1976). D'un point de vue pratique, les captures par pièges à phéromone ont surtout été utilisées comme indicateur de la présence de carpocapses plutôt que comme une réelle mesure quantitative de l'effectif. Des seuils de captures ont été proposés pour ajuster la lutte chimique par rapport à la dynamique temporelle des effectifs, notamment pour déterminer la date du premier traitement (Knight et

Light, 2005b). Ces seuils ont cependant l'inconvénient d'être définis de manière fixe, sans tenir compte ni des pratiques, ni du paysage, ni des possibilités de variation inter-annuelle dans la dynamique du ravageur. Par ailleurs, l'efficacité du piégeage par phéromone a été remise en cause lors de la lutte par confusion sexuelle pour laquelle on utilise la même substance (la codlémone). Des pièges à attractifs alimentaires contenant un ester de poires (kairomone) ont été développés pour palier ce problème. Il a été mis en évidence aux Etats-Unis que ces pièges à kairomone, qui attirent potentiellement à la fois les mâles et les femelles, permettent de suivre efficacement les populations de carpocapse dans les vergers en confusion (Knight et Light 2005a). Il semble cependant qu'en France ces pièges attirent très majoritairement des mâles.

Malgré les inconvénients évoqués, de par sa facilité de mise en œuvre, le piégeage attractif des adultes semble être la méthode la plus appropriée pour effectuer un suivi temporel des populations de carpocapse simultanément sur un grand nombre de vergers.

Dans ce chapitre, nous chercherons donc à apporter des réponses à deux questions majeures pour le développement de solutions intégrées de protection contre le carpocapse :

- 1) peut-on envisager de prédire les dégâts sur fruits à partir du suivi temporel des populations d'adultes ?
- 2) quels sont les facteurs qui réduisent potentiellement les dégâts de carpocapse, même partiellement ?

L'approche choisie consiste à étudier, à partir de données de terrain, la relation entre les effectifs de capture d'adultes et l'intensité des dégâts. Il est très naturel de chercher à relier ces deux types de données puisque, théoriquement, le risque de dégât à un instant donné est lié à l'effectif de larves, lequel dépend de l'effectif d'adultes ayant engendré ces larves. Néanmoins, cet effectif doit être modulé par les traitements effectués dans le verger. En effet, le risque associé à un effectif d'adultes donné sera d'autant plus faible que la pression insecticide sur la descendance de larves est forte. Par ailleurs, la relation entre dégât et taille de population est susceptible de dépendre de l'espèce hôte (pommier ou poirier) et de varier si le verger est conduit en agriculture biologique, ou si la confusion sexuelle est utilisée.

En collaboration avec des collègues biométriciens, nous nous sommes donc proposé de modéliser le risque de dégâts sur fruits, au niveau du verger, en fonction de deux variables dynamiques dans le temps :

- les captures d'adultes,
- le nombre de traitements effectués contre le carpocapse dans la semaine suivant chaque date de capture,

et de caractéristiques fixes des vergers :

- le recours ou non à des stratégies de protection particulières (agriculture biologique, confusion sexuelle),
- le type de plante hôte (pommier ou poirier).

On a souvent tendance à agréger des données temporelles de capture pour les analyser, en utilisant par exemple le cumul ou la moyenne des captures, ce qui résulte en une perte d'information importante. La spécificité du modèle proposé ici est de bien prendre en compte l'aspect dynamique des effectifs de capture mesurés chaque semaine. Nous utiliserons pour cela une approche statistique combinant des méthodes issues des modèles de survie avec des techniques de modèles linéaires généralisés et incluant un effet aléatoire. Le modèle construit a été ajusté sur les jeux de données de deux années (2006 et 2007).

Afin d'explorer au mieux cette relation entre dégâts et capture, nous nous sommes concentré sur les dégâts de première génération, c'est-à-dire les dégâts dus aux larves issues des adultes ayant émergé au printemps (premier vol). En effet, les dégâts plus tardifs sont plus difficiles à évaluer, car des fruits piqués précocement tombent au sol ou sont retirés par l'arboriculteur. De plus, pour pouvoir suivre la dynamique des captures d'adultes de manière pertinente y compris dans les vergers en confusion, nous avons utilisé des pièges attractifs mixtes phéromones / kairomone (cf. page 46).

La description des données de dégâts, de captures d'adultes et l'acquisition a posteriori des informations sur les traitements a été présentée en détail dans la partie **Matériel** (cf. pages 37). Rappelons que les données de captures d'adultes ont été acquises de manière hebdomadaire, par relevé d'un piège attractif par verger, et ce tout au long du premier vol, soit 10 dates d'observation en 2006 et 11 dates en 2007. La proportion de dégâts a été estimée à la fin du premier vol, par observation de 1000 fruits par vergers (20 fruits sur 50 arbres)

dans la semaine suivant le 21 juin 2006 et celle suivant le 20 juin 2007. Enfin, les données concernant le nombre de traitements insecticides ne concernent que l'année 2006.

Les vergers considérés dans cette étude sont ceux de l'Echantillon n°1, que ce soit pour 2006 ou pour 2007. Néanmoins, en 2007, un verger n'a pas été suivi, l'exploitant ayant disposé sur les rangs des filets pour lutter contre le carpocapse (cf. page 40). Par ailleurs, certains vergers ont été retirés de l'analyse pour plusieurs raisons. Nous avons tout d'abord retiré les deux vergers abandonnés qui présentaient selon les arbres très peu de fruits ou de nombreux fruits de très petite taille. Nous avons également retiré un verger présentant une proportion de dégâts considérable (90% de fruits attaqué) et dans lequel il a été mis en évidence par ailleurs une forte résistance au virus de la granulose. Enfin huit autres vergers pour lesquels nous suspectons des erreurs de mesures ont été enlevés. Avec ces restrictions, les analyses présentées dans ce chapitre ont donc porté sur 41 vergers en 2006 et 40 en 2007. Les caractéristiques de ces vergers sont données dans le Tableau 24.

Tableau 24. Caractéristiques des vergers cibles utilisés pour la modélisation des dégâts

Espece	Type	Confusion	2006	2007
Pommier	Conv.	Non	18	18
		Oui	6	6
	AB	Non	1	1
		Oui	4	3
Poirier	Conv.	Non	8	6
		Oui	2	4
	AB	Non	1	1
		Oui	1	1
Total			41	40

Nous aborderons successivement l'analyse préliminaire des données utilisées, la présentation de la structure du modèle, son ajustement aux jeux de données et la sélection des variables pertinentes. Nous chercherons ensuite à interpréter l'effet aléatoire introduit dans le modèle. L'article soumis correspondant à ce chapitre est présenté en **annexe 3**. On pourra s'y reporter notamment pour des explications plus approfondies sur la structure mathématique du modèle et la procédure d'estimation des paramètres.

2. Présentation des données de piégeage et de dégât, corrélations

2.1. Dynamique de capture des adultes

En moyenne, sur l'ensemble du premier vol, le nombre de carpocapses capturés par verger était de $73,3 \pm 65,1$ en 2006 et de $55,6 \pm 39,2$ en 2007. Le suivi par piégeage a bien permis de faire ressortir la dynamique attendue avec une phase de croissance rapide durant les 3 ou 4 premières semaines correspondant à la période d'émergence, suite à la sortie de diapause hivernale, puis une décroissance progressive (Figure 19).

En 2006, les captures ont eu tendance à être en moyenne plus faibles dans les vergers AB que dans les vergers conventionnels surtout durant les quatre premières semaines. Le pic de capture est retardé de deux semaines en moyenne sur l'ensemble des vergers AB par rapports aux vergers conventionnels. En 2007, les captures étaient également plus faibles dans les vergers AB durant les 3 premières semaines, mais ont été par la suite plus fortes que dans les vergers conventionnels. Le pic de capture en verger AB était retardé d'une semaine seulement, avec une valeur maximale de 22,8 captures en moyennes pour les vergers AB contre seulement 16,3 en moyenne pour les verger conventionnels.

Les allures des courbes de vol dans les vergers en confusion et les vergers sans confusion sont très similaires, en 2006 comme en 2007, avec en moyenne des captures plus faibles en confusion. Cet écart est toutefois plus marqué en 2006. Le plus faible nombre de capture dans les vergers en confusion est un résultat attendu puisqu'une des deux substances attractives utilisées dans les pièges est la codlémone, phéromone sexuelle utilisée pour la confusion. Le piégeage à l'aide de capsules attractives mixtes phéromone / kairomone est donc moins efficace dans les vergers en confusion, mais il a permis de décrire correctement la dynamique temporelle des populations d'adultes.

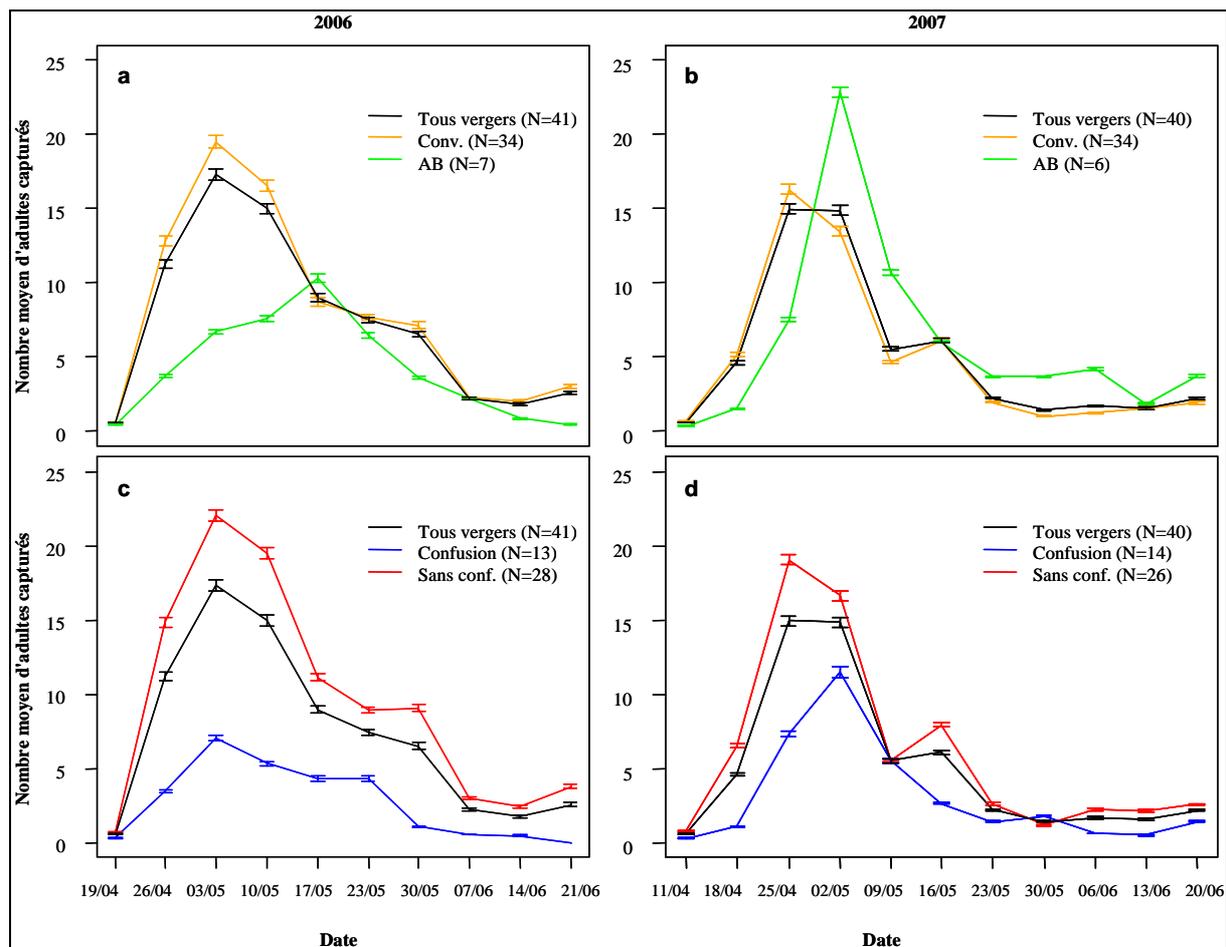


Figure 19. Courbes de capture durant le premier vol données par le nombre moyen de capture par verger, sur l'ensemble des vergers et pour différentes catégories de vergers. Les barres indiquent l'erreur standard. Comparaison entre les vergers AB et les vergers conventionnels en 2006 (a) et 2007 (b) ; comparaison entre les vergers en confusion et les vergers sans confusion en 2006 (c) et 2007 (d).

2.2. Intensité des dégâts dans les vergers

Les dégâts à la fin du premier vol étaient de $1,07 \% \pm 1,43 \%$ en 2006 et de $1,22 \% \pm 1,79 \%$ en 2007 (Figure 20). Pour les deux années, les vergers AB présentaient en moyenne des dégâts plus importants que les vergers conventionnels mais cette différence n'est significative qu'en 2007 ($F_{1,36}=10,84$; $p=0,0010$). Les deux années, il n'y a eu aucune différence significative sur les dégâts entre les vergers en confusion et les vergers sans confusion. Enfin, en 2007, les dégâts ont été significativement plus importants en vergers de pommiers qu'en verger de poiriers ($F_{1,36}=6,87$; $p=0,0087$), alors qu'il n'y avait aucune différence significative en 2006 entre ces deux catégories de vergers.

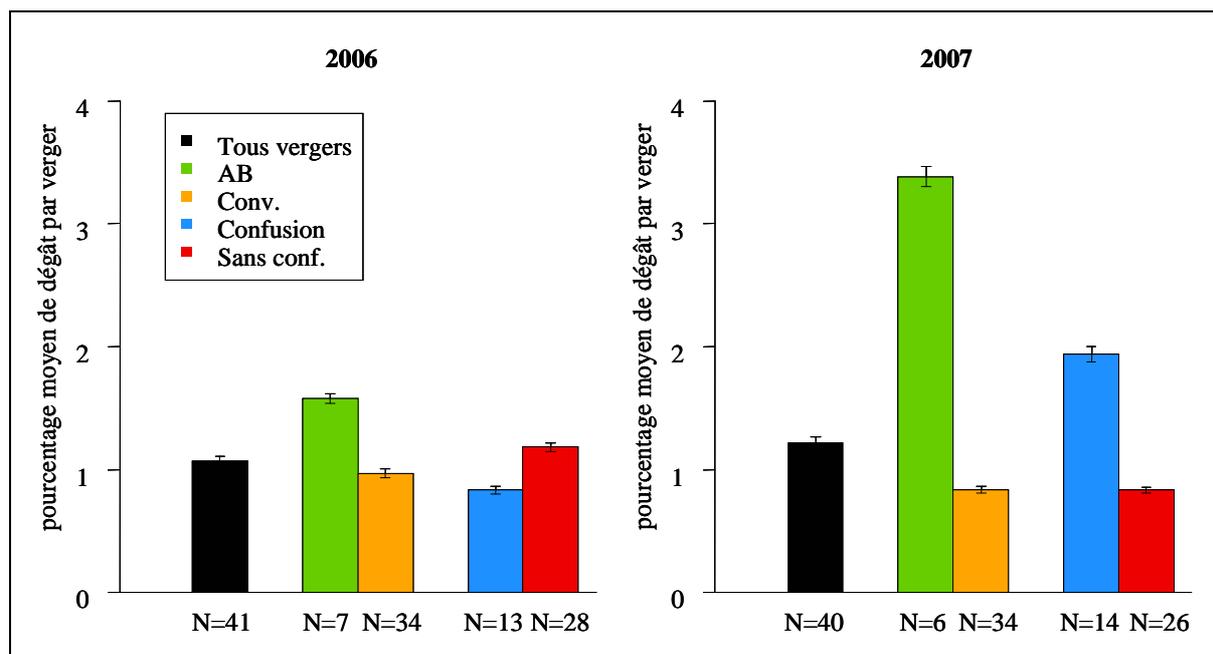


Figure 20. Pourcentage moyen de dégâts par verger sur l'ensemble des vergers et pour différentes catégories de vergers (AB : tous les vergers en agriculture biologique ; Conv. : tous les vergers conventionnels ; Confusion : tous les vergers en confusion qu'ils soient AB ou non ; Sans conf. : tous les vergers sans confusion). Les barres indiquent l'erreur standard.

2.3. Nombre de traitements insecticides effectués durant la période du premier vol

Sur l'ensemble de la saison de production 2006, c'est à dire entre le mois d'avril et le mois de septembre, le nombre moyen de traitements insecticides effectués contre le carpocapse était de $14,7 \pm 2,4$ en vergers AB, $8,8 \pm 2,9$ dans les vergers conventionnels en confusion et de $11,4 \pm 5,3$ dans les vergers conventionnels sans confusion. Ces valeurs reflètent bien les tendances décrites dans l'encadré 4 de la partie **Matériel** à savoir un nombre de traitements plus importants dans les vergers AB, dans lesquels les exploitants utilisent de manière quasiment exclusive le virus de la granulose pour traiter contre le carpocapse. Par ailleurs, en verger conventionnel, l'utilisation de la confusion sexuelle permet de réduire le nombre de traitements.

On retrouve également ces deux effets en comptabilisant les traitements uniquement dans la période qui nous intéresse dans ce chapitre c'est-à-dire le premier vol du carpocapse (Figure 21). En 2006 toujours, durant cette période, le nombre moyen de traitements sur l'ensemble des vergers était de $7,3 \pm 2,5$.

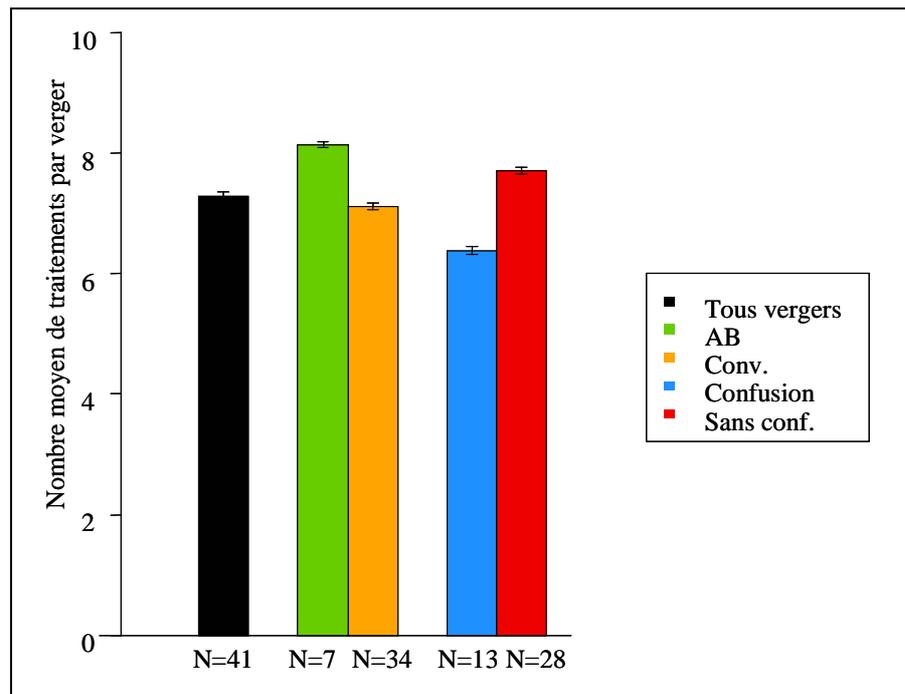


Figure 21. Nombre moyen de traitements par verger entre le 19 avril et le 21 juin 2006 sur l'ensemble des vergers pour différentes catégories de vergers (AB : tous les vergers en agriculture biologique ; Conv. : tous les vergers conventionnels ; Confusion : tous les vergers en confusion qu'ils soient AB ou non ; Sans conf. : tous les vergers sans confusion). Les barres indiquent l'erreur standard.

2.4. Analyse préliminaire des corrélations entre effectifs d'adultes capturés et intensité des dégâts

Avant de modéliser les dégâts en fonction de la dynamique temporelle des captures et des covariables, nous avons calculé en première approche la simple corrélation (corrélation de Spearman) entre les dégâts et les effectifs d'adultes capturés, pour chacune des dates de capture prise séparément. Cette corrélation a été calculée en considérant l'ensemble des vergers, puis en considérant séparément les vergers en confusion et les vergers sans confusion, compte tenu des différences de niveaux de capture observées entre ces deux types de vergers (cf. 2.1).

En 2006, (Tableau 25) sur l'ensemble des vergers la corrélation entre les dégâts et les effectifs capturés était positive et significative à cinq dates sur dix. Il s'agit plutôt des dates situées à la fin de la période de suivi, plus proches de l'observation des dégâts. On retrouve ces corrélations positives et significatives en considérant séparément les vergers en confusion et les vergers sans confusion, mais à trois dates seulement. Les valeurs de corrélations les plus fortes sont obtenues lorsqu'on ne considère que les vergers en confusion, ce qui est surprenant compte tenu de la moindre efficacité du piégeage dans ces vergers.

En 2007, les corrélations significatives étaient moins nombreuses, avec sur l'ensemble des vergers une seule date à laquelle la corrélation est positive et significative (Tableau 26). Deux dates donnent des corrélations significatives dans les vergers en confusion contre une seule dans les vergers sans confusion pris séparément. De plus, on retrouve là encore que les valeurs de corrélation sont plus fortes dans les vergers en confusion que dans les vergers sans confusion.

Tableau 25. Corrélations de Spearman entre le nombre d'adultes capturés aux différentes dates et les dégâts observés à la fin de la période de suivi (2006). La corrélation n'a pas pu être calculée pour le 21 juin dans les vergers en confusion pour lesquels aucun carpocapse n'a été piégé à cette date (variance nulle).

Date	2006					
	Tous vergers		Sans confusion		En Confusion	
	Cor.	Pvalue	Cor.	Pvalue	Cor.	Pvalue
19/04	0.113	0.4821	0.113	0.5655	0.134	0.6616
26/04	0.277	0.0793	0.326	0.0906	0.204	0.5044
03/05	0.301	0.0561	0.303	0.1175	0.303	0.3139
10/05	0.265	0.0935	0.246	0.2077	0.238	0.4327
17/05	0.481	0.0015	0.471	0.0115	0.675	0.0113
23/05	0.429	0.0052	0.308	0.1113	0.692	0.0088
30/05	0.445	0.0035	0.509	0.0057	0.461	0.1131
07/06	0.344	0.0275	0.427	0.0234	0.362	0.2236
14/06	0.126	0.4336	-0.038	0.8475	0.562	0.0457
21/06	0.321	0.0407	0.345	0.0724	-	-

Tableau 26. Corrélations de Spearman entre les adultes capturés aux différentes dates et les dégâts observés à la fin de la période de suivi (2007).

Date	2007					
	Tous vergers		Sans confusion		En Confusion	
	Cor.	Pvalue	Cor.	Pvalue	Cor.	Pvalue
11/04	-0.043	0.7902	-0.138	0.5010	0.159	0.5876
18/04	-0.019	0.9098	0.078	0.7037	0.053	0.8560
25/04	0.142	0.3832	0.112	0.5861	0.511	0.0620
02/05	0.128	0.4319	0.010	0.9632	0.422	0.1333
09/05	0.220	0.1727	-0.009	0.9636	0.503	0.0669
16/05	0.154	0.3435	0.100	0.6269	0.677	0.0078
23/05	0.419	0.0071	0.379	0.0562	0.693	0.0060
30/05	0.189	0.2432	0.087	0.6709	0.295	0.3053
06/06	0.217	0.1782	0.387	0.0505	0.137	0.6410
13/06	0.303	0.0575	0.415	0.0349	0.328	0.2518
20/06	0.058	0.7240	0.191	0.3512	0.035	0.9059

Cette analyse préliminaire montre que les dégâts sont significativement corrélés aux effectifs d'adultes capturés à l'aide des pièges mixtes phéromone / kairomone, au moins à certaines dates. Les dates pour lesquelles cette corrélation est significative sont en revanche variables selon l'année, mais aussi selon l'échantillon de vergers considéré (tous les vergers, ou bien vergers en confusion et sans confusion séparément). Ceci incite d'autant plus à prendre en compte de manière explicite la dynamique temporelle des effectifs d'adultes et à associer à l'analyse des covariables locales.

Un résultat intéressant est que les valeurs de corrélations sont plus fortes dans les vergers où la confusion sexuelle est utilisée, ce qui était inattendu compte tenu de la moindre efficacité du piégeage dans ces vergers. Deux explications peuvent être avancées. La première est liée au fait que la codlémone utilisée pour la confusion peut se diffuser hors des vergers en confusion et atteindre des vergers hors confusion. Si on considère que l'utilisation de la confusion sexuelle est un élément perturbateur du piégeage, il est donc possible que le piégeage soit plus ou moins perturbé dans les vergers hors confusion, en fonction de la présence ou non à proximité de vergers en confusion. Par contre, cette perturbation est en principe la même pour tous les vergers en confusion ; la relation entre captures et dégâts étant alors plus stable. La seconde explication repose sur le fait que le nombre de traitements est plus important dans les vergers sans confusion. La plupart des produits utilisés visent principalement soit les œufs, soit les larves de carpocapse ; mais il a été montré que les adultes sont susceptibles d'être affaiblis par ces traitements, le rendement du piège étant alors réduit dans certains vergers (Sauphanor, communication personnelle). La capacité du piège à refléter l'effectif réel de la population, serait donc moins bonne dans les vergers hors confusion.

Toutefois, même dans les vergers en confusion, la part de variance expliquée reste faible (R^2 maximum de 0,48) ce qui semble indiquer qu'il sera difficile d'atteindre une qualité acceptable de prédiction des dégâts en fonction des valeurs de piégeage. A l'aide du modèle statistique qui sera présenté dans la partie suivante nous chercherons principalement à mieux comprendre la relation entre les dégâts et la dynamique temporelle des captures et notamment à identifier les facteurs qui influencent cette relation.

3. Modélisation des dégâts

3.1. Principe de modélisation

Afin de rechercher dans quelle mesure les dégâts sur fruits peuvent être reliés au suivi des effectifs de carpocapse et à la phytoprotection, un modèle combinant les approches issues des modèles de survie et des modèles linéaires généralisés mixtes a été développée en collaboration avec O. Martin et R. Senoussi, collègues biométriciens. La probabilité d'attaque d'un fruit par une larve a été modélisée avec un pas de temps correspondant à une semaine, à partir des premières émergences (t_0). La variable à expliquer est la proportion de dégâts par verger à la fin de la période de suivi, soit pour $t=\tau$ ($\tau=10$ semaines en 2006 et $\tau=11$ semaines en 2007). Les données de dégâts à chacun des temps t (i.e. chaque semaine) n'étant pas disponibles, on dit que le jeu de données est censuré. La probabilité qu'un fruit observé au temps τ ait subi un dégât peut être définie à l'aide d'une fonction de survie et se décline comme le produit des probabilités d'occurrence de ce dégât à chacun des temps t , $t \leq \tau$ conditionnellement au fait qu'il ne s'est pas produit avant (Figure 22). La probabilité de survenue d'un dégât à un temps t , a été modélisée comme dépendante (1) des effectifs d'adultes capturés lors du précédent relevé des pièges, (2) du nombre de traitements ayant été effectués dans la semaine suivant ce relevés, (3) des caractéristiques du verger (pommiers ou poiriers, AB ou non, en confusion ou non) et (4) d'un 'effet verger' aléatoire. Une formalisation mathématique de ce modèle statistique est donnée en **annexe 3**.

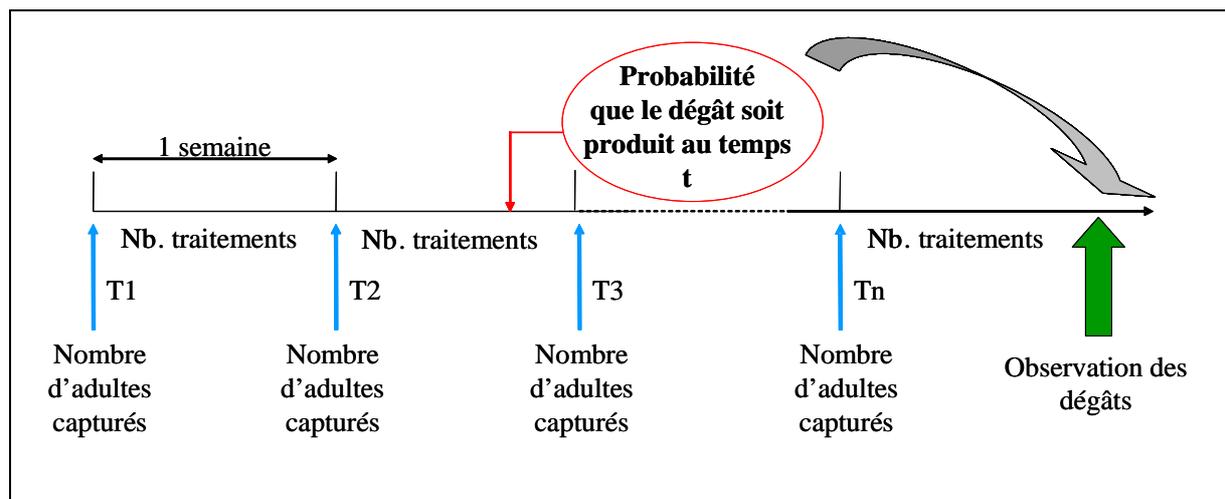


Figure 22. Schéma conceptuel du modèle statistique

Une étude préliminaire par régression linéaire a fait ressortir un ‘effet verger’ significatif mais aucun ‘effet arbre’, ce qui peut être lié au faible nombre de fruits attaqués dans nos données. Cet ‘effet arbre’ n’a donc pas été modélisé. De plus, les données concernant le nombre de traitements d’insecticides effectués en 2007 n’étaient pas encore disponibles à la période où ce travail a été effectué. Les données des deux années ont donc été considérées séparément, et nous n’avons pas inclus un ‘effet année’ dans le modèle.

Les paramètres du modèle ainsi défini (« modèle complet ») ont été estimés sur les jeux de données de 2006 et 2007. Pour chacune des variables, nous avons testé si le paramètre associé était significativement différent de zéro en utilisant un test de rapport de vraisemblance. Nous avons ensuite cherché à sélectionner le modèle permettant le meilleur ajustement possible avec le moins de variables possible. Pour cela, à partir du modèle complet, la variable la moins significative a été retirée et le niveau de significativité des variables restantes a été recalculé. Cette procédure a été poursuivie de façon itérative jusqu’à ce que toutes les variables restantes soient significatives. Le modèle ainsi obtenu a été appelé « modèle sélectionné ».

3.2. Résultats

Dans les modèles complets, les variables significatives étaient les mêmes en 2006 et en 2007 (Tableau 27). Le risque de dégâts sur fruits était d’autant plus important que le nombre d’adultes capturés était grand. De façon inattendue, il n’est pas apparu d’effet significatif ni du nombre de traitements insecticides, ni de la variable décrivant si la confusion sexuelle était ou non utilisée. En revanche, le risque de dégât était environ 1,4 fois plus élevé en verger AB qu’en verger conventionnel pour l’année 2006 et 1,35 fois pour l’année 2007. L’effet de l’espèce cultivée dans le verger (pommier ou poirier) était moins clair, cet effet n’étant jamais significatif en 2006, mais devenant significatif en 2007 lorsque la variable décrivant si le verger est ou non en confusion était retirée du modèle (modèle sélectionné pour 2007). Les modèles sélectionnés et les valeurs de paramètres estimés pour ces modèles sont présentés dans les Tableau 28 et Tableau 29. Par ailleurs, la prise en compte de l’effet aléatoire a permis pour les deux années une forte amélioration de l’ajustement du modèle.

Tableau 27. Analyse de vraisemblance du modèle complet pour 2006 et 2007.

Variable explicative	2006				2007			
	ddl	Estimation	Log vraisemblance	P-valeur	ddl	Estimation	Log vraisemblance	P-valeur
Risque de base (Intercept)	1	-9.504	-397.52	0.0001	1	-10.054	-348.52	0.0001
Nombre d'adultes capturés	1	0.068	-125.42	0.017	1	0.062	-133.45	0.011
Nombre de traitements	1	0.393	-122.72	0.61	-	-	-	-
Confusion sexuelle	1	-0.055	-122.6	0.888	1	0.656	-130.94	0.25
Vergers AB ou conv.	1	1.464	-124.8	0.035	1	1.698	-133.33	0.013
Vergers pommier ou poirier	1	0.46	-122.89	0.439	1	1.761	-131.43	0.129
Effet aléatoire (variance)	1	1.934	-338.73	0.0001	1	1.901	-278.37	0.0001
Modèle	7		-122.59		6		-130.28	

Estimation : estimation du paramètre, ddl : degré de liberté, P-valeurs significatives en gras. La P-valeur d'une variable correspond à la P-valeur du test de rapport de vraisemblance entre le modèle contenant toutes les variables et le même modèle sans la variable considérée.

Tableau 28. Analyse de vraisemblance du modèle sélectionné pour l'année 2006.

Variable explicative	ddl	Estimation	Ecart type	Log(vraisemblance)	P-valeur
Risque de base (Intercept)	1	-8.935	0.43	-400.97	0.0001
Nombre d'adultes capturés	1	0.075	0.018	-127.17	0.005
Vergers AB ou conv.	1	1.498	0.66	-125.74	0.025
Effet aléatoire (variance)	1	2.024	0.6	-342.21	0.0001
Modèle avec les variables sélectionnées	4	-	-	-123.26	-

Tableau 29. Analyse de vraisemblance du modèle sélectionné pour l'année 2007.

Variable explicative	ddl	Estimation	Ecart type	Log(vraisemblance)	P-valeur
Risque de base (Intercept)	1	-9.736	0.478	-350.33	0.0001
Nombre d'adultes capturés	1	0.051	0.001	-133.51	0.023
Vergers AB ou conv.	1	1.979	0.441	-135.14	0.004
Vergers pommier ou poirier	1	1.707	0.369	-134.97	0.004
Effet aléatoire (variance)	1	2.035	0.43	-297.15	0.0001
Modèle avec les variables sélectionnées	5	-	-	-130.94	-

3.3. Discussion

Il est donc apparu, pour les deux années, que le nombre d'adultes capturés à l'aide de pièges fortement dosés et mixtes phéromone / kairomone était significativement et positivement relié à l'intensité des dégâts. Le suivi des populations par piégeage informe donc bien sur le risque local, au niveau du verger.

De manière surprenante, le nombre de traitements insecticides n'est pas ressorti comme une variable explicative de l'intensité des dégâts. L'effet de la protection contre le carpocapse s'est traduit uniquement au travers de la variable distinguant les vergers AB des vergers conventionnels. Ceci révèle peut être que, malgré la variabilité dans le nombre de traitements, la pression insecticide contre le carpocapse est globalement identique dans tous les vergers considérés. En effet, dans certains vergers conventionnels, la fréquence de traitements est si élevée (jusqu'à 19 traitements sur les 10 semaines considérées) que la durée entre deux traitements est inférieure à la durée de persistance des insecticides (environ 10 jours). En verger AB, le virus de la granulose dont la durée de persistance est légèrement plus faible a été appliqué à une fréquence plus importante, sans pour autant permettre un meilleur contrôle des populations de carpocapse. La faible efficacité du virus est en partie due à son mode d'action, les larves étant tuées avec un certain délai durant lequel elles peuvent quand même endommager les fruits. Cette différence de délai, que nous n'avons pas prise en compte dans le modèle lors de l'introduction du nombre de traitements, pourrait expliquer que les résultats indiquent, à même niveau de capture, des dégâts plus importants en verger AB. Enfin, cet effet lié à l'agriculture biologique peut aussi résulter du décalage temporel observé sur les courbes de vol (Figure 19), le pic étant plus tardif pour les vergers AB que pour les vergers conventionnels.

Les résultats n'ont pas permis de montrer un effet de la confusion sexuelle sur la relation entre nombre d'adultes capturés et intensité des dégâts. Ceci qui est surprenant, compte tenu, d'une part, de la plus faible efficacité du piégeage en verger sous confusion (cf. 2.1.), et, d'autre part, de la différence dans l'intensité de la simple corrélation entre nombre d'adultes et dégâts mise en évidence par l'approche préliminaire (cf. 2.4.). La covariance entre les variables explicatives est un élément déterminant dans notre modèle, comme dans la plupart des modèles de régression. L'absence d'effet du nombre de traitements et de la variable décrivant la confusion pourrait être due à la relation antagoniste de ces deux variables vis-à-vis du nombre d'adultes piégés (corrélations de 0,547 et -0,496 réciproquement).

Enfin, le risque de dégâts est apparu plus faible en verger de poiriers qu'en verger de pommiers, bien que cet effet n'ait été significatif qu'en 2007. Ce résultat est cohérent avec le fait que les poires sont légèrement moins sensibles au carpocapse que les pommes.

L'introduction d'un effet aléatoire dans le modèle a permis d'améliorer de façon importante la qualité d'ajustement du modèle, et la variance estimée de cet effet aléatoire est importante pour les deux années. Ceci traduit qu'une part importante de la variance de l'intensité des dégâts reste non expliquée par les variables non aléatoires que nous avons introduites, et il semble donc difficile d'envisager d'utiliser ce modèle pour prédire de façon pertinente les dégâts sur fruits à partir de ces variables.

L'effet aléatoire que nous avons introduit représente l'écart de chaque verger par rapport à un risque moyen, commun à tous les vergers. Il peut être estimé pour chaque verger. Lorsqu'il est positif, le verger présente un risque de dégât plus important que la moyenne, à population de carpocapse identique. Lorsqu'il est négatif, ce risque est au contraire moins important que la moyenne. L'analyse cet effet aléatoire devrait permettre de comprendre pourquoi le risque de dégâts varie de façon importante entre vergers et d'identifier ainsi quels facteurs, non pris en compte dans le modèle, jouent un rôle sur dans la relation entre les effectifs d'adultes capturés par piégeage et l'intensité des dégâts. Nous chercherons pour cela dans la suite de ce chapitre à proposer une interprétation *a posteriori* de l'effet aléatoire.

4. Analyse des effets aléatoires

4.1. Méthodes

Afin d'analyser leur répartition spatiale nous avons cartographié les effets aléatoires et calculé leur variogramme. Pour tester si la répartition spatiale des effets aléatoires diffère d'une répartition aléatoire, ce variogramme empirique a été comparé à l'enveloppe incluant les variogrammes calculés sur 100 permutations de l'effet aléatoire sur les vergers. Un écart par rapport à 95% de cette enveloppe sera considéré comme attestant d'une répartition spatiale significativement différente d'une répartition aléatoire.

Pour tester la stabilité temporelle des effets aléatoires entre les deux années d'observation, nous avons recherché si le signe de l'effet aléatoire était le même les deux années, en effectuant un test de permutation associée à une statistique appropriée. Cette statistique a été

choisie comme la somme, sur l'ensemble des vergers, du signe du produit des effets vergers de chacune des années (après transformation des + en 1 et – en -1).

Enfin, nous avons recherché si les variations d'effets aléatoires entre vergers étaient liées à des différences dans le contexte paysager de ces vergers. Nous avons pour cela considéré les variables paysagères identifiées au **chapitre 1** (Ricci et al. 2009) comme ayant un effet significatif sur les populations de carpocapse à l'échelle de la zone d'étude à savoir :

- la proportion en surface des vergers de pommiers et poiriers dans un buffer de 100 m ;
- l'index de l'orientation moyenne du réseau de haies calculé dans un buffer de 150m.

Ces variables ont été calculées sous Arcview (Version 9.1, ESRI) à partir des données numérisées sur la photographie aérienne de la zone et présentées dans la partie **Matériel** (cf. page 39). Le calcul de ces deux variables est détaillé dans la partie 2.3 du **chapitre 1** (cf. page 57). Afin de prendre en compte également un rôle potentiellement plus local des haies, nous avons également calculé la proportion du périmètre de chaque verger occupé par une haie. Cette variable quantifie localement la présence de haies.

Une analyse de régression multiple (proc MIXED, SAS Version 9.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) a ensuite été effectuée pour chercher à expliquer les effets aléatoires par ces trois variables décrivant le contexte paysager du verger. L'aire du verger a également été ajoutée dans l'analyse comme variable de contrôle. Les effets aléatoires des deux années ont été analysés de manière conjointe en spécifiant qu'il s'agissait de données répétées.

4.2. Résultats

L'observation de la cartographie des effets aléatoires n'a pas permis de discerner une répartition spatiale particulière, pour aucune des deux années. Pour les deux années toujours, le variogramme était toujours contenu dans 95% de l'enveloppe définie par les 100 permutations ce qui a confirmé que la répartition spatiale n'était pas significativement différente d'une répartition aléatoire. Les cartes et les variogrammes sont présentés en **annexe 2** dans l'article associé.

En revanche, le test de permutation sur les signes a mis en évidence une certaine stabilité temporelle des effets aléatoires ($P=0,050$). Ceci signifie que les vergers ayant un risque de dégâts plus fort (ou plus faible) que la valeur attendue – sous la seule action des variables

significatives dans le modèle statistique présenté dans la partie 3 – sont globalement restés les mêmes d’une année sur l’autre.

Par ailleurs, l’analyse par régression multiple a montré que les effets aléatoires dépendaient significativement de la proportion en vergers de pommiers ou poiriers et de l’orientation moyenne des haies, les effets aléatoires étant plus faibles dans les vergers entourés de nombreux vergers et d’un réseau de haies perpendiculaires au vent dominant (haies brise-vent). Par contre, il n’est pas apparu d’effet de la présence locale de haies, ni de l’aire du verger (Tableau 30).

Tableau 30. Résultats de l’analyse de régression multiple sur les effets aléatoires

Variable	ddl	F	P-valeur
Aire du verger	1	0.14	0.7085
Proportion en verger (100 m)	1	7.6	0.0091
Index d’orientation des haies (150 m)	1	5.62	0.0232
Présence locale des haies	1	0.11	0.7298

4.3. Interpretation

La variabilité de l’effet aléatoire traduit des différences entre vergers dans le risque de base lié aux dégâts de carpocapse. Les analyses que nous venons de présenter montrent que ce risque de base est en partie expliqué par le contexte paysager des vergers et que les fortes densités en vergers de pommiers et poiriers et en haies brise-vent sont associées à des dégâts plus faibles. Nous avons mis en évidence au **chapitre 1**, un effet négatif de la proportion en vergers dans l’environnement sur les effectifs de larves, et émis l’hypothèse que cet effet serait associé à l’influence des traitements dans les vergers voisins sur les populations locale de carpocapse. Cette même hypothèse peut être évoquée ici pour expliquer le plus faible risque de dégât dans les vergers entourés de nombreux vergers de pommiers ou poiriers. De même, nous retrouvons ici un rôle prépondérant de l’orientation des haies par rapport à leur longueur. L’effet des haies brise-vent pourrait être associé à une réduction de la dérive des insecticides lors de l’application ou de la volatilisation après dépôt, mais aussi à une modification de la diffusion des substances attractives dans l’atmosphère, interagissant ainsi potentiellement avec le piégeage des adultes.

5. Conclusions et perspectives

Dans ce chapitre, nous avons montré l'intérêt de combiner à forte dose kairomone et phéromone pour le piégeage attractif des adultes de carpocapse. Cette méthode permet de suivre efficacement la dynamique temporelle du ravageur, y compris dans les vergers où la confusion sexuelle est utilisée. Nous avons montré que ces effectifs de captures sont significativement reliés aux dégâts sur fruit ; mais que cette relation est aussi fortement dépendante d'autres paramètres locaux et paysagers. Pour mieux comprendre cette relation, nous avons modélisé les dégâts en considérant de manière explicite la dynamique temporelle des adultes et en associant des covariables locales. Néanmoins, une part importante de la variabilité n'a pu être expliquée par les facteurs fixes, et le différentiel de risque de base entre verger est apparu être en partie lié au contexte paysagers des vergers.

En perspective, il est possible de proposer plusieurs solutions en vue d'améliorer la qualité prédictive du modèle. Tout d'abord, il serait possible d'affiner la représentation temporelle du processus qui conduit aux dégâts en transformant la courbe d'adultes observée en une courbe d'effectifs de larves en utilisant par exemple une durée moyenne des étapes successives fécondation/ponte/éclosion et la somme des températures relevées (degrés jours). Il est également envisageable de construire la variable qui décrit l'intensité des traitements en tenant compte plus précisément du temps de rémanence et du délai d'action des différents produits utilisés (en séparant notamment les insecticides chimiques et le virus de la granulose). D'autre part, nous avons postulé que l'absence d'effet de l'utilisation de la confusion sexuelle était liée à la relation antagoniste de cette variable avec le nombre de traitements. Dans le modèle que nous avons présenté, cet effet de l'utilisation de la confusion a été modélisé de manière additive, mais il se peut que cette pratique ait plutôt un effet multiplicatif sur le paramètre associé au nombre de captures. Il s'agirait donc de prendre en compte l'interaction entre la variable donnant le nombre d'adulte capturée et la variable décrivant la confusion sexuelle, ce qui nécessite une profonde restructuration du modèle. D'autres variables fixes pourraient aussi être incluses dans le modèle, notamment les variables décrivant le contexte paysager des vergers et qui sont apparues être bien reliées au risque de base (effet aléatoire). Il serait de plus intéressant de voir s'il est possible d'améliorer le modèle en prenant en compte l'inoculum de chaque verger, mesuré par les effectifs de larves diapausantes collectées à l'automne dans les bandes pièges. La corrélation entre les dégâts de première génération et les effectifs de larves diapausantes est en effet très bonne (corrélation

entre les effectifs de larves diapausantes de l'automne 2006 et les dégâts de juin 2007 :
 $r=0,889$; $p<0,0001$; $N=78$)

Le risque est d'aboutir à une grande complexification du modèle et de multiplier le nombre de variables nécessaires. Il semble donc qu'il soit difficile de concevoir par cette approche un outils d'aide à la décision qui, en prédisant le risque de dégâts en fonction des captures d'adultes et de quelques covariables faciles à acquérir *a priori* (i.e. en début de saison), pourrait permettre d'ajuster les traitements en cours de saison. En revanche, ces propositions d'amélioration pourraient être envisagées afin d'explorer de façon plus poussée le schéma de modélisation générique qui a été développé et d'approfondir ainsi la connaissance du déterminisme des dégâts de carpocapse.

Conclusion générale

1. Bilan sur la dynamique spatiale du carpocapse

Dans cette thèse, nous avons étudié la dynamique du carpocapse en l'abordant sous plusieurs angles : (1) distribution spatiale des effectifs dans le paysage, (2) recherche des processus qui régissent les relations entre effectifs et caractéristiques du paysage, (3) répartition spatiale intra verger et effets paysagers locaux, (4) modélisation du risque de dégâts sur fruits.

Nous avons mis en évidence des effets des caractéristiques du paysage à l'échelle du bassin de production comme à l'échelle du verger. Notamment, les effectifs de carpocapse semblent être influencés négativement par la densité de vergers hôtes dans l'environnement, effet principalement dû aux vergers conventionnels. Par une approche théorique, nous avons montré que cette relation pouvait être liée à une différence dans la dynamique locale des populations entre vergers en agriculture biologique et vergers en agriculture conventionnelle, associée à des évènements de migration entre vergers.

Grâce au modèle de dynamique qui a été développé, nous avons également identifié la distance de corrélation maximale comme étant un indicateur qualitativement bien relié à la

distance moyenne de dispersion, même si quantitativement il tend à surestimer cette distance moyenne. La distance de corrélation maximale entre effectifs de carpocapse et densité en vergers hôtes étant située entre 100 et 250m, nous pouvons donc conclure que les évènements de dispersion ont en moyenne lieu sur de faibles distances. Ce résultat est d'ailleurs en accord avec les estimations antérieures obtenues par d'autres méthodes et présentées en introduction (Mani et Wildbolz 1977, Bues et al. 1995, Franck et al. 2007). L'exploitation du modèle développé devrait permettre par la suite de préciser certaines composantes de la dynamique spatiale (cf. **Perspectives**, page 151).

Nous avons également mis en évidence un effet du réseau de haie sur les densités de carpocapse. Que ce soit en considérant l'étendue du bassin versant où celle du verger, les effectifs sont apparus plus faibles dans les zones protégées du vent. Les effets du vent sur les effectifs de populations ont aussi été montrés pour des espèces de ravageurs du colza (Moser et al. 2009). Nous n'avons pas mis en évidence les mécanismes écologiques qui génèrent cette relation dans le cas du carpocapse et cette question devra faire l'objet de recherches spécifiques. Nous avons également montré à l'échelle du verger que les larves de carpocapse sont réparties la plupart du temps de manière homogène, même si des agrégations ont été détectées dans certains vergers. Dans ces vergers particuliers, il est apparu que l'hétérogénéité spatiale mise en évidence était en partie liée aux caractéristiques des haies de bordure de verger. Notamment, les effectifs tendaient à être plus faibles à proximité d'une haie, avec un effet potentiel de la diversité floristique de la haie dans cette réduction des effectifs. Ces relations suggèrent l'existence d'une régulation biologique par des ennemis naturels qui seraient hébergés dans les haies ou dont l'action serait favorisée par une certaine composition floristique en bordure de verger. Néanmoins, ces hypothèses devront être vérifiées explicitement.

Enfin, nous avons montré une relation positive et significative entre les dégâts sur fruits et les effectifs d'adulte capturés à l'aide de pièges mixtes kairomone / phéromone, y compris dans les vergers où la confusion sexuelle est utilisée. Cependant, cette relation était influencée par de nombreux facteurs locaux, notamment le type de stratégie de phytoprotection, mais aussi par des caractéristiques du paysage environnant. En conséquence, la prédiction des dégâts par la seule mesure des effectifs d'adultes et de covariables facilement mesurables semble peu fiable. Le modèle statistique utilisé ici, développé en collaboration avec des biométriciens et qui prend en compte la dynamique temporelle des populations de carpocapse,

a permis de mettre en évidence une forte variabilité du risque de dégâts entre vergers et d'identifier certains déterminants de ce risque. La poursuite de ce travail devrait permettre de mieux comprendre ce risque de dégâts, notamment en prenant en compte l'inoculum primaire dans le verger, mesurable à l'automne par l'effectifs de larves diapausantes.

2. Paysage et gestion intégrée des risques liés aux ravageurs de manière générale : quelles potentialités ?

2.1. Quelles sont les perspectives de réduction des populations de ravageurs par des modifications du paysage ?

Nous avons montré dans cette thèse une relation négative entre les effectifs de carpocapse et la quantité de vergers hôtes conventionnels, traduisant un effet de la quantité et de la qualité de l'habitat de ce ravageur sur sa dynamique. De manière générale, la question des effets respectifs des surfaces cultivées et des surfaces non cultivées sur les ravageurs est centrale dans la recherche de solutions intégrées à l'échelle du paysage. Récemment, Veres et al. (en préparation) ont effectué une méta-analyse afin de synthétiser, notamment, les résultats des études ayant cherché à répondre à cette question. Il est apparu que, globalement, les relations entre l'abondance des ravageurs et la quantité de cultures hôtes dans le paysage sont tantôt positives et tantôt négatives (e.g. Van Helden et al. 2008). Le sens de la relation pourrait en fait dépendre à la fois de l'intensité des pratiques de lutte et de la proportion globale des zones cultivées par rapport à celle des zones non cultivées dans le paysage. Par contre le taux de parasitisme ou de prédation était globalement positivement corrélé à la quantité d'habitat.

2.2. Peut-on espérer réduire les risques liés aux ravageurs en augmentant la régulation par des aménagements paysagers ?

Comme nous venons de le voir, la prise en compte du paysage dans la perspective de développer à cette échelle une gestion intégrée des ravageurs nécessite de bien comprendre les mécanismes qui associent les caractéristiques du paysage à la dynamique des organismes. Cependant, il est également essentiel de bien considérer aussi les relations ravageurs - auxiliaires à l'échelle du paysage (Cronin et al. 2005). Une réelle approche intégrée nécessite de rechercher les facteurs paysagers qui sont à la fois défavorables aux ravageurs et favorables à leurs ennemis naturels. De nombreuses études ont mis en évidence le potentiel des aménagements paysagers dans l'augmentation du processus de régulation. Par exemple, il a été mis en évidence que les bandes enherbées autour des champs de colza favorisaient le

parasitisme de la méligèthe du colza (*Meligethes aeneus* – Thies et Tschardt 1999). De même, il a été montré que le parasitisme de la teigne des crucifères (*Plutella xylostella*, ravageur des crucifères) était positivement relié à la présence de forêt et de bordures de routes dans l'environnement (Bianchi et al. 2008). Ces effets pourraient résulter de la présence de nourriture et/ou d'hôtes alternatifs dans ces zones non cultivées par ailleurs moins perturbées que les zones de cultures. La composition du paysage joue aussi un rôle sur la prédation des ravageurs. Ainsi, une étude effectuée dans des parcelles de soja contenant plus ou moins de mauvaises herbes a montré que les populations d'*Orius insidiosus*, espèce prédatrice de thrips, étaient significativement plus importantes dans les parcelles plus diversifiées en espèces végétales, cet effet intervenant cependant en interaction avec la densité des proies (Lundgren et al. 2009).

Le rôle de la quantité et de la diversité des proies est essentiel à considérer dans l'étude des processus de régulation. Notamment, la compétition interspécifique liée à la diversité des proies à consommer est susceptible de réduire le potentiel de régulation d'un ravageur par un auxiliaire donné ; mais cet effet n'est pas général. Il a ainsi été montré par une expérience de choix en laboratoire que la régulation du carpocapse (*Cydia pomonella*) et de la tordeuse orientale (*Cydia molesta*) par le parasitoïde *Hyssopus pallidus* n'était pas réduite lorsque ces deux ravageurs étaient simultanément présents par rapport à des situations dans lesquelles ils sont présents l'un ou l'autre de manière exclusive (Häckermann et al. 2008).

De façon générale, les effets du paysage sur le fonctionnement des populations sont complexes, et c'est d'autant plus vrai lorsque l'on s'intéresse aux relations entre ravageurs et auxiliaires. Lors d'une expérimentation de terrain dans laquelle la densité de chenilles défoliatrices a été artificiellement augmentée dans des sites forestiers localisés dans des paysages contrastés, il a été mis en évidence que les relations entre le taux de parasitisme et la structure de la mosaïque paysagère étaient très différentes selon les espèces de parasitoïdes (Roth et al. 2006). Cette complexité de réponses est vraie aussi pour les prédateurs et révèle donc l'intérêt d'étudier plutôt la réponse de communautés d'espèces d'auxiliaires et si possible de se concentrer sur le processus de régulation lui-même (Miñarro et al. 2009).

Concernant le carpocapse, de nombreuses espèces d'arthropodes sont connues pour être des prédateurs ou des parasitoïdes du carpocapse (Lacey et Unruh 2005). Pourtant, ces ennemis naturels ne parviennent pas, dans les conditions actuelles en verger commercial, à assurer un contrôle efficace des populations du ravageur. D'autres études menées dans

l'équipe ont mis en évidence des effets du paysage sur la régulation naturelle. Ainsi, la régulation naturelle du carpocapse a été mesurée par une expérimentation *in situ* consistant à exposer des œufs de carpocapse dans des vergers commerciaux (Monteiro et al. en préparation). Cette expérience a permis de mettre en évidence une prédominance de la prédation des œufs (Tableau 31) par rapport au parasitisme (0,1% en moyenne). De plus, le taux de prédation était significativement relié à l'index I-Phy qui mesure l'impact environnemental des pratiques phytosanitaires, mais dépendait aussi de facteurs paysagers : la prédation était d'autant plus forte que la densité en vergers conventionnels (i.e. non en agriculture biologique) dans l'environnement était faible et que le nombre de haies brise-vent était réduit.

Tableau 31. Taux de prédation par verger

Identifiant verger	Type de pratiques	% d'œufs prédatés		Moyenne
		juin	août	
55	Conv.	0,7	14,8	8,30 a
139	Conv.	1,7	23,0	10,3 a
149	Conv.	0,0	38,8	18,0 ab
122	Conv.	8,6	38,6	22,1 ab
114	Conv.	3,5	42,1	22,6 ab
154	Conv.	19,5	35,4	27,9 ab
145	AB	1,6	65,6	32,5 b
115	abandon	5,7	60,7	33,0 b
127	AB	8,5	49,8	33,7 b
126	AB	22,2	58,6	36,5 b
51	AB	14,7	56,9	37,6 b
124	AB	11,4	66,7	38,5 b
125	AB	49,9	38,9	40,7 b

Dans une autre étude, les larves diapausantes de carpocapse qui ont été collectées en 2006 et 2007 dans les vergers cibles (données utilisées dans cette thèse) ont été conservées individuellement sous abris durant l'hiver suivant. Au printemps, le suivi des émergences de carpocapse ou de parasitoïdes adultes a permis de calculer un taux de parasitisme pour chaque verger sur lequel ces larves avaient été collectées. Le taux de parasitisme a été mis en relation avec des variables locales décrivant la phytoprotection et des variables paysagères. Il est notamment apparu que le taux de parasitisme était plus faible quand la proportion de vergers conventionnel était grande, dans un rayon de 100m autour des vergers (Sousa Silvino 2009). L'effet négatif de la densité de vergers conventionnels sur le parasitisme traduit sans doute un effet de la pression insecticide comme nous en avons fait l'hypothèse pour l'effet de cette même variable de paysage sur les effectifs de carpocapse.

3. Contribution de ce travail à la recherche de solutions en production intégrée contre le carpocapse

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressé à la dynamique spatiale du carpocapse, avec pour perspective à terme de pouvoir développer des solutions de gestion intégrées à une échelle spatiale pertinente par rapport à la biologie de ce ravageur. Pour cela, nous avons étudié les effets conjoints de facteurs locaux et de facteurs paysagers sur les populations de carpocapse, ce qui est rarement fait, ces deux types de variables étant souvent considérées séparément. Ceci nous a permis de montrer des effets significatifs des structures de paysages tout en prenant en compte le rôle de la phytoprotection, qui reste souvent primordial dans l'explication de la variabilité des effectifs de ravageurs au sein de parcelles agricoles. La quantification du rôle respectif des variables locales et des variables paysagères est cependant difficile à cause des interactions entre ces deux types de variables. En fait, la question de l'échelle des processus est sans doute plus pertinente que la ségrégation entre des effets locaux et des effets paysagers qui sont nécessairement fortement intercorrélés : l'expression d'effets locaux dépend du contexte paysager et le rôle du paysage est aussi conditionnés par les effets locaux intégrés à une échelle supérieure. Le type d'analyses que nous avons utilisé constitue en lui-même une approche intégrée visant à identifier les facteurs influençant les effectifs et les processus contrôlant ces effets, puisqu'il permet d'envisager comme leviers d'actions potentiels à la fois des solutions à l'échelle du verger, spatialement organisées au sein d'un territoire, et des aménagements paysagers pouvant porter sur des zones non cultivées à l'échelle du bassin de production.

Concevoir des systèmes de production intégrés nécessite d'envisager une diversification des solutions de gestion et plus encore une combinaison adéquate de ces solutions qui peuvent concerner des échelles différentes. Nous nous sommes efforcés dans cette thèse de prendre en compte plusieurs échelles et plusieurs leviers d'actions potentiels, sans être, bien évidemment pour autant exhaustifs. Nous n'avons par exemple pas pris en compte la possibilité de modifier l'architecture de l'arbre par la taille, moyen d'action potentiel sur les populations de carpocapse. L'architecture est en effet susceptible de jouer sur le microclimat à l'intérieur de l'arbre et de modifier le développement du ravageur (Kührt et al. 2006a, 2006b). D'autres techniques récentes comme une méthode de lutte biologique par action de nématodes entomopathogènes (*Steinernema carpocapsae*), ou l'utilisation de filets enserrés autour des rangs doivent sans doute être également considérées, en tant que pratiques alternatives, à

intégrer dans une stratégie globale. Un exemple de combinaisons de méthodes à effets partiels pour lutter contre le carpocapse est donné par Judd et al. (2005). Ces auteurs ont associé un piégeage des larves diapausantes dans des bandes pièges, l'utilisation de la confusion sexuelle et la récupération des fruits attaqués après récolte et ont ainsi obtenu une réduction significative des dégâts, alors qu'aucune de ces méthodes utilisées individuellement n'avait permis d'obtenir de tels résultats. En complément, et même si le niveau de complexité des systèmes étudiés devient important, des études multiravageurs doivent aussi être développées pour prendre en compte les interactions plurispécifiques au sein d'un même niveau trophique (Dunning et al. 1992). C'est avec ces différents objectifs que se développe actuellement sur le centre Inra d'Avignon un projet de verger écologique qui associe, entre autres, une conduite bas intrant, une gestion de la taille de l'arbre et des solutions de lutte alternatives contre les bioagresseurs.

Perspectives

1. Approfondir la compréhension du processus de dispersion dans un paysage hétérogène : mise en regard de données génétiques et de la structure du paysage

Une première perspective est de poursuivre l'étude du processus de dispersion du carpocapse afin de mieux comprendre comment les individus se déplacent entre vergers et comment les structures paysagères influencent ces déplacements. L'utilisation combinée de la génétique des populations et de l'écologie du paysage est une approche possible pour répondre à ce type de problématique. Le principe est de calculer des distances génétiques entre populations ou entre individus échantillonnés dans un paysage, puis de rechercher un calcul de « distance écologique » entre sites d'échantillonnage qui permette d'expliquer au mieux ces distances génétiques, et qui soit donc pertinent vis-à-vis des déplacements du carpocapse. Classiquement, les distances génétiques sont comparées à la distance géographique séparant les échantillons. Cependant, le paysage est rarement isotrope et hétérogène, et la présence d'éléments paysagers particuliers (haies, autres vergers) entre deux vergers hôtes du carpocapse est susceptible d'influencer le déplacement des individus. La recherche d'un calcul de « distance écologique » approprié doit permettre de prendre en compte la manière dont ces éléments du paysage interviennent dans le processus de dispersion.

Dans l'objectif de pouvoir mener ce type d'étude sur le carpocapse, les larves diapausantes collectées dans les bandes pièges en 2006 ont été individualisées et conservées sous abris pendant l'hiver. Un génotypage sur 13 marqueurs microsatellites a été effectué sur les adultes qui ont émergés au printemps. A partir de ce génotypage, il est possible de rechercher la probabilité d'apparentement entre les individus, d'identifier les individus pleins-frères, et donc de retracer les déplacements des femelles fécondées. Ce type d'analyse d'apparentement a déjà été réalisé dans l'équipe sur des populations de carpocapse collectés sur une zone plus réduite (0,9km²) et a permis d'évaluer la distribution des distances de dispersion (Franck et al. en préparation, **Annexe 4**). Le passage à une échelle spatiale supérieure associée à une prise en compte du paysage devrait permettre d'apporter des résultats complémentaires.

Afin de prendre en compte le paysage dans le calcul de distance, l'utilisation de distance-coût est fréquente en écologie du paysage. Il s'agit d'attribuer à chaque type d'élément paysager (verger, bois, zone ouverte, haie, ...) un coefficient de résistance en fonction de son degré d'hostilité ou de sa capacité à limiter les déplacements. La distance entre deux sites est alors calculée comme la somme des distances à parcourir dans chaque type d'élément du paysage, pondérée par les coefficients de résistance respectifs de ces éléments. A partir d'une carte de résistance, il est aussi possible de calculer un trajet de moindre coût entre chaque couple de site. Des méthodes existent pour déterminer une combinaison optimale des valeurs de résistance (Pinto 2009, Foltête 2008). Outre le niveau de résistance intrinsèque de chaque élément paysager, il peut également être pertinent d'utiliser une mesure de la connectivité entre habitats.

Ce type d'approche incluant une description du paysage sous forme de carte de résistance est complémentaire du modèle de dynamique spatiale proposé au **chapitre 2**, dans lequel les distances utilisées sont cartographiques (i.e. distances euclidiennes entre sites). Sur le plan conceptuel, la combinaison de ce type de modèle mécaniste – utilisant une loi de dispersion – avec des cartes de résistances est un enjeu pour la compréhension des processus de dispersion du carpocapse, et des organismes en général. Des développements récents proposent par exemple d'utiliser des courbes de dispersions classiques, mais appliquées à un espace plus ou moins « dilaté », selon le niveau de résistance des éléments qui composent le paysage (Schurr et al. 2008). En première approximation, il sera possible d'utiliser dans le modèle que nous

avons construit une matrice de « distances écologiques » à la place de la matrice de distance euclidienne lors de l'application du modèle à un paysage réel.

2. Concevoir des scénarios paysagers

Une autre perspective de cette thèse est d'exploiter le modèle de dynamique spatiale qui a été développé, avec pour objectif de concevoir des scénarios paysagers permettant de réduire les populations de carpocapse. Ce travail devra se faire en deux étapes. La première étape est de calibrer le modèle en l'appliquant au paysage réel que constitue la zone d'étude. Pour cela, les vergers AB pourront être considérés comme des sites d'habitat favorable et les vergers conventionnels comme des sites d'habitat défavorable. Il s'agira alors d'estimer les paramètres de la dynamique locale ainsi que le taux de migration, et de choisir le type de dispersion afin de prédire au mieux les effectifs mesurés sur le terrain dans les vergers cibles.

La deuxième étape est d'effectuer des simulations en modifiant les caractéristiques du paysage réel et d'analyser les conséquences sur les effectifs de populations. Ceci devra permettre d'étudier l'impact de modifications du type de stratégie de lutte sur les vergers existants. Il sera notamment intéressant de connaître les conséquences d'un changement de la proportion de vergers AB ou de l'organisation spatiale de ces types de pratiques (par exemple, comparer des situations dans lesquelles les vergers AB sont regroupés et des situations dans lesquelles ils sont dispersés).

Bien sûr, ce modèle ne permettra de connaître les conséquences de ces modifications qu'uniquement en terme d'effectifs du ravageur. Il s'agira aussi d'approfondir les liens entre effectifs de carpocapse et les dégâts sur fruit, afin d'évaluer les performances des scénarios vis-à-vis de leur capacité à limiter l'impact du carpocapse sur la production. L'évaluation de ces scénarios devra aussi prendre en compte des critères agronomiques, écologiques et économiques, afin d'étudier leur performance et leur adéquation à l'ensemble des exigences des systèmes de production durables.

Références

Agence Bio 2008. L'agriculture Biologique française : chiffres 2007, 168pp.

Ansebo L., Coracini M.D.A., Bengtsson M., Liblikas I., Ramirez M., Borg-Karlson A.K., Tasin M. and Witzgall P. 2004. Antennal and behavioural response of codling moth *Cydia pomonella* to plant volatiles. *Journal of Applied Entomology* 128: 488-493.

Aubertot J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.J., Guichard L., Lucas P., Savary S. and Voltz M. 2005. Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Expertise scientifique collective Inra-Cemagref. 64pp.

Audemard H. 1991. Integrated protection of orchards: Results and perspectives. *Bulletin de la Société Zoologique de France Evolution et Zoologie* 116: 367-368.

Baguette M. and Van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22: 1117-1129.

Baudry J., Bunce R.G.H. and Burel F. 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60: 7-22.

Bender D.J., Tischendorf L. and Fahrig L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18: 17-39.

Bennett A.F. 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. 254 pp. IUCN Publications Services Unit, Cambridge.

Bianchi F., Goedhart P.W. and Baveco J.M. 2008. Enhanced pest control in cabbage crops near forest in The Netherlands. *Landscape Ecology* 23: 595-602.

Bianchi F.J.J.A., Booij C.J.H. and Tscharrntke T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of The Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 273: 1715-1727.

- Bisignanesi V. and Borgas M.S. 2007. Models for integrated pest management with chemicals in atmospheric surface layers. *Ecological Modelling* 201: 2-10.
- Boivin T., Chadoeuf J., Bouvier J.C., Beslay D. and Sauphanor B. 2005. Modelling the interactions between phenology and insecticide resistance genes in the codling moth *Cydia pomonella*. *Pest Management Science* 61: 53-67.
- Boutin S. 2001. Analyse de la gestion des interventions phytosanitaires et de leurs effets non intentionnels en verger de pommiers. Mémoire de DAA Protection des plantes et Environnement, INA-PG, ENSAM, ENSAR.
- Bowler D.E. and Benton T.G. 2009. Impact of dispersal on population growth: the role of inter-patch distance. *Oikos* 118: 403-412.
- Brandle J.R., Hodges L. and Zhou X.H. 2004. Windbreaks in North American agricultural systems. *Agroforestry Systems* 61: 65-78.
- Bues R., Toubon J.-F. and Poitout H.S. 1995. Variabilité écophysiological et enzymatique de *Cydia pomonella* L. en fonction de l'origine géographique et de la plante hôte. *Agronomie* 15: 221-231.
- Burel F. and Baudry J. 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. TEC & DOC. Gerard CHOUQUIER, Paris, 362pp.
- Calkins C.O. and Faust R.J. 2003. Overview of areawide programs and the program for suppression of codling moth in the western USA directed by the United States Department of Agriculture - Agricultural Research Service. *Pest Management Science* 59: 601-604.
- Cardé R.T. 1984. Chemo-orientation in flying insects. In Bell W. and Cardé R. T. (eds.), *Chemical ecology of insects*, pp. 111-124. Chapman and Hall London, UK
- Carriere Y., Dutilleul P., Eilers-Kirk C., Pedersen B., Haller S., Antilla L., Dennehy T.J. and Tabashnik B.E. 2004. Sources, sinks, and the zone of influence of refuges for managing insect resistance to Bt crops. *Ecological Applications* 14: 1615-1623.
- Cronin J.T. and Reeve J.D. 2005. Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of The Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 272: 2225-2235.
- Davies Z.G. and Pullin A.S. 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landscape Ecology* 22: 333-351.
- Decante D. and van Helden M. 2006. Population ecology of *Empoasca vitis* (Gothe) and *Scaphoideus titanus* (Ball) in Bordeaux vineyards: Influence of migration and landscape. *Crop Protection* 25: 696-704.
- Decante D. and van Helden M. 2008. Spatial and temporal distribution of *Empoasca vitis* within a vineyard. *Agricultural and Forest Entomology* 10: 111-118.
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G. and Van Dyck H. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102: 417-426.
- Diaz J.A., Carbonell R., Virgos E., Santos T. and Telleria J.L. 2000. Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammotromus algirus*. *Animal Conservation* 3: 235-240.
- Diekotter T., Billeter R. and Crist T.O. 2008. Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Basic and Applied Ecology* 9: 298-307.
- Dorn S., Schumacher P., Abivardi C. and Meyhofer R. 1999. Global and regional pest insects and their antagonists in orchards: spatial dynamics. *Agriculture Ecosystems & Environment* 73: 111-118.
- Dungan J.L., Perry J.N., Dale M.R.T., Legendre P., Citron-Pousty S., Fortin M.J., Jakomulska A., Miriti M. and Rosenberg M.S. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25: 626-640.

- Dunning J.B., Danielson B.J. and Pulliam H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.
- Ehler L.E. and Bottrell D.G. 2000. The illusion of integrated pest management. *Issues in Science and Technology* 16: 61-64.
- Elliott N., Kieckhefer R.W., Lee J.H. and French B.W. 1998. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator population in wheat. *Landscape Ecology* 14: 239-252.
- Fahrig L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Foltete J.C., Berthier K. and Cosson J.F. 2008. Cost distance defined by a topological function of landscape. *Ecological Modelling* 210: 104-114.
- Franck P., Reyes M., Olivares J. and Sauphanor B. 2007. Genetic architecture in codling moth populations: comparison between microsatellite and insecticide resistance markers. *Molecular Ecology* 16: 3554-64.
- Franck P., Ricci B., Klein E.K., Olivares J., Simon S., Cornuet J.M. and Lavigne C. Genetic inference of the dynamic of the codling moth females at a local scale. *En preparation*.
- Gu H.N., Hughes J. and Dorn S. 2006. Trade-off between mobility and fitness in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera : Tortricidae). *Ecological Entomology* 31: 68-74.
- Gustafson E.J. and Gardner R.H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77: 94-107.
- Guyot G. 1989. Les effets microclimatiques des brise vent et des aménagements régionaux. *Techniques Agricoles*: 1-27.
- Hackermann J., Rott A.S. and Dorn S. 2008. Consequences of mixed species infestation on the searching behavior and parasitism success of a larval parasitoid. *Biocontrol* 53: 725-736.
- Haynes K.J., Diekotter T. and Crist T.O. 2007. Resource complementation and the response of an insect herbivore to habitat area and fragmentation. *Oecologia* 153: 511-520.
- Henderson I.G., Ravenscroft N., Smith G. and Holloway S. 2009. Effects of crop diversification and low pesticide inputs on bird populations on arable land. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129: 149-156.
- Herben T., Munzbergova Z., Milden M., Ehrlén J., Cousins S.A.O. and Eriksson O. 2006. Long-term spatial dynamics of *Succisa pratensis* in a changing rural landscape: linking dynamical modelling with historical maps. *Journal of Ecology* 94: 131-143.
- Hiebeler D. 2000. Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: Landscape generation and local dispersal. *Ecology* 81: 1629-1641.
- Hiebeler D.E. and Morin B.R. 2007. The effect of static and dynamic spatially structured disturbances on a locally dispersing population. *Journal of Theoretical Biology* 246: 136-144.
- Higbee B.S., Calkins C.O. and Temple C.A. 2001. Overwintering of codling moth (Lepidoptera : Tortricidae) larvae in apple harvest bins and subsequent moth emergence. *Journal of Economic Entomology* 94: 1511-1517.
- Holt R.D., Lawton J.H., Polis G.A. and Martinez N.D. 1999. Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80: 1495-1504.
- Holzschuh A., Steffan-Dewenter I., Kleijn D. and Tschirntke T. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44: 41-49.

- Jauker F., Diekotter T., Schwarzbach F. and Wolters V. 2009. Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology* 24: 547-555.
- Jeanneret P., Schüpbach L., Pfiffner L. and Walter T. 2003. Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18: 253-263.
- Jepsen J.U., Baveco J.M., Topping C.J., Verboom J. and Vos C.C. 2005. Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal probability: a comparison of three spatially explicit modelling approaches. *Ecological Modelling* 181: 445-459.
- Jongejans E., Skarpaas O. and Shea K. 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9: 153-170.
- Judd G.J.R. 2005. Towards eradication of codling moth in British Columbia by complementary actions of mating disruption, tree banding and sterile insect technique: Five-year study in organic orchards. *Crop Protection* 24: 718-733.
- Judd G.J.R., Gardiner M.G.T. and Thistlewood H.M.A. 2004. Seasonal variation in recapture of mass-reared sterile codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae): Implications for control by sterile insect technique in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 101: 29-43.
- Jumean Z., Gries R., Unruh T., Rowland E. and Gries G. 2005. Identification of the larval aggregation pheromone of codling moth, *Cydia pomonella*. *Journal of Chemical Ecology* 31: 911-924.
- Jumean Z., Jones E. and Gries G. 2009. Does aggregation behavior of codling moth larvae, *Cydia pomonella*, increase the risk of parasitism by *Mastrus ridibundus*? *Biological Control* 49: 254-258.
- Kass R.E. and Raftery A.E. 1995. Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association* 90: 773-795.
- Keil S., Gu H.N. and Dorn S. 2001. Response of *Cydia pomonella* to selection on mobility: laboratory evaluation and field verification. *Ecological Entomology* 26: 495-501.
- Kie J.G., Bowyer R.T., Nicholson M.C., Boroski B.B. and Loft E.R. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: Effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83: 530-544.
- Knight A. and Light D. 2005a. Seasonal flight patterns of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) monitored with pear ester and codlemone-baited traps in sex pheromone-treated apple orchards. *Environmental Entomology* 34: 1028-1035.
- Knight A. and Light D. 2005b. Developing action thresholds for codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) with pear ester-and codlemone-baited traps in apple orchards treated with sex pheromone mating disruption. *Canadian Entomologist* 137: 739-747.
- Kührt U., Samietz J. and Dorn S. 2006a. Effect of plant architecture and hail nets on temperature of codling moth habitats in apple orchards. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 118.
- Kührt U., Samietz J. and Dorn S. 2006b. Thermal response in adult codling moth. *Physiological Entomology* 31: 80-88.
- Kührt U., Samietz J., Höhn H. and Dorn S. 2006c. Modelling the phenology of codling moth: Influence of habitat and thermoregulation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 117: 29-38.
- Lacey L.A. and Unruh T. 2005. Biological control of codling moth (*Cydia pomonella*, Lepidoptera: Tortricidae) and its role in integrated pest management, with emphasis on entomopathogens. *VEDALIA* 12: 33-60.
- Landis D.A., Wratten S.D. and Gurr G.M. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.

- Landolt P.J., Brumley J.A., Smithhisler C.L., Biddick L.L. and Hofstetter R.W. 2000. Apple fruit infested with codling moth are more attractive to neonate codling moth larvae and possess increased amounts of (E,E)-alpha-farnesene. *Journal of Chemical Ecology* 26: 1685-1699.
- Lavigne C., Ricci B., Franck P. and Senoussi R. A spatial analysis of count data based on comparison of density maps. *Soumis dans Ecology*.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F. and Thenail C. 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 23-40.
- Lee W.J., Blair A., Hoppin J.A., Lubin J.H., Rusiecki J.A., Sandler D.P., Dosemeci M. and Alavanja M.C.R. 2004. Cancer incidence among pesticide applicators exposed to chlorpyrifos in the agricultural health study. *Journal of the National Cancer Institute* 96: 1781-1789.
- Letourneau D.K. and Goldstein B. 2001. Pest damage and arthropod community structure in organic vs. conventional tomato production in California. *Journal of Applied Ecology* 38: 557-570.
- Lucas P. 2007. Le concept de la protection intégrée des cultures. *Innovations Agronomiques* 1: 15-21.
- Lundgren J.G., Wyckhuys K.A.G. and Desneux N. 2009. Population responses by *Orius insidiosus* to vegetational diversity. *Biocontrol* 54: 135-142.
- Mani E. and Wildbolz T. 1977. The dispersal of male codling moths (*Laspeyresia Pomonella* L) in Upper Rhine Valley. *Journal of Applied Entomology* 83: 161-168.
- Manly B.F.J. 1991. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall: London, England, Uk. 281pp.
- Martin O., Ricci B., Franck P., Toubon J.F., Senoussi R. and Lavigne C. A survival generalized linear mixed model approach with time varying covariates to model codling moth damage as a function of adult monitoring and crop protection. *Soumis dans Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*.
- McKee G.J., Goodhue R.E., Zalom F.G., Carter C.A. and Chalfant J.A. 2009. Population dynamics and the economics of invasive species management: The greenhouse whitefly in California-grown strawberries. *Journal of Environmental Management* 90: 561-570.
- McKenzie J.A. and Batterham P. 1998. Predicting insecticide resistance: mutagenesis, selection and response. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 353: 1729-1734.
- McLaughlin A. 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 55: 201-212.
- Meynard J.M., Dore T. and Lucas P. 2003. Agronomic approach : cropping systems and plant diseases. *Comptes Rendus Biologies* 326: 37-46.
- Mielky P.W. and Berry K.J. 2001. Permutation methods. A distance function approach, New York.
- Miliczky E.R. and Horton D.R. 2005. Densities of beneficial arthropods within pear and apple orchards affected by distance from adjacent native habitat and association of natural enemies with extra-orchards host plants. *Biological Control* 33: 249-259.
- Minarro M., Espadaler X., Melero V.X. and Suarez-Alvarez V. 2009. Organic versus conventional management in an apple orchard: effects of fertilization and tree-row management on ground-dwelling predaceous arthropods. *Agricultural and Forest Entomology* 11: 133-142.
- Moilanen A. and Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79: 2503-2515.
- Moilanen A. and Nieminen M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.

- Monteiro L.B., Dor C., Ricci B., Franck P., Lavigne C. and Sauphanor B. Pest management practices and environmental factors affect natural regulation of the codling moth. *En preparation*.
- Moser D., Drapela T., Zaller J.G. and Frank T. 2009. Interacting effects of wind direction and resource distribution on insect pest densities. *Basic and Applied Ecology* 10: 208-215.
- Ockinger E. and Smith H.G. 2006. Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* 149: 526-534.
- Ockinger E. and Smith H.G. 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44: 50-59.
- Ockinger E. and Smith H.G. 2008. Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecology* 23: 27-40.
- OILB 2002. Directives pour la production intégrée des fruits à pépins. *Bulletin OILB/SROP*. p.37-45.
- Pashley D.P. 1983. A biosystematic study in tortricidae (Lepidoptera), with a note on evolutionary rates of allozymes. *Annals of the Entomological Society of America* 76: 139-148.
- Perry J.N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.
- Perry J.N., Winder L., Holland J.M. and Alston R.D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2: 106-113.
- Picard C. 2007. Pratiques de protection contre le carpocapse des pommes : stratégies, temporalités et impacts environnementaux. Mémoire de stage d'ingénieur agronome. INRA - Montpellier SupAgro, Avignon.
- Pinto N. and Keitt T.H. 2009. Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecology* 24: 253-266.
- Reardon B.J., Sumerford D.V. and Sappington T.W. 2006. Impact of trap design, windbreaks, and weather on captures of European corn borer (Lepidoptera : Crambidae) in pheromone-baited traps. *Journal of Economic Entomology* 99: 2002-2009.
- Reeve J.D., Cronin J.T. and Haynes K.J. 2008. Diffusion models for animals in complex landscapes: incorporating heterogeneity among substrates, individuals and edge behaviours. *Journal of Animal Ecology* 77: 898-904.
- Reuveny H. and Cohen E. 2007. Toxicity of azinphos-methyl to various development stages of the codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae). *Pest Management Science* 63: 129-133.
- Reyes M., Franck P., Charmillot P.J., Loriatti C., Olivares J., Pasqualin E. and Sauphanor B. 2007. Diversity of insecticide resistance mechanisms and spectrum in European populations of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Pest Management Science* 63: 890-902.
- Ricci B., Franck P., Toubon J.F., Bouvier J.C., Sauphanor B. and Lavigne C. 2009. The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* 24: 337-349.
- Ricci B., Franck P., and Lavigne C. Linking landscape composition and population abundance. A modelling approach to understand correlative patterns. *Soumis dans Landscape Ecology*.
- Ricketts T.H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158: 87-99.
- Riedl H. 1983. Analysis of codling moth phenology in relation to latitude, climate and food availability. *In* Brown V. and Hodek I. (eds.), *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects*, pp. 233-252. Junk, The Hague.
- Riedl H. and Croft B.A. 1974. A study of pheromone trap catches in relation to codling moth (Lepidopterae: Olethreutidae) damage. *Canadian Entomologist* 106: 525-537.

- Riedl H., Croft B.A. and Howitt A.J. 1976. Forecasting codling moth phenology based on pheromone trap catches and physiological time models. *Canadian Entomologist* 108: 449-460.
- Roschwitz I., Hücker M., Tschardt T. and Thies C. 2005. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108: 218-227.
- Rosenberg D.K., Noon B.R. and Meslow E.C. 1997. Biological corridors: Form, function, and efficacy. *Bioscience* 47: 677-687.
- Roth D., Roland J. and Roslin T. 2006. Parasitoids on the loose - experimental lack of support of the parasitoid movement hypothesis. *Oikos* 115: 277-285.
- Roubal C. and Rouzet J. 2003. Development and use of a forecasting model for *Cydia pomonella*. *EPPO Bulletin* 33: 403-405.
- Sauphanor B., Bouvier J.C., Brosse V., Marty K. and Clier S. 1996. Caractérisation et détection de la résistance aux insecticides chimiques chez le carpocapse. *Phytoma, La Défense des Végétaux* 482: 16-18.
- Sauphanor B., Dirwimmer C. 2009. Analyse comparative de différents systèmes en arboriculture fruitière. In "Ecophyto R&D: vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires". Rapport d'Expertise Collective Inra. Inra ed., Tome IV, 49p.
- Schmidt M.H., Roschwitz I., Thies C. and Tschardt T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* 42: 281-287.
- Schroder B. and Seppelt R. 2006. Analysis of pattern-process interactions based on landscape models - Overview, general concepts, and methodological issues. *Ecological Modelling* 199: 505-516.
- Schumacher P., Weyeneth A., Weber D.C. and Dorn S. 1997. Long flights in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) measured by a flight mill: influence of sex, mated status and age. *Physiological Entomology* 22: 149-160.
- Schurr F.M., Steinitz O. and Nathan R. 2008. Plant fecundity and seed dispersal in spatially heterogeneous environments: models, mechanisms and estimation. *Journal of Ecology* 96: 628-641.
- Sciarretta A. and Trematerra P. 2006. Geostatistical characterization of the spatial distribution of *Grapholita molesta* and *Anarsia lineatella* males in an agricultural landscape. *Journal of Applied Entomology* 130: 73-83.
- Sebert-Cuvillier E., Simon-Goyheneche V., Paccaut F., Chabrierie O., Goubet O. and Decocq G. 2008. Spatial spread of an alien tree species in a heterogeneous forest landscape: a spatially realistic simulation model. *Landscape Ecology* 23: 787-801.
- Shel'Deshova G.G. 1967. Ecological factors determining distribution of codling moth *Lapseyresia pomonella* L. in the northern and southern hemispheres. *Entomological Review* 46: 349-361.
- Skorka P., Lenda M., Martyka R. and Tworek S. 2009. The use of metapopulation and optimal foraging theories to predict movement and foraging decisions of mobile animals in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 24: 599-609.
- Sousa Silvino A. 2009. Impact des pratiques agricoles et du paysage sur la régulation du parasitisme du carpocapse des pommes, *Cydia pomonella* (Lepidoptera, Tortricidae). Rapport de stage de master 2. INRA - Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Avignon.
- Steiner L.F. 1940. Codling moth flight habits and their influence on results of experiments. *Journal of Economic Entomology* 33: 436-440.
- Suckling D.M., Walker J.T.S. and Wearing C.H. 1999. Ecological impact of three pest management systems in New Zealand apple orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73: 129-140.

- Taki H., Kevan P.G. and Ascher J.S. 2007. Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landscape Ecology* 22: 1575-1587.
- Thies C., Steffan-Dewenter I. and Tschardt T. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18-25.
- Thies C. and Tschardt T. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- Tischendorf L. 2001. Can landscape indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology* 16: 235-254.
- Tischendorf L. and Fahrig L. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. A reply. *Oikos* 95: 152-155.
- Trematerra P., Gentile P. and Sciarretta A. 2004. Spatial analysis of pheromone trap catches of codling moth (*Cydia pomonella*) in two heterogeneous agro-ecosystems, using geostatistical techniques. *Phytoparasitica* 32: 325-341.
- Tschardt T., Bommarco R., Clough Y., Crist T.O., Kleijn D., Rand T.A., Tylianakis J.M., van Nouhuys S. and Vidal S. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.
- Turner M.G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 319-344.
- Tyson R., Thistlewood H. and Judd G.J.R. 2007. Modelling dispersal of sterile male codling moths, *Cydia pomonella*, across orchard boundaries. *Ecological Modelling* 205: 1-12.
- Ucar T. and Hall F.R. 2001. Windbreaks as a pesticide drift mitigation strategy: a review. *Pest Management Science* 57: 663-675.
- Umetsu F., Metzger J.P. and Pardini R. 2008. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31: 359-370.
- Urban D. and Keitt T. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* 82: 1205-1218.
- Valantin-Morison M., Meynard J.M. and Dore T. 2007. Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Crop Protection* 26: 1108-1120.
- Van Helden M., Pain G., Pithon J. and Simonneau M.A. 2008. Experimenting with landscape management to control pest populations in viticulture. *In Landscape Management for Functional Biodiversity*, pp. 117-120, Bordeaux, France.
- Veddeler D., Klein A.M. and Tschardt T. 2006. Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos* 112: 594-601.
- Veres A. and Lavigne C. The effect of the agriculture landscape structure on the insect pest abundance and their conservation biological control - A meta-analysis. *En preparation*.
- Vézina A. 2005. Des haies brise-vent autour des bâtiments d'élevage, de la planification à l'entretien. ITA, campus de La Pocatière.
- Vincent C. and Coderre D. 1992. La lutte biologique. Gaëtan Morin, 702pp.
- Vos C.C. and Chardon J.P. 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology* 35: 44-56.

- Wiegand T. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: A spatially explicit perspective. *American Naturalist* 154: 605-627.
- Wiegand T., Revilla E. and Moloney K.A. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19: 108-121.
- Winfrey R., Dushoff J., Crone E.E., Schultz C.B., Budny R.V., Williams N.M. and Kremen C. 2005. Testing simple indices of habitat proximity. *American Naturalist* 165: 707-717.
- Xu X.M. and Madden L.V. 2005. Interrelationships among SADIE indices for characterizing spatial patterns of organisms. *Phytopathology* 95: 874-883.
- Zaller J.G., Moser D., Drapela T., Schmoeger C. and Frank T. 2008. Effect of within-field and landscape factors on insect damage in winter oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123: 233-238.
- Zehnder G., Gurr G.M., Kuhne S., Wade M.R., Wratten S.D. and Wyss E. 2007. Arthropod pest management in organic crops. *Annual Review of Entomology* 52: 57-80.

Annexe 1

Article :

A spatial analysis of count data based on comparison
of density maps

soumis à la revue *Ecology* pour publication dans la section « Statistical report »

A spatial analysis of count data based on comparison of density maps

Claire Lavigne^{1*}, Benoît Ricci¹, Pierre Franck¹, Rachid Senoussi²

¹ INRA, UR 1115, Plantes et Systèmes de culture Horticoles, F-84000 Avignon

² INRA, UR546 Biostatistique et processus spatiaux, F-84000 Avignon

Abstract

Numerous methods are available to characterize spatial patterns in ecological data. When data are in the form of discrete counts, methods belonging to the SADIE (Spatial Analysis by Distance IndicEs) approach are frequently used. Here we propose an alternative method for such data, the DMBS (Density Metric Based Statistic). It is based on the calculation of a formal distance, the Hellinger distance, between the density map of counts and the density map of sampling effort. As in SADIE, the statistical test is based on count permutations over sampling sites. We compared the efficiency of both methods on simulated clusters of individuals. The DMBS appeared more efficient at detecting spatial inhomogeneity than SADIE, in particular for small sized patches. It also appeared much less susceptible to edge effects. We then applied both methods to analyse the spatial distribution of codling moth larvae in eight orchards. Results were similar except in one orchard, where our method detected a credible clustering whereas the SADIE method did not. Further advantages of DMBS are its straight extension to continuous data and the possible use of a bandwidth parameter to test the spatial extent of heterogeneity if any.

Keywords: *Cydia pomonella*, clustering, count data, Hellinger, heterogeneity, Monte Carlo, permutations, spatial statistics.

Introduction

In ecology there is a large interest in analysing spatial patterns of population distributions at various scales, from local patches within plots to landscapes. Spatial statistics offer a number of tools to explore features of scattered points (Dale et al. 2002, Perry et al. 2002). They may also go beyond simple description and help testing ecological hypotheses or characterising processes underlying the observed patterns. In cases where the form of the data distributions are known a priori, parametric distribution families such as e.g. Poisson or negative binomial may be used. Parametric distributions have for example been used to characterize the spatial distribution of rice blast disease caused by *Pyricularia grisea* (Suriya Rao et al. 2007). In most situations, however, there is no a priori information on the form of the data distribution because of a general lack of knowledge about the biological or ecological processes underlying the observations. In such situations, specific hypotheses can nevertheless be tested using non parametric statistical methods. Properties of particular data characteristics can for example be derived under the null hypothesis using the popular permutation procedures (Manly 1991, Mielke and Berry 2001). These procedures are versatile enough to adapt to many ecological questions.

In spatial data analysis, an ever standing issue is the statistical detection of spatial heterogeneity, such as gradients or clustering (review in Dale et al. 2002, Perry et al. 2002). Data under consideration may consist in a set of presence/absence type observations, continuous variables or counts distributed over a regular grid (e.g. trees within an orchard), a graph (e.g. samples along a hydrologic network) or a continuous space (e.g. locations of bird nests in a given area). In all cases, the relevant question is to statistically assess if the observed data set is homogeneously distributed in space with respect to a certain reference distribution. Most of non parametric spatial statistical methods answer this type of question following two approaches that should preferably be used in different circumstances. The first approach is based on the counts of pairs of sampling points that share a given property (e.g. counts values) at a given distance. This approach allows testing a hypothesis of global clustering and determining sharply some of its characteristics (e.g. exact range of interactions or the speed of an epidemic). Count based permutation tests have been profitably applied in epidemiology for testing spatial and spatio-temporal hypotheses (see for instance Pethybridge and Turechek (2003) on viral epidemics in hop gardens, Thebaut et al. (2005) on vector-born diseases affecting orchards, Peyrard et al. (2006) on *Hevea brasiliensis* Trunk Phloem Necrosis). The second approach is based on the estimation of spatial densities (eg disease

prevalence/incidence) and on the departure of the density derived from the observations from an expected density. It allows the mapping of peculiar spatial patterns (e.g. geographic clusters of cases and non cases). It was applied in animal epidemiology (Gay et al. 2006) within a point process context to deal with continuous variables.

In this paper, we propose a method based on density maps adapted to the context of counts at observation sites. This method intends to be an alternative to the well known red-blue analysis of the SADIE method (Perry 1998, Perry et al. 1999). This analysis is widely used by ecologists to identify clusters of sampling points with either large or small counts as compared to expectations under a random distribution of counts. SADIE has for example been used to analyze spatial dynamics of plant diseases (Xu and Madden 2004) and carabid beetles (Thomas et al. 2001). We first present a brief theoretical framework to encompass both methods. We then detail our method and compare it to SADIE under different conditions via a simulation study. As cluster detection methods are known to be sensitive to the form and relative locations of clusters and in particular to their closeness to the region borders (edge effect, Yamada 2003, Xu and Madden 2005), we also put some focus on that question. Finally we analyzed the spatial distribution of codling moths larvae in a set of eight orchards using both methods and compared their results.

Material and Method

Statistical methods

General statistical frame

Both the red-blue SADIE method and the method that we detail below are non parametric and based on permutation tests. Permutation test methods consist in random permutations of indices s of a data set $\mathbf{X} = (X_s, s \in S)$. In our case X_s are individual counts observed at sites s . The index set S (supporting space) is structured (ordered) via neighborhood relations e.g. a regular grid over space, nodes on a graph or simply sites in a geographic area D . Permutation tests only allow evidencing some invariance properties of the probability distribution of the observed data with respect to the neighborhood relations between sites. Hence to test a specific null hypothesis H_0 , one has to define an adequate test statistic, hereafter denoted $T(\mathbf{X})$ and a specific subset Σ among the set of all index permutations. The choice of Σ should reflect H_0 as some invariance properties (or exchangeability) of the joint distribution of the whole set of random variables \mathbf{X} . In the following, we chose the same permutation pattern as that used by SADIE, i.e. all possible random permutations of indices s as we wished to keep the same

H_0 hypothesis. The alternative hypothesis H_1 is rarely stated, but by its very definition, $T(\mathbf{X})$ is designed to statistically behave rather differently under H_0 and H_1 . The test relies on the comparison between the single statistic value calculated on the observed data T_{obs} and the statistic values assessed on a large number of independently sampled data permutations $T_{\tau}=T(\tau(\mathbf{X}))$, where τ denotes a random permutation of indices s . Under H_0 , conditionally to the given data set, T_{obs} and T_{τ} , $\tau \in \Sigma$, are *i.i.d.* (independent and identically distributed), whereas this property fails under H_1 . Thus any deviation of T_{obs} from the associated empirical distribution of $\{T_{\tau}, \tau \in \Sigma\}$ evidences against H_0 .

Test statistics $T(\mathbf{X})$

For both methods, the construction of the adequate test statistics requires the geographic coordinates of sites, e.g. $S = \{s_{ij}=(x_i,y_j) \ i=1,\dots,n_r, j=1,\dots,n_c\}$ in the case of a grid.

The test statistic used in SADIE

The test statistic used in SADIE has been described elsewhere (Perry 1998, Perry et al. 1999). Roughly, $T(\mathbf{X})$ indicates whether the observed distribution of individuals is far or not from a uniform distribution. In its ‘red-blue’ version that is used for testing spatial heterogeneity, $T(\mathbf{X})$ is calculated as the minimal sum of distances that individuals have to move to reach a distribution such that the number of individuals (possibly fractional) is exactly the same over all sampling points. This somehow measures the energy needed to achieve the maximal entropy, and not the deviation from the maximum entropy.

The Hellinger distance based statistic

The test statistic that we propose (thereafter referred to as DMBS for Density Metric Based Statistics) measures the formal (not spatial) distance between the local means of the spatial distribution of sample sites and that of observed counts. This formal distance increases as observed counts are less homogeneously distributed over sample sites. As our method is based on comparison of density maps, we need (1) a statistics to assess the closeness of spatial densities and (2) an estimation of density maps from site observations.

Comparing spatial densities - We appealed to the useful Hellinger distance between any two probability densities $p(s)$ and $q(s)$ over a domain D (Gibbs and Su 2002). It is defined as follows:

$$H(p, q) = \left(\frac{1}{2} \int_D \left(\sqrt{p(x)} - \sqrt{q(x)} \right)^2 dx \right)^{1/2}$$

The Hellinger distance has interesting properties since it is a true metric, with bounded values in [0,1] and allows the addition of information.

Estimation of density maps - Considering the data \mathbf{X} as a realization of a random measure whose theoretical normalized intensity is denoted $p(s)$, we could estimate p at any location s via a kernel smoothing technique (Scott 1992) as follows:

$$\hat{p}_h(s) = \sum_{s_{ij} \in S} K_h(s, s_{ij}) X_{s_{ij}} / \sum_{s_{ij} \in S} X_{s_{ij}}$$

Usually, the function $K_h(s, s')$ indexed by the positive parameter h (called bandwidth or windowing parameter) is associated to a probability density function K on the plane as follows:

$$K_h(s, s_{ij}) = (1/h^2) K((s - s_{ij})/h).$$

However, to account for the fact that bordering points intrinsically suffered from a lack of neighboring sites, we introduced the following edge correction:

$$K_h(s, s_{ij}) = K\left(\frac{s - s_{ij}}{h}\right) / \int_D K\left(\frac{s - s_{ij}}{h}\right) ds,$$

where D is the study domain. Note that the last denominator is roughly proportional to the area of the kernel support included in the domain D .

We chose the following square supported kernel: for $\mathbf{x}=(x_1, x_2)$,

$$K(x) = C_1 \exp\left(-\left(\frac{1}{1-x_1^2} + \frac{1}{1-x_2^2}\right)\right) \text{ if } -1 \leq x_1, x_2 \leq 1 \text{ and } 0 \text{ elsewhere,}$$

and C_1 is such that $\int_{-1}^{+1} \int_{-1}^{+1} K(x_1, x_2) dx_1 dx_2 = 1$, i.e. $C_1 \simeq 20.3$.

The estimated density $\hat{p}_h(s)$ is thus a local average of counts of neighboring sites within a square of side $2h$.

The bandwidth h : a focusing tool

In functional estimation (e.g. density or regression functions), the bandwidth h is usually selected so as to balance the global bias and variance of the estimator $\hat{p}_h(\cdot)$. For this criterion, the optimal windowing parameter depends on the number of sample units $|S|$ as $h_{opt} = C \cdot |S|^{-1/6}$ where C is a constant. Several methods were developed to achieve the optimal choices for C (e.g. cross validation procedure, Scott 1992). Here we mainly used h as a scale parameter to investigate the range at which sites sharing similar values clustered together.

Indeed, as h is related to the distance of spatial smoothing, tuning the value of parameter h to estimate a spatial density may reveal some spatial patterns at specific scales.

Computation procedure

Statistics and maps were computed using R 2.1. 1 (R Development Core Team 2005; script provided in Supplementary material 1). The estimated densities were actually approximated over a regular grid \mathbf{G} of mesh δ with nodes (g_{kl}) covering the study region D (eg δ can be chosen as half the minimal distance between sampling sites). The density of counts, p , was given values $\hat{p}_h(g_{kl})$ whereas q estimating the sampling density was given values $\hat{q}_h(g_{kl})$ defined the same way as $\hat{p}_h(g_{kl})$ except that that all $X_{s_{ij}}$ were set to one. Note that in the case of a uniform distribution of sampling sites, one could simply take $\hat{q}_h(g_{kl}) = 1/|S|$. Our final statistic measuring the distance to homogeneity was thus:

$$T_h(X) = \frac{\delta}{\sqrt{2}} \left(\sum_{g_{kl} \in G \cap D} \left(\sqrt{\hat{p}_h(g_{kl})} - \sqrt{\hat{q}_h(g_{kl})} \right)^2 \right)^{1/2}$$

Data sets

Simulated data

Plots were represented by grids, either square or rectangular of approximately the same size (i.e. either 200 x 200 or 284 x 142). Sampling points were chosen on the plots setting the first point at coordinates (10,10) and those following by incrementing coordinates of value 20 (e.g. (10, 30), (30, 10), (30, 30)...). With this procedure, the total of sampling points amounted to 100 (respectively 98) for square plots (respectively rectangular plots).

We then considered spatial distributions of either $N=20$ or 100 individuals, representing species with moderate and high population abundances. To study both the effect of field shape and of the count positions in the field, individuals were randomly distributed over sampling points following three schemes: (1) uniform distribution, (2) Gaussian with origin in the middle of the field, i.e. at point (100,100) (respectively (140, 70)) in square fields (respectively rectangular fields) or (3) Gaussian on one side of the field, i.e. with origin at point (70, 70) in the rectangular field cases only.

For Gaussian focuses, the value of standard deviation σ , hereafter denoted cluster radius, was taken in set {12, 25, 35, 70}. For $\sigma=12$ all sampled individuals were in sampling points

neighbouring the centre of the focus whereas for $\sigma=70$ some individuals could be distributed along the edge of fields (Appendix A).

All in all, we thus considered 28 different patterns, each corresponding to one distribution scheme with one value of N and of σ . We then simulated ten replicate distributions for each pattern, resulting in a total of 280 distributions.

A real data set: codling moth sampling

We sampled codling moth diapausing larvae in eight apple orchards situated in South-Eastern France. The orchards had areas varying from 0.13ha to 0.76ha with a mean \pm se of 0.4 ± 0.07 ha. Only four of them harboured large populations. Larvae were caught in 10 cm wide corrugated cardboard traps wrapped around tree trunks. Approximately 30 traps were distributed regularly over each orchard (Table 1).

Table 1: Characteristics of sampled orchards and test of codling moth spatial homogeneity.

Orchard identifier	# traps	Area (ha)	# codling moths	<i>h1</i> P-value	<i>h2</i> P-value	<i>h3</i> P-value	<i>h4</i> P-value	<i>h5</i> P-value	SADIE P-value
35	32	0.32	17	<i>11</i> 0.9425	<i>13</i> 0.9495	<i>15</i> 0.9564	<i>18</i> 0.9596	<i>20</i> 0.9509	0.5812
51	33	0.76	204	<i>19</i> 0.3198	<i>21</i> 0.2803	<i>23</i> 0.2663	<i>25</i> 0.2465	<i>28</i> 0.1992	0.2053
104	34	0.13	139	<i>7</i> 0.7584	<i>9</i> 0.6201	<i>11</i> 0.6135	<i>13</i> 0.5323	<i>15</i> 0.4585	0.6447
117	32	0.19	33	<i>8</i> 0.2909	<i>11</i> 0.1414	<i>14</i> 0.1831	<i>17</i> 0.3716	<i>20</i> 0.5662	0.5329
124	31	0.45	265	<i>16</i> 0.9501	<i>20</i> 0.9307	<i>24</i> 0.9167	<i>28</i> 0.9169	<i>32</i> 0.916	0.9693
154	30	0.33	160	<i>12</i> 0.0008	<i>15</i> 0.0004	<i>18</i> 0.0004	<i>21</i> <0.0001	<i>23</i> <0.0001	0.0003
168	33	0.7	15	<i>19</i> 0.0119	<i>21</i> 0.0085	<i>24</i> 0.0087	<i>26</i> 0.0078	<i>28</i> 0.0092	0.115
172	30	0.27	25	<i>10</i> 0.015	<i>12</i> 0.009	<i>13</i> 0.007	<i>14</i> 0.006	<i>15</i> 0.008	0.018

Testing homogeneity of spatial patterns

We tested the homogeneity of spatial patterns of individuals over sampling points with the help of both the SADIE method (free software SADIShell 1.22) and of the DMBS using R 2.1.1 (R Development Core Team 2005). When using SADIE on simulated data, we used the maximum allowed number of Monte-Carlo simulations for significance test ($k5psimul=153$, i.e. 5967 randomisations) and recorded the p_{va} for each of the 280 distributions.

For using the DMBS, we chose grids of mesh size 2×2 over fields for calculating density maps. Then, for each bandwidth h taken in $\{12, 25, 50, 90\}$, we calculated the density maps of both sampling points and individual distributions. The smallest value $h=12$ corresponds to a smoothing over only neighbouring sampling points. On the contrary $h=90$ was taken as a large smoothing window, encompassing about 50 sampling points. For each h value we calculated the Hellinger distance between the two density maps and tested the homogeneity hypothesis using 10 000 permutations of simulated counts over sampling points.

For the 28 patterns, we recorded, for both methods, the number of replicates yielding a significant inhomogeneity hypothesis at levels 5% and 1%. We considered that the DMBS efficiently detected spatial inhomogeneity in one pattern if the test was significant in all ten replicates for at least one h value.

For the real dataset, we also tested the homogeneity of the spatial pattern in codling moth data using both SADIE and the DMBS. For the latter method, we used a $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ approximating grid and chose five h values ranging from a value encompassing only nearest neighbouring traps to a value encompassing about $1/4^{\text{th}}$ of the number of the traps. The P -values for all h values in each orchard are then reported.

Results

Power comparison of the two tests

As expected, the two methods provided non significant results when individuals were randomly uniformly distributed over traps, whatever the shape of the plot or the size of the individuals' population (not shown).

Impact of the size of observed population on detection of spatial heterogeneity

On a square plot, both methods detected efficiently a clustered pattern for large populations ($N=100$ individuals) except for the cluster of smallest radius ($\sigma=12$), for which the SADIE method failed each time (Figure 1). SADIE also failed to detect the clustering in 1 out of 10 cases for $\sigma =25$. Except for $\sigma =35$, most P -values were above 1% with SADIE whereas they were all below 1% for at least one h value with our method (Appendix B).

Decreasing the number of observed individuals to $N=20$ resulted in a lesser detection of clustering by both methods (Figure 1). However, our method behaved better than SADIE as it only failed for the largest cluster radius, $\sigma=70$, whereas SADIE only detected one cluster of

radius $\sigma=25$ out of ten replicates and four clusters of radius $\sigma=35$ out of ten replicates. All significant P -values with SADIE were above 0.01 (Appendix B).

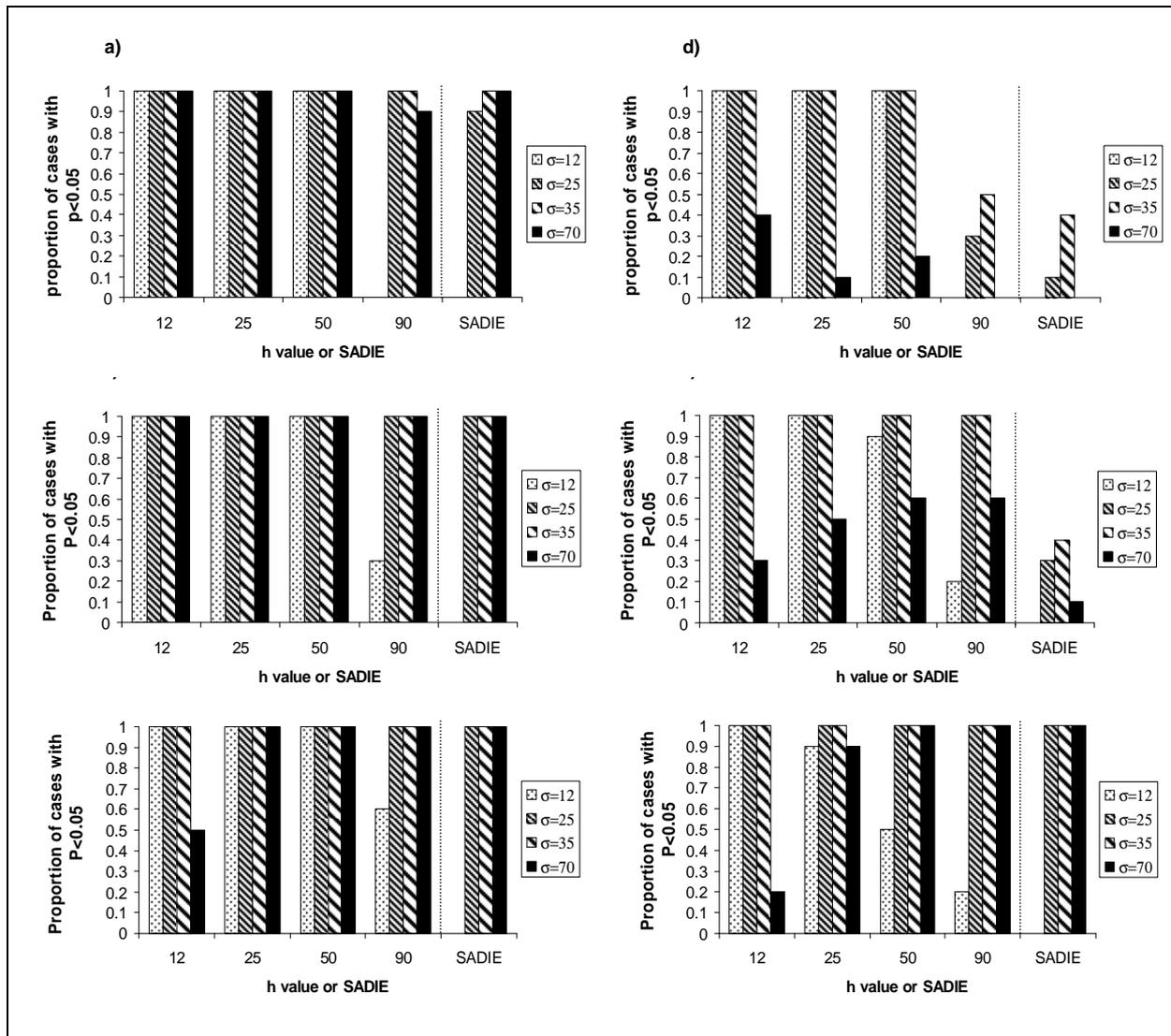


Figure 1: Detection probability of clustered patterns in simulated data, i.e. proportion of cases where the P -value is below 0.05 as a function of σ , the radius of the cluster. a) $N=100$, square grid, b) $N=100$, rectangular grid, centred focus, c) $N=100$, rectangular grid, decentred focus, d) $N=20$, square grid, e) $N=20$, rectangular grid, centred focus, f) $N=20$, rectangular grid, decentred focus. On the x-axis, h is the bandwidth used for the DMBS, ‘SADIE’ refers to results obtained with the red-blue SADIE method.

Impact of the field shape on detection of spatial heterogeneity

The shape of the sampling area slightly modified the results when the cluster focus was central (Figure 1). The main difference was that the largest bandwidth $h=90$ better allowed

cluster detection when $N=20$, possibly because of the larger distance between right and left field borders. The probability of detecting the pattern of large scale clustering ($\sigma=70$) for a small sample ($N=20$) also somewhat increased with both methods: it was detected in 6/10 cases with $h=50$ or $h=90$ with the DMBS and in 1/10 case with SADIE. All P -values with SADIE were above 1% for both N values (Appendix B).

Impact of cluster distance to border

Setting the focus of the cluster closer to a field edge had a marginal effect on inhomogeneity detection with the DMBS, as all clustered patterns were detected with certainty for at least one bandwidth h . The main effect of changing cluster location was to increase the probability of detecting a large scale cluster ($\sigma=70$) for small samples ($N=20$). On the contrary, the SADIE method was very sensitive to the displacement of the cluster focus: for $N=20$, the method in this case detected inhomogeneity for all cluster radii σ , except $\sigma = 12$, with P -values lower than 1% in 28/30 cases (Figure 1 and Appendix B).

Codling moth data

Clustering was detected by the DMBS in 3 out of the 8 tested orchards (Table 1). Two of these orchards were also detected using SADIE. The third orchard (orchard #168), that had the smallest number of codling moths, yielded non significant inhomogeneity with SADIE. The other five orchards showed no significant depart from homogeneity using both methods. In orchard #168, the density of codling moth larvae was higher at one edge of the orchard (Figure 2).

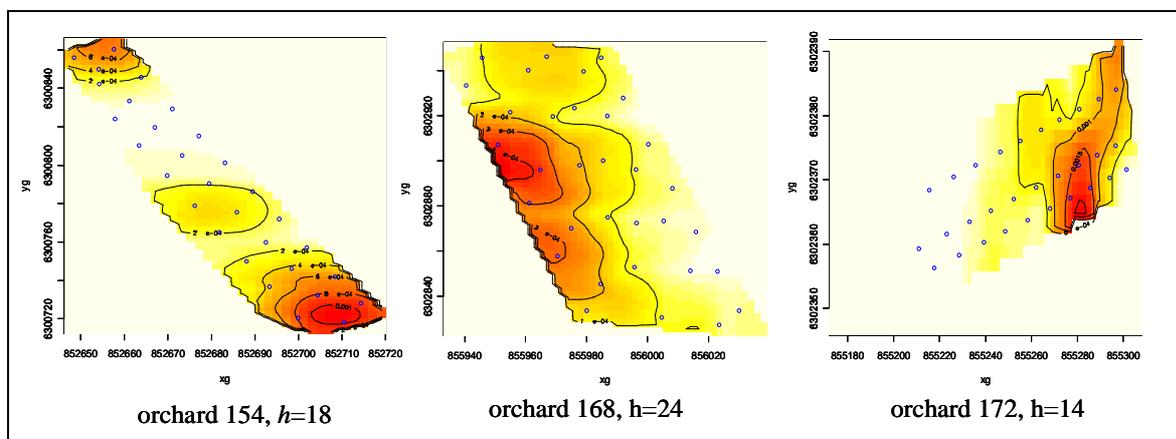


Figure 2: Density maps of the three orchards on which we detected clustering of codling moths larvae. h : bandwidth used for the DMBS, dots=positions of the traps.

Discussion

In this study, we presented a new method, DMBS, for detecting inhomogeneity of spatial patterns in count data that proved as efficient as the widely used SADIE method on simulated data sets for large sample sizes and wide enough cluster patterns. Moreover, DMBS better detected clustered patterns for small sample sizes and clusters of small radius. The DMBS, finally, appeared less susceptible than SADIE to the localisation of the cluster within the sampled area.

These noted differences could be explained by the different nature of the test statistics used. In SADIE, the test statistic measures the total distance that individuals have to move to reach a regular distribution of individuals over the sampled area. Consequently, the SADIE method has two drawbacks. First, the distance statistic associated to observations will depend not only on their spatial distribution one relative to another, but also on their distance to every sampling point. Thus, the distance statistic for a cluster at the short edge of an elongated field will be much larger than the distance for this same cluster located in the central part of this same field. However, the distribution of distance statistics under H_0 will remain the same in both cases. The P -value will thus be smaller in the first case. This high sensitivity of SADIE to localization of clusters had been already underlined (Xu and Madden 2005). Second, the behavior of the SADIE distance statistic is not well established and might appear erratic for some peculiar situations. This was for example the case of a cluster of high count sites regularly spaced along the longitudinal median transect of a rectangle that split the study plot in two regions with similar areas : exceeding individuals were redistributed roughly at the same distances on the plot, as if they had been randomly distributed (not shown). This same reason explains that SADIE could not detect central clusters of very small radii ($\sigma=12$ and $N=20$ here).

Conversely, the better detection of heterogeneity of our DMBS in small samples is due to the use of continuous densities and of the Hellinger distance whose properties are well established. The better behavior observed with respect to the two cited drawbacks of SADIE is due to the fact that it is based on a local count smoothing rather than on allowed displacements. Naturally, this does not prevent our method from being marginally susceptible to edge effects, but only when the cluster of individuals reaches the edge of the sampling area. It should be fairly noted, however, that the two methods behaved rather similarly for our real dataset, except for one situation where only the DMBS detected a clustering of larvae along a

border. Our method also shares some advantages with SADIE. As with SADIE, maps of lower and higher than expected densities can be visualised to search for responsible factors.

Another completely different approach, the association test statistic, also regrouped under the SADIE denomination allows comparing the spatial distributions of two species (e.g. Kalwij et al. 2005, Pearce and Zalucki 2006, Miriti 2007) or of a single species over time (e.g. Blackshaw and Vernon 2006, Hampe et al. 2008). As the DMBS is based on a formal distance between spatial densities, it could readily be used in these contexts by substituting the sampling density by the density of the second species or anterior observations of the first species (Debras et al. 2008 for a first example of application). Another advantage of the DMBS is its straight extension from count data to continuous variables. These could be either abiotic factors (e.g. humidity, temperature, altitude...) or community or population parameters (e.g. species diversity, biomass, growth or predation rates...). The last but not the least asset rests on the use of a scale analysing tool, the bandwidth, specifically to test the spatial extent of heterogeneity, if any.

A very large number of statistical methods are available to ecologists for detection of spatial inhomogeneity. These methods were classified by Dale et al. (2002), depending on eight characteristics of the data, the type of spatial support and the method. Using this classification frame indicates that the DMBS is not redundant with any of those considered in their study and quite distant from SADIE. Our method indeed, being based on continuous density functions and varying bandwidths, rather bears relationships to the wavelets methods (but is not based on any fitting parameter estimation). It also shares similarities with the block and quadrat variance methods as it attempts to detect larger than expected variance in adjacent data using windows of varying sizes. However, it is not based on a direct measure of local variances.

From a more applied point of view, that the DMBS more efficiently detects inhomogeneity on small sample sizes may prove particularly useful both in conservation biology of rare species and in agricultural studies. Indeed, these are cases where population densities are expected to be low and sample sizes are thus usually small. The data set that we analysed, where less than one individual per trap is observed in half of the orchards, is illustrative of a classical situation in commercial fields or orchards due to pesticide applications.

Acknowledgments

The authors are grateful to Jean-François Toubon for contacts with fruit growers, to members of the EPI team that helped counting codling moths larvae, to the station expérimentale régionale Lapugère and to fruit growers that allowed us to work in their orchards. B.R. is funded by a grant from INRA and region PACA. This research was partially funded by INRA's project ECOGER "Ecco des vergers".

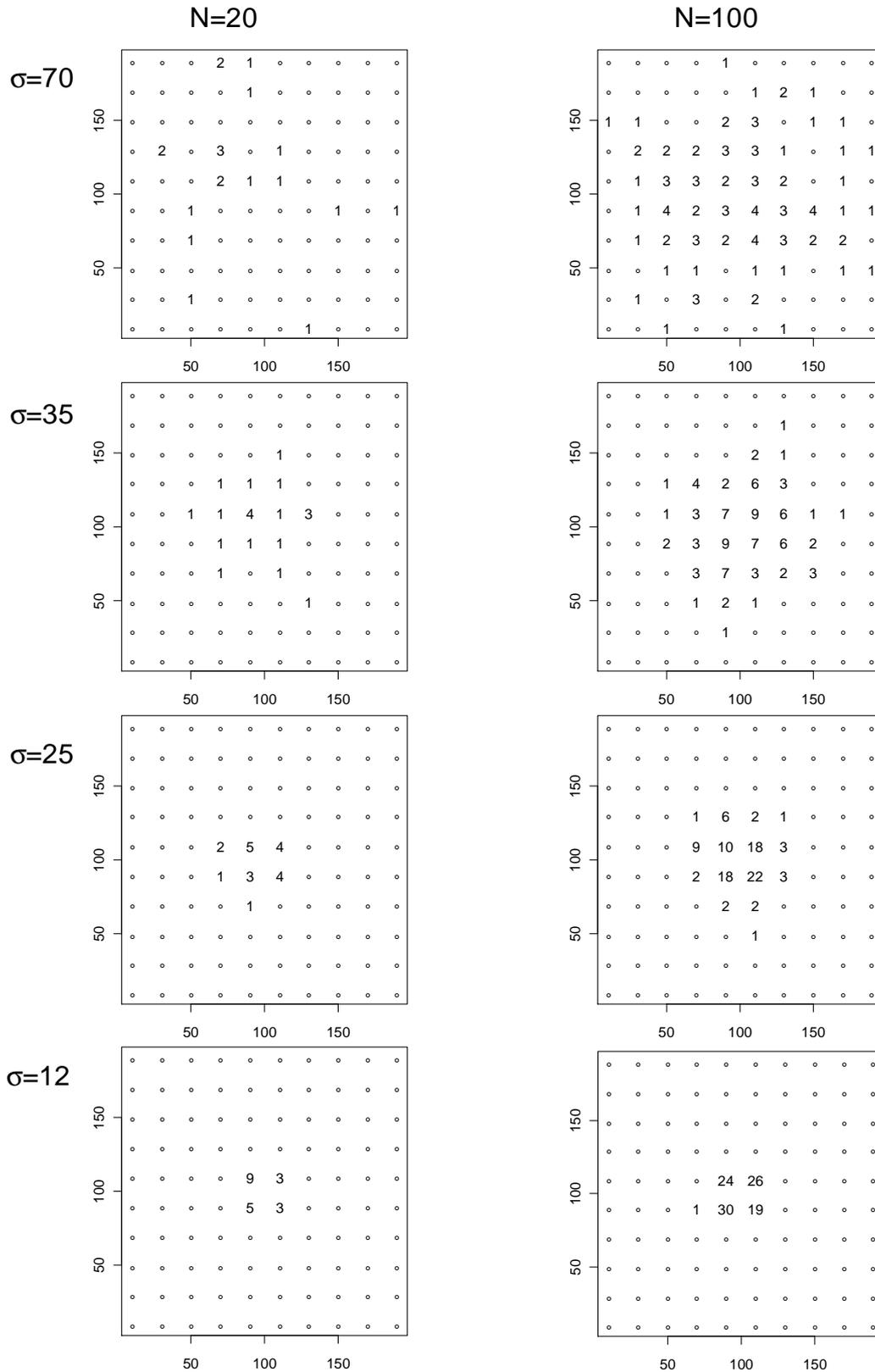
References

- Blackshaw, R.P. and R.S. Vernon. 2006. Spatiotemporal stability of two beetle populations in non-farmed habitats in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology* 43:680-689.
- Dale, M.R.T., P. Dixon, M.J. Fortin, P. Legendre, D.E. Myers, and M.S. Rosenberg. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25:558-577.
- Debras, J.F., R. Senoussi, R. Rieux, E. Buisson, and T. Dutoit. 2008. Spatial distribution of an arthropod community in a pear orchard (southern France) - Identification of a hedge effect. *Agriculture Ecosystems & Environment* 127:166-176.
- Gay, E., J. Barnouin, and R. Senoussi. 2006. Spatial and Temporal Patterns of Herd Somatic Cell Score in France. *Journal of Dairy Science* 89:2487-2498.
- Gibbs, A. L. and F. E. Su. 2002. On choosing and bounding probability metrics. *International Statistical Review* 70:419-435.
- Hampe, A., J.L. Garcia-Castano, E.W. Schupp, and P. Jordano. 2008. Spatio-temporal dynamics and local hotspots of initial recruitment in vertebrate-dispersed trees. *Journal of Ecology* 96:668-678.
- Kalwij, J.M., H.H. Wagner, and C. Scheidegger. 2005. Effects of stand-level disturbances on the spatial distribution of a lichen indicator. *Ecological Applications* 15:2015-2024.
- Manly, B.F.J. 1991. Randomization Bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Mielke, P.W. and K.J. Berry. 2001. Permutation methods. A distance function approach. New York.
- Miriti, M.N. 2007. Twenty years of changes in spatial association and community structure among desert perennials. *Ecology* 88:1177-1190.
- Pearce, S. and M.P. Zalucki. 2006. Do predators aggregate in response to pest density in agroecosystems? Assessing within-field spatial patterns. *Journal of Applied Ecology* 43:128-140.
- Perry, J.N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79:1008-1017.
- Perry, J.N., A.M. Liebhold, M.S. Rosenberg, J. Dungan, M. Miriti, A. Jakomulska, and S. Citron-Pousty. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25:578-600.
- Perry, J.N., L. Winder, J. M. Holland, and R.D. Alston. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2:106-113.
- Pethybridge, S.J. and W.W. Turechek. 2003. Analysis of the association among three viruses infecting hop in Australia. *Plant Pathology* 52:158-167.

- Peyrard, N., F. Pellegrin, J. Chadoeuf, and D. Nandris. 2006. Statistical analysis of the spatio-temporal dynamics of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) trunk phloem necrosis: no evidence of pathogen transmission. *Forest Pathology* 36:360-371.
- Scott, D.W. 1992. *Multivariate Density Estimation. Theory, Practice and Visualization*. Wiley, New York.
- Suriya Rao, A.V., A.K. Mukherjee, N.K. Mohapatra, and P. Nayak. 2007. Spatial Distribution of Rice Blast Disease Under Natural Field Epidemics. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences* 3:615-620.
- R Development Core Team (2005). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Thomas, C.F.G., L. Parkinson, G.J.K. Griffiths, A.F. Garcia, and E.J.P. Marshall. 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology* 38:100-116.
- Xu, X.M. and L.V. Madden. 2004. Use of SADIE statistics to study spatial dynamics of plant disease epidemics. *Plant Pathology* 53:38-49.
- Xu, X.M. and L.V. Madden. 2005. Interrelationships among SADIE indices for characterizing spatial patterns of organisms. *Phytopathology* 95:874-883.
- Yamada I. and P. Rogerson. 2003. An Empirical Comparison of Edge Effect Correction Methods Applied to K - function Analysis. *Geographical Analysis* 35:97-109.

Appendix A. Examples of simulated clustered patterns. One replicate distribution is represented for each of the 24 situations. Dots: sampling points with no individual.

Square, central aggregate

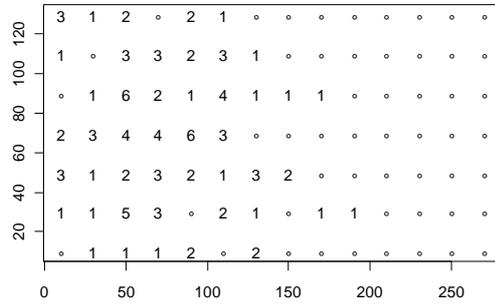
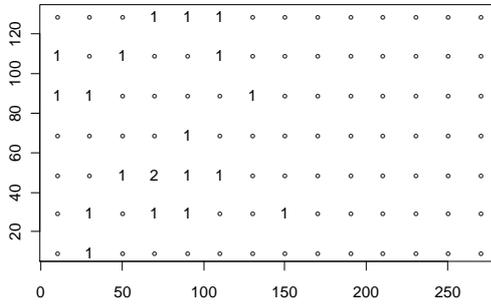


Rectangle, aggregate on left side of the field

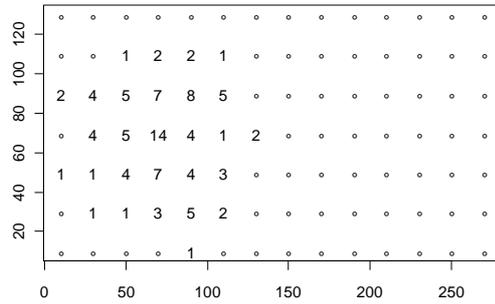
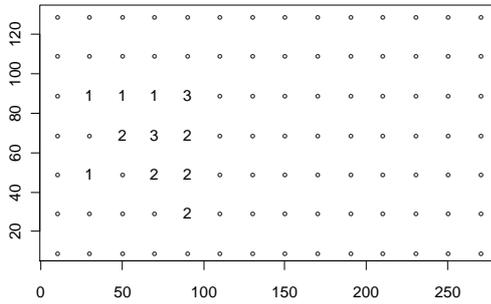
N=20

N=100

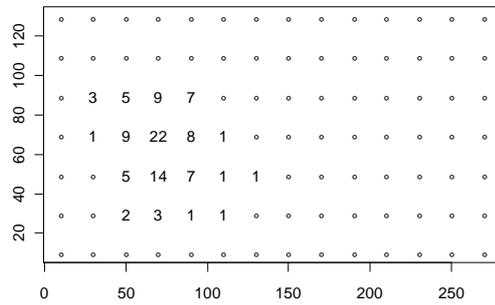
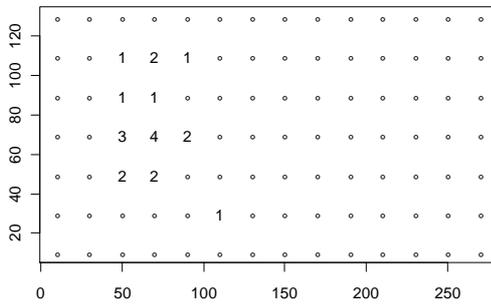
$\sigma=70$



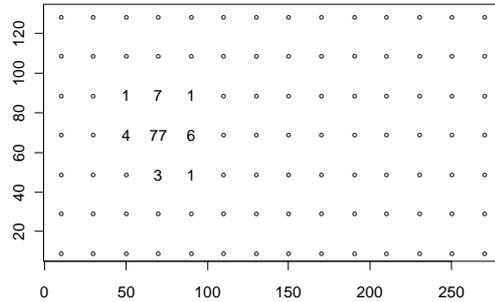
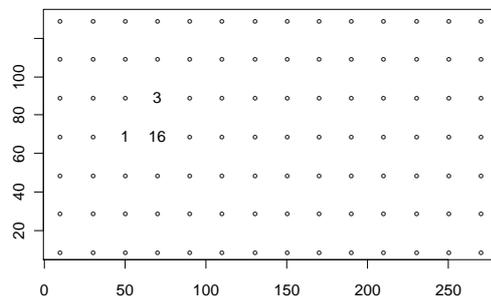
$\sigma=35$



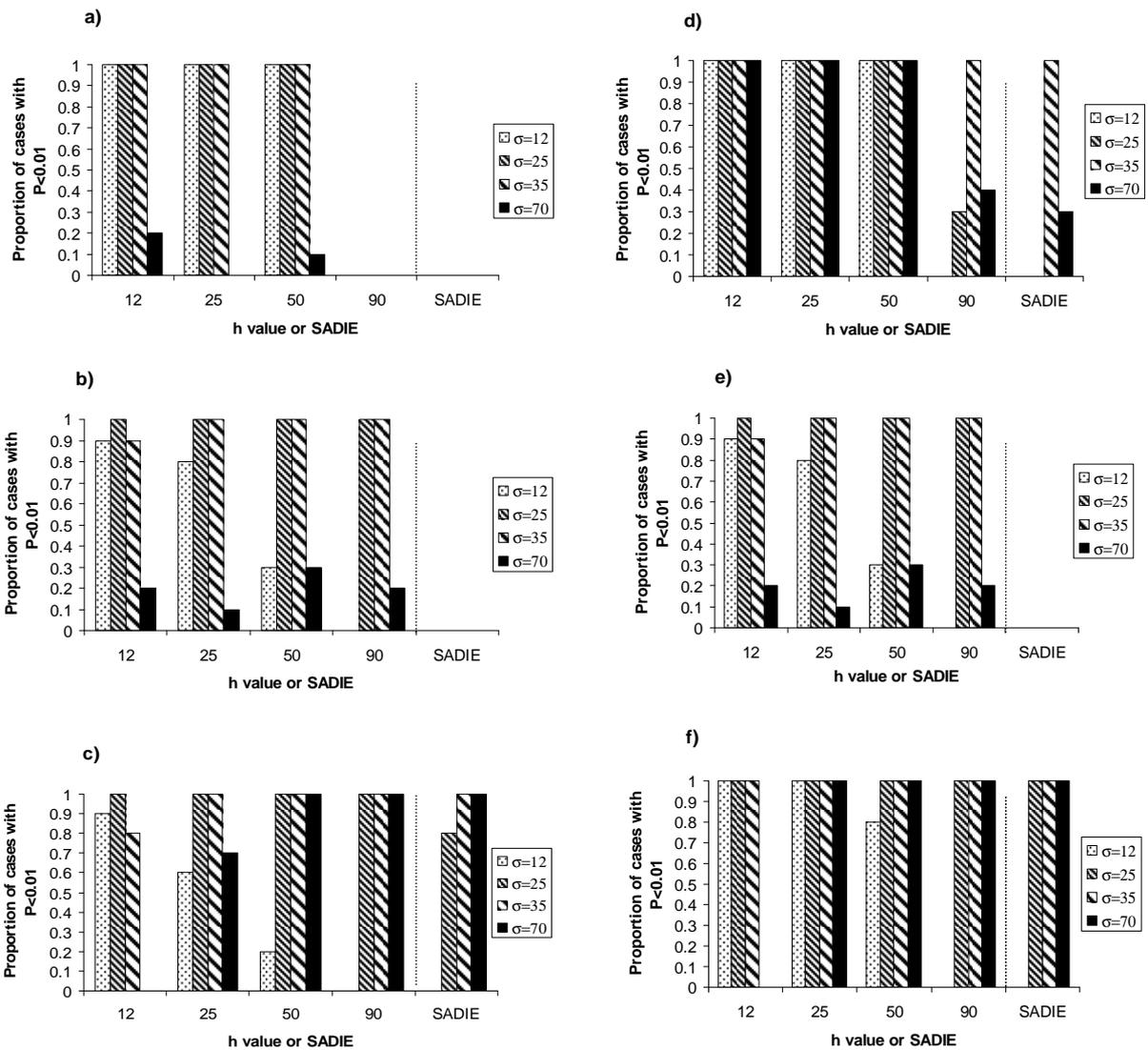
$\sigma=25$



$\sigma=12$



Appendix B. Detection probability of clustered patterns in simulated data, i.e. proportion of cases where the P-value is below 0.01 as a function of σ , the radius of the cluster. a) $N=100$, square grid, b) $N=100$, rectangular grid, centred focus, c) $N=100$, rectangular grid, decentred focus, d) $N=20$, square grid, e) $N=20$, rectangular grid, centred focus, f) $N=20$, rectangular grid, decentred focus. On the x-axis, h is the bandwidth used for the method based on the Hellinger distance, ‘SADIE’ refers to results obtained with the red-blue SADIE method.



Annexe 2

Distribution intra-verger des larves de carpocapse.

Résultats des analyses d'agrégation des larves diapausante dans les vergers cibles par la méthode DMBS. Chaque tableau correspond aux données d'une année (2006, 2007 ou 2008) et indique pour chaque verger les cinq valeurs de fenêtrage choisies (h1 à h5) et les cinq p-valeurs associées.

2006

Identifiant verger	Nb. bandes pièges	Pièges non vides	Nb. Larves	h1	pval1	h2	pval2	h3	pval3	h4	pval4	h5	pval5
1	31	4	5	11	0.0055	15	0.0073	19	0.0272	23	0.0828	27	0.2471
4	27	4	7	23	0.2340	24	0.2561	26	0.2936	28	0.3375	30	0.3714
10	30	17	38	24	0.0008	27	0.0018	31	0.0018	34	0.0016	37	0.0007
11	30	3	3	8	0.0976	13	0.0653	18	0.0917	23	0.1337	28	0.2128
12	31	5	7	25	0.3486	31	0.3700	36	0.4180	41	0.4886	46	0.5558
13	7	2	3	31	0.2570	29	0.2390	26	0.1853	23	0.1447	21	0.1419
17	35	16	28	19	0.0093	24	0.0213	29	0.0449	34	0.0597	39	0.0646
18	32	2	2	28	0.8624	35	0.7847	41	0.7078	48	0.6604	55	0.6630
26	34	7	10	21	0.3670	26	0.4645	31	0.6049	36	0.7228	42	0.8056
28	31	28	200	16	0.1273	20	0.0687	23	0.0534	27	0.0449	31	0.0467
31	31	15	28	31	0.0195	35	0.0109	39	0.0054	43	0.0049	48	0.0032
35	30	19	53	11	0.7940	13	0.8780	15	0.9139	18	0.8929	20	0.8487
36	32	8	9	16	0.7620	21	0.8583	26	0.9457	31	0.9741	36	0.9809
41	34	4	4	15	0.1940	20	0.5015	25	0.7420	30	0.8512	35	0.8620
42	34	26	67	16	0.0062	18	0.0089	20	0.0071	22	0.0101	24	0.0137
51	29	29	1368	18	0.0040	21	0.0026	24	0.0022	26	0.0017	29	0.0016
55	26	21	189	20	0.5322	23	0.6055	27	0.5899	30	0.5359	33	0.4833
62	31	2	5	22	0.3302	28	0.2148	33	0.2285	38	0.2390	44	0.2988
65	31	17	44	18	0.4225	21	0.4365	24	0.4249	26	0.4287	29	0.4326
68	4	4	34	19	0.5849	18	0.4235	18	0.4095	18	0.4166	18	0.4179
71	31	13	31	17	0.2561	18	0.2724	20	0.3006	22	0.3050	24	0.3270
75	31	16	54	29	0.0074	36	0.0157	43	0.0332	50	0.0675	58	0.1536
79	28	7	12	16	0.5051	19	0.4806	22	0.5117	25	0.5493	28	0.5928
84	29	9	27	13	0.0048	14	0.0062	16	0.0155	18	0.0376	20	0.0740
95	35	18	34	7	0.7895	10	0.7461	13	0.6978	16	0.6375	19	0.6175
102	31	4	5	8	0.0891	10	0.0494	12	0.0523	14	0.0684	16	0.0940
104	30	21	364	5	0.3385	7	0.2257	9	0.0785	11	0.0213	13	0.0100
114	30	28	188	4	0.4854	6	0.1716	7	0.1208	9	0.0843	11	0.0737
115	30	25	258	9	0.0590	11	0.1573	13	0.1738	14	0.1707	15	0.1520
117	30	11	15	4	0.5420	8	0.5818	11	0.5921	14	0.5864	17	0.5224
118	31	2	2	18	0.1827	22	0.1548	26	0.1499	31	0.1664	35	0.1575
119	31	31	1702	20	0.1174	23	0.0974	26	0.0881	30	0.0881	33	0.1016
121	30	4	5	21	0.0184	24	0.0284	27	0.0400	31	0.0893	35	0.1683
122	30	19	96	32	0.0079	38	0.0061	44	0.0080	50	0.0151	56	0.0301
123	30	6	10	19	0.2223	23	0.2724	27	0.3467	31	0.4122	35	0.4556
124	32	26	107	14	0.6909	19	0.5482	24	0.4288	29	0.3271	34	0.2715
125	30	25	262	21	0.2753	24	0.1726	27	0.1140	30	0.0874	32	0.0721
126	31	15	32	17	0.0536	22	0.0778	27	0.1055	32	0.1232	36	0.1458
129	30	9	9	11	0.2243	13	0.1250	16	0.0805	19	0.0445	21	0.0379
130	36	3	3	37	0.7207	42	0.5181	47	0.3428	51	0.2440	56	0.1786
132	32	29	185	23	0.0001	29	0.0000	34	0.0000	39	0.0001	45	0.0000
133	38	9	11	31	0.0374	33	0.0353	35	0.0269	38	0.0242	41	0.0188
134	15	9	12	22	0.9739	24	0.9716	27	0.9621	29	0.9585	31	0.9507
138	32	2	2	18	0.7622	23	0.5736	28	0.4276	33	0.2463	38	0.1779
140	31	19	85	25	0.0004	29	0.0001	34	0.0000	39	0.0000	44	0.0002
144	30	6	10	17	0.9925	23	0.9535	28	0.7440	33	0.4728	38	0.3360
145	29	25	272	21	0.1236	25	0.1412	29	0.1651	33	0.1909	37	0.2222
146	32	2	2	16	0.0040	20	0.0057	24	0.0050	27	0.0093	31	0.0172
148	32	5	6	7	0.7563	9	0.6999	10	0.6527	12	0.6489	13	0.6531
149	30	10	23	4	0.5084	8	0.5055	12	0.3724	15	0.3950	19	0.3553
150	30	4	6	6	0.2794	10	0.6141	14	0.6502	17	0.5437	20	0.4393
153	32	2	2	26	0.2801	31	0.3528	36	0.4254	40	0.4869	45	0.4960
154	30	22	85	14	0.2359	17	0.3661	19	0.4569	22	0.4811	25	0.4945
157	37	2	2	15	0.5381	20	0.5428	25	0.5117	30	0.4087	34	0.3504
159	15	6	7	27	0.7968	29	0.7828	30	0.7754	32	0.7527	34	0.7533

2007

Identifiant verger	Nb. bandes pièges	Nb. bandes pièges non vides	Nb. Larves	h1	pval1	h2	pval2	h3	pval3	h4	pval4	h5	pval5
1	30	3	5	11	0.7848	15	0.7581	19	0.6416	23	0.5255	27	0.4245
2	30	4	4	13	0.1062	17	0.0876	21	0.0347	25	0.0201	28	0.0119
4	33	7	8	21	0.2959	24	0.2656	27	0.2371	30	0.2077	32	0.1932
10	28	15	43	27	0.0599	30	0.0552	32	0.0446	34	0.0435	37	0.0409
11	30	2	2	8	0.1551	13	0.1393	18	0.0776	23	0.0834	28	0.0865
13	8	7	67	9	0.2451	9	0.2493	9	0.2450	9	0.2484	9	0.2495
15	33	2	2	17	0.0374	18	0.0380	20	0.0371	22	0.0436	23	0.0430
17	33	16	47	21	0.0001	26	0.0003	30	0.0002	34	0.0000	39	0.0007
18	31	7	10	28	0.8660	34	0.8942	41	0.8578	48	0.7678	55	0.6606
26	34	12	21	29	0.9626	32	0.9706	35	0.9770	38	0.9811	41	0.9842
28	32	13	19	15	0.7172	18	0.6569	20	0.6312	22	0.6424	25	0.6950
31	33	4	6	30	0.9203	35	0.9046	40	0.8839	44	0.8778	49	0.8702
35	30	22	70	11	0.1811	13	0.2999	16	0.3192	18	0.3028	20	0.3007
36	31	21	44	16	0.4006	21	0.4910	26	0.4727	31	0.3717	36	0.2958
42	30	15	31	16	0.1154	18	0.1048	20	0.0986	22	0.0956	24	0.0834
51	29	26	300	18	0.1690	21	0.2267	24	0.3144	27	0.4179	29	0.4741
55	31	3	4	18	0.5544	21	0.6122	25	0.7010	29	0.7677	33	0.8114
62	27	7	9	24	0.0751	29	0.0764	34	0.1135	39	0.1468	44	0.1668
65	29	13	20	17	0.8588	20	0.7117	23	0.5200	26	0.3598	29	0.2466
68	26	13	26	18	0.6048	21	0.5709	24	0.5397	26	0.5343	29	0.5514
75	29	8	19	35	0.1295	42	0.1536	49	0.2140	56	0.2983	63	0.4172
79	29	5	7	16	0.0221	19	0.0330	22	0.0603	25	0.0941	28	0.1565
84	30	11	57	13	0.0011	16	0.0058	19	0.0273	22	0.0616	24	0.0745
95	37	9	12	6	0.4019	10	0.2361	13	0.1674	16	0.1176	19	0.0816
102	33	15	30	8	0.2921	9	0.2660	11	0.1922	13	0.1470	14	0.1162
104	32	18	34	9	0.1245	11	0.1142	12	0.0968	13	0.0874	15	0.0652
114	30	20	23	4	0.3501	5	0.2828	7	0.1472	9	0.1490	11	0.2109
115	21	21	458	9	0.5063	11	0.5467	14	0.5697	16	0.5494	19	0.5304
117	29	21	40	4	0.2274	7	0.4377	11	0.2981	14	0.2765	17	0.3300
118	35	11	19	22	0.2458	26	0.2932	29	0.3385	33	0.3878	36	0.4534
119	27	27	1446	21	0.0072	25	0.0052	28	0.0071	31	0.0083	34	0.0101
121	33	8	19	18	0.3653	22	0.4228	26	0.4636	31	0.5058	35	0.5173
122	6	3	3	70	0.9999	61	0.9999	52	0.9999	43	0.9999	34	0.9493
124	29	15	25	17	0.9774	21	0.9709	25	0.9718	29	0.9601	34	0.9366
125	31	18	25	21	0.6247	24	0.6626	26	0.6831	29	0.7049	32	0.7138
126	30	5	7	18	0.2370	22	0.3173	27	0.5195	31	0.6282	36	0.6402
131	33	2	2	12	0.8388	18	0.9629	24	0.9055	29	0.9018	35	0.8995
132	30	23	147	18	0.0260	24	0.0025	29	0.0034	34	0.0047	39	0.0124
134	30	10	11	18	0.2821	21	0.3908	25	0.5176	29	0.6177	32	0.6900
135	30	8	16	19	0.1373	21	0.1436	23	0.1435	25	0.1375	27	0.1159
138	30	11	20	17	0.4350	23	0.4883	28	0.5905	33	0.6632	39	0.6653
139	29	3	3	29	0.1108	31	0.0955	34	0.0894	37	0.0760	39	0.0789
140	29	15	59	26	0.0021	30	0.0022	34	0.0019	37	0.0011	40	0.0025
141	30	2	3	26	0.3413	33	0.3077	40	0.2966	48	0.3463	55	0.3562
145	29	23	203	21	0.2288	24	0.2726	27	0.2814	31	0.2955	34	0.2793
146	30	6	15	15	0.9938	19	0.9931	23	0.9950	27	0.9915	31	0.9814
148	28	4	15	10	0.3108	10	0.3119	11	0.2685	12	0.2573	13	0.2533
149	35	5	6	8	0.1449	10	0.1163	12	0.1055	13	0.1152	15	0.1211
150	30	2	2	6	0.4598	9	0.6374	13	0.9048	17	0.9814	20	0.9857
153	30	7	10	27	0.9254	32	0.9317	36	0.9463	41	0.9373	45	0.9205
154	31	22	160	13	0.1194	16	0.0200	18	0.0083	20	0.0037	22	0.0035
159	30	20	59	17	0.1024	23	0.1688	29	0.2035	35	0.1799	42	0.1269

2008

Identifiant verger	Nb. bandes pièges	Nb. bandes pièges non vides	Nb. Larves	h1	pval1	h2	pavl2	h3	pval3	h4	pval4	h5	pval5
4	56	6	6	16	0.5528	20	0.5384	24	0.5797	28	0.6204	32	0.6705
10	29	22	77	24	0.0389	27	0.0262	31	0.0144	35	0.0092	38	0.0070
11	30	2	3	15	0.3294	20	0.3869	24	0.4519	28	0.5514	32	0.6469
17	61	22	70	17	0.0000	23	0.0000	28	0.0000	33	0.0000	39	0.0000
26	108	87	439	12	0.0000	19	0.0000	27	0.0000	35	0.0000	42	0.0007
28	40	9	11	14	0.8884	17	0.7803	20	0.6634	22	0.6034	25	0.5436
35	32	10	19	11	0.9488	14	0.9503	16	0.9537	18	0.9578	20	0.9554
36	46	34	79	17	0.0008	22	0.0009	26	0.0006	30	0.0015	34	0.0011
51	33	31	412	19	0.3284	22	0.2857	24	0.2533	26	0.2275	29	0.1963
55	53	14	18	15	0.9534	19	0.9627	24	0.9495	29	0.9311	33	0.8992
62	61	4	4	18	0.3930	24	0.3350	30	0.2383	35	0.1722	40	0.1236
65	30	4	4	16	0.7687	19	0.8527	22	0.8892	25	0.9292	28	0.9609
68	36	22	52	17	0.4713	20	0.3124	23	0.1769	26	0.0903	29	0.0418
84	35	5	10	12	0.1088	14	0.1181	16	0.1609	19	0.2404	21	0.2609
104	34	29	150	7	0.7518	9	0.6120	11	0.6213	13	0.5334	15	0.4580
114	30	27	129	6	0.2099	7	0.1134	8	0.1215	9	0.1164	11	0.0884
115	27	3	5	14	0.9429	14	0.9399	14	0.9457	15	0.9479	15	0.9519
117	32	21	34	8	0.2912	11	0.1448	14	0.1859	17	0.3732	20	0.5690
119	46	26	122	16	0.0006	20	0.0015	24	0.0014	29	0.0031	33	0.0038
122	49	13	18	26	0.0445	31	0.0339	37	0.0470	42	0.0702	48	0.0977
124	31	31	290	16	0.9477	21	0.9237	25	0.9157	29	0.9173	33	0.9160
125	55	49	331	14	0.0055	19	0.0006	23	0.0005	27	0.0001	31	0.0002
126	41	8	8	16	0.3092	20	0.3468	24	0.3504	29	0.3454	33	0.3505
132	61	52	332	16	0.0000	22	0.0000	28	0.0000	34	0.0000	40	0.0000
139	59	2	2	17	0.9807	22	0.9842	28	0.9180	33	0.8543	38	0.7961
145	58	25	74	13	0.0900	19	0.1576	24	0.2360	30	0.3669	35	0.4956
149	40	5	5	8	0.3506	10	0.3510	12	0.3448	14	0.3521	16	0.3706
154	30	23	167	12	0.0003	15	0.0000	18	0.0002	20	0.0000	23	0.0002
157	43	5	6	17	0.3034	21	0.1827	24	0.1371	27	0.1261	30	0.1239
162	29	29	275	19	0.6757	22	0.6746	24	0.6773	26	0.6750	29	0.6718
163	30	28	238	18	0.6781	22	0.6102	25	0.5910	29	0.5708	33	0.5838
164	51	9	13	16	0.3757	20	0.2823	24	0.2580	28	0.2540	32	0.2378
165	29	28	225	9	0.9382	11	0.8954	12	0.8511	14	0.7666	16	0.6528
167	30	30	349	17	0.0242	21	0.0157	24	0.0146	28	0.0181	32	0.0274
168	33	22	68	20	0.0110	22	0.0076	24	0.0088	27	0.0097	29	0.0112
169	35	18	41	11	0.6454	17	0.8030	23	0.8905	29	0.8888	34	0.8439
170	38	17	35	13	0.3678	19	0.3747	24	0.4552	29	0.5080	34	0.5016
171	30	25	153	9	0.2157	10	0.1833	12	0.1694	14	0.1814	16	0.2387
172	30	13	26	11	0.0097	12	0.0078	13	0.0072	15	0.0056	16	0.0062
173	61	20	26	6	0.1823	8	0.1720	10	0.1928	12	0.2319	14	0.2671
174	27	14	47	7	0.2224	9	0.2001	10	0.2226	12	0.2776	14	0.3611

Annexe 3

Article :

A survival generalized linear mixed model approach with time varying covariates to model codling moth damage as a function of adult monitoring and crop protection

soumis à la revue **Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics**

A survival generalized linear mixed model approach with time varying covariates to model codling moth damage as a function of adult monitoring and crop protection

Olivier Martin^{1*}, Benoît Ricci², Pierre Franck², Jean-François Toubon², Rachid Senoussi¹,
Claire Lavigne²

¹INRA, UR546 Biostatistique et processus spatiaux, F-84000 Avignon

²INRA, UR1115 Plantes et systèmes de culture horticoles, F-84000 Avignon

Abstract

The codling moth, the major insect pest in apple and pear orchards, is responsible for most insecticide treatments in European and North American orchards. Despite the intensive insecticide pressure, codling moth remains a concern for fruit growers and can locally have dramatic impact on the production. In a context of overall reduction in pesticide use, there is a need to better determine factors that affect the level of damage in orchards. The number of injured fruits at the end of the codling moth first flight in pomefruit commercial orchards allows the assessment of the severity of the attack. However, this variable only sums up injuries which occur all along this period according to a damage risk process likely driven by observed time-varying covariates. The statistical challenge here was to build a sensible stochastic model which accommodated a set of grouped data that are both right and left censored, and jointly integrated both constant and time-varying covariates. In this paper we modelled temporal damage risk by combining survival methods with generalized linear mixed techniques to account for these data set characteristics.

Keywords: mixed model, survival analysis, codling moth, crop damage.

Introduction

Growing concerns about detrimental effects of pesticides for human health and biodiversity conservation, as well as changes in the regulation of pesticide usage in Europe request the search of alternative solutions for crop protection against pests. This is particularly crucial for orchards which receive a large number of pesticide (up to 19) applications because damaged fruits are of low economic value or even not marketable. Codling moth, the major insect pest in apple and pear orchards, is responsible for most insecticide treatments in European and North American orchards. Despite this intensive insecticide pressure, codling moth damage remains a concern for fruit growers and can locally have dramatic impact on production. A major reason is probably insecticide resistance that occurs both for chemical pesticides and biological agents such as the granulosis virus (Reyes et al., 2007; Sauphanor, 2006). Damages caused by this pest are due to fruit perforation by its young larvae. Classical insecticide treatments are therefore targeted towards eggs or young larvae (Reuveny and Cohen, 2007). In some cases, mating disruption with pheromones is also associated to insecticides to reduce locally mating and population growth. In this context, two important challenges are (i) to assess if, and to what extent, monitoring of codling moth adults provides useful information for prediction of fruit damage and (ii) to find potential risk factors at work in orchards that may reduce codling moth damage, even if their efficiency is nowadays partial and largely impaired by insecticide treatments.

To address these challenges, we modelled the relationships between damage intensity (i.e. proportion of attacked fruits) at the orchard level and several time constant or dynamical covariates such as adult moth population densities whose changes a priori parallel damage risk variations. Even if damage intensity is the variable of interest for growers, our present aim was not to build a predictive model of use for farmers but rather to investigate factors that affect damage risk. So we chose to focus on codling moth first flight and on damage due to larvae that are progeny of first flight adults. The major statistical issue lies here in the facts that (i) data are both right and left censored, i.e. we know whether a fruit damage occurred or not only at the end of the first flight period, (ii) we need a model that can readily accommodate time-varying covariates, i.e. variables whose time evolving values may affect the risk of fruit injury consequently and (iii) observations are structured into groups (orchards).

Statistical epidemiology can help to unravel factors affecting the speed or severity of pest attacks. It is widely used in human and animal contexts to determine risk factors associated with disease incidence. In their review of applications in plant pathology, Scherm and Ojiambo (2004) emphasized the relevance of pertaining methods, in particular to accommodate censored observations. Among these, survival analysis provides a class of statistical models especially designed to study the occurrence and the timing of events (such as damage) while allowing for censored observations (i.e. the event has not occurred for all individuals by the end of the study or its occurrence time is not known). The analysis of grouped observations can be performed by way of generalized linear mixed models (McCulloch et al., 2001). Such models are nowadays popular tools (e.g. for parasitological data Paterson and Lello, 2003) to analyse structured observations as well as to account for sophisticated effects of covariates. Dependent variables are apprehended through two components: the observed covariates (or fixed effects) and a hidden component (or random effect) which is due to the intrinsic variability between groups of individuals.

Classical analyses of binary data (e.g. damaged/non damaged or alive/dead) are performed either through the logistic model, a particular class of generalized linear models or through survival analysis. While the former focuses on the binary response of survival (occurrence or not of the event) at a given time disregarding temporal information, the survival analysis focuses on the precise date of the event. Several models combining the two approaches were, however, proposed in different contexts. The popular partially parametric Cox model (Cox, 1972) already extends regression techniques to express the hazard function of survival data via explanatory variables. Farewell (1986) defined a hybrid model in a two step process. He firstly described the probability of an event occurrence via a logistic model. Then, conditionally to its realization he assumed that the time to event had a Weibull distribution. More recently, a large number of models were specifically developed in animal genetics. For example, Southey et al. (2003) used both survival and logistic approaches to study the impacts of several explanatory variables (sex, type of birth, age of dam...) as well as that of hidden factors such as animal sire and maternal effects (named frailty parameter or random effect) on early lamb mortality. The estimation of standard errors in these two models suggests a slight superiority of the survival method over the logistic method. The estimates of hidden genetic factors are now of frequent use in breeding schemes allowing for effective selection against mortality. Recently in the ecological literature, Wintrebert et al. (2005) borrowed a similar approach from human epidemiology to jointly model survival analysis and yearly breeding

probabilities of kittiwakes using a single Gaussian random effect for both variables. Conditionally on this random effect, they assumed that survival time was lognormal distributed and yearly attempts to breeding were independent dichotomous variables distributed according to a logistic parameterization.

In the following, we too borrowed some of these ideas to combine in a completely different way survival methods with generalized linear mixed techniques in order to model the risk of fruit injury accounting both for adult temporal dynamics and insecticide application dates (see Figures 1-2). We estimated the fixed parameters and the random orchard effects using data from a two-year monitoring of codling moth in 41 orchards of a French pomefruit production area. For this data set, we specifically illustrated the practical use of random effects to investigate whether latent spatial structures and in what extent other available landscape characteristics potentially affected crop damages (Ricci et al., 2008).

Material and methods

Population monitoring and damage observation

Sampling sites and codling moth management

The densities of adult codling moth and fruit damages were measured in $N=41$ commercial orchards in 2006 and in $N=40$ of these in 2007 (Table 1). These orchards were selected by a stratified random draw of spatial coordinates within an approximately 70 km² pear and apple growing area in south-eastern France. Seven orchards were organic in 2006 (six in 2007). In these, growers mainly used granulosis virus to control the codling moth population with a mean of 14.7 (sd =2.4) applications during the 2006 growing season. Mating disruption was also used against codling moth in five of these orchards in 2006 and in four of them in 2007. Growers used both chemical and mating disruption treatments against codling moth in eight orchards in 2006 (ten orchards in 2007). These orchards received a mean of 8.8 (sd=2.9) treatments in 2006. All other orchards (i.e. 26 in 2006 and 24 in 2007) were conventional orchards in which growers used only chemical treatments to manage codling moth with a mean of 11.4 (sd=5.3) applications in 2006.

Table 1. Description of the orchard set: Number of orchards in each factor level.

		2006		2007	
		Apple	Pear	Apple	Pear
Conventional	without mating disruption	18	8	18	6
	with mating disruption	6	2	6	4
Organic	without mating disruption	1	1	1	1
	with mating disruption	4	1	3	1

Population and damage monitoring

Codling moth population densities were monitored during adult first flight in 2006 and 2007 using delta traps (TRECE® Phérocon® IIB Trap) baited with a mixed codlemone (1mg) and pear ester (1mg) lure (TRECE® CM/DA Combo). In each orchard, one trap was placed in the upper third of the tree canopy. Traps were checked and adults counted weekly from April 19th to June 21st in 2006 and from April 11th to June 20th in 2007.

Fruit damage caused by the progenies of first flight adults were assessed once in each orchard. Observations were made during the week following June 21st in 2006 and June 25th in 2007. Codling moth injuries were recorded by visual inspection of 1000 fruits per orchard distributed over 50 regularly spaced trees (20 fruits per tree, 10 on each side of the row).

Timing of the insecticide treatments

Insecticide treatments intend to reduce the risk of fruit damage and thus target eggs and larvae. We therefore performed farm surveys in 2006 to collect records of insecticide applications for each orchard. These data were, however, not available in 2007.

Modelling codling moth injury

To investigate the extent to which fruit damage can be related to codling moths monitoring and to crop protection, we developed a combination of survival and mixed model approaches. We modelled damage probability as a temporal function of fixed effects (number of codling moth in traps and local covariates in orchards) and of a random orchard effect (that cannot be observed). Since a preliminary GLM analysis of fruit damages showed a significant orchard effect but not a tree effect. The tree effect, if any, might be hidden by the actual small number of damaged fruits. We however did not introduce a tree random effect. We did not also grouped years together and consider a ‘year’ effect since the data sets differ for the two years.

Time varying and non-time varying covariates

We firstly assumed that orchards $O_i, i=1, \dots, N$ are independent statistical units which are observed weekly during the same discrete-time period $[0, \dots, \tau]$. Each orchard is characterized by a set of covariates (explanatory variables) which are either time varying $Z_i^r(t), r = 1, \dots, k$ and $t=0, 1, \dots, \tau$ (Figure 1), or time-constant $Z_i^r, r = k+1, \dots, m$. At a final date τ , a sample of size N_i of fruits is collected in orchard i and each fruit j is given a status $Y_{ij}; i=1, \dots, N; j=1, \dots, N_i$. If the fruit is damaged by moth larvae then $Y_{ij}=1$ and $Y_{ij}=0$ otherwise. The variable Y_{ij} will be better described via the discrete and non negative random variable T_{ij} of occurrence time of damage, that is $Y_{ij} = Y_{ij}(\tau) = 1_{[T_{ij} \leq \tau]}$. The final time τ is assumed independent of the T_{ij} and thus considered as a right censoring time for observations. Although the injury times T_{ij} are not observed (other type of censoring), the dynamical nature of observations is taken into account via the modelling of hazard function of variables T_{ij} (Figures 1, 2).

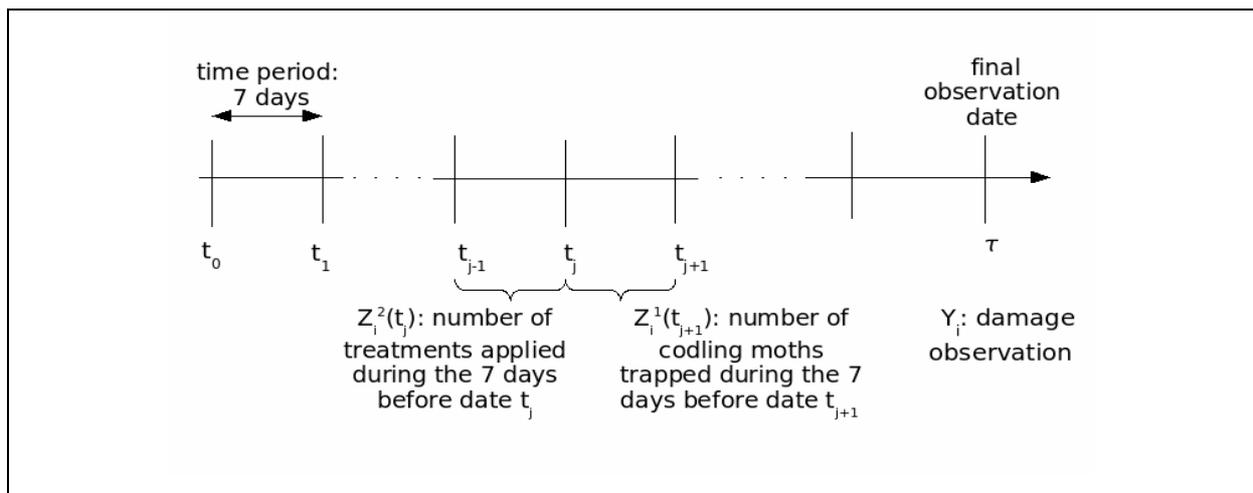


Figure 1. Temporal following up of an orchard i . The number of trapped codling moth (variable $Z_i^1(t)$) and the number of applied treatments (variable $Z_i^2(t)$) during week $[t-1, t]$ are reported at date t . The ending time τ corresponds to the date of damage counts.

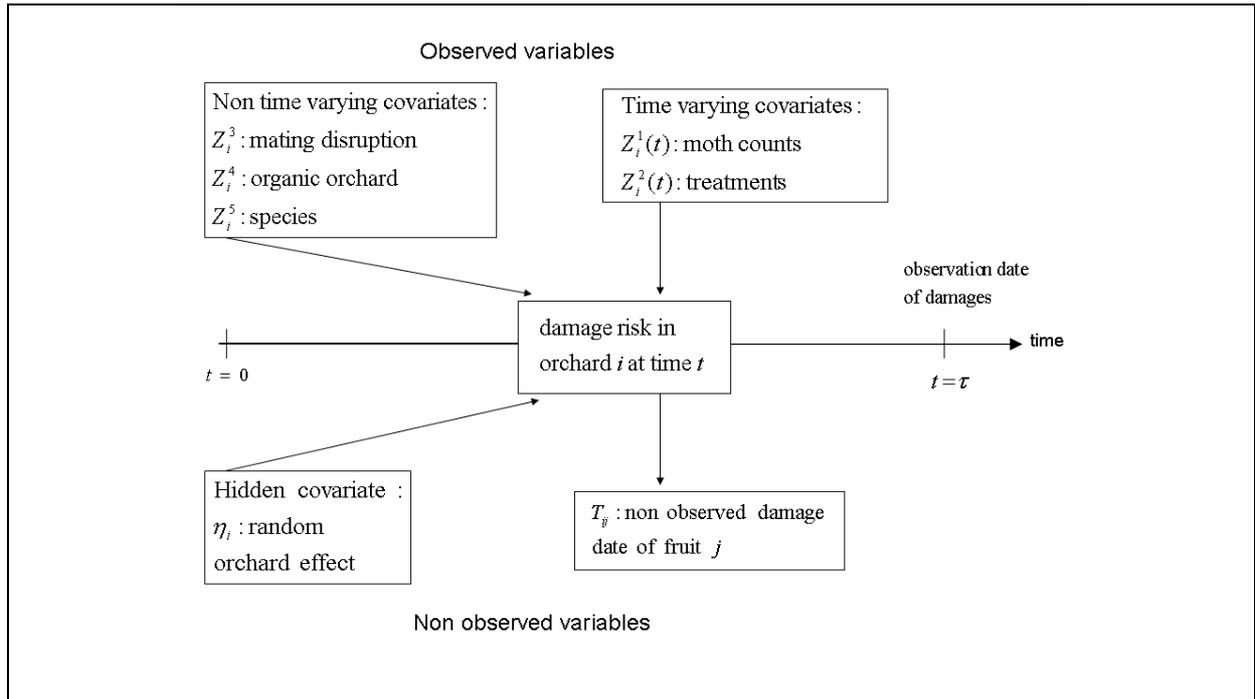


Figure 2. Conceptual graph for the statistical modelling. The risk function of a fruit damage j at time t in orchard i , depends on observed (constant or time varying) covariates (upper boxes) and of a non observed covariate (lower box). Fruit damage dates are not observed till a final time τ where an overall likelihood is computed.

Probability Distribution and Hazard Functions

Let us briefly recall the basic relations between the probability distribution function $p(t)=\text{Prob}(T=t)$ of a non negative random variable T and its hazard function $\lambda(t) = P(T = t / T \geq t) = p(t) / S(t-1)$ where $S(t) = P(T > t) = \sum_{s>t} p(s)$, $S(-1)=0$ denotes its survival function. Conversely, one readily derives the probability distribution from the hazard function as follows $p(0)=\lambda(0)$ and for $t \geq 1$,

$$p(t) = \lambda(t)(1 - \lambda(t-1)) \times \dots \times (1 - \lambda(0))$$

$$S(t) = (1 - \lambda(t)) \times \dots \times (1 - \lambda(0)) \quad (1)$$

Note that the case of a constant hazard function $\lambda(t) = \lambda(0)$, for all t (i.e. time memory loss) in the discrete case yields the geometric distribution $p(t) = \lambda(0)(1 - \lambda(0))^t$ that is the distribution of the number of failures before the first success in a sequence of Bernoulli trials.

Expressing hazard function within a dynamic context

To cope with a time-varying environment, we used the general theory of random processes in which observation of additional processes and covariates progressively govern

the realization of a positive variable T . The first step is to define a filtration (or history) of events (Andersen et al.,1993), that is a increasing sequence F_t , $t \geq 0$ of the set of events describing the experiment up to time t . The second step involves the probabilistic model

which describes for a counting process $X(t) = \sum_{k \geq 1} 1_{[T_k \leq t]}$ (number of events occurring before

or at time t), the intensity process conditionally to this filtration $\lambda(t) = \text{Prob}(\Delta X(t) = 1 | F_{t-1})$,

where $\Delta X(t) = X(t) - X(t-1)$. Then, under some minimal assumptions on the filtration F_t , a

likelihood process (with respect to a base probability and history F_t) can be derived via

Jacod's Formula (Andersen et al.,1993, p. 103):

$$L(t) = \prod_{s=0}^t (\lambda(s))^{\Delta X(s)} (1 - \lambda(s))^{1 - \Delta X(s)} \quad (2)$$

A logistic model for hazard functions

In our context, we considered for each fruit j in orchard i the simplest point process

$Y_{ij}(t) = 1_{[T_{ij} \leq t]}$ whose conditional intensity is given the following form:

$$\lambda_{ij}(s) = \frac{\exp(\alpha_0 + \sum_{r=1}^k \alpha_r Z_i^r (s-1) + \sum_{r=k+1}^m \alpha_r Z_i^r + \eta_i)}{1 + \exp(\alpha_0 + \sum_{r=1}^k \alpha_r Z_i^r (s-1) + \sum_{r=k+1}^m \alpha_r Z_i^r + \eta_i)} 1_{[T_{ij} \geq s]} \quad (3)$$

We introduced here a vector $\alpha = (\alpha_0, \dots, \alpha_m)$ of $(m+1)$ "fixed" parameters which are common to all orchards and a random parameter η varying independently from orchard to orchard i.e. η_i will be issued from a parameterized distribution $F(d\eta/\sigma)$ (classically a Gaussian distribution with mean zero).

Likelihood at a fixed censoring time τ

Conditionally to local orchard covariates, Bernoulli variables $Y_{ij} = Y_{ij}(\tau)$ are independent

and identically distributed. Thus, each variable $Y_i = \sum_{j=1}^{N_i} Y_{ij}$ counting the total number of

injured fruits in the orchard O_i , is binomial distributed $\text{Bin}(N_i, \theta_i)$ where $\theta_i = \text{Prob}(T_{ij} \leq \tau)$ is

the probability for a fruit in O_i to be injured before or at time τ . It is worthwhile noticing now

that λ_{ij} in Formula (3) only depends on orchard covariates i.e. $\lambda_{ij}(s) = \lambda_i(s)$, as long as fruit

injury event T_{ij} has not occurred yet, and thus $\text{Prob}(T_{ij} > \tau) = (1 - \lambda_i(\tau)) \times \dots \times (1 - \lambda_i(0))$, that is

$$\theta_i = \theta_i(\eta_i, \alpha) = 1 - (1 - \lambda_i(0)) \times \dots \times (1 - \lambda_i(\tau)) \quad (4)$$

This explicit form of θ_i combining survival analysis and generalized mixed model approaches is paralleled to classical link functions. This clearly accommodates censored observations such as the times of injury events as well as time varying covariates.

If $\eta = (\eta_1, \dots, \eta_N)$ denotes the vector of random orchard effects and $y = (y_1, \dots, y_N)$ the vector of observed damage sums in orchards, the associated likelihood function is written conditionally to random effects η as:

$$L(y|\eta, \alpha) = \prod_{i=1}^N C_{N_i}^{y_i} \theta_i(\eta_i, \alpha)^{y_i} (1 - \theta_i(\eta_i, \alpha))^{N_i - y_i} \quad (5)$$

Then, unconditionally to η , the log-likelihood is derived as the logarithm of the integral of Equation 5, invoking the prior parameterized distribution density $f(\eta|\sigma)$ of iid random effects η_i , that is

$$\ell(y|\sigma, \alpha) = \sum_{i=1}^N \log \left\{ C_{N_i}^{y_i} \int_{-\infty}^{+\infty} \theta_i(\eta, \alpha)^{y_i} (1 - \theta_i(\eta, \alpha))^{N_i - y_i} f(\eta|\sigma) d\eta \right\} \quad (6)$$

There is no hope in general to find an analytic form for this last integral; hence maximization of the log-likelihood may be performed by numerical approximation (or via Monte Carlo approximations).

A Probability ratio formula to measure covariate effects

To quantitatively appraise the mean effect of a covariate on damage probability, we can fix covariates to their overall mean (orchards and weeks) values $\overline{Z^r}$, $r = 1, \dots, m$, the random effect value to its theoretical expectation 0 and parameters α_r to their estimated values $\hat{\alpha}_r$. For example, the influence of covariate Z^q can be derived via following probability ratio formula:

$$r(\hat{\alpha}_q) = \frac{\theta(\alpha_q = \hat{\alpha}_q)}{\theta(\alpha_q = 0)} = \frac{(1 + c_q)^\tau}{(1 + c_q)^\tau - 1} (1 - (1 + c_q e^{\hat{\alpha}_q})^{-\tau}) \quad \text{with} \quad c_q = \exp\left(\sum_{r \neq q} \hat{\alpha}_r \overline{Z^r}\right). \quad (7)$$

Note that $r(\cdot)$ has a logistic like shape with $r(0) = 1$ and is bounded by 0 and $1/\theta(\alpha_q = 0)$. Note also that similar arguments hold as well for the random effect by simply adding the omitted index q in the sum defining c_q and substituting η for $\hat{\alpha}_q$ (Figure 4).

Model specifications for the real data set and computation procedures

Model specification

We considered $k=2$ time-varying covariates $Z_i^1(t)$ and $Z_i^2(t)$ (Figure 1) giving the number of adult moths captured, and the number of applied treatments in orchard i during week t . We also considered $m-k=3$ non time-varying dichotomous covariates. The first, Z_i^3 takes value 1 if mating disruption was applied in orchard i and 0 otherwise, the second Z_i^4 takes the value 1 if orchard i was organic and 0 otherwise and the third Z_i^5 takes the value 1 if orchard i was an apple orchard and 0 if it was a pear orchard (Figure 2). Then, following the main stream of applications, we assumed a Gaussian distribution $N(0, \sigma^2)$ for the random effect η to get the final log-likelihood formula

$$\ell(y|\sigma, \alpha) = \sum_{i=1}^L \log \left\{ C_{N_i}^{y_i} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{\exp\left\{-\frac{\eta^2}{2\sigma^2}\right\}}{\sigma\sqrt{2\pi}} \theta_i(\eta, \alpha)^{y_i} (1 - \theta_i(\eta, \alpha))^{N_i - y_i} d\eta \right\}. \quad (8)$$

Parameter estimation

Recall that $\alpha = (\alpha_0, \dots, \alpha_5)$ is the vector of parameters where α_0 stands for the base risk (when all covariates have not any effects), $\alpha_1, \dots, \alpha_5$ for the coefficients of fixed effects $Z_i^1(\cdot), Z_i^2(\cdot), Z_i^3, Z_i^4, Z_i^5$ and σ^2 for the variance parameter of the random orchard effect. Parametric estimations of α and σ^2 were performed by maximum likelihood principle using the *optim()* procedure in the software R (<http://www.R-project.org>). Since the set of covariates differed, we estimated separately parameters for the two years, and tested, one at a time, which of the α_i values were significantly different from zero using likelihood ratio tests (Cox and Hinkley, 1974).

Table 2. LogLikelihood analysis of the full model for both 2006 and 2007

Covariables	2006				2007			
	df	Estimate	Log Likelihood	Pvalue	df	Estimate	Log Likelihood	Pvalue
Reference risk	1	-9.504	-397.52	0.0001	1	-10.054	-348.52	0.0001
Moth count	1	0.068	-125.42	0.017	1	0.062	-133.45	0.011
Treatment	1	0.393	-122.72	0.61	-	-	-	-
Mating disruption	1	-0.055	-122.6	0.888	1	0.656	-130.94	0.25
Organic orchard	1	1.464	-124.8	0.035	1	1.698	-133.33	0.013
Species	1	0.46	-122.89	0.439	1	1.761	-131.43	0.129
Random effect	1	1.934	-338.73	0.0001	1	1.901	-278.37	0.0001
Model	7		-122.59		6		-130.28	

Estimate: parameter estimation, df: degree of freedom, significant P-values in bold. The P-values for a variable correspond to the P-values for the likelihood ratio test between the model with all covariates (LogLikelihood equal to -122.59 in 2006 and -130.28 in 2007) and the same model without the corresponding variable.

Random effect estimation

For a further analysis purpose, the random orchard effects were estimated according to the Best Predictor method (Searle, 1991, p.261), which simply corresponded to the expectation of the random effect conditionally to observed data and estimated parameters $\hat{\alpha}$, $\hat{\sigma}$, that is

$$\hat{\eta}_i = E(\eta_i | y_i, \hat{\alpha}, \hat{\sigma}) = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \eta \exp(-\eta^2 / 2\hat{\sigma}^2) \theta_i^{y_i}(\eta, \hat{\alpha})(1 - \theta_i^{N_i - y_i}(\eta, \hat{\alpha})) d\eta}{\int_{-\infty}^{+\infty} \exp(-\eta^2 / 2\hat{\sigma}^2) \theta_i^{y_i}(\eta, \hat{\alpha})(1 - \theta_i^{N_i - y_i}(\eta, \hat{\alpha})) d\eta} \quad (9)$$

This conditional expectation was easily approximated by deterministic or MCMC procedures.

Model selection

Estimating random effects within a minimally parameterized model could be very useful to investigate their realistic and practical significance. For this data set, we adopted the following stepwise procedure. We first estimated parameters in the full model (i.e. with all α_i and σ^2 values for 2006 and all but α_2 in 2007); then tested, one at a time, which of the α_i values were significantly different from zero using likelihood ratio tests (Cox and Hinkley, 1974) and finally removed the lesser of non significant covariates. The reduced model was then considered for a new iteration until all present covariates remained significant yielding then a final parsimonious model that we named the *selected model*.

Results

Codling moth trapping and damage

The temporal dynamics of adults captures during the first flight was dissymmetric both years with a quick increase in the first weeks and a slower decrease afterwards (Figure 3). The mean total number of codling moth trapped per orchard was 73.3 (N=41; sd=65.1) during the 10 week period in 2006 and 55.6 (N=40; sd=39.2) during the 11 week period in 2007. The mode of adult captures was recorded during the first week of May both years. Fruit damage at the end of the first flight period was low: mean percentage of attacked fruits per orchard was 1.07% (N=41; sd=1.43%) in 2006 and 1.22% (N=40; sd=1.79%) in 2007.

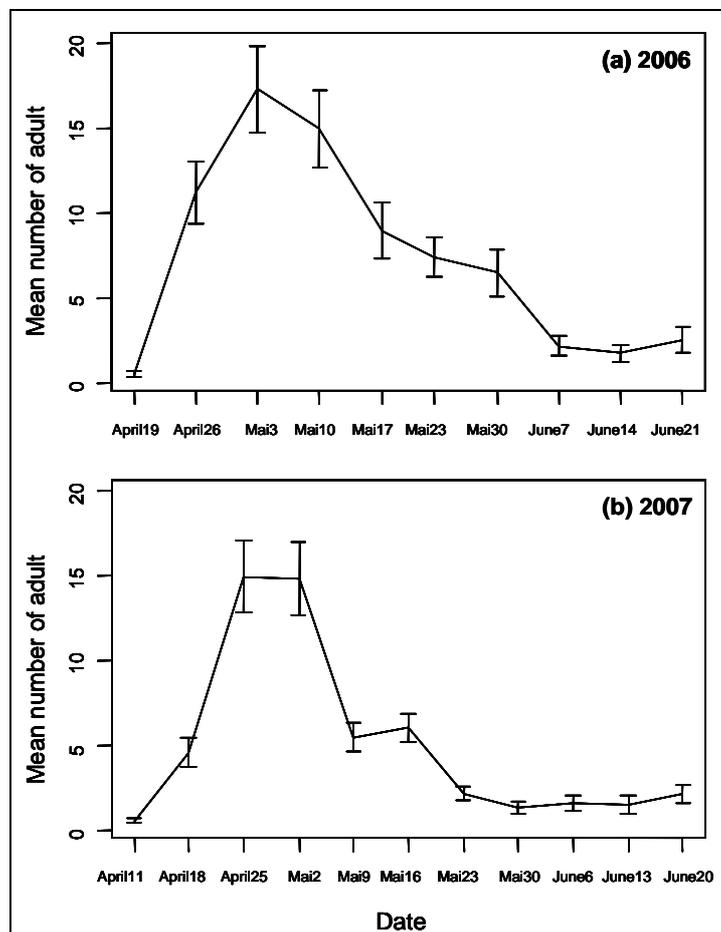


Figure 3. Weekly plots of the mean number of adult moths trapped in 41 orchards in 2006 (a) and 40 orchards in 2007 (b). Bars stand for the standard error for each week

Parameter estimation, model selection and significant covariates

Significant covariates in the full model were the same both years (Table 2), and they even remained significant in the selected models (Tables 3-4). The risk of fruit damage increased

with the number of codling moths in traps (positive parameter for covariate $Z_i^1(.)$). Unexpectedly, neither mating disruption nor the number of insecticide treatments had a significant effect on the risk of fruit damage. The effect of the cultivated species (covariate Z_i^5) was less clear. It was never significant in 2006 but was significant in 2007 when the mating disruption covariate was deleted from the full model ($\alpha_3=0$). Damage probability was about 1.40 times higher in organic than non-organic orchards in 2006 and 1.35 in 2007 (Eq. 7). It was 3.3 times higher in apple than in pear orchard in 2007.

Table 3. LogLikelihood analysis of selected model for year 2006

Explanatory variable	df	Estimate	Std. Dev.	LogLikelihood	P-value
Mean risk (Intercept)	1	-8.935	0.43	-400.97	0.0001
Codling moth count	1	0.075	0.018	-127.17	0.005
Organic orchard	1	1.498	0.66	-125.74	0.025
Random effect (variance)	1	2.024	0.6	-342.21	0.0001
Model with selected covariates	4			-123.26	

Estimate: parameter estimation, df: degree of freedom, significant P-values in bold. The P-values for a variable correspond to the P-values for the likelihood ratio test between the model with the four covariates (LogLikelihood equal to -123.26) and the same model without the corresponding variable.

Table 4. LogLikelihood analysis of selected model for year 2007

Explanatory variable	df	Estimate	Std. Dev.	LogLikelihood	P-value
Mean risk (Intercept)	1	-9.736	0.478	-350.33	0.0001
Codling moth counts	1	0.051	0.001	-133.51	0.023
Organic orchard	1	1.979	0.441	-135.14	0.004
Species	1	1.707	0.369	-134.97	0.004
Random effect (variance)	1	2.035	0.43	-297.15	0.0001
Model with selected covariates	5			-130.94	

Estimate: parameter estimation, df: degree of freedom, significant P-values in bold. The P-values for a variable correspond to the P-values for the likelihood ratio test between the model with the four covariates (LogLikelihood equal to -130.94) and the same model without the corresponding variable.

Taking into account random orchard effects lead to a large improvement of the model fitting for both years (not shown). The plot of the ratio of predicted damage probability with and without random effect vs. random effect η (Figure 4) showed an increasing logistic like

form given by Equation 7. Within the range of our parameter estimates $\hat{\alpha}$, random orchard effects had a very dissymmetric impact on damage probability: positive values dramatically increased the damage probability, whereas negative values lead to very small decreases.

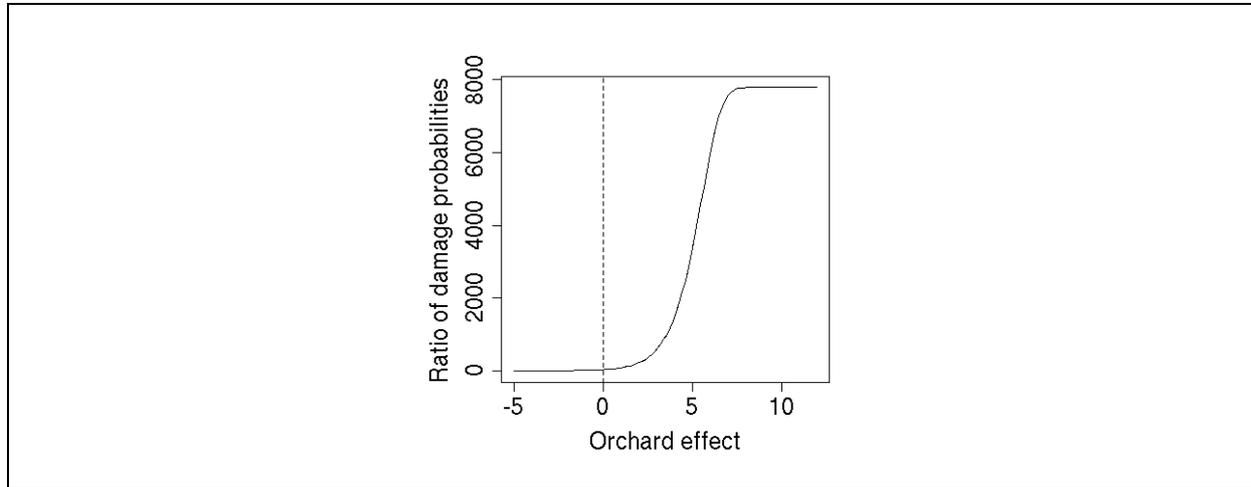


Figure 4. Ratio of damage probabilities with and without random effect in orchards. Horizontal axis represents the random effect and the vertical axis gives the probability ratio.

Random effect analysis

Even if we have assumed a priori independence of orchard random effects, their high contribution to likelihood raised at least two agro-ecologic questionings. The first issue for random effects was to inquire about posterior spatial and temporal dependence structures, whereas the second was to relate them to relevant exogenous covariates not yet introduced in the initial model. For that purpose, the random effects were then estimated within the selected parsimonious models for years 2006 and 2007 (Tables 3-4).

Testing spatio-temporal patterns of random effects

To test temporal stability of random effects over the two years, we simply checked whether their signs remained the same using a permutation test (Manly, 1991) via an adequate test statistic. This is defined as the sum over orchards i of products of signs of random effects for the two years ($\sum_i sign(\eta_{i,2006}) \times sign(\eta_{i,2007})$) and is intended to detect persistency of damage effect over years. Indeed, a temporal stability of orchards with higher or lower risks to remain the same from one year to the other was evidenced ($P= 0.050$).

To test spatial randomness of orchard effects, we also used a permutation test via 98% confidence envelopes (drawn from 100 permutations of the random effects over orchards) for

the empirical variograms. Neither the empirical variograms nor the direct spatial mapping of random effects over the study region revealed a particular spatial structure for both years (Figure 5).

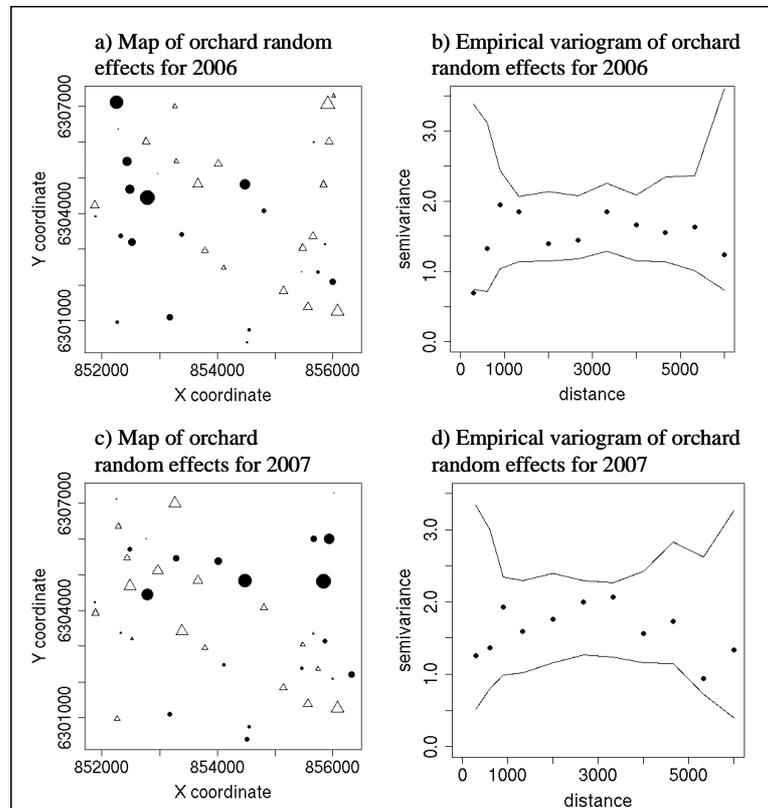


Figure 5. Map (a) (resp. c) and variogram (b) (resp. d) of estimated random effects for year 2006 (resp. 2007). Points represent positive effects, triangle negative effects and symbol size is proportional to absolute value. The envelope of the empirical variogram (continuous lines), obtained by permutations of the random effects over the spatial locations, shows no specific spatial correlation. Horizontal and vertical units are in meters in the geodetic reference system Lambert93 for (a) and (c), and horizontal units are in meters for (b) and (d).

Relating orchard effects to exogenous covariates

Potential effect of hedgerows bordering orchards was synthesized through the ratio of hedgerow length over orchard perimeter (*Local hedges*). We also calculated two other landscape indices within concentric buffers around focus orchards (Ricci et al., 2008). The first, pomefruit *Orchard density* expressed the proportion of area of each 100m wide buffer covered by pomefruit orchards. The second, *Hedgerow orientation* index, calculated in 150m wide buffer characterised both the length of hedgerows and their windbreak effect via the

ratio $\left(\sum_k L_k \times A_k \right) / \left(90 \times \sum_k L_k \right)$ where the sums run over all hedgerows k of length L_k and absolute angle A_k with the South-North direction.

A multiple regression analysis showed no significant correlations with covariates such as *Orchard area covariate* ($P=0.7085$) and *Local hedge index* (ie the ratio of hedgerow length over orchard perimeter) ($P=0.7298$). In contrast, the random effects appeared significantly lower in orchards surrounded by numerous pomefruit orchards ($P=0.0091$) and by windbreak hedgerows ($P=0.0232$).

Discussion

The number of adults observed in mixed pheromone/kairomone traps was significantly and positively related to the level of fruit damage both years, indicating that adult trapping provides useful information on the local harmfulness of codling moths. Traditionally, adult counts were performed using pheromone traps (Riedl and Croft, 1974; Riedl et al., 1976). The relevance of these counts for predicting fruit damage was, however, discussable. Riedl and Croft (1974) found an effective relation between sex pheromone traps and fruit infestation when adjusting trap density to fruit density. Pheromone traps were more recently discarded because of their low efficiency in orchards under mating disruption, and pear ester lures have been developed as an alternative. They potentially attract both males and females and allow monitoring codling moth in pheromone treated orchards (Knight and Light 2005a, Knight and Light, 2005b). Our results tend to show that traps baited with high loaded combined sex pheromone and pear ester lure do provide information on the local orchard population, either in the presence or not of mating disruption and that they could be used to assess the risk of fruit damage.

Unexpectedly, the number of insecticide treatments did not explain variation in codling moth damage and the only significant difference in crop protection variables was between organic and conventional orchards. This may be due to the fact that the insecticide pressure against codling moth was globally similar and constant in all orchards and did not increase steadily with the frequency of pesticide applications: in some conventional orchards treatments were exceedingly frequent so that the delay between two chemical insecticides applications was lower than the average persistence time of the insecticides ; similarly, organic farmers, who used the slightly less persistent granulosis virus, applied pesticides with a higher frequency without reaching better control. This lesser efficiency of the virus is due to

the fact that larvae are killed with a certain delay and may damage fruits before dying. This delay was not considered in our model and could explain the positive effect of the variable describing whether orchards are organic or not. Besides, as for all regression models the issue of dependence of explaining covariates may be crucial. This issue was not specifically addressed here, but it is plausible that the non significance of treatments and mating disruption effects result from their antagonistic dependences with the codling moth density (correlation =0.547 and =-0.496, Table 2). Finally, pear orchards appear less at risk of codling moth damage than apple orchards although the effect was only significant in 2007. This result is consistent with the known fact that pears are slightly less susceptible to codling moth compared to apples.

The large random orchard effects indicate that a great part of variation was not explained by the covariates introduced in the model and this precludes therefore the use of the model for sensible prediction of fruit damage from the only knowledge of these covariates. Differences in random effects could be interpreted as differences in the baseline risk between orchards. Possible explanations may originate from exogenous characteristics of the landscape surrounding the orchards. Landscapes harbouring windbreak hedgerows and high densities of pomefruit orchards are associated with lower damage. The effect of hedgerows may be related to the presence of untreated vegetation that provide sheltering, overwintering sites and food sources for pest enemies (Miliczky and Horton, 2005). On the other hand, codling moth eggs and larvae can be parasitized by a number of species in the absence of insecticides (Pinto et al., 2002) but rates of parasitism are generally low in sprayed orchards. So, the variable describing the proportion of hedgerows on orchards margins was not significant suggesting that hedgerow orientation may be more important than its length. It is possible that windbreaks (i.e. hedgerows perpendicular to major wind direction) reduce pesticide drift, modify plume dispersion and thus interact with codling moth traps. In addition, the spatial distribution of crops and non crop habitats over the landscape may also affect the density or diversity of codling moth predators as reported for other pest species (Valantin-Morison et al., 2007; Zaller et al., 2008). We found that the presence of surrounding orchards had a negative impact on the number of codling moth diapausing larvae (Ricci et al. 2009), possibly due to an impact of neighbouring insecticide treatments. The same effect of neighbouring treatments might be at play here.

The specific agro-ecological questions asked in this study called for the development of a statistical model to evidence the effects of constant or time varying orchard characteristics on fruit production quality. These questions simultaneously raised a number of methodological issues (constant or time varying covariates, grouped data) which are usually considered separately by using different statistical model. For example, a classical logistic mixed model would focus on the description of the damage probability ignoring the time varying nature of explanatory variables. Similarly, recent hazard models in survival data analysis that account for potential hidden factors (Ducrocq and Casella, 1996) ignore the time dependent nature of explanatory variables, and, more severely require the observation of exact dates of damage occurrences that were not available for this type of study. Our model mingled the approach of Wintrebert et al. (2005) in ecological literature who proposed a log-normal distribution with a random effect for kittiwake survival, with additional constraints of time event censoring, and the presence of time varying and/or hidden covariates. Temporal changes in damage risk were handled through the description of the hazard function. This function was defined at each instant as the conditional probability of an event occurrence and was modelled via the efficient and widely used logistic link function. This choice of a logistic form, could be however adapted with little efforts to other link functions such as the complementary log-log function (Southey et al., 2003).

Random effects were introduced and modelled as a Gaussian distribution merely by default and not for prior knowledge or computation purpose. The introduction of a random effect (frailty component) increased the ability of the model to cope with unknown or hidden factors but also increased its weakness in accounting for complex interactions of known factors. In our study, it well accounted for over dispersion of observations, i.e. larger variance of observations than that expected under simpler models. As for animal breeding purpose (Kachman, 1999), it proved useful as a tool to search for hidden characteristics of orchards.

To our knowledge, the model presented in this study is of new type. As a product over time of several generalized linear mixed models, the link function of the damage probability cannot reduce to known types, hence the given name of survival generalized linear mixed model. In this context, it is worth noticing the closed form of the probability ratio (Equation 7) that allows quantification of the mean effect of covariables. In some respects, the survival analysis approach which seems little used in agro-ecological studies (Wintrebert et al., 2005) proved once more its pertinence in this area. For sake of simplicity and lack of a prior

knowledge, we did not introduce spatial components for random effects. This of course can be done directly assuming some distribution hypotheses instead of performing a post model analysis of random effects. The model developed here can be adapted to address more general ecological and epidemiological questions involving the counting of specific time events at fixed dates with the simultaneous observation of some environmental characteristics. Multiple time events as in (McGilchrist, 1993) consisting of repeated observations for individuals could be also considered within this framework. However, for these extensions our present likelihood formulation may involve heavy computation of multiple integrals. Thus, one can use the more flexible method of data cloning (Lele, 2007) to get altogether MLE solution and random effect estimations via a Bayesian framework.

References

- Andersen, P.K., Borgan, O., Gill, R.D., Keiding, N. (1993), *Statistical models based on counting processes*, Springer Verlag: New York
- Boivin, T., Chadoeuf, J., Bouvier, J.-C., Beslay, D., Sauphanor, B. (2005), "Modelling the interactions between phenology and insecticide resistance genes in the codling moth *Cydia pomonella*," *Pest Management Science*, 61, 53-67.
- Cox, D. R. (1972), "Regression Models and Life Tables (with Discussion)," *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 34, 187-200.
- Cox, D., Hinkley, D. (1974), *Theoretical Statistics*, London: Chapman and Hall.
- Ducrocq, V., Casella, G. (1996), "A Bayesian analysis of mixed survival models," *Genetics Selection Evolution*, 28, 505-529.
- Farewell, V.T. (1986), "Mixture models in survival analysis: Are they worth the risk?," *Canadian Journal of Statistics*, 14, 257-262.
- Kachman, S.D. (1999), "Application in Survival analysis," *Journal of Animal Science*, 77, 147-153.
- Knight, A., Light, D. (2005a), "Developing action thresholds for codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) with pear ester-and codlemone-baited traps in apple orchards treated with sex pheromone mating disruption," *Canadian Entomologist*, 137, 739-747.
- Knight, A., Light, D. (2005b), "Seasonal Flight Patterns of Codling Moth (Lepidoptera: Tortricidae) Monitored with Pear Ester and Codlemone-baited Traps in Sex Pheromone-Treated Apple Orchards," *Environmental Entomology*, 34, 1028-1035.
- Lele, S.R., Dennis B., and Lutscher F.(2007), "Data cloning: easy maximum likelihood estimation for complex ecological models using Bayesian Markov chain Monte Carlo methods." *Ecology Letters* 10, 551-563.
- Manly, B.F.J. (1991), "*Randomization Bootstrap and Monte Carlo methods in biology*." London: Chapman and Hall, London.
- Mc Gilchrist, C.A. (1993), "REML estimation for survival models with friability," *Biometrics*, 49, 221- 225.
- McCulloch, C.E., Searle, S.R. (2001), *Generalized, Linear, and Mixed Models*, New York: Wiley.

- Miliczky, E.R., Horton, D.R. (2005), "Densities of beneficial arthropods within pear and apple orchards affected by distance from adjacent native habitat and association of natural enemies with extra-orchards host plants," *Biological Control*, 33, 249-259.
- Paterson, S., Lello, J. (2003), "Mixed models: getting the best use of parasitological data," *Trends in Parasitology*, 19, 370-375.
- Pinto, J., Koopmanschap, A., Platner G.R., Stouthame, R. (2002), "The North American Trichogramma (Hymenoptera : Trichogrammatidae) parasitizing certain tortricidae (Lepidoptera) on apple and pear, with ITS2 DNA characterizations and description of a new species," *Biological Control*, 23, 134-142.
- Reuveny, H., Cohen, E. (2007), "Toxicity of azinphos-methyl to various development stages of the codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae)," *Pest Management Science*, 63, 129-133.
- Reyes, M., Franck, P., Charmillot, P.J., Loriatti, C., Olivares, J., Pasqualin, E., Sauphanor, B. (2007), "Diversity of insecticide resistance mechanisms and spectrum in European populations of the codling moth, *Cydia pomonella*," *Pest Management Science*., 63, 890-902.
- Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B., Lavigne, C. (2009), "The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France," *Landscape Ecology* 24:337-349.
- Riedl, H., Croft, B.A. (1974), "A study of pheromone trap catches in relation to codling moth (Lepidopterae: Olethreutidae) damage," *Canadian Entomologist*, 106, 525-537.
- Riedl, H., Croft, B.A., Howitt, A.J. (1976), "Forecasting codling moth phenology based on pheromone trap catches and physiological time models," *Canadian Entomologist*, 108, 449-460.
- Sauphanor, B. (2006), Carpcapse des pommes : cas de résistance au virus de la granulose en vergers biologiques. Phytoma, La Défense des Végétaux, 590, 24-27.
- Scherm, H., Ojiambo, P.S. (2004), "Applications of survival analysis in botanical epidemiology," *Phytopathology*, 94, 1022-1026.
- Searle, S., Casella, G., McCulloch, C. (1992), *Variance component*, John Wiley and Sons.
- Southey, B.R., Rodriguez-Zas, S.L., Leymaster, K.A. (2003), "Discrete time survival analysis of lamb mortality in a terminal sire composite population," *Journal of Animal Science*, 81, 1399-1405.
- Valantin-Morison, M., Meynard, J.M., Dore, T. (2007), "Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (*Brassica napus* L.)," *Crop Protection*, 26, 1108-1120.
- Wintrebert, C.M.A., Zwinderman, A.H., Cam, E., Pradel, R., Van Houwelingen, J.C. (2005), "Joint modelling of breeding and survival in the kittiwake using frailty models," *Ecological Modelling*, 181, 203-213.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C., Frank, T. (2008), "Effect of within-field and landscape factors on insect damage in winter oilseed rape," *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123, 233-238.

Annexe 4

Article :

Genetic inference of the dynamic of the codling moth females at a local scale

Genetic inference of the dynamic of the codling moth females at a local scale

Pierre Franck^{1*}, Benoît Ricci¹, Etienne Klein², Jérôme Olivares¹, Sylvaine Simon³, Jean-Marie Cornuet⁴, Claire Lavigne¹

¹ INRA, UR1115 Plantes et systèmes de culture horticoles, F-84000 Avignon

² INRA, UR546 Biostatistique et processus spatiaux, F-84000 Avignon

³ INRA, UE de recherches intégrées, Gothon, F-26320 Saint-Marcel-les-Valence

⁴ INRA, UMR1062 Centre de biologie et de gestion des populations, F-34988 Montferrier-sur Lez

Abstract

Kinship methods were used to estimate the local dynamic of codling moth females in a context of very of low genetic differentiation among populations ($F_{st} < 0.02$ among samples from eight orchards including several host-plants for *Cydia pomonella* in a 90 ha domain near Valence, France). We estimated i) the number of females that had offspring, ii) their effective fecundity, and iii) the dispersal of their laying based on full-sibs inference among 1064 genotyped moths. The number of females over all the orchards slightly increased between the first (~130) and the second (~235) annual generations. The effective fecundities of the females were similar over all the orchards at each generation (~20), but differed between the commercial (~10) and the non-treated (~25) orchards whatever the host-plant considered. Females mainly aggregated their eggs among shortly-distant bordering trees (less than 20 m) within the same orchard, but they also occasionally dispersed their layings among orchards independently of the cultivated host-plants or the inter-orchard distances (up to 698 m) at the second annual generation (~5% of the recorded full-sibs). The mean distance between two layings was 35 m and the median 80 m. These results confirm and extend previous field and laboratory observations. We discuss the interest and the limitation of kinship inferences to shed light on insect population dynamic.

Keywords: *Cydia pomonella*, France, microsatellite, genetic structure, kinship inference population dynamic, host-plant

Introduction

The codling moth, *Cydia pomonella* is one of the major insect pests within the orchards, worldwide distributed in the temperate regions. Its larvae attack the fruits of several plant trees - mainly apple, pear, quince and walnut – where it makes its whole development (Barnes 1991).

Treatments using chemical insecticides remain the major mean used to maintain low populations of the pest in conventional orchards, even if alternative methods such as mating disruption spread out since fifteen years (Bloemers 1994). In the organic orchard, protection against the Lepidoptera almost lays on granulosis virus treatments. As a consequence of these treatments, *C. pomonella* developed resistances to numerous insecticides over the world (Reyes et al 2009) including resistance to granulovirus in Europe (Asser-Kaiser et al 2007).

The lack of sustainable and ecological safety methods that minimize the damage caused by the larvae play for a better understanding of the dynamic of *C. pomonella* populations in different conditions of fruit productions (Audemard 1991).

Female fecundity was mainly measured in laboratory condition (Guenellon et al 1981; Boivin et al 2001). In agreement with laboratory measures, field studies suggested that females lay in average between 40 to 50 eggs but that fecundity varies much between individuals (Geier 1963). Both environmental and genetic factor may explain such inter-individual variability of the fecundity. Audemard & Esteban-Duran (1974) suggested that temporal variability in the fecundity among annual generations could be due to climatic conditions. Furthermore, fecundity differences among host-plants (Cisneros & Barnes 1974) and among insecticide resistant (Boivin et al 2001) strains were detected in laboratory conditions. Note, however that the effective female fecundity, meaning, the number of viable offspring per female was never measured. Such effective fecundities should also largely depend on phytoprotection practices and the accessibility to suitable cocooning sites.

Mark-release-recapture experiments performed with alimentary (Steiner 1940; Van Leeuwen 1940) or pheromone traps (Mani & Wildbotz 1977; Keil et al 2001) and the spatial distribution of infested trees by released females from a determined source (White 1973) indicated that the codling moth is mainly a sedentary species (mean dispersal distance around 50 meters, Borden 1931). The captures of marked males with pheromone traps nevertheless showed rare cases of long distance dispersal (up to 11 km, Mani & Wildbotz 1977) but such long distance dispersals were not particularly tested for females. In agreement with these results, long flight abilities were also recorded for both sexes using flight mill (Schumacher et

al 1997a). Furthermore, it is worth noting that the landscape structure - the distribution of host-plant plots (Trematerra et al 2004), the shape of high tree and wood border (Mani & Wildbotz 1977), hedgerow and their interaction with wind and pheromone flux (Thyson et al 2007, Ricci et al 2009) - can modulate dispersal behaviour. Finally, long distance dispersal has also genetic components (Schumacher et al 1997b, Keil et al 2001).

Genetic structure among populations reflects evolutionary factors such as gene flow and genetic drift, which are respectively, linked with dispersal and population sizes. Timm et al (2006) and Franck et al (2007) found a low genetic differentiation among populations over large geographic scales, which is in agreement with long distance dispersal. However, few data suggested that the genetic differentiation among populations collected on different host-plants was locally higher than the differentiation among populations from the same host-plant (Pashley & Bush 1979, Buès et al 1995), which is in accordance with the hypothesis of sympatric host-plant races in the codling moth (Phillips & Barnes 1975). Phytoprotection practices strongly affect the genetic differentiation among populations, which could be the consequences of their impact in reducing population size (Franck et al 2007, Thaler et al 2008). Note however, that population genetic differentiation only provides averaged estimates of evolutionary factors over many generations and the effects of these factors remain highly confounded. Methods based on genetic assignment of individuals to their population of origin provide more direct estimates of dispersal when population differentiations are high enough (Berry et al 2004). When genetic differentiation among populations is low as it is usually the case at local scale, kinship method based on individual pairwise assignment (Queller & Goodnight 1989) could also provide direct estimate of the number of reproductive individuals within populations (Baudry et al 1998) and dispersal (Randall et al 2007).

Real-time estimates of demographical parameters such as population size and dispersal in different conditions of field management and their temporal variations are very important for a better understanding of the risk of orchard attacks by the codling moth. Here we intended to infer the dynamic of fecundated *C. pomonella* females that are more closely related to agronomic risk in a particular agro-ecosystem. To reach this purpose, we performed a genetic analyse on geo-referenced larvae in a research station managing different orchards with more or less insecticide pressures and including various host-plants for the codling moth (walnut, pear, apple).

Materials and Methods

Sampling

Samplings were performed in the eight different orchards at the Gotheron research station, France (Figure 1). These orchards include three different host-plants for the codling moth and three different types of phytoprotection practices (Table 1). We sampled larvae from four generations in autumn 2003, 2004 and 2005 and in spring 2005. The larvae collected in spring and autumn were respectively from the first and the second annual generation. Fifth instar larvae were caught in corrugated cardboard traps wrapped around tree trunks. Fifteen to 50 traps were set per orchards depending on the surface of the orchard (Table 1). Each trap was supposed to capture almost all of the larvae that develop on a tree. The captured larvae were left in natural temperature condition until the emerging of the adult moths.

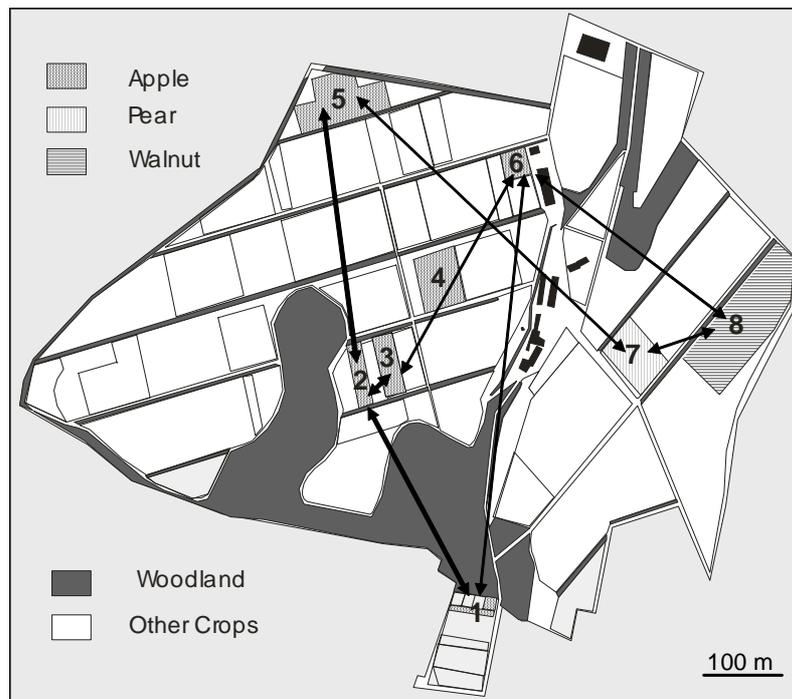


Figure 1 Map of the Gotheron research station (44°57'N, 4°57'E), with reference to the eight orchards where codling moth larvae have been collected. Characteristics of these orchards are reported in Table 1. The arrows indicate the observed events of inter-orchard dispersal. The arrow thickness is function of the number of events.

Table 1 Orchard characteristics

Orchard	Species	Variety	Protection	Number of trees	Area (m ²)	Plantation date
1	Apple	Multiple	Non treated	37	1575	1986
2	Apple	Smoothie	Organic	233	2500	1994
3	Apple	Multiple	Organic	313	4800	2002
4	Apple	Multiple	Conventional	169	2500	1985-2004
5	Apple	Multiple	Conventional	718	10500	2001
6	Apple	Golden	Conventional	123	2300	1986
7	Pear	Multiple	Conventional	485	5000	1995
8	Walnut	Franquette	Conventional	370	21600	1974

Mixed generalized linear models were computed using the glimmix procedure (SAS Version 9.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) in order to explain the spatio-temporal variability of the captures. Model selections were performed to characterize significant factors explaining variation of the densities of either larva captures or emerging adults. We considered the sampling date as a fixed factor. We considered the orchards and the trees within the orchard nested in the varieties and in the position at the edge or at the middle of the orchards as random factors. Models were computed for all the above factors and only for the significant ones in the complete model. Estimates of the number of larvae per orchard were calculated multiplying the mean number of larvae per tree by the total number of trees within the orchard.

Microsatellite analysis

A total of thirteen microsatellite loci (Cp1.60, Cp1.62, Cp2.39, Cp2.129, Cp2.131, Cp3.169, Cp3.180, Cp4.129, Cp4.S, Cp5.24, Cp5.M, Cp6.32, Cp6.46) were scored for a total of 1064 emerging adults. We selected these loci because they did not show significant departure to Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) neither linkage disequilibrium (LD) in a previously analyzed codling moth population from one orchard in southeastern France (Franck et al. 2005). Amplifications were carried out in 10 μ L reaction volumes containing 10 mM Tris-HCl, pH 9, 50 mM KCl, 200 μ M each dNTP, 0.4 μ M each primer, 1.5 mM MgCl₂, 0.5 units Taq DNA polymerase, 0.1 mg/ml BSA with two μ L of DNA template. The reverse primer for each pair was labeled with 700 or 800 IRDyeTM. We visualized PCR products on 6.5% polyacrylamide denaturing gels on a Licor 4200 automatic DNA sequencer using the SagaTM software (Li-Cor).

Genetic structure and clustering

Genetic variability and genetic structure. Basic statistics for microsatellite loci were performed considering the samples from each generation separately. Unbiased estimates of gene diversity at each locus were calculated according to Nei (1978). Exact tests for HWE, genotypic LD and genetic structure (genotypic differentiation), were computed using the GENEPOP package version 3.4 (Raymond & Rousset 1995). To test for isolation by distance, we performed a regression analysis of the genetic distance d_{ij} between pairs of individuals onto the logarithm transformation of their geographical distances (Rousset 2000). Significance of the regression was tested using the permutation procedure of Mantel (1967).

Genetic clustering. The spatial Bayesian method implemented in TESS version 1.2 (Chen et al 2007) was used to estimate the number of cluster K and to classify the individuals at each generation. We used the coordinates of the trees as spatial information. We set the parameters by their default values and we performed runs of 50,000 iterations after a 'burn-in' period of 10,000 iterations assuming no admixture among the K clusters. 200 independent runs were performed for K ranging from 1 to 15. Individuals were classified based on the model displaying the highest log-likelihood. Individuals were assigned to a given cluster for any probabilities higher than 0.5 to be classified in this cluster.

Kinship inferences

Kinship assignments were performed between individual pairs from each generation based on likelihood ratio tests (Queller & Goodnight 1989). We tested the hypothesis that pairs were full-sibs vs. the alternative hypothesis that they were unrelated based on the alleles they shared at each locus. For several loci, the likelihood ratio is the product of likelihood ratios at each locus assuming no LD between loci. The sum of the decimal logarithms of the likelihood ratios over all the loci (lodscore) was the statistics used to compare the individual pairs. Jack-knife among the microsatellite loci were performed to shed light on the robustness of the assignments.

Threshold values. The observed lodscore values were compared to 1,000,000 unrelated and full-sibs simulated pairs taking into account the allele frequencies within the generation under study and assuming no genetic structure. The simulated lodscore distributions of the unrelated and the full-sibs pairs globally overlaps and different lodscore threshold values were used to decide if individuals were full-sibs or unrelated in the observed data set. First, to estimate the number of females that had viable offspring at each generation, we used threshold values that equalize the number of the two types of misclassified individuals:

unrelated pairs misclassified as full-sibs and full-sib pairs misclassified as unrelated (see Baudry et al 1998 for detail). These threshold values provide unbiased estimates of the number of full-sibs when the proportions of unrelated and full-sib pairs highly differ in the data set. Second, to estimate dispersal of fecundated females at each generation, we used threshold values high enough so that the number of unrelated pairs misclassified as full-sibs in our data set was null.

Number of fecundated females and effective fecundities. The numbers of fecundated females N_f were estimated separately at each generation and for different hierarchical groups: tree, orchard, groups of orchards displaying the same host-plant or similar phytoprotection practices. Each group was defined by sub-samples of size N_s among the sample available at that generation. The effective female fecundities were calculated dividing the estimated number of larvae by N_f in each considered group. We followed the method described by Baudry et al (1998) to estimate the number of females N_f that contributed to each sample N_s assuming that all the females have, on average, the same number of offspring, and, hence, that the number of full-sibs per family in a sample approximately follows a Poisson distribution. The mean λ of the Poisson law corresponds to the average number of full-sibs per family and the number of females is $N_f = N_s / \lambda$ for N_s samples. The distributions of the number of full-sibs per family were established for the pairs of individuals displaying lodscore above the threshold value equalizing the number of misclassified pairs (see above). Pairs were assigned step by step to a particular family following their decreasing values of lodscores. A given pair was classified in a predefined family if the genotypes of both individuals were compatible with the genotypes of the individuals already classified in that family. Otherwise a new family was attributed for this pair. The observed distributions of sibs per family were adjusted to the Poisson distributions for any family with more than one sib. The mean λ of the Poisson distribution was estimated using the maximum-likelihood method and N_f deduced from this estimate.

Dispersal of fecundated females. Since larvae do not disperse among trees during their development, the geographic distribution of full-sibs provide estimates of their mother dispersal. The dispersal curb of these fecundated females was estimated based on the distribution of the geographic distances between full-sibs pairs. This distribution was compared to the random distribution of the full-sibs re-sampling the number of observed full-sibs pairs among the distances between all the pairs of individuals genotyped at each generation (95% confidence intervals established on 10,000 iterations). Similarly we compared the distributions of full-sib pairs within the orchards i) having none, one or two

individuals on different bordering trees and ii) displaying angles between $0-\pi/8$, $\pi/8-\pi/4$, $\pi/4-3\pi/8$, $3\pi/8-\pi/2$ with regards to the north–south axis.

Results

Heterogeneities in the densities of captures

We collected a total of 5406 larvae and we recorded the emergence of 3771 adult moths over the four generations. Table 2 shows the mean number of captures per tree (number of larvae and number of emerging moths) and global population estimates in each orchard for each generation. The average larval mortalities were higher for the first (45%) than the second (29%) generation and slightly higher in the non-treated apple orchard 1 (32%) than in the other orchards (19%). Around 6% (=32/565) of the larvae collected in spring 2005 went in diapause and emerged only in spring 2006.

Mixed generalised linear models (AIC=4391 for the reduced model with the significant factor, AIC=4397 for the complete model) showed that the numbers of larvae captured were explained by significant effects of the dates ($P<0.0001$), the orchards ($P=0.0323$) and the trees nested in the orchards ($P<0.0001$). The variability in the densities of emerging adults was explained by the same factors (AIC=4440 for the reduced model, AIC=4449 for the complete model). The densities of captures (larvae and emerging adults) were in average higher for the second generation than the first generation, except for the comparison between the sample collected in autumn 2003 and spring 2005. Differences among the orchards were mainly explained by higher densities of captures in orchard 1 ($P<0.0001$) and lower densities of captures in the orchards 5 ($P<0.004$) than in the other orchards. Significant differences among trees within the orchards ($P<0.0001$) were mainly observed in orchards 1 and 8 (for 7 apple and 5 walnut trees, respectively) at a lower extent in orchards 2 and 3 (for one apple tree at one generation in each orchard). Aggregations of captures were recurrently detected at each generation on five trees at the south-west corner in orchard 1. The five trees within orchard 8 displayed higher number of captures than the average but only for the sample collected in autumn 2003. Linear models did not detect any effect of the varieties or of the tree position (middle vs edge) nested in the orchards. Note, however that the trees displaying the highest number of captures were almost all on the edge of these orchards (twelve out the 14 most significant trees were on edge rows, $P=0.02$).

Table 2 Mean number of captured larvae and mean number of emerging adults per tree and estimates of the total number of larvae and emerging adults (in parentheses) in each orchards at four generations

Orchard	Autumn 2003		Autumn 2004		Autumn 2005		Spring 2005		Mean	
	larva	adult	larva	adult	larva	adult	larva	adult	larva	adult
1	14.7 (560)	10.6 (393)	57.4 (2132)	44.1 (1632)	92.2 (3434)	59.9 (2215)	47.7 (1764)	25.9 (958)	48.6 (1961)	32.3 (1299)
2	2.1 (480)	1.9 (-447)	0.5 (124)	0.5 (117)	2.8 (643)	2.4 (570)	0.6 (132)	0.3 (62)	1.3 (345)	1.4 (299)
3	/	/	0.3 (86)	0.2 (76)	1.9 (605)	1.8 (574)	0.6 (177)	0.2 (73)	0.9 (290)	0.8 (241)
4	0.3 (44)	0.2 (34)	1.7 (286)	1.4 (245)	/	/	/	/	0.8 (165)	0.7 (139)
5	0.3 (215)	0.2 (168)	0.1 (63)	0.1 (39)	0.3 (215)	0.3 (180)	0.2 (108)	0.1 (60)	0.2 (150)	0.1 (112)
6	2.2 (271)	1.8 (218)	1.9 (230)	1.6 (197)	2.4 (297)	2.1 (259)	1.1 (139)	0.7 (82)	1.9 (234)	1.6 (189)
7	0.6 (279)	0.5 (237)	0.3 (156)	0.3 (141)	0.4 (188)	0.3 (156)	0.5 (243)	0.3 (145)	0.5 (216)	0.4 (170)
8	10.7 (3242)	8.3 (2527)	1.4 (434)	0.9 (283)	1.2 (374)	0.6 (192)	0.3 (81)	0.2 (71)	4.4 (1033)	3.4 (768)
mean	3.8 (5091)	3 (4024)	2.7 (3511)	2.1 (2728)	11.5 (5756)	7.8 (4146)	5 (2244)	1.3 (1451)	5.4 (4394)	3.5 (3217)

Genetic structure and clustering

A total of 244, 210, 345 and 264 adult moths were respectively genotyped in autumn 2003, 2004, 2005 and in spring 2005 at 13 microsatellite loci (Table 3). Eleven out of the 264 samples collected in spring 2005 have emerged in 2006. These eleven individuals were also included in the autumn 2005 sample for the kinship inferences. The number of alleles per locus ranged from 3 to 27. It was in average slightly higher in samples collected in autumn than in spring (an average of 13 and 12 alleles per locus respectively). Expected heterozygotes for each locus ranged from 0.21 to 0.90, with an average value of 0.66 over all the loci. Observed heterozygotes for each locus ranged from 0.21 to 0.93, with an average value of 0.65 over all the loci. HWE was rejected for four loci (Cp1.60, Cp2.131, Cp5.M, Cp6.46; $0.014 < F_{is} < 0.056$) and for three out four generations ($P=0.093$ for the sample collected in autumn 2004). Significant LD were detected for around 25% of the microsatellite pairs among the four generations ($P < 0.00065$). Significant differentiation were detected at ten out of the thirteen loci (for the non significant loci, $P=0.083$, $P=0.049$ and $P=0.048$ for Cp1.62, Cp6.32 and Cp3.180 respectively) among the four generations ($F_{st}=0.002$, $P < 0.00001$). Significant genetic differentiation were also detected among the orchards at each generation ($P < 0.00001$; $F_{st}=0.011$, $F_{st}=0.006$, $F_{st}=0.009$ and $F_{st}=0.013$ for the samples collected in autumn 2003, 2004, 2005 and in spring 2005 respectively). However, no isolation by distance was detected at any generation ($P > 0.133$).

Table 3 Microsatellite characteristics. N indicates the number of individual genotyped at each generation. Na, Ho and He respectively indicates the number of alleles, the proportion of heterozygotes and the gene diversity.

Locus	GenBank	Size range	Autumn 2003			Autumn 2004			Autumn 2005			Spring 2005			Mean		
			Na	Ho	He	Na	Ho	He									
Cp3.180	AY640605	203-211	3	0.21	0.25	3	0.24	0.23	3	0.27	0.29	2	0.33	0.3	3	0.26	0.27
Cp4.S	DQ394027	191-195	3	0.39	0.39	3	0.39	0.42	3	0.48	0.51	3	0.47	0.46	3	0.43	0.44
Cp5.24	AY640611	210-216	3	0.47	0.5	4	0.48	0.51	3	0.53	0.51	3	0.52	0.5	3	0.5	0.5
Cp4.129	AY640610	225-247	5	0.5	0.49	6	0.41	0.43	6	0.52	0.51	6	0.49	0.48	6	0.48	0.48
Cp1.60	AY640591	189-203	7	0.62	0.65	7	0.55	0.67	7	0.61	0.65	7	0.71	0.66	7	0.62	0.66
Cp1.62	AY640592	224-278	13	0.74	0.76	12	0.8	0.79	12	0.77	0.77	12	0.75	0.77	13	0.76	0.77
Cp6.32	DQ393948	177-219	14	0.77	0.76	12	0.79	0.77	13	0.79	0.76	11	0.79	0.76	13	0.78	0.76
Cp2.131	DQ393907	134-230	13	0.78	0.81	17	0.8	0.82	16	0.74	0.81	13	0.72	0.78	15	0.76	0.8
Cp2.129	AY640596	154-202	15	0.7	0.75	17	0.72	0.75	16	0.76	0.75	15	0.76	0.73	16	0.74	0.74
Cp6.46	DQ394014	214-270	21	0.64	0.71	19	0.71	0.68	19	0.7	0.73	17	0.73	0.7	19	0.69	0.71
Cp3.169	AY640604	190-256	20	0.63	0.64	19	0.61	0.67	23	0.72	0.7	22	0.65	0.68	21	0.65	0.67
Cp2.39	AY640595	179-305	24	0.86	0.87	26	0.82	0.88	24	0.86	0.87	22	0.81	0.85	24	0.84	0.87
Cp5.M	DQ393997	134-206	26	0.85	0.91	25	0.93	0.9	27	0.9	0.9	24	0.89	0.9	26	0.89	0.9
All loci		134-305	13	0.63	0.65	13	0.63	0.65	13	0.67	0.67	12	0.66	0.66	13	0.65	0.66

The number of clusters detected with TESS were respectively K=1 for the samples collected in autumn 2004 and 2005, K=5 for the sample collected in autumn 2003 and K=7 for the sample collected in spring 2005. 99% of the individuals collected in autumn 2003 were assigned to a given cluster but individuals collected in the same orchard were grouped in different clusters (Table 4). Note however, that only individuals from the orchard 7 (pear) were classified in the cluster 4. The classification of the individuals collected in spring 2005 globally followed the same pattern, but only 96% of the individuals were classified within a given cluster (data not shown).

Table 4 Classification of the individuals collected in autumn 2003 according to TESS. Individuals displaying P-value lower than 0.5 in any of the four clusters were not classed. N indicates the number of sample analysed per orchard.

Orchard	N	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4	Unclassified
1	63	81%	9%	8%		2%
2	48	29%	61%	8%		2%
4	10	40%	60%			
5	14	21%	8%	71%		
6	29	66%	24%	10%		
7	25	28%	48%	8%	16%	
8	55	45%	51%	4%		
Total	244	50%	36%	11%	2%	1%

Kinship inferences of the number of females and of the effective fecundity.

The threshold of lodscore values taken into account to estimate the number of fecundated females ranged between 2.27 to 2.96 depending on the generations. For these thresholds, the estimated proportions of full-sibs pairs were very low at each generation (ranged from 0.7 to 1.9%). The proportions of pairs of full-sib misclassified as unrelated were around 10% (type I errors) and the proportions of pairs of unrelated misclassified as full-sib were around 0.2% (type II errors). The mean number λ of full-sibs per family ranged from 0.98 to 2.03 and the maximum numbers of sibs per family were usually lower than six except in spring 2005 where up to eleven sibs were detected in one family (Table 5). The estimates of the numbers of fecundated females over all the orchards ranged from 130 in spring 2005 to 284 in autumn 2005. The estimates of the number of fecundated females were around 20-50 in orchards 2-7 (commercial apple or pear) and reached 60-150 in orchards 1 (non-treated apple) and 8 (walnut). We estimated that up to 33 different fecundated females deposited their eggs on a single tree in orchard 1 based on the samples collected during spring 2005. Population growths between generations and between years were estimated using either the number of larvae or the genetic estimate of the number of fecundated females (Tables 2 and 6). Both data sets provided identical results, meaning an increase ($\times 2.2$) of the adult female and larva populations between the first and second generations (between spring and autumn 2005) and a decrease ($\times 0.6$) of their populations during the winter (between autumn 2004 and spring 2005). The codling moth populations slightly increased among years ($\times 1.2$ per year in average between autumn 2003 to autumn 2005). Estimates of the effective fecundities (Table 6) were similar for the different host-plant species in the commercial orchards (10 in average for each host-plant orchard) and for the two generations (20 in average over all the orchards). The main differences in effective fecundities were observed in the apple orchards for the different types of phytoprotection practices. Average estimates of the effective fecundities over all the generations were eight, ten and 25 in conventional, organic and non-treated apple orchards respectively. These results globally indicate that the non-treated apple orchard massively contributed to the total population at each generation (40% in average).

Table 5 Distribution of the number of full-sibs per family at four generations over all the orchards. Ns is the number of samples analysed. Nf and λ are respectively the number of females and the mean number of full-sibs per family estimated based on adjustment of the observed distribution to the Poisson law. Differences between the observed and the expected numbers of full-sibs for the different classes of the Poisson distribution were not significant (Chi2 tests, $P>0.07$).

	2003	Autumn 2004	2005	Spring 2005
1	73	74	101	43
2	47	48	59	30
3	16	9	36	18
4	2	2	6	15
5	3	1	1	4
6	1			1
7				
8				
9				
10				1
11				1
Ns	244	210	356	264
Nf	203	215	284	130
λ	1.20	0.98	1.25	2.03
Chi2	0.46	2.59	5.10	5.55

Table 6 Genetic estimates of the number of feconded females and their effective fecundities. Estimates were averaged over the three autumn samples (2003, 2004 and 2005) except for the first generation. Estimates were computed based on the samples from all the orchards (estimates by generation) or from a subset of orchards (estimates by host-plant and by phytoprotection practices in apple orchards).

	Orchard considered	Number of larvae mean	Number of adult females mean	95% interval	Effective fecundity mean	95% interval
1st generation	1-8	2643	130	[113-151]	20	[18-23]
2nd generation	1-8	4786	234	[203-331]	20	[13-30]
Pear	7	208	19	[3-66]	11	[3-52]
Walnut	8	1350	119	[14-301]	11	[1-39]
Apple	2-6	1186	119	[61-185]	10	[5-17]
Conventional	4-6	541	64	[27-127]	8	[5-20]
Organic	2-3	646	55	[12-123]	12	[3-20]
Non-treated	1	2042	83	[47-143]	25	[5-43]

Kinship inferences of female dispersal

The threshold of lodscore values taken into account to estimate egg-laying dispersal by single females was seven at each generation. For this threshold value, a total of 340 pairs were classified as full-sibs over the four generations. They corresponded to 401 different individuals grouped in 141 families with at least two full-sibs. Figure 2 shows the distribution of the distances between full-sibs as function of their geographic distances. The observed distribution significantly differ from a random distribution. The mean distance of the observed dispersal curb was 35 m, the median 80 m and its mode 20 m. Out of the 340 full-sib pairs, 261 pairs were located on different trees and 14 pairs were detected in different orchards. These 14 pairs corresponded to full-sibs from eleven different families. The inter-orchard dispersal of the laying was around 4% (=14/340). It did not depend on the distances between orchards neither host-plants (Figure 1). The longest dispersal distances were recorded between orchards 5 and 7 (691 m) for the samples collected in autumn 2003 and between orchards 1 and 6 (698 m) for the samples collected in autumn 2005. No inter-orchard dispersal was observed among the samples collected in spring 2005, which may represent different migratory behavior between the first and the second generation (Fisher's exact test comparing the proportions of inter-orchard dispersion between the generations, $P=0.0002$).

The distribution of the distances between full-sibs within the orchards was heterogeneous (Table 7). With regard to the random distribution of the distances between full-sibs, we observed an excess of sibs on the same tree and at the lowest intra-orchard distances (less than 8 m) and a deficiency at the highest distances (more than 25 m). 57% of the full-sib pairs included two individuals collected on different trees bordering the orchards, which corresponded to a significant excess of sibs on bordering trees with regards to the random expected distribution ($P<0.001$). 38% of the full-sib pairs displayed angle between 0 and $\pi/8$ with regards to the north south axis, which corresponded to an excess of sibs along the north-south orientation ($P<0.01$).

Acknowledgement

We are grateful to Denis Allard and Joel Chadoeuf for their help in the development of the spatial statistic models. We thanks Hubert de France, Freddy Combes, Karine Morel, Jean-Francois Toubon for their assistance in collecting codling moth larvae and globally the EPI team for useful comment in defining the project. This work was fund by the INRA (Department "Santé des Plantes & Environnement") and the ECOGER program "Ecco des vergers".

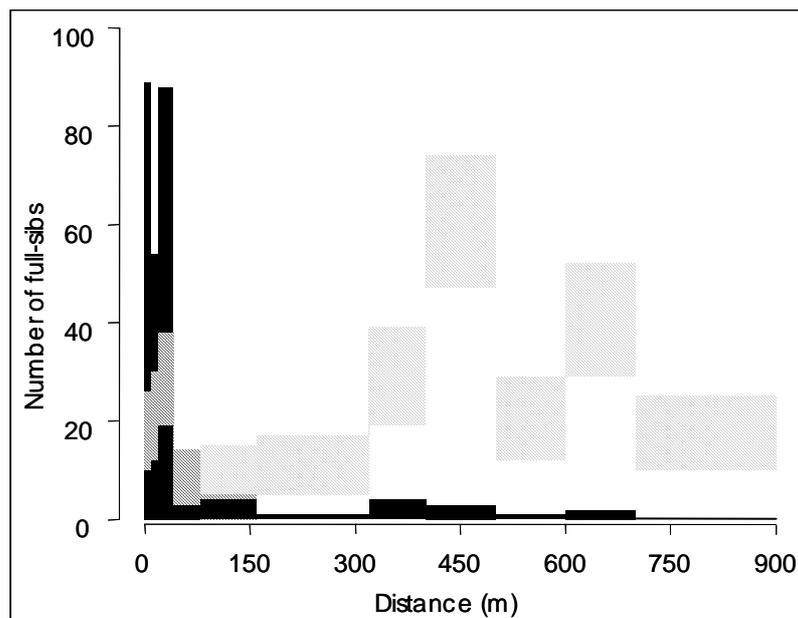


Figure 2 Distribution of the number of full-sibs pairs as function of their geographic distances. The black histograms indicate the observed values and the hachured boxes represent the 95% confidence envelop expected for a random distribution.

Table 7 Number of full-sibs observed at nine intra-orchard classes of distances and 95% confident interval under the hypothesis they were randomly distributed.

Distances	Number of full-sibs	95% interval
0	79	[24-46]
1-8	75	[46-73]
9-16	56	[50-78]
17-24	57	[54-83]
25-32	30	[35-60]
33-64	25	[28-51]
65-128	3	[4-17]
129-332	1	[1-9]

References

- Asser-Kaiser S, Fritsch E, Undorf-Spahn K, Kienzle J, Eberle KE et al. (2007) Rapid emergence of baculovirus resistance in codling moth due to dominant, sex-linked inheritance. *Science* 317: 1916-1918.
- Audemard H (1991) Population dynamics of the codling moth. In: Van der Guest LPS, Evenhuis HH, editors. *World Crop Pests: Tortricid Pest, their Biologie, Natural Enemies and Control*. pp. 329-338.
- Audemard H, Esteban-Duran J (1974) Variation de la fécondité du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) dans la nature et ses rapports avec la taille des spermatophores. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences, Sciences de la vie* 278: 2671-2674.

- Barnes MM (1991) Codling moth occurrence, host race formation and damage. In: Van der Guest LPS, Evenhuis HH, editors. *World Crop Pests: Tortricid Pest, their Biologie, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. pp. 313-328.
- Baudry E, Solignac M, Garnery L, Gries M, Cornuet J-M et al. (1998) Relatedness among honeybees (*Apis mellifera*) of a drone congregation. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265: 2009-2014.
- Berry O, Tocher MD, Sarre SD (2004) Can assignment tests measure dispersal? *Molecular Ecology* 13: 551-561.
- Blommers LHM (1994) Integrated pest management in European apple orchards. *Annual Review of Entomology* 39: 213-241.
- Boivin T, Chabert d'Hières C, Bouvier J-C, Beslay D, Sauphanor B (2001) Pleiotropy of insecticide resistance in the codling moth, *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 381-386.
- Borden (1931) Some field observations on codling moth behaviour. *Journal of Economic Entomology* 24: 1137-1145.
- Bouteiller C, Perrin N (2000) Individual reproductive success and effective population size in the greater white-toothed shrew *Crociodura russula*. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 267: 701-705.
- Buès R, Toubon J-F, Poitout HS (1995) Variabilité écophysiological et enzymatique de *Cydia pomonella* L. en fonction de l'origine géographique et de la plante hôte. *Agronomie* 15: 221-231.
- Chen, C, Durand E, Forbes F, François O (2007) Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7:747-756.
- Cisneros FH, Barnes MM (1974) Contribution to the biological and ecological characterization of apple and walnut host races of codling moth, *Laspeyresia pomonella* (L.): moth longevity and ovoposition capacity. *Environmental Entomology* 3: 402-406.
- Franck P, Guérin F, Loiseau A, Sauphanor B (2005) Isolation and characterization of microsatellite loci in the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae). *Molecular Ecology Notes* 5: 99-102.
- Franck P, Reyes M, Olivares J, Sauphanor B (2007) Genetic architecture in codling moth populations: comparison between microsatellite and insecticide resistance markers. *Molecular Ecology* 16: 3554-3564.
- Geier PW (1963) The life history of codling moth, *Cydia pomonella* (L) (Lepidoptera: Tortricidae), in Australian Capital Territory. *Australian Journal of Zoology* 11: 323-367.
- Guennelon G, Audemard H, Fremond J-C (1981) Progrès réalisés dans l'élevage permanent du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) sur milieu artificiel. *Agronomie* 1: 59-64.
- Keil S, Gu H, Dorn S (2001) Response of *Cydia pomonella* to selection on mobility: laboratory evaluation and field verification. *Ecological Entomology* 26: 495-501.
- Mani E, Wildbolz T (1977) The dispersal of male codling moths (*Laspeyresia pomonella* L.) in the Upper Rhine Valley. *Journal of Applied Entomology* 83: 161-168.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 145-163.
- Pashley DP, Bush GL (1979) The use of allozymes in studying insect movement with special reference to the codling moth, *Laspeyresia pomonella*, (L.) (Olethreutidae). In: Rabb RL, Kennedy GG, editors. *Movement of*

- Highly Mobile Insects: Concepts and Methodology in Research. Raleigh: North Carolina State University. pp. 333-341.
- Phillips PA, Barnes MM (1975) Host race formation among sympatric apple, walnut, and plum populations of the codling moth, *Laspeyresia pomonella*. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 1053-1060.
- Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43: 258-275.
- Randall DA, Pollinger JP, Wayne RK, Tallents LA, Johnson PJ et al. (2007) Inbreeding is reduced by female-biased dispersal and mating behavior in Ethiopian wolves. *Behavioral Ecology* 18: 579-589.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact test and ecumenism. *Journal of Heredity* 86: 248-250.
- Reyes M, Franck P, Olivares J, Margaritopoulos J, Knight A, Sauphanor B. (2009) Worldwide variability of insecticide resistance mechanisms in the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae). *Bulletin of Entomological Research*
- Ricci B, Franck P, Toubon J-F, Bouvier J-C, Sauphanor B et al. (2009) The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* 24: 337-349.
- Rousset F (2000) Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 58-62.
- Schumacher P, Weber DC, Hagger C, Dorn S (1997) Heritability of long flight distance for *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 85: 169-175.
- Schumacher P, Weyeneth A, Weber DC, Dorn S (1997) Long flights in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) measured by a flight mill: influence of sex, mated status and age. *Physiological Entomology* 22: 149-160.
- Steiner LF (1940) Codling moth flight habits and their influence on results of experiments. *Journal of Economic Entomology* 33: 436-440.
- Thaler R, Brandstätter A, Meraner A, Chabicovski M, Parson W et al. (2008) Molecular phylogeny and population structure of the codling moth (*Cydia pomonella*) in Central Europe: II. AFLP analysis reflects human-aided local adaptation of a global pest species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 838.
- Timm AE, Geertsema H, Warnich L (2006) Gene flow among *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) geographic and host populations in South Africa. *Journal of Economic Entomology* 99: 341-348.
- Trematerra P, Gentile P, Sciarretta A (2004) Spatial analysis of pheromone trap catches of codling moth (*Cydia pomonella*) in two heterogeneous agro-ecosystems, using geostatistical techniques. *Phytoparasitica* 32: 325-341.
- Tyson R, Thistlewood H, Judd GJR (2007) Modelling dispersal of sterile male codling moths, *Cydia pomonella*, across orchard boundaries. *Ecological Modelling* 205: 1-12.
- Van Leeuwen ER (1940) The activity of adult codling moths as indicated by capture of marked moths. *Journal of Economic Entomology* 33: 162-166.
- White LD, Hutt RB, Butt BA (1973) Field dispersal of laboratory-reared female codling moth and population suppression by release of sterile males. *Environmental Entomology*.

Résumé

L'étude de la dynamique spatiale des bioagresseurs doit permettre, à terme, de prendre en compte le paysage afin de concevoir une gestion plus efficace en intégrant à la fois l'organisation spatiale des pratiques de lutte et des aménagements paysagers défavorables aux ravageurs. Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à la dynamique spatiale du carpocapse (*Cydia pomonella*), le principal insecte ravageur des vergers de pommiers et poiriers dans le sud-est de la France. Nous avons recherché, par une approche exploratoire à l'échelle du bassin de production, quels étaient les effets du paysage sur les densités de ce ravageur. Nous avons développé une approche de modélisation théorique pour approfondir la compréhension des mécanismes de la dynamique spatiale. Nous avons également analysé la répartition spatiale des larves de carpocapse à l'échelle du verger pour appréhender d'autres processus plus locaux. Il est apparu des effets significatifs du paysage à l'échelle du bassin de production comme à l'échelle du verger. Les effectifs de carpocapse étaient influencés négativement par la densité de vergers conventionnels dans l'environnement. Nous avons montré que cette relation pouvait être liée à une différence de dynamique locale des populations entre vergers en agriculture biologique et verger en agriculture conventionnelles, associée à des événements de migration. Les effectifs étaient également plus faibles dans les zones protégées du vent. Au sein de certains vergers, nous avons détecté une hétérogénéité dans la répartition spatiale des larves de carpocapse. Dans ces vergers particuliers, les effectifs tendaient à être plus faibles à proximité d'une haie, effet en partie lié à la diversité floristique de la haie. Enfin, nous avons modélisé les dégâts sur fruit en fonction de la dynamique temporelle du ravageur. Les dégâts étaient positivement et significativement reliés aux captures d'adultes ; mais cette relation était influencée par des facteurs locaux (phytoprotection) et paysagers.

Mots clés : *Cydia pomonella*, dégât, dispersion, habitat, haie, hétérogénéité, paysage, production intégrée, SIG, verger

Abstract:

Studying pest spatial dynamics should help developing efficient integrated management including organization of spatial distribution of crop protection strategies at the landscape scale, and selection of landscape structures unfavorable for pest. In this thesis, we focused on spatial dynamics of the codling moth (*Cydia pomonella*), the main insect pest of apple and pear orchards in southeastern France. We studied the landscape effects on the densities of this pest using a correlative approach at the scale of a fruit growing area. We developed a theoretical model of spatial dynamics in order to infer ecological mechanisms from correlative patterns. We also analyzed the spatial distribution of larvae at the orchard scale and studied local landscape effects. Codling moth densities were significantly related to landscape characteristics both at large and local scales. The number of codling moth was negatively correlated to the proportion of conventional host orchards in the surroundings. We showed that this relation may be a result of landscape heterogeneity and dispersal of the pest. The number of codling moth was also lower in those areas protected from the dominant wind. In some orchards, codling moth larvae were significantly aggregated and tended to be fewer in the proximity of the hedgerows with a potential effect of the flora diversity in the nearest hedgerow. Finally, we modeled fruit damage as a function of adult codling moth temporal dynamics. Damages were positively related to the number of trapped adults but this relation depended on local (crop protection) and landscape factors.

Keywords: *Cydia pomonella*, crop damage, dispersal, habitat, hedgerow, heterogeneity, landscape, integrated pest management, GIS, orchard.